

4819^A

UNIVERSITÉ DE LIÈGE
Biologie Marine
BIBLIOTHÈQUE

UNIVERSITE DE LIEGE
Faculté des Sciences

N° Reg. Entrée : 169₁



Des formes aux fonctions :
Une étude de morphologie fonctionnelle et comparée
chez trois poissons cyprinidés.

Premier fascicule

Thèse présentée
pour l'obtention du grade
de Docteur en Sciences Zoologiques
par
Pierre VANDEWALLE
Année académique 1974-1975

INDEX

1924 1. 100 lignes : "L'Être" et son "être-actif"
1925 2. 100 lignes : "L'Être" et son "être-actif"
1926 3. 100 lignes : "L'Être" et son "être-actif"
1927 4. 100 lignes : "L'Être" et son "être-actif"
1928 5. 100 lignes : "L'Être" et son "être-actif"
1929 6. 100 lignes : "L'Être" et son "être-actif"
1930 7. 100 lignes : "L'Être" et son "être-actif"
1931 8. 100 lignes : "L'Être" et son "être-actif"
1932 9. 100 lignes : "L'Être" et son "être-actif"
1933 10. 100 lignes : "L'Être" et son "être-actif"
1934 11. 100 lignes : "L'Être" et son "être-actif"
1935 12. 100 lignes : "L'Être" et son "être-actif"
1936 13. 100 lignes : "L'Être" et son "être-actif"
1937 14. 100 lignes : "L'Être" et son "être-actif"
1938 15. 100 lignes : "L'Être" et son "être-actif"
1939 16. 100 lignes : "L'Être" et son "être-actif"
1940 17. 100 lignes : "L'Être" et son "être-actif"



"Pluralité par sa constitution, celui-ci (l'Être) n'est pas la somme des activités de ses éléments constituants; il en est la *synthèse*". (P.BRIEN, Le Vivant, 1974, p. 15)

ERRATA

- page 4, 13e ligne : "investigations" et non "investigation"
page 4, 20e ligne : "profonds" et non "profond"
page 43, 21e ligne : "arrière" et non "arrières"
page 54, 7e ligne : "celles" et non "celle"
page 67, 16e ligne : "appuie" et non "appuye"
page 67, 26e ligne : "l'avant" et non "d'avant"
page 68, 26e et 27e lignes : "contraction" et non "contradiction"
page 100, 14e ligne : "plastique" et non "plastiques"
page 101, 8e ligne : "acquerraient" et non "aquièreraient"
page 103, 30e ligne : "reproduits" et non "reproduis"
page 120, 3e ligne : "entrecoupée et non "entre-coupée"
page 120, 20e ligne : "par moment" et non "par moments"
page 135, 21e ligne : "peut" et non "peu"
page 144, 1e ligne : "celle" et non "celles"
page 161, 23e ligne) : "élévation" et non "éléction"
page 166, 24e ligne) : "ensemble" et non "ensemble"
page 240, sur le dessin : "li.26" et non "li.25"



T A B L E D E S M A T I E R E S

P R E M I E R F A S C I C U L E

<u>PREAMBULE</u>	1
<u>INTRODUCTION GENERALE</u>	2
<u>CHAPITRE I : OBSERVATIONS ANATOMIQUES</u>	8
INTRODUCTION	9
MATERIEL ET METHODES	9
<i>GOBIO GOBIO</i>	10
1. Remarques sur la morphologie externe	10
2. Ostéologie	10
A. Liste des pièces squelettiques	11
B. Commentaires sur le neurocrâne	13
C. Commentaires sur le splanchnocrâne	18
D. Commentaires sur la ceinture scapulaire.	22
E. Commentaires sur l'appareil de Weber	22
3. Musculature	23
A. Liste des muscles et de leurs insertions	23
B. Commentaires	29
4. Ligaments	32
A. Liste des ligaments et de leurs insertions chez <i>Gobio gobio</i>	33
B. Remarques	41
5. Articulations	42
Liste des articulations	43
6. Synthèse	46
<i>BARBUS BARBUS</i>	47
1. Remarques sur la morphologie externe	47
2. Ostéologie	47
A. Neurocrâne	47

B. Splanchnocrâne	48
C. Appareil de Weber	48
3. Musculature.	49
4. Ligaments.	49
5. Articulations.	50
<i>LEUCISCUS LEUCISCUS</i>	52
1. Remarques sur la morphologie externe	52
2. Ostéologie	52
A. Neurocrâne.	52
B. Splanchnocrâne	53
3. Musculature.	54
4. Ligaments.	55
5. Articulations.	56
CONCLUSIONS.	57
<u>CHAPITRE II : HYPOTHESES FONCTIONNELLES BASEES SUR LES</u> <u>OBSERVATIONS ANATOMIQUES.</u>	59
INTRODUCTION	60
<i>GOBIO GOBIO.</i>	63
1. Dépression et élévation de la mandibule.	63
2. Ouverture et fermeture de la bouche.	66
3. Déplacements des barres hyoïdiennes.	70
4. Déplacements de l'opercule	73
5. Déplacements des rayons branchiostèges	75
6. Déplacements du suspensorium	75
7. Déplacements du palatin.	79
8. Déplacements des arcs branchiaux	80
9. Déplacements du neurocrâne	82
10. Déplacements de la ceinture scapulaire	83
11. Déplacements de l'appareil de Weber.	83
<i>BARBUS BARBUS</i>	84
<i>LEUCISCUS LEUCISCUS</i>	86
CONCLUSIONS.	88

<u>CHAPITRE III</u> : <u>OBSERVATIONS CINEMATOGRAPHIQUES ET</u> <u>ELECTROMYOGRAPHIQUES - HYPOTHESES</u> <u>FONCTIONNELLES QUI EN DECOULENT.</u>	92
INTRODUCTION	93
MATERIEL	97
METHODES	101
1. Observation et entraînement	101
2. Préparation des électrodes	101
3. Manipulation des poissons	102
4. Dépouillement des résultats	103
5. Sources d'erreurs	108
6. Remarques de vocabulaire	109
LA RESPIRATION	110
1. <i>Gobio gobio</i>	110
A. Observations générales	111
B. Mouvements des pièces buccales	112
C. Mouvements de l'arc palatin	113
D. Mouvements des barres hyoïdiennes	114
E. Mouvements de l'opercule	115
F. Mouvements des rayons branchiostèges	115
G. Remarques sur la respiration dans un milieu à taux élevé en CO ₂	116
H. Hypothèses sur le cycle respiratoire	119
2. <i>Barbus barbus</i>	119
3. <i>Leuciscus leuciscus</i>	123
4. Discussion	126
5. Conclusions	129
LA TOUX	131
1. <i>Gobio gobio</i>	131
A. Observations générales	131
B. Mouvements des pièces buccales	134
C. Mouvements des barres hyoïdiennes	134
D. Mouvements de l'opercule, de l'arc palatin et des rayons branchiostèges	135
E. Hypothèses sur le cycle de la toux	135
2. <i>Barbus barbus</i>	136
3. <i>Leuciscus leuciscus</i>	140
4. Discussion	144
5. Conclusions	147

LE BAILLEMENT DE <i>GOBIO GOBIO</i>	149
A. Mouvements des pièces buccales	149
B. Mouvements des barres hyoïdiennes	150
C. Mouvements du repli operculaire	151
D. Hypothèses sur le bâillement	151
LA PRISE DE NOURRITURE OU DE SABLE	153
1. <i>Gobio gobio</i>	153
A. Observations	153
B. Hypothèses sur la prise de nourriture ou de sable	156
2. <i>Leuciscus leuciscus</i>	157
3. Discussion	158
LE CRACHEMENT DE <i>GOBIO GOBIO</i>	161
A. Observations	161
B. Hypothèses sur le crachement	163
SYNTHESE ET CONCLUSIONS.	165
A. Déplacement des pièces osseuses	165
B. Activités des muscles	165
C. Espèces et fonctions.	166
<u>SYNTHESE ET CONCLUSIONS GENERALES</u>	171
<u>REMERCIEMENTS</u>	177
<u>BIBLIOGRAPHIE</u>	179

SECOND FASCICULE

<u>FIGURES</u>	189
<u>Liste des abréviations des figures.</u>	280

P R E A M B U L E

Un crayon est un fin bâton droit, de longueur généralement égale ou inférieure à 20 cm et de section transversale hexagonale ou circulaire; il est muni en son centre d'une mine de carbone; une extrémité du crayon est taillée en biais, de manière à dégager une partie de la mine. La forme et la structure du crayon en font un instrument maniable, particulièrement adéquat pour dessiner et pour écrire, même sur des surfaces réduites. La trace laissée par la mine sur le substrat offre en outre l'appréciable propriété d'être effacée avec facilité. Ainsi, dans le cas d'un crayon, les relations entre forme et structure d'une part, et fonction d'autre part, apparaissent de manière évidente. Personne ne pourrait se permettre de les nier, puisqu'elles sont liées à la volonté de l'artisan qui a construit l'objet.

Y a-t-il chez les êtres vivants des relations aussi étroites entre la forme et les fonctions? Les avis des zoologues qui, comme nous, excluent tout finalisme de leur pensée, divergent à ce sujet. Le travail que nous présentons se veut autant qu'une étude morphologique et physiologique, une contribution modeste à la connaissance des rapports entre la forme et les fonctions chez les poissons.

INTRODUCTION GENERALE

La prodigieuse réussite de la radiation adaptive des Téléostéens a débuté au Jurassique et se poursuit sous nos yeux. La variété de leurs formes est presque infinie. Aujourd'hui, le groupe de Téléostéens qui domine presque toutes les eaux douces du globe est celui des Ostariophysi. En Europe occidentale, ce sont surtout des Cyprinidae et c'est parmi eux que nous avons trouvé notre sujet d'étude.

Au moment de commencer un travail de doctorat, nous avons acquis une bonne expérience de la morphologie comparée des Téléostéens. Nous avons été amené à nous intéresser aux problèmes des relations phylétiques à l'intérieur des Ostariophysi et en même temps aux possibilités de mouvements dans la région céphalique. Nous cherchions donc un matériel dont l'étude s'intègre dans le plan de recherche de l'équipe au sein de laquelle nous travaillons, tout en nous permettant de disposer de poissons frais ou vivants. Les cyprins indigènes se sont imposés d'emblée.

Dès que l'on s'intéresse tant soit peu aux cyprins européens, on est captivé par l'étonnante variété des formes que prennent la tête et la bouche, variété qui contraste avec la monotonie du reste du corps. C'est pourquoi l'objectif principal de notre investigation fut de tenter de comprendre au niveau de la tête de quelques cyprins, comment des structures homologues participent à la réalisation de quelques fonctions chez un petit nombre d'espèces proches systématiquement. Nous nous sommes ensuite posé la question que voici : des espèces morphologiquement proches réalisent-elles les mêmes fonctions de manière plus semblables que des espèces de formes différentes? Ou encore, des structures morphologiquement très voisines qui résultent d'évolutions parallèles participent-elles de la même manière à la réalisation de fonctions?

Nous avons pris comme sujet d'étude le goujon, *Gobio gobio* (Linnaeus, 1758), le barbeau, *Barbus barbus* (Linnaeus, 1758) et la vandoise, *Leuciscus leuciscus* (Linnaeus, 1758) (d'après NIJSEN et DE GROOT, 1974),

d'abord à cause de l'aspect extérieur de leur tête, ensuite à cause de leur position systématique au sein de la famille des Cyprinidae, enfin, parce qu'il est aisé de se les procurer dans l'Ourthe liégeoise. Le goujon appartient à la sous-famille des Gobioninae tandis que le barbeau et la vandoise sont des Cyprininae (RAMASWAMI, 1955 a, b), mais la forme triangulaire de la tête associée à la position ventrale de la bouche rapproche le barbeau du goujon, alors que par la forme de sa tête et par sa bouche résolument antérieure, la vandoise en est éloignée. Nous avons choisi de travailler plus particulièrement sur les os, les muscles et les ligaments de la tête, parce que la complexité de ces structures chez les Téléostéens nous offre un champ d'investigation passionnant.

Les trois espèces sont des cyprinidés d'eau vive, typiques de la zone à barbeaux (HUET, 1954; PHILIPPART, 1971). Le goujon vit de préférence sur des fonds de gravier; c'est un carnivore; l'étude des contenus stomacaux montre qu'il se nourrit presque exclusivement d'insectes, en particulier de Diptères (HARTLEY, 1947; HOESTLAND et BRUNET, 1973). Le barbeau vit notamment dans les rapides peu profonds (MICHA, 1971); un barbeau de 20 cm de long environ (comme ceux que nous avons étudiés) se nourrit principalement d'algues en été et d'invertébrés en hiver (PHILIPPART, communication personnelle). La vandoise se tient plus volontiers entre deux eaux; son régime alimentaire comprend des insectes en abondance, des plantes vasculaires et des algues vertes (HARTLEY, 1947).

Les questions que nous nous sommes posées constituent un beau problème de morphologie fonctionnelle.

La morphologie fonctionnelle est une discipline synthétique qui étudie les relations entre forme et fonction. Elle n'existe comme telle que depuis une trentaine d'années, sous l'impulsion entre autres de VAN DER KLAUW.

DULLEMEIJER (1974) a formulé comme suit le problème de base qui se pose au morphologiste fonctionnel :

1. Quelle est la relation entre la forme et la fonction d'un composant fonctionnel (complexe d'éléments de natures histologiques variées qui participent à la réalisation d'une même fonction)?
2. Quels sont les rapports et l'agencement des différents composants fonctionnels ou comment forment-ils un ensemble cohérent?
3. Comment la totalité de l'individu varie-t-elle au cours du temps?

Théoriquement, ces questions devraient être étudiées simultanément. En pratique, comme le fait remarquer DULLEMEIJER (1974), il est difficile de répondre à la troisième question, sans avoir au préalable une réponse ou un début de réponse aux deux premières. Dès lors, les composants fonctionnels sont (momentanément) définis pour un moment donné de la vie de l'individu (1).

Cette méthode de pensée propre à la morphologie fonctionnelle conduit le chercheur à affiner son observation : d'une part, il sait que c'est au niveau de détails ou d'organes généralement délaissés, comme des ligaments, qu'il a le plus de chances de découvrir les rapports entre forme et fonction; d'autre part, il est conscient de l'importance de la connaissance morphologique pour la description des fonctions.

En morphologie fonctionnelle, on considère qu'il y a plusieurs niveaux dans le plan de construction des organismes vivants où se manifestent les formes et les fonctions (2).

(1) Le temps peut être considéré théoriquement comme une variable continue. Cependant les moyens et les méthodes d'investigations nous obligent à le découper en intervalles.

(2) in "Methode, Technieken en Niveaux van de Functionele Morphologie" postacademica cursus voor biologiedocenten. Zoologisch laboratorium, Leiden, afdeling celbiologie en morphologie (réalisé sous la direction du professeur P.DULLEMEIJER).

Ces niveaux facilitent l'approche de la compréhension d'un organisme. On distingue :

- le niveau cellulaire,
- le niveau des organes,
- le niveau des systèmes d'organes ou de l'organisme entier,
- le niveau embryologique (chacun des trois premiers niveaux doit être envisagé à tous les moments de la vie de l'individu).

Notre étude se situe au niveau des systèmes d'organes. Avant 1950, les travaux de ce genre sont rares et peu satisfaisants. Depuis lors, leur nombre va croissant. Parmi eux, citons ceux de DULLEMEIJER (1956, 1959) et GANS (1952) sur les reptiles, GANS (1960) et DE JONGH (1968) sur les batraciens, DUBBELDAM (1968) sur les oiseaux, OSSE (1969), LIEM (1970) et ANKER (1974) sur les poissons, etc.

Aucune étude morphologique fonctionnelle et comparée utilisant l'ensemble des moyens et des techniques qui sont les nôtres, n'a été consacrée jusqu'ici à la région céphalique de plusieurs espèces de Téléostéens. Une étude similaire est entreprise par ELSHOUD - OLDEHAVE sur des poissons de la famille des Percidae.

Notre étude est divisée en quatre parties :

- la description morphologique et une comparaison de la tête des trois espèces qui comprend, comme le recommande GANS (1974), l'identification des pièces, la détermination de leur nature et leur configuration spatiale; nous n'avons pu tenir compte des modifications éventuelles dues à l'âge des spécimens;

- l'établissement d'hypothèses fonctionnelles sur la base des données de la morphologie comparée qui permettent d'envisager les mouvements réalisables et de les comparer au niveau de la tête des trois espèces;

- l'étude comparée des mouvements de la tête lors de la respiration, de la toux, de la prise de nourriture, du crachement et du bâillement chez le goujon, de la respiration et de la toux chez le barbeau, et de la respiration, de la toux et de la prise de nourriture chez la vandoise;

- un essai de conclusion sur les rapports entre la forme et les fonctions étudiées chez nos trois espèces.

L'histoire de la médecine est une science qui a évolué au fil des siècles. Les progrès de la médecine sont le résultat de la collaboration de nombreux chercheurs et de la transmission de leurs connaissances à travers les générations.

Les progrès de la médecine sont le résultat de la collaboration de nombreux chercheurs et de la transmission de leurs connaissances à travers les générations. Les progrès de la médecine sont le résultat de la collaboration de nombreux chercheurs et de la transmission de leurs connaissances à travers les générations.

CHAPITRE I

OBSERVATIONS ANATOMIQUES. Les progrès de la médecine sont le résultat de la collaboration de nombreux chercheurs et de la transmission de leurs connaissances à travers les générations.

BIBLIOGRAPHIE

Les progrès de la médecine sont le résultat de la collaboration de nombreux chercheurs et de la transmission de leurs connaissances à travers les générations.

I N T R O D U C T I O N

L'intérêt pour l'anatomie de la tête des poissons Cyprinoidei s'est manifesté très tôt. Durant le siècle dernier, VETTER (1877) et SAGEMEHL (1891) nous apportent déjà des informations fort précises sur la musculature et le squelette de *Barbus barbuis* notamment.

Parmi les principaux travaux, nous devons citer celui de REGAN (1911) qui, non seulement définit les Cyprinoidei par rapport aux Characoidei, mais y reconnaît sur des bases essentiellement ostéologiques quatre familles dont les Cyprinidae, celui de TAKAHASI (1925) qui en étudie une partie de la musculature, et ceux de RAMASWAMI (1948, 1952, 1953, 1955) qui examine l'ostéologie de nombreuses espèces appartenant aux quatre familles de Cyprinoidei. Nous n'avons cependant pas trouvé de monographie où sont à la fois décrits les os, les muscles et les ligaments. En étudiant sur la tête de *Gobio gobio* ces trois types de structures et en les comparant à celles de *Barbus barbuis* et *Leuciscus leuciscus*, nous souhaitons non seulement combler cette lacune, mais aussi surtout disposer d'une base anatomique aussi complète que possible en vue d'une interprétation fonctionnelle. Notre principal moyen d'expression est le dessin et nos commentaires se limiteront soit à expliciter certains détails de l'iconographie, soit à comparer nos observations avec les données de la littérature.

M A T E R I E L E T M E T H O D E S

Nous avons étudié par des dissections et des colorations à l'alizarine pour les os et au bleu alcian pour les cartilages, les structures de la tête de 21 spécimens de *G.gobio*, de longueur totale comprise entre 12,7 et 17,2 cm, de 9 exemplaires de *B.barbus* de 15,1 à 25,4 cm et de 8 individus de

L. leuciscus longs de 13,2 à 21,6 cm. Nous avons complété nos observations par l'étude de coupes sériées de deux individus jeunes de 30 mm de *G. gobio*, ainsi que de 14 ligaments des trois espèces, colorés à l'orcéine, à l'orcéine-picro-indigocarmin et à la fuschine-résorcine afin de mettre en évidence leurs fibres élastiques et collagènes.

Tous nos exemplaires furent récoltés dans l'Ourthe liégeoise.

G O B I O G O B I O

1. REMARQUES SUR LA MORPHOLOGIE EXTERNE

En vue latérale, la région céphalique a la forme d'un triangle rectangle dont l'hypoténuse est antéro-dorsale. La section transversale de la tête, au niveau des yeux, est un trapèze dont la grande base est ventrale. Les yeux sont grands et quelque peu dirigés vers le haut et l'avant. La bouche, infère et arrondie, est flanquée d'une paire de barbillons. Les ouïes sont grandes. La lèvre supérieure se prolonge dorsalement par un repli qui glisse entre le maxillaire et le prémaxillaire. On remarque à la face ventrale qu'il n'y a pas de solution de continuité entre la peau et la partie médio-ventrale de la membrane branchiostège. Il n'y a pas d'écailles sur les joues ni au-dessous du crâne.

2. OSTEOLOGIE

Le crâne du *G. gobio*, comme celui de tous les Téléostéens, est constitué d'une part d'un neurocrâne et d'autre part des arcs vicéraux qui forment le splanchnocrâne. Chacune de ces deux parties comprend des os dermiques et des os profonds. Les premiers ont été reconnus grâce aux critères

classiques, c'est-à-dire leur rapport avec les canaux sensoriels et avec le squelette enchondral; les seconds essentiellement d'après les organes sensoriels et les foramens des nerfs et des vaisseaux qui les percent. Nous ajoutons à l'étude du crâne proprement dit, celle de l'appareil de Weber et de la ceinture scapulaire qui interviennent dans les mouvements observés au niveau de la tête. La nomenclature des os que nous utilisons est celle habituellement en usage en ostéologie des Téléostéens. (CHARDON, 1968; DAGET, 1964; NELSON, 1969; ROBERTS, 1969, 1973 a et b; TAVERNE, 1971 a, 1972, 1974; WEITZMAN, 1962, 1964, 1974).

A. Liste des pièces squelettiques (figures 2 à 8)

Neurocrâne

- région ethmoïdienne

1 prévomere, 2 préethmoïdes, 1 (2) hypoethmoïde(s),
1 supraethmoïde, 2 ethmoïdes latéraux, 2 nasaux.

- région optique

2 frontaux, 2 supraorbitaires, 2 lacrymaux, 2 dermo-
sphénotiques, 5 paires d'infra-orbitaires, 1 orbito-
sphénoïde, 2 pleurosphénoïdes, 1 parasphénoïde.

- région otique

2 pariétaux, 2 épitiques, 2 ptérotiques, 2 prootiques,
2 sphénotiques.

- région occipitale

1 supraoccipital, 2 exoccipitaux, 1 basioccipital

Splanchnocrâne

- arc mandibulaire (+ reste de l'arc prémandibulaire)

2 palatins, 2 entoptérygoïdes, 2 métaptérygoïdes,
2 ectoptérygoïdes, 2 carrés, 2 prémaxillaires,
2 maxillaires, 1 rostral, 2 préethmoïdes 2, 2 dentaires,
2 rétroarticulaires, 2 angulaires, 2 coronomeckéliens,

2 cartilages de Meckel, 2 préoperculaires (nous plaçons ici le préoperculaire car le canal sensoriel qu'il porte, prolonge le canal mandibulaire).

- arc hyoïdien et opercule

2 hyomandibulaires, 2 symplectiques, 2 interhyaux, 2 cératohyaux postérieurs (anciennement épihyaux), 2 cératohyaux médians, 2 paires d'hypohyaux, 1 basihyal, 1 sublingual, 3 paires de rayons branchiostèges, 2 operculaires, 2 sous-operculaires, 2 interoperculaires, 1 urohyal.

- arcs branchiaux

- basibranchial : trois pièces osseuses et une plaque cartilagineuse entre les moitiés gauche et droite de la corbeille branchiale
- hypobranchial : une paire aux quatre premiers arcs
- cératobranchial : une paire par arc
- épibranchiaux : une paire aux quatre premiers arcs
- pharyngobranchiaux : deux paires de pièces ossifiées plus des pièces cartilagineuses

Ceinture scapulaire

2 posttemporaux, 2 supracleithra, 2 cleithra, 2 coracoïdes, 2 scapulas, 2 postcleithra, 4 paires de radiaux.

Appareil de Weber

2 tripus, 2 intercalaires, 2 scaphia, 2 claustra, 2 ossa suspensoria, 4 premières vertèbres.

B. Commentaires sur le neurocrâne

Région ethmoïdienne

De part et d'autre du prévomer se trouvent des préethmoïdes (figures 4 et 5) qui n'existent pas ou ne sont pas individualisés chez les Characoidei (WEITZMAN, 1962, 1964; ROBERTS, 1966, 1969, 1973 a et b), ni chez les Gymnotoidei (CHARDON et DE LA HOZ, 1973; DE LA HOZ et CHARDON, 1975), ni chez les Siluriformes (SRINIVASACHAR, 1958; TAVOLGA, 1962; GAUBA, 1966, 1967, 1968, 1969, 1970; TAVERNE et ALULU, 1974). Chez ces derniers, le mésethmoïde se prolonge souvent en avant par une paire de "cornes" qui ne sont pas sans rappeler des préethmoïdes.

C'est au niveau des préethmoïdes que sont articulés deux ménisques de cartilage appelés "préethmoïdes 2" (figure 15) par RAMASWAMI (1955 a et b). Ils servent de joints d'articulation entre les maxillaires et le neurocrâne et sont peut-être homologues de cartilages submaxillaires. REGAN (1911) les situe entre les maxillaires et les palatins. RAMASWAMI (1955 a et b) montre chez les espèces qu'il décrit, les préethmoïdes 2 articulés sur le prévomer : il a sans doute mal situé la limite entre la lame prévomérianne et les préethmoïdes. Nos observations sur ces derniers os, sont d'ailleurs en accord avec celles de SAGEMEHL (1891). Chez certaines espèces comme *Coptostomabarbus wittei*, il y a deux paires de cartilage (DAVID, 1937; POLL, 1969).

Sur des coupes transversales au niveau des narines d'un jeune *G.gobio* (30mm) (figure 7), on observe deux ossifications verticales médianes séparées par du cartilage. A ce stade, ces os ne sont en contact ni avec le mince supraethmoïde ni avec le parasphénoïde ou le prévomer : ce sont très probablement des hypoethmoïdes. Chez l'adulte, ils sont collés dorsalement au supraethmoïde et ventralement au prévomer.

Région optique

Le toit de la région optique est constitué par les frontaux bordés en avant par les supraorbitaires. Il n'y a pas de fontanelle (figure 4) contrairement à ce que RAMASWAMI (1955 a) observe chez un grand nombre d'espèces qu'il groupe, comme *G.gobio*, dans la sous-famille des Gobioninae. Le septum interorbitaire est complètement ossifié sauf au niveau de la fenêtre optique (figure 6) : il est formé par l'orbitosphénoïde, par le pleurosphénoïde percé par les rameaux ophtalmiques des nerfs trijumeau et facial (figure 9, 10 A), et par le parasphénoïde qui forme en arrière le plancher du myodome postérieur (figure 9) et qui est percé par les carotides internes.

La série infra-orbitaire comprend un lacrymal très allongé (figure 2) sans doute fusionné à l'antorbitaire, trois os sous-orbitaires et un dermosphénotique réduit à son composant dermo (chez *Cyprinus carpio*, le composant membrano est bien développé (GREGORY, 1932)), l'exemplaire de *G.gobio* représenté sur la figure 2 a cinq infra-orbitaires : il s'agit d'une anomalie qui provient probablement de la division en deux du dermosphénotique et du dernier infra-orbitaire.

Régions otique et occipitale

Les régions otique et occipitale forment la boîte crânienne proprement dite. Le pariétal, chez *G.gobio*, comme chez un grand nombre de Cyprinidae étudiés par RAMASWAMI (1955 a et b), par HARRINGTON (1955) et par LEKANDER (1949), n'est associé qu'au canal supratemporal (figure 4). Par contre, chez *Leuciscus rutilus* (d'après DEVILLERS, 1958), chez *Alburnus alburnus* (d'après LEKANDER, 1949), comme chez *Chondrostoma nasus* que nous avons observé, le pariétal porte aussi une portion du canal supraorbitaire. Cette dernière disposition est sans doute archaïque : elle existe en effet chez de nombreux Characoidei (WEITZMAN ,

1962; ROBERTS, 1969, 1973 a et b) et chez des Actinoptérygiens primitifs comme chez les Leptolepidae (DAGET, 1964; NYBELIN, 1974). Chez *G.gobio*, le canal supratemporal est soudé, dans sa partie médiane, au supraoccipital (figure 4). Cette particularité semble, d'après RAMASWAMI (1955 a et b), peu fréquente chez les Cyprinidae, dont le canal supratemporal n'est généralement soudé qu'au pariétal. Les extrémités gauche et droite du conduit du canal supratemporal sont constituées chacune par un petit os extrascapulaire, réduit au composant dermo, indépendant du ptérotique (figure 4). A notre connaissance, cette particularité est unique chez les Cyprinidae. La face postérieure du neurocrâne montre des fosses posttemporales peu profondes et deux larges fenêtres occipitales comme chez tous les Cyprinidae (figure 8) : nous n'avons pu déterminer leur fonction. La sortie du sinus impar perilymphaticus hors du neurocrâne est remarquable. En effet, chez les Siluriformes (CHARDON, 1968), les Characoidei (WEITZMAN, 1962, 1964; ROBERTS, 1969) et les Gymnoidei (DE LA HOZ et CHARDON, en préparation) le sinus sort du neurocrâne par un orifice unique situé au milieu du plancher du foramen et dont le toit est uniquement constitué par la jonction des exoccipitaux; chez *G.gobio*, le sinus impar perilymphaticus sort par deux orifices situés sur les bords du plancher du foramen magnum (figure 4) : le toit de chacun de ces orifices est formé par un seul exoccipital. Ce caractère semble n'avoir été observé que par SAGEMEHL (1891) et CHRANILOV (1927). Enfin, *G.gobio* n'a pas d'intercalaire (figures 5, 6, 8). RAMASWAMI (1955 a et b) n'en indique pas chez les espèces qu'il a étudiées. SAGEMEHL (1821) par contre, le trouve notamment chez *Barbus barbatus*, *Cyprinus carpio* et *Tinca tinca*. A la face ventrale des régions otique et occipitale, il y a une profonde fosse qui laisse apparaître l'épiotique (figure 5). Le myodome postérieur est bien développé (figure 9); son toit est formé par le pont prootique tandis que les côtés et le plancher sont constitués par le parasphénoïde (figure 9). Il y a chez *G.gobio*, comme chez d'autres

Cyprinidae (RAMASWAMI, 1955 a et b) un canal aortique creusé dans le processus postérieur (figures 4, 9). La présence d'un canal aortique creusé dans le basioccipital est d'après TAVERNE (1973), assez rare chez les Téléostéens et serait un caractère archaïque. Cependant, dans le cas de *G.gobio*, il est plus raisonnable de penser que ce serait une formation secondaire en rapport avec l'insertion des muscles de l'appareil masticateur pharyngien. En effet, les Characoidei, parmi lesquels doit être très probablement recherchée l'origine des Cyprinoidei ne possèdent pas ce canal aortique (WEITZMAN, 1962, 1964; ROBERTS, 1969, 1973 a et b).

Le basioccipital et les exoccipitaux forment les parois de la cavité qui abrite la lagena tandis que le saccule et l'utricule sont logés dans les creux du prootique (figure 9). Ce dernier os a une importance toute particulière en Ichthyologie. En effet, il abrite la chambre trigémino-faciale et est percé par de nombreux nerfs (figure 10). La chambre trigémino-faciale de *G.gobio*, contrairement à celle qu'imagine TAVERNE (1971 b) chez un Téléostéen primitif, n'a pas de pars jugularis et de pars ganglionaris distinctes l'une de l'autre. La commissure latérale n'est pas doublée par un processus ascendant du parasphénoïde comme c'est le cas chez les Mormyriiformes (TAVERNE, 1971). La veine jugulaire pénètre dans le neurocrâne par le foramen postérieur de la chambre trigémino-faciale et en sort par le foramen antérieur (figure 10). Ces deux foramens sont percés dans le prootique. La disparition de la pars jugularis, qui vient d'être décrite, semble commune à tous les Cyprinidae (RAMASWAMI, 1955 a et b; HARRINGTON, 1955) et chez un characin jeune, *Hepsetus odoe* (d'après BERTMAR, 1953). Par contre, nous sommes surpris d'apprendre par RAMASWAMI (1953) que la veine jugulaire pénètre dans le neurocrâne au niveau de l'exoccipital chez les Cobitidae notamment. Les rameaux buccal et palatin du nerf facial quittent le neurocrâne par le foramen postérieur de

la chambre trigémino-faciale (figure 10). Le rameau palatin perce ensuite le parasphénoïde et pénètre dans le myodome postérieur pour en sortir entre les yeux (figure 10). Sur le schéma de Téléostéen primitif présenté par TAVERNE (1971), les deux rameaux quittent le neurocrâne par un autre foramen et chez *Hepsetus odoe* jeune (BERTMAR, 1963), les rameaux nerveux sortent en avant de la commissure latérale.

Par le foramen postérieur de la chambre trigémino-faciale, sort également le ramus lateralis accessorius du nerf facial (figure 10). Il ne perce ni l'hyomandibulaire, comme chez *Nemacheilus luigi* (d'après FREIHOFER, 1963), ni le supraoccipital comme chez *Silurus glanis* (d'après JUGE, 1899) et chez *Bagarius bagarius* (d'après MANORAMA, 1964). Le ramus lateralis accessorius est peut-être l'homologue du dorsalis cutaneus décrit par TAVERNE (1971) chez les Mormyriiformes. Un rameau du système nerveux sympathique sort du canal aortique et s'anastomose aux rameaux des nerfs trijumeau et facial. Ce nerf semble être celui observé par YOUNG (1931) chez *Uranuscopus scaber*.

Les nerfs oculo-moteurs commun III et externe VI de *G.gobio* quittent le neurocrâne par un orifice unique situé entre le prootique et le pleurosphénoïde (figure 10). Chez *Hepsetus odoe* jeune (BERTMAR, 1963), les deux nerfs sont éloignés l'un de l'autre et sur le schéma d'un Téléostéen primitif de TAVERNE (1971 b), les nerfs III et VI sortent par deux foramens distincts percés dans le pleurosphénoïde.

Ainsi, bien que nous ne disposions que de peu d'éléments de comparaison, la chambre trigémino-faciale de *G.gobio* ne semble pas primitive : il n'y a pas en effet de conduit pour la veine jugulaire et le nombre de foramens par lesquels les nerfs quittent le neurocrâne est assez réduit.

C. Commentaires sur le splanchnocrâne

Pièces buccales

La bouche est édentée, comme chez tous les Cyprinoidei (REGAN, 1911); les mâchoires sont recouvertes par une lame cornée coupante. Les maxillaires sont superposés aux prémaxillaires (figures 1, 2). En avant, ils sont fourchus et chevauchent les prémaxillaires (figure 15). Ces derniers sont en relation par un ligament avec le rostral (figures 15, 18 et 19), parfois appelé supramaxillaire (FIEBIGER, 1937). La mâchoire supérieure dépasse la mandibule. Celle-ci, constituée par les dentaires, angulaires et rétro-articulaires, montre à la face interne une protubérance antérieure située dans le prolongement du cartilage de Meckel : il s'agit sans doute du reste d'un mento-meckélien (figure 13) comme ALLIS (1891) en a observé un chez *Amia calva*.

La bouche de *G. gobio* comme, à notre connaissance, celle de tous les Cyprinoidei (RAMASWAMI, 1948, 1952, 1953, 1955; HARRINGTON, 1955) est dite protractile, c'est-à-dire que la mâchoire supérieure peut être projetée en avant grâce à la disposition et à la mobilité des maxillaires et des prémaxillaires superposés, associés au rostral (figures 1, 2).

Une bouche non protractile présente généralement un prémaxillaire petit, fixé au neurocrâne, suivi d'un maxillaire capable d'être abaissé : cette disposition est celle rencontrée chez la plupart des Characoidei, bien que chez certains d'entre eux la tendance à la formation d'une bouche protractile soit manifeste; en effet le prémaxillaire peut dans certains cas tourner quelque peu autour du neurocrâne et une partie du maxillaire est superposée au prémaxillaire (ALEXANDER, 1965; ROBERTS, 1966, 1969, 1973 a et b; WEITZMAN, 1962, 1964). Chez d'autres Characoidei comme *Leporinus friderici* et *Anisitia notata*, la mobilité

du maxillaire et du prémaxillaire est assez grande (ALEXANDER, 1965). Enfin, le genre *Bivibranchia* a acquis une bouche protractile très particulière et unique chez les Ostariophysii et les Téléostéens (GERY, 1962).

Les Clupéiformes comme *Clupea harengus* ont, eux aussi, réalisé un début de bouche protractile par l'acquisition de possibilités de déplacement des maxillaires et prémaxillaires (KIRCHHOFF, 1958).

A côté du type cyprin, que l'on peut observer chez *G.gobio*, les Acanthoptérygiens et les Paracanthoptérygiens (tels que GREENWOOD et al. les ont définis en 1966) ont construit un second modèle très répandu de bouche protractile avec un maxillaire et un prémaxillaire superposés (figure 25); il n'y a pas de rostral, par contre le processus ascendant des prémaxillaires est très développé et peut glisser sur le prévomer (ALEXANDER, 1967; GOEDEL, 1974 a et b; OSSE, 1969; ROSEN et PATTERSON, 1969; CHARDON et VANDEWALLE, 1971; VANDEWALLE, 1971, 1972). Ainsi, les deux seuls types de bouche protractile qui connaissent un grand développement, sont ceux où la superposition des maxillaires et prémaxillaires engendre de grandes possibilités de déplacements de ces os, indépendamment les uns des autres.

Suspensorium (ou arc palatin) et repli operculaire

Il est suspendu en arrière au prootique, au ptérotique et au sphénotique par l'hyomandibulaire (figures 2, 5) et en avant à l'ethmoïde latéral par l'entoptérygoïde (figures 2, 3, 5). Chez un grand nombre de Characoidei, c'est le palatin et non l'entoptérygoïde qui est articulé au neurocrâne (ALEXANDER, 1964). La surface d'articulation de l'hyomandibulaire n'est pas rectiligne et n'est pas dans un plan frontal, orientée dans la direction du point d'attache de l'entoptérygoïde au neurocrâne (figure 5).

Les rameaux hyoïdien, mandibulaire et operculaire du nerf facial et le rameau operculaire du trijumeau percent l'hyomandibulaire par la face interne (figure 10). Seule la branche mandibulaire le quitte par la face externe.

L'hyomandibulaire est relié au reste du suspensorium par une bande de cartilage souple (figure 14). Dans le prolongement de cette bande se trouve le symplectique : il se prolonge sous le carré et se termine par une pointe cartilagineuse (non représentable sur les dessins).

L'ectoptérygoïde n'est pas très étroitement uni au carré, mais il est accolé à l'entoptérygoïde.

Au centre de l'arc palatin existe une grande plage de cartilage : elle se prolonge sous l'entoptérygoïde jusqu'à l'articulation de ce dernier avec le palatin (figure 14), ce qui est exceptionnel chez un Téléostéen.

Le palatin est mobile par rapport au reste du suspensorium. Il est articulé en arrière à l'entoptérygoïde (figure 14), au milieu du préethmoïde (figures 5, 14), et en avant au maxillaire (figure 15).

L'opercule ne présente pas de particularité. Rappelons cependant que l'operculaire porte dorsalement une petite portion du canal préoperculaire, comme chez tous les Cyprinidae (figures 2, 3).

Barres hyoïdiennes

Un sublingual, ménisque mi-osseux, mi-cartilagineux que NELSON (1969) a décrit chez d'autres espèces, sépare ventralement les barres hyoïdiennes (figure 11). D'après NELSON (1969) d'ailleurs, certains Cyprinoidei peuvent posséder jusqu'à quatre sublinguaux.

Nous avons décrit 2 hypohyaux ce qui correspond à l'ancienne nomenclature (figure 11). Nous n'avons pu, en effet, reconnaître avec certitude quel os est le cératohyal

antérieur. Entre les deux hypohyaux se trouve le foramen de l'artère hyale (figure 12).

Arcs branchiaux

Les quatre premiers arcs branchiaux sont complets sauf au niveau des pharyngobranchiaux (figure 12). En effet, particularité exceptionnelle, les hypobranchiaux du quatrième arc existent, à l'état cartilagineux (figure 12). Seul NELSON (1969) en a décrit chez *Misgurnus anguillicaudatus*, Cyprinoidei de la famille des Cobitidae. Des quatrième hypobranchiaux ossifiés, existent chez *Amia calva* (NELSON, 1969).

Dorsalement, la corbeille branchiale ne présente que deux pharyngobranchiaux ossifiés chez *G.gobio*, en arrière desquels se trouvent deux plaques de cartilage (figure 12) : ce sont peut-être un ou deux pharyngobranchiaux non ossifiés; cette situation est celle décrite par NELSON (1969) chez *Cyprinus carpio*; chez *Leuciscus cephalus* (d'après HOLTSSVOOGT, 1965) il y a trois pharyngobranchiaux distincts tandis que chez *Gobiobotia papenheini* (d'après RAMASWAMI, 1955 b), il n'y en a qu'un. Il est, nous semble-t-il, hasardeux de vouloir définir l'appartenance de ces pharyngobranchiaux à un arc.

En arrière du troisième basibranchial, il y a une bande de cartilage qui ne s'arrête pas au niveau du quatrième arc comme le décrit RAMASWAMI (1955 a et b), chez les espèces qu'il a étudiées; elle se prolonge jusqu'aux cinquièmes cératobranchiaux ou os pharyngiens (figure 12).

Ceux-ci portent, comme chez tous les autres Cyprinidae, les seules dents de *G.gobio*. Dorsalement entre les os pharyngiens, il existe une plaque dure dite masticatrice, accolée à la partie élargie du processus postérieur du basioccipital (figure 24).

D. Commentaires sur la ceinture scapulaire

Nous n'avons trouvé que très peu d'informations sur la ceinture scapulaire des Cyprinoidei. Quelques renseignements nous sont fournis par REGAN (1911) et par BERTIN et ARAMBOURG (1958).

La ceinture scapulaire de *G.gobio* est très semblable à celle des Characoidei (ROBERTS, 1966, 1969, 1973 a et b; WEITZMAN, 1962, 1964). La différence essentielle réside dans le fait qu'il n'y a qu'un postcleithrum chez *G.gobio* (figure 40), alors qu'il y en a trois chez les Characoidei.

E. Commentaires sur l'appareil de Weber

Il existe de nombreux travaux sur l'appareil de Weber des Ostariophysi, notamment ceux de BRIDGE et HADDON (1894), CHRANILOV (1927, 1929), NELSON (1948), ALEXANDER (1962, 1964) et plus récemment ceux de CHARDON (1966, 1968). Parmi eux, quelques-uns apportent une explication fonctionnelle de cet appareil (ALEXANDER, 1962, 1964; CHARDON, 1966, 1968). Nous nous proposons de décrire les pièces de l'appareil de Weber et des structures connexes qui peuvent avoir un rapport mécanique avec le neurocrâne.

L'appareil de Weber de *G.gobio* (figures 16, 17), comme celui des autres Ostariophysi en général, est constitué de deux chaînes mobiles de quatre osselets, le claustrum, le scaphium, l'intercalaire et le tripus, situées de part et d'autre des quatre premières vertèbres (figure 10). La première vertèbre est réduite à son corps vertébral et aux basiventraux qui développent chacun un processus latéral. Ses basidorsaux sont les scaphia au-dessus desquels se trouvent les claustra, supradorsaux transformés (ROSEN et GREENWOOD, 1970).

Les corps des deuxième et troisième vertèbres sont fusionnés (figure 17). De la deuxième vertèbre, il ne reste que le corps vertébral et les basiventraux qui portent un processus latéral. Les basidorsaux forment les intercalaires (ROSEN et GREENWOOD, 1970). La troisième vertèbre a un arc neural, une neuracanthé et un corps vertébral; ses basiventraux et leur côte sont complètement soudés pour former les tripus (ROSEN et GREENWOOD, 1970); il y a un supraneural, en avant de la neuracanthé; les basiventraux sont fusionnés à leur côte et forment les os suspenseurs au niveau desquels est accrochée la vessie natatoire.

3. MUSCULATURE

La description de la musculature sera plus complète que celle de l'ostéologie car la littérature est moins abondante à ce sujet. De plus, il est important de définir avec précision les insertions de certains muscles que l'icographie ne peut toujours indiquer clairement.

La musculature branchiale pose des problèmes de nomenclature. Les auteurs (par exemple DIETZ, 1912; TAKAHASI, 1925; MATTHES, 1963; HOLTSMVOOGT, 1965) ne sont pas d'accord, notamment sur les noms des muscles. Nous excluons de notre propos toute discussion sur cette matière car nous manquons de données embryologiques. Nous nous en tiendrons aux noms que nous avons déjà utilisés (VANDEWALLE, 1972).

A. Liste des muscles et de leurs insertions

(excepté les muscles de l'oeil)

Voir TABLEAU I : p 24 à 28.

A. TABLEAU I : LISTE DES MUSCLES ET DE LEURS INSERTIONS (excepté les muscles de l'oeil)

NOMS DES MUSCLES	renvois aux figures	INSERTIONS PROXIMALES	INSERTIONS DISTALES
<p>Muscles qui relient les mâchoires au suspensorium</p> <ul style="list-style-type: none"> - premier adducteur de la mandibule 	<p>18, 20, 21</p>	<p>préperculaire, bord inférieur du symplectique et du carré</p>	<p>maxillaire</p>
<ul style="list-style-type: none"> - deuxième adducteur de la mandibule 	<p>18</p>	<p>préperculaire, hyomandibulaire, métaptérygoïde, symplectique</p>	<p>dentaire et angulaire</p>
<ul style="list-style-type: none"> - troisième adducteur de la mandibule 	<p>13, 19</p>	<p>métaptérygoïde</p>	<p>corono-meckélien</p>
<ul style="list-style-type: none"> - adducteur ω de la mandibule 	<p>13</p>	<p>tendon qui prolonge le troisième adducteur de la mandibule</p>	<p>angulaire et corono-meckélien</p>
<p>Muscles qui joignent le suspensorium au neurocrâne</p> <ul style="list-style-type: none"> - adducteur de l'arc palatin et de l'hyomandibulaire 	<p>18, 21</p>	<p>parasphénoïde et prootique</p>	<p>entoptérygoïde, métaptérygoïde et hyomandibulaire</p>
<ul style="list-style-type: none"> - élévateur de l'hyomandibulaire 	<p>18</p>	<p>sphénotique</p>	<p>hyomandibulaire</p>

<p><u>Muscles qui joignent l'opercule au neurocrâne</u></p> <ul style="list-style-type: none"> - dilatateur de l'opercule 18 - élévateur de l'opercule 18, 21 - adducteur de l'opercule 18, 21 	<p>sphénotique, frontal et ptérotique</p> <p>ptérotique</p> <p>prootique</p>	<p>face interne de la région dorsale antérieure de l'operculaire</p> <p>région dorsale interne de l'operculaire</p> <p>face interne dorsale de l'operculaire</p>
<p><u>Muscles de la face ventrale</u></p> <ul style="list-style-type: none"> - géniohyoïdien antérieur 20 - géniohyoïdien postérieur 20 - hyochoïdien médian 20 - premier hyochoïdien latéral 20 - second hyochoïdien latéral 20 - sternohyoïdien 20 - intermandibulaire 20 	<p>dentaire</p> <p>aponévrose qui le sépare du géniohyoïdien antérieur</p> <p>aponévrose entre les muscles hyoïdiens médians gauche et droit</p> <p>premier rayon branchiostège</p> <p>deuxième rayon branchiostège</p> <p>urohyal</p> <p>dentaire gauche</p>	<p>aponévrose qui le sépare du géniohyoïdien postérieur</p> <p>céraphoïdies médian et postérieur</p> <p>face interne de chacun des rayons branchiostèges et du sous-operculaire</p> <p>deuxième rayon branchiostège</p> <p>troisième rayon branchiostège</p> <p>cleithrum et aponévrose qui le sépare de la musculature ventrale et de la musculature externe de la ceinture scapulaire</p> <p>dentaire droit</p>

<p><u>Muscles qui joignent la corbeille branchiale à la ceinture scapulaire</u></p> <ul style="list-style-type: none"> - pharyngo-claviculaire - coraco-branchial postérieur - coraco-branchial antérieur 	<p>23 22 23</p>	<p>cleithrum cleithrum cleithrum</p>	<p>cinquième cératobranchial cinquième cératobranchial quatrième cératobranchial</p>
<p><u>Muscles qui joignent la corbeille branchiale au neurocrâne</u></p> <ul style="list-style-type: none"> - élévateur externe du premier arc - élévateur externe du deuxième arc - élévateur interne du premier arc - élévateur interne du deuxième arc - élévateur du troisième arc - élévateur du quatrième arc - élévateur du cinquième arc - rétracteur postérieur 	<p>23 23 23 23 23 23 23 22, 23</p>	<p>prootique prootique prootique prootique prootique prootique prootique, épiotique processus postérieur du basioccipital</p>	<p>premier épibranchial deuxième épibranchial premier pharyngobranchial second pharyngobranchial troisième épibranchial quatrième épibranchial cinquième cératobranchial bord postérieur du cinquième cératobranchial</p>

Muscles intrinsèques des arcs branchiaux			
- oblique ventral du premier arc	22	premier hypobranchial	premier cératobranchial
- oblique ventral du deuxième arc	22	deuxième hypobranchial	deuxième cératobranchial
- oblique ventral du troisième arc	22	troisième hypobranchial, troisième basibranchial et aponévrose qui le sépare de son vis-à-vis	troisième cératobranchial
- oblique ventral' du premier arc	22	premier et deuxième basibranchiaux et aponévrose qui le sépare de son vis-à-vis	premier cératobranchial
- oblique ventral' du deuxième arc	22	deuxième et troisième basibranchiaux et aponévrose qui le sépare de son vis-à-vis	deuxième cératobranchial
- droit	22	quatrième cératobranchial	troisième hypobranchial
- droit commun	22	cinquième cératobranchial	troisième hypobranchial
- obturateur de la quatrième fente	22	cinquième cératobranchial	quatrième cératobranchial
- transverse ventral	22	cinquième cératobranchial gauche	cinquième cératobranchial droit
- premier oblique dorsal	24	troisième épibranchial	deuxième pharyngobranchial
- deuxième oblique dorsal	24	quatrième épibranchial	deuxième pharyngobranchial
- premier interarchien	24	premier épibranchial	deuxième épibranchial
- deuxième interarchien	24	deuxième épibranchial	troisième épibranchial
- troisième interarchien	24	troisième épibranchial	quatrième épibranchial
- adducteur du premier arc	23	premier cératobranchial	premier épibranchial

<p>- adducteur du deuxième arc - adducteur du troisième arc - adducteur du quatrième arc</p>		<p>deuxième cératobranchial troisième cératobranchial quatrième cératobranchial</p>	<p>deuxième épibranchial troisième épibranchial quatrième épibranchial</p>
<p><u>Muscle de l'oesophage</u> - sphincter de l'oesophage</p>	<p>2 2</p>		
<p>Musculature du tronc Musculature épaxiale Musculature latérale Musculature hypaxiale</p>	<p>18, 19</p>	<p>supraoccipital, épitotique, exoccipital ptérotique, exoccipital, cleithrum cleithrum et aponévrose entre elle et le sternohyoïdien</p>	<p>myocommes et vertèbres myocommes, vertèbres et côtes myocommes et côtes</p>

B. Commentaires

Muscles qui relient les mâchoires au suspensorium

Le premier adducteur de la mandibule (figure 18) large et étalé en arrière, plus étroit et plus épais en avant, est inséré sur le maxillaire par deux tendons croisés. Chez *Cyprinus carpio*, le muscle est divisé en deux parties α et β qui correspondent chacune à un tendon (VETTER, 1878; TAKAHASI, 1925; BALLINTIJJN, 1969 a). Le premier adducteur n'est inséré sur le maxillaire que par un tendon chez *Labeo radita* et *Cirrhina nuripale* (d'après DATTA MUNSHI et SINGH, 1967) et *Abramis sp.* (EATON, 1935). Le second adducteur est recouvert en grande partie par le premier (figure 18); il s'attache sur le bord postérieur du dentaire et de l'angulaire. Le troisième adducteur de la mandibule est un muscle fin (figure 19). En arrière, ses fibres s'imbriquent dans celles du deuxième adducteur; en avant, il est prolongé par un large mais très fin tendon triangulaire (figure 19) qui se fixe sur le coronomeckélien (figure 13). A la face interne de la mandibule, le tendon sert d'insertion à l'adducteur (figure 13). Il est intéressant de remarquer que chez la plupart des espèces de Characoidei étudiés par ALEXANDER (1965), les adducteurs I, II et III de la mandibule s'insèrent tous sur la mâchoire inférieure.

ALEXANDER (1965) montre cependant que chez *Leporinus friderici* et *Anisitia notata*, le premier adducteur s'insère sur le maxillaire : le fait est sans doute à rapprocher de l'acquisition d'une bouche presque protractile chez ces deux espèces. Chez les Acanthoptérygiens qui ont également une bouche protractile, le premier adducteur de la mandibule est situé au-dessus du deuxième et est inséré par un tendon, à la face interne du maxillaire (figure 25).

Muscles qui relient le suspensorium au neurocrâne

L'élévateur de l'hyomandibulaire est un muscle épais tandis que son antagoniste, l'adducteur de l'arc palatin et de l'hyomandibulaire est beaucoup plus grêle (figures 18, 21), très fin en avant, il s'épaissit quelque peu vers l'arrière. Ce dernier muscle est inséré d'une part sur le bord ventral du parasphénoïde et sur le prootique, d'autre part sur la face interne et externe de l'entoptérygoïde et du métaptérygoïde et sur le côté interne de l'hyomandibulaire (figures 18, 21). Il n'y a pas d'adducteur de l'hyomandibulaire individualisé chez *G.gobio* comme chez *Labeo rohita* et *Cirrhina urigata* étudiés par DATTA MUNSHI et SINGH (1967).

Muscles qui relient l'opercule au neurocrâne

L'élévateur de l'opercule (figures 18, 21) est fin et unique alors que chez les deux espèces étudiées par DATTA MUNSHI et SINGH (1967) il est constitué de deux parties distinctes.

Le dilateur de l'opercule (figure 18) chez *G.gobio* n'est divisé ni comme chez *Cyprinus carpio* en dilateurs dorsal et ventral (BALLINTIJSN, 1969 a), ni comme chez *Labeo rohita* en dilateurs profond et superficiel (DATTA MUNSHI et SINGH, 1967). Chez *G.gobio*, le muscle a un aspect penné (figure 18); les fibres externes sont dans un plan parasagittal et progressivement de l'extérieur vers l'intérieur et d'avant en arrière, elles s'orientent dans un plan transversal.

Enfin, l'adducteur de l'opercule est presque perpendiculaire à l'operculaire (figures 18, 21).

Muscles de la face ventrale

L'intermandibulaire, de petite taille est le seul

muscle impair de la tête de *G.gobio* (figure 20).

Le géniohyoïdien, aussi appelé protracteur hyoïdien (BALLINTIJN, 1969 a) ou interhyoïdien (GREENWOOD, 1971), est divisé en un faisceau antérieur et un postérieur (figure 20). Le premier est cylindrique, le second s'aplatit progressivement, d'avant en arrière, et s'insère sur la face externe des deux cératohyaux postérieurs. Ce n'est donc pas un muscle constitué par un seul faisceau comme chez *Barbus barbus* (d'après VETTER, 1871). Chez *Cyprinus carpio*, comme le montre TAKAHASI (1965), la division en faisceaux est différente. L'hyohyoïdien est divisé en deux parties : il y a de petits faisceaux de fibres qui relient deux rayons branchiostèges successifs et qui constituent les hyohyoïdiens latéraux et une grande lame musculaire insérée très loin sous l'opercule et dénommée hyohyoïdien médian (figure 20); ce dernier muscle est divisé en une partie supérieure et une inférieure chez *Pseudogobio esocimus* (d'après TAKAHASI, 1925). Enfin, le sternohyoïdien (figure 20) est un muscle complexe difficile à délimiter à cause de ses rapports étroits avec la musculature ventrale.

Muscles qui relient la corbeille branchiale à la ceinture scapulaire

L'unique pharyngo-claviculaire est un muscle large (figure 23), mais plat; MATHES (1963) décrit chez les deux genres *Barilius* et *Barbus* un pharyngo-claviculaire superficiel et un profond; par contre chez les *Labeo*, le muscle profond est absent, comme chez *G.gobio*. Le muscle coraco-branchial postérieur est fin et prolongé par un tendon alors que le coraco-branchial antérieur est presque cylindrique.

Muscles qui relient la corbeille branchiale au neurocrâne

Cette musculature est constituée par les muscles élévateurs des arcs branchiaux et le puissant rétracteur postérieur du cinquième arc (figure 23). Ceux des quatre premiers arcs sont cylindriques et sveltes, celui du cinquième arc est massif et est inséré jusque sur l'épionotique au fond de la dépression otique ventrale du neurocrâne. MATTHES (1963) signale à juste titre que TAKAHASI (1925) et tous ceux qui ont adopté ses vues, comme LE DANOIS (1958), ont confondu le dernier muscle avec le trapèze d'autres Téléostéens. D'après nos observations, le trapèze n'existe pas chez *G.gobio*. Nous n'avons pas trouvé, chez *G.gobio*, le muscle trochléaire ni l'élévateur interne (ou externe) du quatrième arc que HOLTSVOOGT (1965) a décrit chez *Leuciscus cephalus*.

Musculature intrinsèque de la corbeille branchiale

TAKAHASI (1925) décrit chez les Cyprinidae trois obliques ventraux au niveau des premier et deuxième arcs et deux au niveau du troisième arc, alors que *G.gobio* en a un de moins par arc (figure 22). Les muscles supplémentaires décrits par TAKAHASI (1925) sont situés à la place des ligaments li 36, li 37, li 39 et li 40 de *G.gobio*. Les muscles que nous avons appelés obliques ventraux 1', 2' et 3 sont attachés non seulement sur les basibranchiaux, mais aussi sur l'aponévrose qui les sépare de leur vis-à-vis : ce sont donc aussi des transverses branchiaux.

Le reste de la musculature branchiale intrinsèque est celle décrite par HOLTSVOOGT (1965) chez *Leuciscus cephalus*.

4. LIGAMENTS

Nous appelons ligament un ensemble de fibres organi-

sées qui relient deux ou plusieurs pièces squelettiques et les rendent solidaires les unes des autres lors des différents mouvements réalisés au niveau de la tête.

La connaissance de la position de ces ligaments est indispensable pour toute interprétation correcte des mouvements d'ensemble de la charpente crânienne, et sera effectivement mise à profit lors de l'étude fonctionnelle.

Nous classons ces ligaments, en nous inspirant de DE LA HOZ et CHARDON (en préparation), en cinq catégories basées uniquement sur leur aspect extérieur :

type A : ligament plus long que large

type B : ligament plus large que long

type C : joint de fibres courtes ou très courtes

type D : ligament épais

type E : ligament fin.

Les numéros d'ordre sont arbitraires et se réfèrent uniquement au dessin. Les ligaments du type C ne sont généralement pas représentés sur les figures et ne portent donc pas de numéros. En raison de la variabilité des ligaments chez les Téléostéens, d'après les quelques espèces où ils sont totalement ou partiellement présentés (GERY, 1962; OSSE, 1969; LIEM, 1970; VANDEWALLE, 1972; GOEDEL, 1974 a et b; DE LA HOZ et CHARDON, en préparation), il est difficile de conserver la numérotation utilisée par les auteurs précédents.

Les seuls renseignements sur les ligaments de Cyprinidae nous sont apportés par FIEBIGER (1931), ALEXANDER (1966) et BALLINTIJN et al. (1972) et concernent la région buccale.

A. Liste des ligaments et de leurs insertions chez *Gobio gobio*

Voir TABLEAU II : p 34 à 40.

A. TABLEAU II : Liste des ligaments et de leurs insertions chez *Gobio gobio*

La première colonne reprend le nom de chaque ligament; la deuxième indique le type; la troisième le n° de chaque ligament utilisé sur les figures; la quatrième les figures où sont représentés les ligaments; la cinquième renvoi aux remarques qui suivent le tableau; enfin, les deux dernières colonnes indiquent les points d'insertion des ligaments.

LIGAMENTS	TYPE	N°	FIG.	REM.	INSERTIONS PROXIMALES	INSERTIONS DISTALES
<u>Ligaments des mâchoires</u>						
- prémaxillo-maxillaire	A D	2	18, 19 20, 21	17	prémaxillaire	maxillaire
- mandibulo-maxillaire	A D	4	19	1, 17	maxillaire	dentaire
- angulo-dentaire	A E	3	19		angulaire	dentaire
- interprémaxillaire	C				prémaxillaire gauche	prémaxillaire droit
- intermandibulaire	C				dentaire gauche	dentaire droit
<u>Ligaments insérés sur le rostral</u>						
- rostro-maxillaire	A E	9	15	18	ventralement et en avant maxillaire gauche (rostral)	maxillaire droit
- rostro-prémaxillaire	A D	11	15, 18 19	17	rostral	prémaxillaires gauche et droit
- palato-rostral	A E	8	15		palatin	rostral (latéro-ventrale-ment)
- ethmo-rostral	A D	10	15, 18 19	2	supraethmoïde	rostral (ventro-postérieurement)
<u>Ligaments insérés sur le lacrymal</u>						
- palato-lacrymal	B E	21	18		palatin	lacrymal

- ethmo-lacrimal	B D	20	18		ethmoïde latéral	lacrimal
- lacrymo-maxillaire	B D	22	18	6	lacrimal	maxillaire
<u>Ligaments qui relient le suspensorium aux mâchoires</u>						
- palato-maxillaire I	A D	5	15, 18, 19	3, 17	palatin	maxillaire
- palato-maxillaire 2	A D	6	15, 18, 19	3, 17	palatin	maxillaire
- quadrato-angulaire	C			4	condyle du carré	angulaire
<u>Ligament qui relie les mâchoires au neurocrâne</u>						
- ethmo-maxillaire		24	15	5, 6 17	préethmoïde	maxillaire
<u>Ligaments du suspensorium</u>						
- entoptérygoïdo-palatin	A D	15	13, 14	6	entoptérygoïde (face interne)	palatin (face interne)
- ectoptérygoïdo-palatin externe	A E	13	19	6	ectoptérygoïde	palatin
- ectoptérygoïdo-palatin interne	B E	14	14	6	ectoptérygoïde	palatin
- palatino-palatin	A E	7	15	6	palatin gauche	palatin droit
- symplectico-méaptérygoïdien	C			7	symplectique	méaptérygoïde
<u>Ligaments qui relient le suspensorium au neurocrâne</u>						
- hypoethmoïdo-palatin	B E	12	18, 19	6	hypoethmoïde	palatin

- préethmoïdo-palatin	A E	16	13	6, 17	préethmoïde	palatin
- ethmoïdo-entoptérygoïde	A D	18	19	6, 8, 17	ethmoïde latéral	entoptérygoïde
- paraspéthnoïdo-entoptérygoïde	A E	19	19, 21	6, 17	paraspéthnoïde	bord interne de l'entoptérygoïde
<u>Ligaments de l'opercule</u>						
- operculo-interoperculaire 1	A E	27	14		face interne de l'operculaire	face interne de l'interoperculaire
- operculo-interoperculaire 2	A E	29	14		face interne de l'operculaire	face interne de l'interoperculaire
- operculo-interoperculaire 3	C				zone de l'operculaire couverte par l'interoperculaire	interoperculaire (zone qui recouvre l'operculaire)
- operculo-sousoperculaire	C				operculaire (zone qui recouvre le sousoperculaire)	sousoperculaire (zone couverte par l'operculaire)
- sousoperculo-interoperculaire 1	B E	28	14		sousoperculaire (face interne)	interoperculaire (face interne)
- sousoperculo-interoperculaire 2	C				sousoperculaire (zone couverte par l'interoperculaire)	interoperculaire (zone qui recouvre le sousoperculaire)
<u>Ligament qui relie l'opercule au suspensorium</u>						
- operculo-hyomandibulaire	B E	30	14		operculaire (face interne)	condyle de l'hyomandibulaire
<u>Ligaments qui relient l'opercule à la mandibule</u>						
- interoperculo-mandibulaire	A D	25	14, 18, 19, 20, 21	9, 17	interoperculaire (face interne)	rétroarticulaire

<u>Ligaments insérés sur le préoperculaire</u>								
- operculo-préoperculaire	C			10		operculaire et interoperculaire	préoperculaire	
- préoperculo-hyomandibulaire	C					préoperculaire	hyomandibulaire	
- symplectico-préoperculaire	C	1	14	11		symplectique	} préoperculaire	
- quadrato-préoperculaire	C	1	14	11		carré		
<u>Ligaments de l'arc hyoïdien</u>								
- épihyalo-hyomandibulaire	A D	31	14	17		épihyal (cératohyal postérieur)	pointe ventrale de l'hyomandibulaire (face interne)	
- interhypohyal	C	34	11			hypohyal 1 gauche	hypohyal 1 droit	
- urohyalo-hypohyal	A D	32	11	17		urohyal	hypohyal 1	
- basihyalo-hypohyal	A E	33	11			basihyal	hypohyal 2	
- (les) branchiostégo-cérato-hyaux	C					rayons branchiostèges	cératohyal et épihyal (cératohyaux médian et postérieur)	
<u>Ligament qui relie la mandibule à l'arc hyoïdien</u>								
- hyoïdio-mandibulaire	A D	26	14	12, 17		épihyal (face externe partie postérieure)	rétroarticulaire	
<u>Ligaments qui relient l'arc hyoïdien aux arcs branchiaux</u>								
- hypohyalo-hypobranchial	A E	36	11			hypohyal 2	premier hypobranchial	
- basihyalo-basibranchial	B E	35	11			basihyal	premier basibranchial	

Ligaments des arcs branchiaux					
- transverses branchiaux	A D	42	22	premier hypobranchial gauche	premier hypobranchial droit
	A D	44	22	troisième hypobranchial gauche	troisième hypobranchial droit
	A D	45	22	cinquième cératobranchial gauche	cinquième cératobranchial droit
- interbranchiaux	A E	37	22	deuxième cératobranchial	premier hypobranchial
	A E	38	22	troisième hypobranchial	deuxième hypobranchial
	A E	39	22	troisième cératobranchial	deuxième hypobranchial
	A E	40	22	quatrième hypobranchial	troisième hypobranchial
- hypobranchialo-basibranchiaux	C	46	22	hypobranchial I	basihyal et basibranchial I
- interpharyngobranchial	A E	47	24	premier pharyngobranchial osseux	deuxième pharyngobranchial osseux
- cératobranchialo-basibranchial	B E	41	22	quatrième cératobranchial	quatrième basibranchial cartilagineux
- épibranchialo-cératobranchial	A D	50	24	quatrième épibranchial	cinquième cératobranchial
- pharyngo-transverse	A E	43	22	aponévrose des muscles transverses ventraux du cinquième arc	cinquième cératobranchial
Ligaments qui relient la corbeille branchiale au neurocrâne					
- parasphénoïdo-pharyngobranchial	A E	49	24	parasphénoïde	deuxième pharyngobranchial osseux
- pharyngien	A E	48	24	plaque masticatrice pharyngienne	cartilage qui prolonge les pharyngobranchiaux

<u>Ligaments du neurocrâne</u>								
- ethmo-nasal	C	23	18, 19		supraethmoïde et frontal frontal	nasal supraorbitaire		
- supraorbito-frontal	C							
<u>Ligaments en rapport avec la ceinture scapulaire</u>								
- épiotico-posttemporal	C		14		épiotique	posttemporal		
- supracleithro-posttemporal	C				supracleithrum	posttemporal		
- cleithro-supracleithrum	C		14		cleithrum	supracleithrum		
- vertébro-supracleithral	A E	51	16, 17 18, 19		processus latéral de la première vertèbre	supracleithrum		
<u>Ligaments en rapport avec l'appareil de Weber</u>								
- scaphio-intercalaire	A D	101	16		scaphium	intercalaire		
- tripo-intercalaire	A D	102	16		intercalaire	tripus		
- clauastro-supraneural	A E	103	16		claustrum	supraneural		
- tripo-vertébral	A D	104	17		tripus	région antérieure des os suspenseurs		
- tripo-suspenseur	A E	105	17		transformateur du tripus	région postérieure ventrale des os suspenseurs		
- cranio-supraneural	C	106	16		exoccipitaux	premier supraneural		
- oblique interneural	A D	107	16	15	quatrième arc neural	base du cinquième arc neural		
- cranio-vertébral 1	A E	108	16		corps de la première vertèbre	processus postérieur du basioccipital		
- cranio-vertébral 2	A E	109	16		corps de la deuxième vertèbre	processus postérieur du basioccipital		

- intervertébral	A E	111	17		processus latéral de la deuxième vertèbre	corps de la première vertèbre
- suspensorio-costal	A E	111	16		os suspenseur	cinquième côte
- intercostal	A D	113	16		d'une côte	à la suivante
- interneural	A E	114	16	16	quatrième neuracanthé	cinquième neuracanthé

B. Remarques

1. Le ligament li.4 est plus long que celui de *Cyprinus carpio* (d'après BALLINTIJJN et al., 1972).
2. Le ligament li.10 n'a pas chez *G.gobio* deux points d'attache sur le supraethmoïde comme chez *Idus idus* (d'après ALEXANDER, 1966).
3. Il n'y a qu'un ligament palato-maxillaire chez *Cyprinus carpio* (d'après BALLINTIJJN et al., 1972).
4. Le ligament quadrato-angulaire est une gaine de fibres courtes qui entoure l'articulation de la mandibule sur le carré.
5. L'ethmo-maxillaire est un manchon de fibres inséré d'une part sur le préethmoïde, d'autre part sur le maxillaire et qui entoure le préethmoïde 2.
6. Les ligaments li.7, li.12, li.13, li.14, li.15, li.16, li.18, li.19, li.22 et li.24 n'apparaissent pas tendus en dissection. Nous pensons qu'ils n'empêchent pas mais limitent les mouvements du palatin et de l'entoptérygoïde.
7. Le ligament symplectico-métaptérygoïdien complète la charnière cartilagineuse qui sépare le symplectique et le métaptérygoïde.
8. Le point d'attache dorsal (sur l'ethmoïde latéral) du ligament li.18 est plus externe que le ventral.
9. Le ligament li.25 semble exister chez de nombreux Téléostéens.
10. Le ligament operculo-préoperculaire est très souple.
11. Les deux ligaments symplectico-préoperculaire et quadrato-préoperculaire forment en fait le même ligament dont les fibres s'allongent progressivement d'arrière en avant.
12. Chez *Salmo gairdneri*, le ligament li.26 apparaît et est fonctionnel très tôt dans le développement embryonnaire (VERRAES, 1974).
13. Des ligaments du type de li.46, existent entre chaque

hypobranchial et entre les différentes pièces de la copula.

14. Ces deux ligaments empêchent tout mouvement.
15. Le ligament li.107 est très probablement l'homodyname des li.107' des vertèbres qui suivent. Les li.107' sont très probablement des li.107 partiellement ossifiés.
16. Le ligament li.113 n'est peut-être qu'un épaississement de la membrane qui joint deux neuracanthes successives. Une membrane du même type existe entre les côtes.
17. Les colorations à l'orcéine, à l'orcéine-picro-indigocarmin et à la fuschine-résorine ont mis en évidence que les ligaments li.2, li.9, li.10, li.16, li.18, li.19, li.24, li.31 et li.32 contiennent très peu de fibres élastiques, que les ligaments li.4, li.5, li.6, li.25 et li.26 en ont beaucoup, enfin que le ligament li.11 est formé d'un cylindre de fibres collagènes qui entoure de nombreuses fibres élastiques associées à quelques éléments collagènes.

5. ARTICULATIONS

Nous nous proposons de classer les articulations d'après leur aspect et leur forme et non d'un point de vue histologique : type C : articulation réalisée par l'intermédiaire d'un condyle;

type S : articulation réalisée par l'intermédiaire de surfaces incurvées autres qu'un condyle;

type E : articulation réalisée par l'intermédiaire d'épiphyse cartilagineuses;

type B : articulation indirecte réalisée par une pièce intermédiaire;

type F : articulation réalisée par l'intermédiaire de fibres uniquement.

VERRAES (communication personnelle) considère que deux os accolés l'un à l'autre et unis par des fibres extrêmement courtes, comme le prévomer et le parasphénoïde, sont articulés.

Etant dans l'impossibilité de matérialiser ce type d'articulation, nous ne le répertorions pas dans notre liste.

Nous y avons repris les articulations déjà citées à propos de la description ostéologique. Nous avons essayé de conserver les désignations de LIEM (1970) et de DE LA HOZ et CHARDON (en préparation). Nous avons indiqué entre parenthèses le type d'articulation et les figures qui y correspondent.

Il existe des fibres très courtes qui joignent les pièces des articulations de types C, S, E et B. Les articulations de types C et S sont probablement synoviales à deux exceptions près que nous signalons.

Liste des articulations

Les articulations de la tête de *G.gobio* sont les suivantes :

- l'articulation interprémaxillaire (type F; figures 20, 21) : les fibres qui unissent les prémaxillaires leur permettent d'être faiblement écartés;
- l'articulation maxillo-prémaxillaire (type F en arrière; type S, non synovial en avant; figure 15) : les maxillaires, attachés en arrière aux prémaxillaires par les ligaments li.2, les chevauchent en avant et en sont presque totalement indépendants;
- l'articulation intermandibulaire (type F; figures 20, 22) : il y a la possibilité d'un faible écartement des branches de la mandibule grâce aux fibres qui les unissent;
- l'articulation rostrale (type F; figures 15, 18, 19) : le rostral peut basculer en avant en ayant comme axe de rotation la région où sont attachés les ligaments li.8, li.9 et li.11;
- l'articulation crânio-maxillaire (type B; figure 15) : cette articulation réalisée par l'intermédiaire du préethmoïde 2, permet la rotation dans un plan vertical du maxillaire autour du préethmoïde;

- l'articulation palato-maxillaire (type S non synovial; figures 15, 18, 19) : autorise la rotation dans un plan vertical du maxillaire autour du palatin;
- l'articulation lacrymo-cranio-palatino-maxillaire (type F; figure 18): les ligaments li.20, li.21 et li.22 n'empêchent ni les écartements latéraux de la partie ventro-postérieure du lacrymal qui entraîne avec lui la série infra-orbitaire, ni une certaine élévation du lacrymal;
- l'articulation quadrato-mandibulaire (type C, figures 14, 19, 20, 21) : elle permet une rotation importante dans un plan vertical, et faible latéralement, de la mandibule autour du carré;
- l'articulation cranio-palatine (type S; figures 5, 13, 14) : le palatin peut effectuer une faible rotation dans toutes les directions autour du préethmoïde;
- l'articulation palato-ptérygoïdienne (type S; figures 13, 14, 19) : le palatin est mobile dans tous les sens par rapport au reste du suspensorium;
- l'articulation cranio-ptérygoïdienne (type S; figures 5, 19) : elle permet à l'entoptérygoïde de tourner autour de son point d'articulation avec l'ethmoïde latéral;
- l'articulation cranio-hyomandibulaire (type S; figures 5, 19) qui permet l'abduction de l'hyomandibulaire. Cet os présente deux têtes d'articulation avec le neurocrâne, la première très forte, est orientée assez fort vers l'avant;
- l'articulation operculo-hyomandibulaire (type C; figure 14) : l'opercule peut tourner dans toutes les directions autour de l'hyomandibulaire;
- l'articulation préoperculo-hyomandibulaire (type F) : les fibres qui unissent le préoperculaire et l'hyomandibulaire permettent une très petite mobilité du premier os par rapport au second;
- l'articulation symplectico-quadrato-préoperculaire (type F; figure 14) : les fibres entre le symplectique et le carré d'une part, et le préoperculaire d'autre part, plus longues en avant qu'en arrière, permettent à la partie antérieure du préoperculaire de s'écarter du suspensorium;

- l'articulation suspensorio-hyomandibulaire (type E; figure 14) : elle permet, grâce à la souplesse du cartilage situé à la pointe inférieure de l'hyomandibulaire, un léger changement d'orientation du symplectique par rapport à l'hyomandibulaire;
- l'articulation hyoïdeohyomandibulaire (type B, figure 14) : réalisée par l'intermédiaire de l'interhyal : elle permet des déplacements indépendants de la barre hyoïdienne par rapport à l'hyomandibulaire;
- l'articulation symplectico-métaptérygoïdienne (type EF, figures 14, 19) : le métaptérygoïde est articulé sur le symplectique par l'intermédiaire de fibres courtes et des cartilages qui séparent les deux os;
- l'articulation entre le symplectique et le carré (type F, figure 14) : il existe une faible mobilité, dans tous les sens, du symplectique vis-à-vis du carré;
- l'articulation quadrato-ectoptérygoïdienne (type F) : l'ectoptérygoïde a une certaine possibilité de glisser derrière le carré;
- l'articulation interhyoïdienne (type B, figure 11) : les barres hyoïdiennes sont mobiles par rapport au basihyal et peuvent tourner l'une sur l'autre, par l'intermédiaire du sublingual;
- les articulations entre le basihyal et le premier basibranchial et entre les différentes pièces d'un même arc branchial (type E, figure 12) : ces articulations n'imposent pas de direction de rotation grâce à la souplesse des épiphyses cartilagineuses;
- l'articulation supracleithro-posttemporale (type F) : les fibres qui relient le supracleithrum au posttemporal permettent des déplacements indépendants de la ceinture scapulaire vis-à-vis du posttemporal.

Nous avons encore constaté une certaine mobilité du nasal par rapport au supraethmoïde et au frontal, et du supra-orbitaire par rapport au frontal.

Ces propriétés des articulations observées sur des

animaux morts, seront peut-être différentes sur des animaux vivants.

La mobilité des différentes pièces squelettiques qui participent aux articulations citées, est généralement limitée par les muscles, par les ligaments et par la peau.

6. SYNTHESE

Le squelette céphalique de *G. gobio* est semblable à celui de presque tous les Cyprinidae. Il est cependant caractérisé par l'absence d'intercalaire, par un hypoethmoïde ossifié et bien délimité, par un reste probable du mento-meckélien à la face interne de la mandibule, par une bande de cartilage qui passe sous l'entoptérygoïde et par la présence d'un hypobranchial cartilagineux au quatrième arc.

Les principales particularités de la musculature sont un premier adducteur de la mandibule attaché au maxillaire par deux tendons croisés, un adducteur de l'arc palatin inséré sur les faces interne et externe de l'entoptérygoïde et du métaptérygoïde, et la présence d'un seul pharyngo-claviculaire.

Les nombreux ligaments assurent la cohésion entre les différentes parties du squelette, principalement à l'intérieur d'un suspensorium multiarticulé.

B A R B U S B A R B U S

1. REMARQUES SUR LA MORPHOLOGIE EXTERIEURE

La tête de *Barbus barbuis* rappelle beaucoup celle de *G.gobio* (figure 1). La principale différence se situe au niveau de la bouche qui est encore plus infère et garnie de deux paires de barbillons.

2. OSTEOLOGIE

A. Neurocrâne

Sa forme est très semblable à celle du neurocrâne de *G.gobio*. La portion du conduit du canal supraorbitaire portée par le frontal est en contact avec celle qui est soudée au prootique chez *B.barbus* (figures 26, 27, 29).

Le frontal, au niveau de la partie postérieure de l'orbite, forme une arcade qui abrite une partie du muscle dilatateur de l'opercule (figures 26, 27, 35), ce qui est exceptionnel et n'existe à notre connaissance que chez les Erythrinidae (Ostariophysi, Characoidei) (SAGEMEHL, 1891).

Le septum interorbitaire est plus ossifié encore que chez *G.gobio* (figures 26, 29).

Le canal supratemporal n'est pas soudé au supraoccipital comme chez *G.gobio* (figure 27). Il n'y a pas d'extrascapulaire libre. Comme SAGEMEHL (1891) l'a décrit, il y a chez *B.barbus* un intercalaire (figures 27, 28, 37).

Le processus postérieur du basioccipital est proportionnellement plus développé chez *B.barbus* que chez *G.gobio* (figures 27, 28, 29).

Enfin, le rameau palatin du nerf facial pénètre dans le myodome postérieur en perçant le pont prootique; il ne quitte donc pas comme il le fait chez *G.gobio*, la chambre trigémino-faciale par son ouverture postérieure avant de

pénétrer dans le myodome par le parasphénoïde.

B. Splanchnocrâne

Le maxillaire de *B. barbatus* a une forme quelque peu différente de celui de *G. gobio* (figure 26). De plus, il est articulé sur le palatin par un ménisque de cartilage qui double ainsi le préethmoïde 2 (figure 33).

Les différences entre les suspensorium de *B. barbatus* et de *G. gobio* se situent au niveau de l'hyomandibulaire. L'articulation de cet os avec le neurocrâne est plus forte chez *B. barbatus* (figure 32). De plus, les rameaux hyoïdien et operculaire du nerf facial et le rameau operculaire du nerf trijumeau sortent de l'hyomandibulaire par la face externe et par le même orifice que la branche mandibulaire du nerf facial. Ces trois rameaux gagnent ensuite la face interne du suspensorium par un espace ménagé entre l'hyomandibulaire et le préoperculaire (figure 30).

Comme chez *G. gobio*, la bande de cartilage située au centre du suspensorium se prolonge jusqu'au palatin par la face interne de l'entoptérygoïde (figure 32).

Le sublingual est, chez *B. barbatus*, entièrement cartilagineux. Le quatrième cératobranchial de *B. barbatus* est prolongé par une pointe de cartilage qui est peut-être homologue d'un quatrième hypobranchial (non individualisé ici) comme chez *G. gobio* (figure 31). La corbeille branchiale de *B. barbatus* ne présente dorsalement qu'une plaque de cartilage en arrière des pharyngobranchiaux (figure 31).

C. Appareil de Weber

Les quatre premières vertèbres de *B. barbatus* sont libres.

3. MUSCULATURE

Le premier adducteur de la mandibule de *B.barbus* est inséré sur le maxillaire par l'intermédiaire de trois tendons (figure 34); le plus externe, comme chez *G.gobio*, est attaché très en avant. Il n'y a que deux tendons chez *G.gobio*.

Le dilatateur de l'opercule de *B.barbus* est non seulement inséré sur le sphénotique, le ptérotique et sur la face externe du frontal, mais pénètre dans l'orbite par l'arcade ou tunnel formé par le frontal et s'attache sur la face interne de ce dernier (figure 34). De plus, ce muscle n'a pas un aspect penné chez *B.barbus* comme c'est le cas chez *G.gobio* (figure 34).

Le muscle géniohyoïdien de *B.barbus* est comme celui de *G.gobio* divisé en une partie antérieure et une postérieure (figures 34, 35, 36) alors que VETTER (1875) l'avait décrit comme étant fait d'une seule pièce. Le sternohyoïdien apparaît moins complexe chez *B.barbus* que chez *G.gobio* (figure 36). L'intermandibulaire est très fin.

Au niveau de la corbeille branchiale, il y a deux différences essentielles entre *B.barbus* et *G.gobio*. D'abord, il y a chez le premier un pharyngo-claviculaire interne et un externe (figure 38) alors que chez le second il n'y a qu'un muscle; cette observation confirme celle de MATTHES (1963). Ensuite, il y a chez *B.barbus* trois obliques ventraux aux deux premiers arcs et deux au troisième (figure 39) alors que chez *G.gobio*, il y en a un de moins par arc. Sur la figure 39, les muscles obliques ventraux supplémentaires, noms donnés par TAKAHASI (1925), sont appelés "droits". La présence de ces muscles confirme dans ce cas-ci les observations de TAKAHASI (1925).

4. LIGAMENTS

Il n'y a qu'un ligament palato-maxillaire chez

B. barbatus; il occupe la place du ligament li.5 de *G. gobio* (figure 33). Cependant en plus de ce ligament, il y a chez *B. barbatus* une gaine de fibres (li.6') qui entoure le submaxillaire et qui se situe à peu près à la place du ligament li.6 de *G. gobio* (figure 33).

Il y a chez *B. barbatus* un ligament entoptérygoïdo-palatin (li.15') situé à la face dorsale de l'entoptérygoïde et du palatin alors que chez *G. gobio* le ligament entoptérygoïdo-palatin (li.15) est sur le côté interne des deux os (figures 14, 32).

Il n'y a pas de ligament ectoptérygoïdo-palatin externe chez *B. barbatus*.

Il existe chez *B. barbatus* et non chez *G. gobio* un ligament (li.52) qui unit le symplectique au cartilage qui le sépare de l'hyomandibulaire (figure 32).

Le ligament hypoethmoïdo-palatin (li.12) est beaucoup plus développé chez *B. barbatus* que chez *G. gobio* (figures 33, 34, 35).

Nous n'avons observé, en lieu et place des ligaments li.27 et li.29 de *G. gobio*, qu'un seul ligament li.27-29 chez *B. barbatus* (figure 32).

L'interoperculo-épihyal (li.53), entre l'interoperculaire et l'épihyal, est bien développé et peu souple chez *B. barbatus* (figure 32). Chez *G. gobio*, à la place de ce ligament, nous trouvons des fibres très lâches.

Les ligaments interbranchiaux li.37, li.38 et li.39 de *G. gobio* sont devenus li.37', li.38' et li.39' chez *B. barbatus* car ils ont une position beaucoup plus dorsale (figure 39).

Le ligament suspensorio-costal (li.112) de *G. gobio* n'existe pas chez *B. barbatus*.

5. ARTICULATIONS

L'articulation hyoïdeo-hyomandibulaire, réalisée par

l'intermédiaire de l'interhyal, permet des déplacements de la barre hyoïdienne par rapport à l'hyomandibulaire moins amples chez *B. barbatus* que chez *G. gobio*, non pas suite à des modifications de sa structure propre, mais à cause de la présence du ligament interoperculo-épihyal (li.53) (figure 32).

Le corps général de la tête de *B. barbatus* est très différent de celle de *G. gobio* et de *T. barbatus* (figure 1). La tête en vue latérale est presque un triangle isocèle et sa section transversale est à peu près elliptique. Les yeux sont grands et latéraux, la bouche est antérieure et se situe par sa partie antérieure.

2. OSTÉOLOGIE

A. Crâne

Considérant que dans certains poissons téléostéens, le crâne est, chez *B. barbatus*, beaucoup plus réduit et en avant, plus large et moins élevé (figure 1, 2, 3, 4).

Le régime crânien est moins varié que chez *G. gobio* et *T. barbatus* (figure 10, 11) avec une seule osseole crânienne, et moins développée que chez *G. gobio* (figure 12). Par ailleurs, le paracanthale, au lieu d'être présent, est absent chez *B. barbatus* et *T. barbatus* (figure 13). L'os de la tête est réduit à l'état de simple osseole crânienne (figure 14). Le régime crânien est beaucoup plus différent de l'aspect général de ceux de *G. gobio* et *T. barbatus*.

Les préopercules sont réduits à deux osseoles (figure 15). L'os de la tête est réduit à l'état de simple osseole crânienne (figure 16). L'os de la tête est réduit à l'état de simple osseole crânienne (figure 17).

Le régime interoperculaire est beaucoup moins varié que chez les deux autres espèces étudiées (figure 18, 19).

LEUCISCUS LEUCISCUS

1. REMARQUES SUR LA MORPHOLOGIE EXTERIEURE

La forme générale de la tête de *Leuciscus leuciscus* est très différente de celle de *G.gobio* et de *B.barbus* (figure 1). La tête en vue latérale est presque un triangle isocèle et sa section transversale est à peu près elliptique. Les yeux sont grands et latéraux; la bouche est antérieure et ne porte pas de barbillons.

2. OSTEOLOGIE

A. Neurocrâne

Contrairement aux deux espèces étudiées précédemment, le neurocrâne est, chez *L.leuciscus*, beaucoup plus relevé en avant, plus large et moins allongé (figures 41, 42, 43, 44).

La région ethmoïdienne est moins ossifiée que chez *G.gobio* et *B.barbus* (figures 43, 45); elle est aussi proportionnellement plus courte, et moins incurvée vers le bas (figure 43). Parallèlement, le parasphénoïde, au lieu d'être presque rectiligne comme chez *G.gobio* et *B.barbus*, est coudé en arrière de l'orbite et remonte vers la région ethmoïdienne (figure 43). Ce sont surtout ces deux particularités qui modifient l'aspect général du neurocrâne chez *L.leuciscus*.

Les préethmoïdes 2 sont réduits à de petits disques cartilagineux (figure 48). Comme chez *G.gobio*, il n'y a pas de cartilage submaxillaire chez *L.leuciscus* alors qu'ils sont bien développés chez *B.barbus* (figure 48).

Le septum interorbitaire est beaucoup moins ossifié que chez les deux autres espèces étudiées (figures 40, 43).

Le conduit du canal sensoriel supraorbitaire présente chez *L.leuciscus* comme chez *G.gobio* une solution de continuité entre sa portion ptérotique et sa portion frontale contrairement à ce que l'on observe chez *B.barbus* (figure 41). De plus, ce conduit se prolonge sur le pariétal : cette dernière situation, qui existe chez *Leuciscus rutilus* notamment (DEVILLERS, 1958), est, comme nous l'avons déjà signalé, sans doute archaïque (figures 41, 43).

Le lacrymal est un pentagone chez *L.leuciscus*, alors qu'il apparaît allongé et étroit chez *G.gobio* et *B.barbus* (figure 40). Chez *L.leuciscus*, le composant membrano des infra-orbitaires est assez bien développé (figure 40).

Le canal supratemporal présente la même disposition que chez *B.barbus* : en effet, il n'est pas soudé au supraoccipital et il n'y a pas d'extrascapulaires libres (figure 41).

Il y a comme chez *B.barbus* un intercalaire et le processus postérieur du basioccipital est très développé (figures 41, 42).

Le rameau palatin du nerf facial quitte la chambre trigémino-faciale comme chez *B.barbus*.

B. Splanchnocrâne

La position des pièces buccales est très différente de celle observée chez *G.gobio* et *B.barbus*. En effet, chez *L.leuciscus* le maxillaire et le prémaxillaire sont très relevés en avant (figure 40); la mandibule, lorsque la bouche est fermée, est également orientée vers le haut (figure 40). Ces faits sont à mettre en parallèle avec la forme du neurocrâne, peu courbée vers le bas et courte dans sa région ethmoïdienne.

La disposition des rameaux nerveux qui percent l'hyomandibulaire se présente chez *L.leuciscus* comme chez *B.barbus* (figure 46).

La zone de cartilage, située au centre du suspenso-

rium est très étroite; elle ne passe pas sous l'entoptérygoïde et n'atteint pas le palatin contrairement à ce que nous observons chez les deux autres espèces étudiées (figure 47).

Le sublingual est cartilagineux comme chez *B.barbus*. Le basihyal est très allongé chez *L.leuciscus* (figure 46).

La corbeille branchiale de *L.leuciscus* montre les mêmes particularités que celle de *B.barbus*, essentiellement au niveau du quatrième hypobranchial et des régions cartilagineuses pharyngobranchiales (figure 55).

3. MUSCULATURE

Le premier adducteur de la mandibule n'est inséré sur le maxillaire que par un seul tendon chez *L.leuciscus* (figure 50) au lieu de deux chez *G.gobio* et de trois chez *B.barbus*. Le second adducteur est attaché très haut sur le préoperculaire (figure 50). Enfin, l'ensemble des trois adducteurs de la mandibule de *L.leuciscus* constituent une musculature grêle et de forme différente de celle des deux autres espèces étudiées (figures 50, 51).

L'adducteur de l'arc palatin et de l'hyomandibulaire n'est pas attaché à l'entoptérygoïde comme chez les deux autres espèces (figure 51). De plus les fibres sont plus orientées vers l'arrière.

Le dilatateur de l'opercule n'est pas inséré en partie dans l'orbite comme chez *B.barbus*, et il n'a pas l'aspect penné observé sur le muscle de *G.gobio* (figures 50, 51).

Les géniohyoïdiens antérieurs gauche et droit sont accolés l'un à l'autre sur toute leur longueur et ne laissent pas voir l'intermandibulaire (figure 52).

Le muscle sternohyoïdien n'apparaît pas divisé en faisceau comme celui de *G.gobio* (figure 52).

L.leuciscus présente, comme *B.barbus*, deux muscles

pharyngo-claviculaires (figure 53), alors qu'il n'y en a qu'un chez *G.gobio*.

Nous avons trouvé chez *L.leuciscus*, un muscle trochléaire qui relie le cinquième arc branchial au neurocrâne (figure 53) : HOLTSMOOGT (1965), à qui nous devons ce nom, l'avait décrit chez *Leuciscus cephalus*.

Le muscle élévateur externe du premier arc branchial est chez *L.leuciscus* attaché au neurocrâne par un long tendon (figure 53).

Enfin il y a, comme chez *B.barbus*, trois muscles obliques ventraux aux premier et deuxième arcs branchiaux et deux au troisième alors que *G.gobio* en compte un de moins par arc (figure 54); comme nous l'avons déjà écrit à propos de nos commentaires sur *B.barbus*, nous avons désigné les muscles supplémentaires sous le nom de muscles droits.

4. LIGAMENTS

Il y a chez *L.leuciscus* et non chez *G.gobio* et *B.barbus* un ligament intermaxillaire (li.54) (figures 48, 50, 51).

Il n'y a qu'un ligament palato-maxillaire (li.5) chez *L.leuciscus* (figures 48, 50, 51).

Le ligament ethmo-rostral (li.10) a deux points d'attache sur le neurocrâne chez *L.leuciscus* (figure 48) et non chez les deux autres espèces étudiées.

Le ligament entoptérygoïdo-palatin (li.15') de *L.leuciscus* est situé comme chez *B.barbus* à la face dorsale de l'entoptérygoïde et du palatin (figure 47).

Il n'y a pas chez *L.leuciscus* ni chez *B.barbus* de ligament ectoptérygoïdo-palatin externe, alors que ce ligament (li.13) existe chez *G.gobio*.

Nous n'avons pas trouvé chez *L.leuciscus*, le ligament

qui, chez *B. barbatus*, relie le symplectique au cartilage qui sépare cet os de l'hyomandibulaire (figure 47).

La taille du ligament hypoethmoïdo-palatin est très voisine de celle du ligament de *G. gobio* et non de celui de *B. barbatus* (figures 50, 51).

Si comme chez *B. barbatus*, *L. leuciscus* ne présente qu'un ligament operculo-interoperculaire bien développé (figure 47) au lieu de deux chez *G. gobio*, par contre nous y trouvons un ligament préoperculo-interoperculaire (li.55), inexistant chez les deux autres espèces (figure 47).

Les fibres très courtes qui chez *G. gobio* et *B. barbatus*, unissent le sousoperculaire et l'interoperculaire, sont chez *L. leuciscus* beaucoup plus longues (li.56) (figure 47).

Le ligament interoperculo-mandibulaire (li.25) est très court chez *L. leuciscus* (figure 47).

L'interoperculaire-épihyal (li.53) est semblable à celui de *B. barbatus* (figure 47).

Les ligaments interbranchiaux de *L. leuciscus* présentent les mêmes particularités que ceux de *B. barbatus* : ils sont situés plus dorsalement que ceux de *G. gobio* (figure 54).

5. ARTICULATIONS

Nous formulons à propos de l'articulation hyoïdeo-hyomandibulaire de *L. leuciscus*, la même remarque que celle exprimée au sujet de *B. barbatus*.

La zone de cartilage centrale du suspensorium (figure 47) est réduite chez *L. leuciscus*, l'entoptérygoïde et le carré sont en contact à la face interne de l'arc palatin : ces deux particularités augmentent très probablement la rigidité du suspensorium.

C O N C L U S I O N S

- Il ne fait aucun doute que *G.gobio*, *B.barbus* et *L.leuciscus* appartiennent à la même famille des Cyprinidae, telle que REGAN (1911) l'a définie : les trois espèces ont un appareil de Weber, une bouche protractile édentée, des prémaxillaires qui excluent les maxillaires du bord de la bouche, une paire de préethmoïdes 2 (submaxillaires pour REGAN) et éventuellement une paire de submaxillaires, un rostral mobile, un post-temporal simple, de profondes fosses otiques ventrales, un orbitosphénoïde en contact avec le pleurosphénoïde en arrière, le frontal au-dessus, l'ethmoïde latéral en avant et le parasphénoïde en-dessous.

- RAMASWAMI (1955 a, b) classe *G.gobio* dans la sous-famille des Gobioninae et les deux autres dans les Cyprininae, sans définir clairement les sous-familles. Par contre pour MAHY (communication personnelle), les Cyprinines de RAMASWAMI (1955 a) représenteraient en fait deux sous-familles : les Cyprinines avec *B.barbus* d'une part et les Leuciscines d'autre part. Nos observations confirment plutôt l'hypothèse de MAHY. En effet, chacune des trois espèces est aussi différente de l'une que de l'autre des deux autres espèces. Voici quelques exemples tirés des pages qui précèdent : il y a un intercalaire chez *B.barbus* et *L.leuciscus* et non chez *G.gobio*; le canal supraorbitaire de *B.barbus* ne présente pas de solution de continuité entre sa partie frontale et sa portion ptérotique contrairement aux deux autres espèces; la zone de cartilage située au centre du suspensorium passe sous l'entoptérygoïde chez *G.gobio* et *B.barbus* et non chez *L.leuciscus*; le premier adducteur de la mandibule est inséré sur le maxillaire par un tendon chez *L.leuciscus*, deux chez *G.gobio* et trois chez *B.barbus*; *B.barbus* et *L.leuciscus* ne présentent qu'un ligament operculo-interoperculaire (figures 32, 47) au lieu de deux chez *G.gobio*, mais *L.leuciscus* a un ligament préoperculo-interoperculaire (li.55) (figure 47) qui est absent chez les

deux autres espèces.

Aucune des différences que nous mettons en évidence ne nous paraît avoir une valeur systématique plus grande que les autres.

- En dépit de ce qui vient d'être écrit, des variations de forme des différentes parties de la tête mettent en évidence, d'une part, la grande ressemblance entre *G.gobio* et *B.barbus* et, d'autre part, les différences entre ces deux espèces et *L.leuciscus*. Nous nous permettons d'en rappeler quelques unes. Citons tout d'abord la forme du neurocrâne qui est incurvée en avant avec un septum interorbitaire très ossifié chez *B.barbus* et chez *G.gobio*, ce qui n'est pas le cas chez *L.leuciscus*. La forme de la bouche de *L.leuciscus* diffère de celle des deux autres espèces. L'ensemble musculaire constitué par les adducteurs de la mandibule est plus grêle chez *L.leuciscus* que chez les deux autres espèces. Les fibres du ligament li.56 (figure 47) sont très longues chez *L.leuciscus* et très courtes chez *G.gobio* et *B.barbus*.

INTRODUCTION

Les données actuelles, les progrès de l'anatomie
générale sont groupés en composantes morphologiques et
fonctionnelles. Les données morphologiques (1930, 1935) sont
groupées de manière hiérarchique en fonction de leur
évaluation d'une même fonction. Les données fonctionnelles
sont groupées de manière hiérarchique en fonction de leur
évaluation d'une même fonction.

CHAPITRE II

C'est pourquoi nous avons voulu utiliser des méthodes nouvelles

HYPOTHESES FONCTIONNELLES BASEES SUR LES

OBSERVATIONS ANATOMIQUES

de nos observations anatomiques nous avons pu constater que
les muscles de la région de la tête et du cou sont associés à
des fonctions très diverses. Les muscles de la région de la
tête et du cou sont associés à des fonctions très diverses.
Les muscles de la région de la tête et du cou sont associés à
des fonctions très diverses.

Dans notre étude, nous avons pu constater que les muscles
de la région de la tête et du cou sont associés à des
fonctions très diverses. Les muscles de la région de la
tête et du cou sont associés à des fonctions très diverses.
Les muscles de la région de la tête et du cou sont associés à
des fonctions très diverses.

Les muscles de la région de la tête et du cou sont associés à
des fonctions très diverses. Les muscles de la région de la
tête et du cou sont associés à des fonctions très diverses.

- 1) le nerf trijumeau, le nerf maxillaire et le nerf mandibulaire
- 2) le nerf facial
- 3) le nerf hypoglossal

I N T R O D U C T I O N

Les éléments osseux, les muscles et les ligaments peuvent être groupés en composants fonctionnels, qui comme les définit DULLEMEIJER (1958, 1974), sont des complexes d'éléments de natures histologiques variées participant à la réalisation d'une même fonction. Cette notion de composants fonctionnels, très précise pour des discussions théoriques, est à notre avis peu maniable en pratique. En effet, la constitution des composants change d'une fonction à l'autre.

La notion d'unités fonctionnelles de LIEM (1967 b) (agrégation d'os, de ligaments et de muscles intimement associés, participant, en union fermée, à une ou plusieurs fonctions) pose un problème similaire.

C'est pourquoi nous préférons comme DE LA HOZ (1974) utiliser des unités mécaniques squelettiques qui comprennent les os, les cartilages et certains ligaments qui assurent la cohésion entre plusieurs os (par exemple : les os de l'opercule sont intimement liés entre eux par des ligaments). Chacune de ces unités peut être associée à d'autres pour participer à une fonction (c'est le "coupling" de BALLINTIJJN et HUGHES (1965) et de LIEM (1967 a, b)). Ces unités sont mues par un ou plusieurs muscles et leurs déplacements sont généralement limités par des ligaments.

Nous avons divisé, dans certains cas, les unités mécaniques squelettiques en sous-unités : toutes les sous-unités d'une même unité se déplacent ensemble, mais de manière différente.

Ces unités pour un même côté sont les suivantes chez les trois espèces étudiées (figure 56) :

- le neurocrâne, le posttemporal et les trois premières vertèbres;
- le suspensorium (à l'exclusion du palatin) qui peut être divisé en sous-unités :

- l'hyomandibulaire et le préoperculaire,
 le symplectique,
 le métaptérygoïde et l'entoptérygoïde,
 le carré et l'ectoptérygoïde;
- le palatin;
 - la mandibule;
 - la mâchoire supérieure qui comprend trois sous-unités :
 - le rostral,
 - le maxillaire,
 - le prémaxillaire;
 - le repli operculaire;
 - l'arc hyoïdien (excepté l'hyomandibulaire et le symplectique) divisé en deux sous-unités :
 - la barre hyoïdienne,
 - les rayons branchiostèges;
 - chaque arc branchial divisé en cinq sous-unités au maximum qui correspondent à ses différents composants articulés;
 - la ceinture scapulaire secondaire (à l'exclusion du posttemporal).

Nous avons tenté, dans les pages qui suivent, de décrire, surtout chez *G.gobio*, les déplacements des différentes unités mécaniques squelettiques lorsque les muscles se contractent. Cette description est le résultat de réflexions et de déductions faites à partir de l'observation anatomique de poissons morts disséqués. Nous avons fait le même travail pour *B.barbus* et *L.leuciscus* et nous avons relevé les différences avec *G.gobio*.

Nous ne tenons pas compte de l'influence de l'état des muscles (torsion, extension, compression) sur leurs performances possibles (voir GANS et BOCK, 1965).

Nous ne déterminerons pas non plus les deux positions extrêmes dans les déplacements des unités mécaniques squelettiques comme ANKER (1974) l'a fait chez *Gasterosteus aculeatus*, afin d'éviter de décrire des positions que le pois-

son vivant ne réalise jamais dans la nature. Nous nous limiterons donc à une description des déplacements possibles sans chercher à préciser leur amplitude.

Parmi les interprétations fonctionnelles de la tête de poissons, basées uniquement sur des études anatomiques, citons les travaux de TCHERNAVIN (1948) sur *Salmo fario*, de KIRCHHOFF (1958) sur *Clupea harengus*, de VRBA (1968) sur *Elops saurus*, de VANDEWALLE (1972) sur *Tilapia guineensis*, de ROBINEAU et ANTHONY (1973) sur *Latimeria chalumnae* et de ADAMICKA (1972 a, b, c et 1973) sur *Sarda sarda*, *Pterois volitans*, *Chrysophys aurata* et *Uranoscopus scaber*.

G O B I O G O B I O

1. DEPRESSION ET ELEVATION DE LA MANDIBULE

Les différents modes de dépression et d'élévation de la mandibule sont probablement communs, ou presque, à tous les Téléostéens.

a. L'élévateur de l'opercule et, dans une moindre mesure, le dilatateur de l'opercule se contractent et tirent le repli operculaire vers le haut; l'opercule tourne autour de son point d'articulation sur l'hyomandibulaire; le sousoperculaire et l'interoperculaire sont déplacés vers l'arrière et entraînent avec eux, par l'intermédiaire du ligament li.25, la mâchoire inférieure qui bascule vers le bas en pivotant autour du carré (à condition qu'aucun adducteur de la mandibule ne soit en activité) (figure 57). Il est intéressant de remarquer qu'une petite rotation de l'operculaire autour de l'hyomandibulaire peut entraîner un déplacement important de la mandibule.

La mandibule reprend sa position initiale grâce à l'action des deuxième et troisième adducteurs et de l'adducteur ω principalement.

Cette possibilité d'élévation et de dépression de la mandibule semble exister chez tous les Téléostéens étudiés d'un point de vue fonctionnel (WILLEM, 1945; ALEXANDER, 1967; VRBA, 1968; BALLINTIJN, 1969 a; VANDEWALLE, 1972; ANKER, 1974; ...).

b. Considérons que le neurocrâne et la ceinture scapulaire sont fixes. Seul le sternohyoïdien est en activité (figure 58). La barre hyoïdienne est déplacée vers l'arrière et/ou le bas; elle entraîne avec elle par l'intermédiaire du ligament li.26, la mandibule qui tourne autour du carré (à condition qu'aucun adducteur de la mandibule ne soit en activité). La mâchoire inférieure et la barre hyoïdienne repren-

ment leur position initiale sous l'action des deuxième et troisième adducteurs de la mandibule et de l'adducteur ω principalement, et des géniohyoïdiens lorsque le sternohyoïdien est relâché. Si le sternohyoïdien est contracté, les adducteurs de la mandibule peuvent relever la mâchoire inférieure grâce à l'élasticité du ligament 26, alors que les barres hyoïdiennes restent en bas et/ou en arrière.

VERRAES (1974) a montré que le ligament 25 n'existe pas chez les très jeunes *Salmo gairdneri* et ils ne peuvent donc abaisser leur mandibule que par l'action du sternohyoïdien sur les barres hyoïdiennes transmise par le ligament 26.

c. Considérons que le neurocrâne est fixe et que seule la musculature hypaxiale se contracte (figure 59). Il en résulte que la ceinture scapulaire pivote vers l'arrière autour de son articulation avec le posttemporal. La ceinture entraîne vers l'arrière la barre hyoïdienne qui tire la mandibule vers le bas (lorsque aucun de ses adducteurs n'est en activité) par le mécanisme que nous avons déjà décrit.

La mandibule, la barre hyoïdienne et la ceinture scapulaire reprennent leur position de départ sous l'action des adducteurs de la mandibule et de l'adducteur ω , des géniohyoïdiens et du sternohyoïdien quand la musculature hypaxiale est relâchée; dans le cas contraire seule la mandibule reprend sa position première grâce à la contraction de ses adducteurs et à l'élasticité du ligament li.26.

d. Considérons les points d'attache du sternohyoïdien sur la ceinture scapulaire et sur la barre hyoïdienne comme fixes; seul le neurocrâne se déplace dans un plan sagittal en tournant autour de la colonne vertébrale (figure 60). Les trois premières vertèbres sont solidaires du neurocrâne (voir appareil de Weber, page 83). L'élévation du neurocrâne se fait en incurvant la colonne vertébrale sur une distance qui correspond à plusieurs vertèbres.

Comme le signale TCHERNAVIN (1948), les différents

myotomes de la musculature épaxiale sont attachés sur les arcs neuraux, excepté le premier d'entre eux qui est fixé en avant sur le neurocrâne. La contraction des différents myotomes rapproche les arcs neuraux les uns des autres et entraîne avec ceux-ci le neurocrâne qui s'élève à l'avant. Pour faciliter notre représentation schématique de la figure 60, nous postulons que le neurocrâne tourne autour de la quatrième vertèbre.

En s'élevant le neurocrâne entraîne avec lui l'arc palatin et donc l'articulation quadrato-mandibulaire qui est avancée et élevée, ainsi que la barre hyoïdienne qui s'élève à l'arrière. Le ligament élastique li.26 tend à conserver sa longueur et oblige la mâchoire inférieure à s'abaisser.

Si le neurocrâne reste dans une position relevée, les adducteurs de la mandibule peuvent fermer la bouche, alors que la barre hyoïdienne demeure en place grâce à l'élasticité du ligament 26.

Pour que le neurocrâne reprenne sa position de départ, il faut que la musculature épaxiale se ralâche; la colonne vertébrale peut alors retrouver sa position normale, grâce à sa flexibilité, à la contraction de la musculature latérale et hypaxiale fixée sur la ceinture scapulaire et à l'élasticité du ligament 26. La musculature latérale et hypaxiale tire vers l'arrière la ceinture scapulaire; celle-ci peut être déplacée au-delà des limites permises par son articulation avec le posttemporal à condition qu'elle entraîne avec elle le neurocrâne qui bascule vers le bas.

Si les adducteurs de la mandibule sont contractés, une action du sternohyoïdien renforcera l'activité de la musculature hypaxiale en tirant sur les barres hyoïdiennes; celles-ci, par l'intermédiaire du ligament 26, incitent la mandibule, et donc le carré et tout le suspensorium, à se déplacer vers le bas et l'arrière; le suspensorium entraîne dans un même mouvement le neurocrâne, auquel il est solidaire, dans le sens antéro-postérieur à cause de l'articulation cranio-hyomandi-

bulaire (figures 5, 19).

La ceinture reprend sa position initiale grâce au sternohyoïdien, aux géniohyoïdiens et au coraco-branchial postérieur.

L'existence d'un lien entre l'élévation du neurocrâne et l'abaissement de la mandibule est déjà avancée par TCHERNAVIN (1948) chez *Salmo fario* et plus récemment par ALEXANDER (1969) chez le Ciprinidé *Idus idus*.

e. A notre avis, les muscles géniohyoïdiens ne jouent aucun rôle dans le début de l'abaissement de la mandibule. En effet, ces muscles se situent, en vue latérale, exactement au même niveau que l'articulation quadrato-mandibulaire (figure 61). Par contre, lorsque la mâchoire inférieure est légèrement abaissée, la direction des fibres des géniohyoïdiens passe sous l'articulation (figures 58, 59, 60) et leurs contractions pourraient alors faciliter la dépression de la mâchoire inférieure.

f. L'emploi de deux ou plusieurs des méthodes offre sans doute de nouvelles possibilités de déplacements de la mandibule; l'utilisation simultanée de tous les moyens de dépression permettrait, d'après TCHERNAVIN (1948), un abaissement maximal de la mandibule chez *Salmo fario*. C'est très certainement aussi le cas chez *G.gobio*.

2. OUVERTURE ET FERMETURE DE LA BOUCHE

a. La mâchoire inférieure est abaissée par les différentes méthodes citées précédemment. Elle entraîne avec elle le maxillaire auquel elle est unie par le large, volumineux et élastique ligament 4; l'arrière du maxillaire est déplacé vers l'avant et le bas, son avant s'élève un peu, en tournant autour du neurocrâne par l'intermédiaire du prééthmoïde 2 et autour du palatin (élasticité des ligaments li.5 et li.6). Le prémaxillaire est attaché au maxillaire par le ligament li.2 :

sa partie postérieure suit le maxillaire, sa partie antérieure également, avec toutefois une amplitude sans doute moindre à cause de son "inertie". Le rostral est solidaire de l'avant du prémaxillaire par le ligament très rigide li.11 (figures 62 A, B, C et 63A, B, C). Ce mouvement d'ouverture peut être très ample.

La bouche se referme lorsque tous ou une partie des adducteurs de la mandibule se contractent et tirent les mâchoires vers l'arrière.

Remarquons que le premier adducteur de la mandibule a une insertion antérieure (sur le maxillaire) qui est externe par rapport au point d'articulation du maxillaire avec le préethmoïde 2 et donc avec le neurocrâne : dès lors la contraction du premier adducteur a aussi pour effet de rapprocher quelque peu le maxillaire de l'axe du corps; le maxillaire entraîne avec lui le prémaxillaire et appuie sur la mandibule; de la sorte, la largeur de la bouche diminue et, en même temps, il y a une faible adduction du suspensorium.

b. Considérons un mouvement d'ouverture de la bouche comme décrit en a., qui a atteint son amplitude maximale. La peau et les tissus qui forment les lèvres sont complètement tendus, donc l'ouverture buccale ne peut plus être agrandie. Si la mâchoire inférieure continue à être abaissée, le prémaxillaire est tiré vers le bas, tandis que le maxillaire continue à s'élever en avant et à se déplacer vers le bas et d'avant en arrière. Ce mouvement d'abaissement du prémaxillaire est possible grâce au repli de la peau située entre les os de la mâchoire supérieure qui peut être déployée (voir page 10). En même temps le rostral, dont seule la région inférieure ne peut effectuer que des déplacements de faible amplitude à cause des ligaments li.8, li.9, li.10, bascule vers l'avant entraîné par le prémaxillaire jusqu'à ce que la mâchoire supérieure soit complètement déployée (figure 62 D, E et 63 D, E). Ce déploiement de la mâchoire supérieure crée une cavité prébuccale.

Les adducteurs de la mandibule referment la bouche.

c. Considérons que la bouche est ouverte et que les muscles responsables de cette ouverture sont sous tension et donc en empêchent au moins la fermeture.

Si le premier adducteur de la mandibule se contracte, la partie postérieure du maxillaire est tirée vers l'arrière en étendant le ligament élastique li.4. La région antérieure du maxillaire tourne vers le bas et l'arrière autour du neurocrâne par l'intermédiaire du prééthmoïde 2. La partie antérieure du maxillaire tire sur le ligament rostro-maxillaire (li.9), qui n'étant pas accroché au point le plus inférieur du rostral, fait basculer ce dernier qui est retenu ventro-postérieurement par le ligament ethmo-rostral (li.10). La partie postérieure du prémaxillaire suit le mouvement du maxillaire, entraînée par le ligament li.2, tandis que la région antérieure bascule vers le bas, poussée par le rostral et le ligament li.11 (figure 64). Cette culbute du prémaxillaire, suite à la contraction d'une partie au moins du premier adducteur de la mandibule, permet la formation de la cavité prébuccale; elle peut à notre avis être réalisée à n'importe quel moment de l'ouverture de la bouche décrite en a. De nombreuses nuances peuvent donc être apportées à l'ouverture de la bouche.

Remarquons que les fibres du premier adducteur de la mandibule ne sont insérées que sur deux tendons, ce qui concentre les forces exercées par le muscle en deux points sur le maxillaire et donc augmente l'efficacité de sa contraction (GANS et BOCK, 1965).

ALEXANDER (1966) qui a déjà travaillé quelque peu sur *G.gobio* d'un point de vue fonctionnel, ainsi que BALLINTIEN et al (1972) chez *Cyprinus carpio*, n'envisagent que ce mouvement de bascule sous l'action du premier adducteur de la mandibule comme méthode de projection en avant du prémaxillaire et du rostral.

GOSLINE (1966) et ALEXANDER (1967) pensent que chez les Acanthoptérygiens, une rotation du maxillaire sur lui-même

peut provoquer une projection en avant du prémaxillaire mais VAN HASSELT (1968) et LIEM (1970) contestent cette possibilité pour les familles des Labridae et des Nandidae.

La fermeture de la bouche est assurée par la contraction des adducteurs de la mandibule.

d. Considérons une ouverture très grande de la bouche telle que le prémaxillaire et le rostral aient culbuté vers le bas et l'avant. Si une position assez relevée du maxillaire permet que la contraction des fibres du premier adducteur de la mandibule, insérées sur le tendon antérieur, bloque ainsi cet os, la mandibule peut se relever quelque peu sans déplacer la mâchoire supérieure grâce à l'élasticité du ligament li.4 (figure 65). Des Acanthoptérygiens Perciformes, comme *Pterophyllum scalare*, ont eux aussi la possibilité de relever la mandibule tout en gardant la mâchoire supérieure déployée (ALEXANDER, 1967).

Remarques :

- La contraction du premier adducteur de la mandibule pendant l'ouverture de la bouche, en tirant sur le ligament élastique li.4, s'oppose à la dépression.

- Le troisième adducteur de la mandibule et l'adducteur ω sont séparés par un tendon qui glisse entre la branche montante de la mandibule et l'ectoptérygoïde : il faut remarquer que cette particularité permet d'éviter d'avoir un muscle qui se contracte entre la mandibule et l'ectoptérygoïde : il ne pourrait pas changer de forme et de volume avec autant de facilité et gênerait peut-être les déplacements de la mandibule. La séparation du muscle en un faisceau ω et un troisième adducteur se justifie.

- Il est possible que la mâchoire supérieure gauche puisse être déplacée indépendamment de la droite et réciproquement, ce qui aurait pour effet de changer l'orientation de l'ouverture de la bouche.

3. DEPLACEMENTS DES BARRES HYOÏDIENNES

a) Déplacements en vue dorso-ventrale (figure 66)

- Les barres hyoïdiennes peuvent être abaissées (figure 66 B) lorsque le sternohyoïdien et/ou la musculature hypaxiale se contractent et que les muscles géniohyoïdiens empêchent les barres de reculer. Elles reprennent leur position de départ (figure 66 A) lorsque les deux premiers muscles cités se relâchent et que les troisièmes se contractent. Ces derniers sont aidés par le ligament élastique li.26 et par les adducteurs de la mandibule si la bouche a été ouverte.

- Les barres hyoïdiennes peuvent reculer suite à l'activité du sternohyoïdien et/ou de la musculature hypaxiale, à condition que seules soient contractées les fibres de ces muscles qui sont situées dans le plan de ce mouvement (figure 66 C). En pratique, il est plus simple de concevoir que ce déplacement vers l'arrière s'accompagne d'un abaissement. Le recul des barres est possible dans les limites permises par l'interhyal.

Les barres reprennent leur position initiale de la même manière que dans le paragraphe précédent.

- Les barres hyoïdiennes peuvent être tirées vers l'avant dans un plan presque horizontal lorsque seuls les géniohyoïdiens se contractent (figure 66 E). Leur relâchement accompagné de la contraction du sternohyoïdien et/ou de la musculature hypaxiale ramène les barres à leur position de départ.

- Les barres hyoïdiennes peuvent être avancées et abaissées en même temps lorsque les géniohyoïdiens se contractent et que le sternohyoïdien et/ou la musculature hypaxiale sont en activité; les premiers muscles tirent l'arrière des barres hyoïdiennes vers l'avant, tandis que la contraction des seconds a pour effet d'abaisser l'avant des barres.

Pour reprendre la position de départ, il y a deux solutions :

- le sternohyoïdien et la musculature hypaxiale se relâchent et les géniohyoïdiens ramènent les barres vers le haut (figure 66 E); ensuite ceux-ci cessent leur activité pendant que le sternohyoïdien et/ou la musculature hypaxiale se contractent à nouveau pour tirer les barres vers l'arrière;
- les géniohyoïdiens se relâchent, et le sternohyoïdien et/ou la musculature hypaxiale se détendent tandis qu'une nouvelle fois, les géniohyoïdiens se contractent pour ramener les barres vers le haut et l'avant.

Dans les deux cas, les géniohyoïdiens provoquent l'effet escompté si les adducteurs de la mandibule sont en activité, et maintiennent la bouche fermée ou la referment si elle a été ouverte. Si la bouche est ouverte et reste ouverte, les géniohyoïdiens non seulement favorisent cette ouverture, mais la direction de leurs fibres est telle, qu'ils tirent les barres hyoïdiennes vers une situation voisine de la position F de la figure 66.

- Les déplacements vers l'arrière de la corbeille branchiale sous l'action du rétracteur postérieur et/ou du coraco-branchial postérieur, entraînent dans le même sens les barres hyoïdiennes.

b) Déplacements en vue latérale

- Si le suspensorium ne peut se déplacer, l'action du sternohyoïdien et/ou celle de la musculature hypaxiale tirent les barres hyoïdiennes vers l'arrière (dans les limites permises par l'interhyal) et quelque peu latéralement, puisque la trace du suspensorium dans un plan horizontal est oblique (figures 67, 68). Le muscle rétracteur postérieur et/ou le coraco-branchial postérieur peuvent avoir une action semblable.

Ce sont les g niohyoïdiens, le ligament  lastique li.26 et les adducteurs de la mandibule qui peuvent tirer les barres vers l'avant.

- Si la bouche reste ferm e et que le suspensorium peut  tre d plac , la contraction du sternohyoïdien et/ou de la musculature hypaxiale, associ e   l'effet du ligament  lastique li.26, tire vers l'arri re la r gion ant rieure des barres hyoïdiennes, l  o  elles sont articul es l'une   l'autre par l'interm diaire du sublingual, et  carte les extr mit s post rieures qui  loignent le suspensorium de l'axe du corps (figure 69). Les contractions du r tracteur post rieur et du coraco-branchial post rieur ont les m mes effets. Ce sont les adducteurs de l'arc palatin et de l'hyomandibulaire et les g niohyoïdiens qui resserrent et tirent vers l'avant l'arc hyoïdien.

- Si la bouche peut  tre ouverte et le suspensorium d plac  lat ralement, les d placements d crits dans les paragraphes pr c dents seront grands vers l'arri re et vers l'avant, mais de faible amplitude lat ralement.

- Si l' l vateur de l'hyomandibulaire se contracte, il provoque l'abduction du suspensorium qui entra ne avec lui les barres hyoïdiennes (figure 71). Celles-ci effectueront cependant un d placement moins grand que le suspensorium car elles sont articul es sur l'hyomandibulaire par l'interhyal; l'amplitude du d placement du point inf rieur de ce dernier peut  tre plus petite que celle de son point sup rieur   cause de l'inertie des barres hyoïdiennes.

- Dans chacun des cas envisag s pr c demment, les muscles hyohyoïdiens qui tirent sur les rayons branchiost ges peuvent rapprocher les barres l'une de l'autre, lorsque l'opercule peut  tre d plac . Si ce dernier ne peut se mouvoir, les hyohyoïdiens peuvent alors avoir pour effet de tirer les barres hyoïdiennes vers l'arri re (figure 73).

c) Rotation d'une barre hyoïdienne sur son axe longitudinal
(figure 74)

Les géniohyoïdiens postérieurs sont insérés ventralement à l'arrière de la face antérieure de chaque barre. Le sternohyoïdien est fixé sur l'urohyal, lui-même attaché par des ligaments urohyalo-hypohyaux (li.32) à l'avant de la face postérieure ventrale des barres hyoïdiennes.

Si les géniohyoïdiens et le sternohyoïdien se contractent en alternance, les barres hyoïdiennes tournent vers l'avant ou vers l'arrière autour d'un axe qui court à peu près de la base de l'interhyal jusqu'au basihyal (exclu du mouvement). Ce mouvement est accompagné nécessairement d'un écartement des barres hyoïdiennes à cause surtout de la présence du sublingual.

d) Remarques

- Des déplacements verticaux, horizontaux et de rotation, indépendants les uns des autres sont sans doute rares; ce sont des combinaisons de ces déplacements qui sont les plus fréquentes, sinon les seules possibles.

- Il est probable que les barres hyoïdiennes gauche et droite puissent être déplacées séparément l'une de l'autre suivant les circonstances.

- Plusieurs auteurs (GOEDEL, 1974 a, b; VRBA, 1968; TCHERNAVIN, 1948; VANDEWALLE, 1972) n'ont considéré que les mouvements de dépression et de recul des barres hyoïdiennes et leur retour à une position de départ. GOSLINE (1971), ALEXANDER (1967) et ANKER (1974) notamment, ont aussi envisagé l'écartement des barres hyoïdiennes suite, entre autre, à la contraction du sternohyoïdien.

4. DEPLACEMENTS DE L'OPERCULE

Le muscle élévateur de l'opercule tire celui-ci

vers le haut; l'operculaire tourne autour du condyle de l'hyomandibulaire (figures 18, 21, 57), tandis que l'interoperculaire et le sousoperculaire sont déplacés vers l'arrière. Ce déplacement est possible même si la bouche reste fermée puisque le ligament operculo-mandibulaire li.25 est élastique.

Le dilatateur de l'opercule provoque l'abduction de celui-ci tout en l'élevant quelque peu comme l'élévateur le fait.

Le muscle hyohyoïdien médian, en se contractant, tire l'opercule vers le bas et l'intérieur; il rapproche donc les opercules de l'axe du corps (figure 20).

L'adducteur de l'opercule ramène celui-ci vers l'axe du corps tout en l'élevant quelque peu (figures 18, 21).

Si les deux premiers muscles cités se contractent en même temps, suivis des deux derniers, on obtient un mouvement de va-et-vient: il y a une "abduction-élévation" suivie d'une "adduction-abaissement".

Si les quatre muscles se contractent séparément dans l'ordre où ils sont cités ou dans l'ordre inverse, l'opercule effectue une rotation.

Si l'opercule est écarté, la contraction de son élévateur aura pour effet de le tirer non seulement vers le haut, mais aussi vers l'intérieur (figure 21). L'élévateur devient donc un adducteur dans ce cas.

Il est intéressant de remarquer d'une part, que si le suspensorium est en état d'abduction ou d'adduction, les déplacements de l'opercule en seront respectivement amplifiés ou diminués, d'autre part que lorsque l'opercule est écarté ou rapproché de l'axe du corps, il entraîne avec lui l'hyomandibulaire et tout le suspensorium. Il y a donc une influence réciproque du suspensorium et de l'opercule.

Il est possible que chacun des replis operculaires puisse être déplacé individuellement.

5. DEPLACEMENTS DES RAYONS BRANCHIOSTEGES

Les rayons branchiostèges, contenus dans leur membrane, sont entraînés par les barres hyoïdiennes et par les opercules dans tous leurs déplacements. Ils peuvent cependant avoir des mouvements propres :

- les rayons sont unis deux à deux par les hyoïdiens latéraux : ils peuvent ainsi être rapprochés les uns des autres;
- ils peuvent être écartés les uns des autres et étalés contre le corps grâce à l'hyohyoïdien médian.

La membrane branchiostège est dépourvue de rayons et de muscles en arrière de l'opercule : elle est à ce niveau tout à fait passive et ses déplacements ne dépendent que de ceux de l'opercule.

6. DEPLACEMENTS DU SUSPENSORIUM

L'abduction et l'adduction sont les seuls mouvements du suspensorium (ou arc palatin). L'élévateur de l'hyomandibulaire qui l'écarte de l'axe du corps et l'adducteur de l'arc palatin et de l'hyomandibulaire, qui l'en rapproche, en sont les principaux responsables. A côté d'eux, rappelons que les muscles qui déplacent latéralement le repli operculaire, les barres hyoïdiennes et les mâchoires, peuvent déplacer le suspensorium. Il est possible en plus, que lorsque la bouche est fermée, la contraction des deux premiers adducteurs de la mandibule, et plus spécialement du premier, puisse déplacer latéralement l'arc palatin.

Si le suspensorium n'a que deux possibilités de déplacement, elles sont cependant extrêmement complexes. En effet, comme nous l'avons déjà écrit, la direction de l'articulation de l'hyomandibulaire sur le neurocrâne ne passe pas

par le point d'articulation de l'entoptérygoïde avec l'ethmoïde latéral.

La plupart des forces qui écartent le suspensorium s'appliquent sur l'hyomandibulaire. Cet os, dont l'articulation avec le neurocrâne peut être assimilée à une ligne droite, est écarté. Il entraîne sans doute avec un très léger retard le préoperculaire (très faible mobilité entre les deux os). L'amplitude maximale du déplacement se situe au niveau de la région ventrale du préoperculaire (figure 75). En même temps, la pointe antérieure du préoperculaire est très légèrement portée vers l'avant (figure 75).

Le reste du suspensorium effectue d'une part une faible abduction et réalise d'autre part une rotation autour du point d'articulation de l'entoptérygoïde avec l'ethmoïde latéral. Ceci déplace vers l'extérieur et l'avant le carré, le métaptérygoïde, l'ectoptérygoïde et l'entoptérygoïde, ainsi que le symplectique jusqu'au moment où le ligament quadrato-symplectico-préoperculaire (li.1) est tendu (figure 75). Le déplacement latéral est de faible amplitude au niveau de l'articulation quadrato-mandibulaire, tandis qu'il est plus important au niveau du métaptérygoïde. Par contre, le déplacement vers l'avant se manifeste davantage au niveau du carré que du métaptérygoïde.

Le mouvement d'abduction du suspensorium peut être, à notre avis, prolongé (figure 76); mais le ligament li.1 rend à ce stade le carré et le symplectique solidaires du préoperculaire. Ces deux os sont aussi solidaires des os ptérygoïdiens. Pour que le mouvement d'abduction du suspensorium puisse continuer, il faut admettre l'existence d'une ligne de pliure dans une région du suspensorium de moindre résistance. Cette ligne pourrait se situer à deux endroits schématisés par les axes 1 et 2 sur la figure 78. En effet, ils passent tous deux par les zones de cartilage qui sont certainement les plus souples. Tout ce qui est en dessous et en avant de ces axes serait déplacé latéralement. L'axe 2, cependant, nous semble peu intéressant car il place en avant

de lui l'articulation crânio-ptérygoïdienne qui devrait donc s'écarter du neurocrâne, et en arrière de lui la plus grande partie du symplectique. De plus, cet axe imposerait une pliure dans une direction presque perpendiculaire à celle de l'incurvation de l'entoptérygoïde.

Par contre, l'axe 1, bien que passant par une zone de cartilage plus courte que l'axe 2, n'en offre pas les inconvénients; il passe aussi par la zone de contact entre l'entoptérygoïde et l'ectoptérygoïde et par une région où le métaptérygoïde est très mince. Nous pensons que si il y a pliure, elle se manifeste au niveau de l'axe 1. Peuvent donc être entraînés par le préoperculaire : le carré, l'ectoptérygoïde et le symplectique.

Nous pensons de plus que l'axe 1 ne traverse pas le symplectique parce que le ligament li.1 l'empêcherait de plier. Cet os, qui est mobile par rapport au carré, au métaptérygoïde, à l'hyomandibulaire et au préoperculaire, ajustera sa position en effectuant un redressement.

En même temps que cette pliure, qui se manifeste moins fort et de manière plus étalée en avant qu'en arrière, l'ensemble des os ptérygoïdiens et du carré continue à pivoter très légèrement autour de son articulation avec le neurocrâne (figure 75).

L'adduction du suspensorium s'effectue par les déplacements inverses.

Remarques

- L'amplitude des mouvements du suspensorium n'est pas très grande : en effet, les ligaments li.18 et li.19 (figures 19, 21) très peu élastiques, limitent l'écartement et le rapprochement du suspensorium de l'axe du corps. Les yeux limitent aussi l'abduction de l'arc palatin.

- C'est en raison des déplacements différents de plusieurs parties de l'unité mécanique squelettique suspenso-

rium que nous l'avons divisée en quatre sous-unités (voir page 60).

- L'hyomandibulaire présente deux têtes d'articulation. La première est plus forte que la deuxième; elle est prolongée par un épaissement osseux en rapport très probablement avec des raisons mécaniques (figure 79) : en effet, la direction non seulement des fibres de l'élévateur de l'hyomandibulaire, mais aussi du dilatateur de l'opercule (figure 18), indique que les forces qui écartent le suspensorium et l'opercule s'exercent principalement dans cette direction. De plus, la direction moyenne des fibres du deuxième adducteur de la mandibule montre que ce muscle exerce sur l'hyomandibulaire une force qui est la résultante de deux autres forces dirigées, l'une vers la première tête d'articulation de l'os, l'autre vers l'épaississement constitué par le conduit qui protège le rameau mandibulaire du nerf facial (figure 79). OSSE (1969) a, à ce sujet, une opinion très voisine à propos de l'hyomandibulaire de *Perca fluviatilis*.

D'une manière générale, l'hyomandibulaire sur lequel s'exercent la plupart des forces qui déplacent le suspensorium est l'os le plus épais de cette unité mécanique squelettique. Deux autres endroits sont aussi nettement plus épais que le reste de l'arc palatin : le condyle du carré où est articulée la mandibule et la zone d'articulation de l'entoptérygoïde avec le neurocrâne, tous deux en rapport avec les forces qui déplacent respectivement la mandibule et le suspensorium. Réciproquement, les épaissements de l'hyomandibulaire augmentent la surface d'insertion des muscles qui exercent des forces sur lui.

Conséquences des mouvements du suspensorium sur ceux des pièces buccales

Pendant l'abduction du suspensorium, l'articulation quadrato-mandibulaire est portée vers l'avant et quelque peu latéralement. Ces déplacements ont pour conséquence d'avancer

la mandibule et d'en écarter les branches (le second mouvement atténue le premier). La contraction du muscle intermandibulaire limite quelque peu les possibilités d'écarter les branches de la mandibule (et donc du suspensorium), tandis que l'adducteur ω associé au troisième adducteur de la mandibule aurait l'effet contraire. L'efficacité du muscle intermandibulaire est, comme le fait remarquer OSSE (1969), très faible compte tenu de sa position très antérieure. Celle-ci est sans doute le résultat d'un compromis entre l'intermandibulaire, l'adducteur ω et le géniohyoïdien antérieur, tous trois insérés à la face interne de la mandibule.

Le déplacement latéral des branches de la mandibule provoque celui des pièces de la mâchoire supérieure. Le mouvement vers l'avant de la mandibule entraîne, si cela est encore possible, l'ouverture de la bouche : en effet, pour respecter la longueur des ligaments élastiques li.25 et li.26, il faut que la mandibule s'abaisse; elle entraîne avec elle la mâchoire supérieure par le mécanisme décrit page 66. Ce mouvement d'ouverture n'existe que s'il n'y a aucune activité musculaire supérieure à l'élasticité des ligaments li.25 et li.26.

L'abduction du suspensorium a les mêmes effets sur la bouche notamment chez les Nandidae (LIEM, 1970), chez *Salmo gairdneri* (d'après VERRAES, 1974) et chez *Gasterosteus aculeatus* (d'après ANKER, 1974).

7. DEPLACEMENTS DU PALATIN

Le palatin est, comme nous l'avons déjà écrit, mobile par rapport au reste du suspensorium et articulé en arrière à l'entoptérygoïde, au milieu au préethmoïde et en avant au maxillaire.

Les déplacements du palatin résultent des mouvements de la mâchoire supérieure et du suspensorium. Ils sont de faible amplitude.

Lorsque la bouche s'ouvre, le palatin, poussé vers le haut par le maxillaire, pivote autour de son articulation avec le préethmoïde de sorte que sa région postérieure soit abaissée. Quand la bouche se referme, le palatin effectue le déplacement inverse.

Lorsque l'entoptérygoïde pivote autour de son articulation avec l'ethmoïde latéral (dans le sens d'une abduction du suspensorium), le palatin, dont la région postérieure est déplacée vers l'intérieur, tourne autour du préethmoïde de sorte que sa partie antérieure soit, elle, déplacée vers l'extérieur. Lors de l'adduction du suspensorium, le palatin effectue le mouvement contraire.

Les combinaisons des deux mouvements décrits précédemment sont possibles et probables.

8. DEPLACEMENTS DES ARCS BRANCHIAUX

La corbeille branchiale est un ensemble multiarticulé susceptible d'effectuer de très nombreux déplacements. Les arcs branchiaux sont solidaires, non seulement les uns des autres, mais aussi des barres hyoïdiennes par la copula et les ligaments 36. Ils peuvent donc accomplir tous les déplacements vers l'avant, vers l'arrière, vers le haut et vers le bas, ainsi que l'écartement et le resserrement de celles-ci.

Ils ont en plus d'autres possibilités : en effet, ils peuvent encore être déplacés vers le haut par les éleveurs des arcs et vers le bas par les coraco-branchiaux antérieurs et les pharyngo-cleithraux (figure 80). Le rapprochement des arcs est aussi assuré par les muscles droits et droits communs, par les transverses, par les obliques ventraux et dorsaux, par les interarchiens et par les obturateurs des quatrièmes fentes branchiales. L'angle formé par deux pièces successives peut être modifié par la contraction des adducteurs

des arcs branchiaux et des obliques ventraux.

Une région particulière de la corbeille branchiale est constituée par les os pharyngiens (cinquièmes cératobranchiaux). L'absence d'appareil masticateur buccal est palliée, d'après BERTIN et ARAMBOURG (1958) par le développement de cinquièmes cératobranchiaux dentés qui constituent un appareil masticateur pharyngien. Pour que cet appareil soit efficace il faut qu'il soit en rapport avec une puissante musculature : c'est ainsi qu'il est muni d'un rétracteur postérieur volumineux, d'un transverse ventral et d'élévateurs plus importants que ceux des autres arcs. Pour insérer ces muscles, le neurocrâne a développé les profondes fosses otiques ventrales (figures 5, 28, 42) et un grand processus postérieur du basioccipital. Ces fosses et ce processus n'existent pas chez les autres Ostariophysii qui n'ont pas d'os pharyngiens. Le processus postérieur du basioccipital permet également l'attache des ligaments 108 et 109, qui augmente la rigidité de la région antérieure de la colonne vertébrale, sans doute favorable au bon fonctionnement de l'appareil de Weber (voir page 83). Les os pharyngiens qui portent les seules dents, peuvent être considérés comme des peignes qui s'emboîtent l'un dans l'autre (ALEXANDER, 1967) sous l'action du transverse ventral du cinquième arc, du sphincter de l'oesophage et de la région dorsale du rétracteur postérieur. Leurs dents peuvent aussi être orientées vers la plaque masticatrice accolée au processus postérieur du basioccipital, suite à la contraction des fibres de la région ventrale du rétracteur postérieur, du transverse ventral et de l'élévateur du cinquième arc. Les os pharyngiens constituent un appareil broyeur et masticateur qui, d'après BERTIN et ARAMBOURG (1958), supplée à l'absence de pièces buccales dentées. SIBBING (communication personnelle) a réussi des enregistrements électromyographiques de l'activité de plusieurs muscles des os pharyngiens chez *Cyprinus carpio*.

Nous avons présenté les déplacements de la corbeille branchiale d'une manière globale et très stéréotypée. En

fait, tous les muscles de la tête, pris séparément ou associés entre eux, peuvent avoir une influence sur les déplacements de la corbeille branchiale dans son ensemble, mais aussi sur chacune des parties mobiles des arcs branchiaux. Pour illustrer la complexité des mouvements des arcs branchiaux, considérons en vue latérale uniquement l'action d'un adducteur branchial sur l'épibranchial et le cératobranchial auxquels il est attaché (figure 81) :

- si l'épibranchial ne peut bouger, le cératobranchial sera élevé; ce sont les coraco-branchiaux antérieur et postérieur, et le pharyngo-claviculaire qui le tireront en sens inverse;
- si le cératobranchial ne peut bouger, c'est l'épibranchial qui sera tiré vers le bas. L'élévateur de l'arc le ramènera à sa position initiale;
- si les deux os peuvent être déplacés, on obtient la combinaison des deux déplacements déjà décrits;
- chacun de ces déplacements peut varier en amplitude, et se produire lorsque la corbeille branchiale, en tout ou en partie, effectue d'autres déplacements.

9. DEPLACEMENTS DU NEUROCRANE

L'élévation et l'abaissement du neurocrâne ont déjà fait l'objet de nos commentaires lors de la description des mouvements de la mandibule (page 64).

Le neurocrâne peut encore tourner vers la droite ou vers la gauche, lorsque la musculature latérale droite ou celle de gauche se contracte, l'une étant antagoniste de l'autre. Ces déplacements latéraux peuvent être combinés aux déplacements verticaux.

Les déplacements du neurocrâne influencent bien sûr, ceux de toutes les structures de la tête, de la ceinture

scapulaire et des trois premières vertèbres.

10. DEPLACEMENTS DE LA CEINTURE SCAPULAIRE

Les déplacements vers l'avant ou vers l'arrière de la ceinture ont déjà été décrits à propos des mouvements de la mandibule (page 64).

11. DEPLACEMENTS DE L'APPAREIL DE WEBER

Nous n'envisageons pas ici les déplacements de la chaîne des osselets, mais seulement ceux des vertèbres.

La tendance à l'ankylose des premières vertèbres chez *G.gobio* comme chez les Siluriformes (BRIDGE et HADDON, 1894; CHRANILOV, 1929; CHARDON 1968) ou chez certains Cyprinoides (CHRANILOV, 1927; RAMASWAMI, 1952, 1953, 1955), est attestée par la fusion des deuxième et troisième vertèbres chez *G.gobio* (figure 17). En plus de cette fusion, les trois premières vertèbres de *G.gobio* ont peu de liberté. En effet, le premier supraneural, soudé aux deuxième et troisième vertèbres et relié aux exoccipitaux par un ligament très court (li.106) (figure 16), ne permet qu'une très faible rotation vers le haut ou vers le bas des premières vertèbres; les mouvements latéraux sont également réduits par la présence des ligaments li.108 et li.109 (figure 16), qui rendent les trois premières vertèbres solidaires du processus postérieur du basioccipital. Seule la quatrième vertèbre jouit d'une mobilité sans doute égale à celle des suivantes.

B A R B U S B A R B U S

Des différences importantes dans la réalisation de certains mouvements existent très probablement entre *B.barbus* et *G.gobio*. Nous sommes en droit de les soupçonner en raison des variations anatomiques observées entre les deux espèces.

Ce sont :

- l'existence du ligament interoperculo-épihyal (li.53) qui diminue, comme nous l'avons déjà écrit, la mobilité de la barre hyoïdienne; ce sont surtout les déplacements effectués dans un plan vertical et la rotation autour d'un axe longitudinal qui en sont affectés, avec, comme conséquence, de moins grandes variations du volume de la cavité buccale. Si la présence de ce ligament diminue les possibilités de déplacement des barres hyoïdiennes, elle augmente celles de l'opercule : en effet, à cause de ce ligament, tout mouvement de recul des barres entraîne celui de l'opercule. Réciproquement, LIEM (1970), en pratiquant l'ablation du ligament interoperculo-mandibulaire (li. 25), a montré que la présence de ce ligament favorise la dépression de la mandibule en transmettant par l'intermédiaire des barres hyoïdiennes les effets de la contraction de l'élévateur de l'opercule.
- la mobilité du maxillaire par rapport au palatin, qui peut être modifiée chez *B.barbus* grâce aux cartilages submaxillaires qui manquent à *G.gobio*.
- la présence de muscles droits entre tous les arcs pris deux à deux et entre le premier arc et les barres hyoïdiennes qui permettent de faire varier l'écart entre chaque arc d'une manière plus nuancée sans doute que chez *G.gobio*.
- les muscles géniohyoïdiens qui passent sous l'ar-

ticulation quadrato-mandibulaire (figures 34, 35); nous pensons qu'ils sont susceptibles d'ouvrir la bouche, quelle que soit la position de la mandibule.

- l'existence de deux pharyngo-claviculaires chez *B. barbatus* au lieu d'un chez *G. gobicus*, qui ajoute à la première espèce citée une possibilité de tirer la corbeille branchiale.
- les autres différences anatomiques observées entre les deux espèces ne devraient apporter que des variations très minimes entre les mouvements qu'elles réalisent.

L E U C I S C U S L E U C I S C U S

Les différences fonctionnelles qui sont en rapport avec le ligament interoperculo-épihyal (li.53), les muscles droits de la corbeille branchiale et les pharyngo-claviculaires, observées entre *B. barbatus* et *G. gobio* existent également entre cette dernière espèce et *L. leuciscus*.

L. leuciscus diffère cependant des deux autres espèces par les déplacements des pièces buccales :

- la bouche s'ouvre vers l'avant et non vers le bas;
- le ligament intermaxillaire (li.54) de *L. leuciscus* limite le déploiement de la mâchoire supérieure en empêchant le rostral de basculer complètement vers l'avant; ALEXANDER (1966) ne décrit pas chez *Idus idus*, Cyprinidé de forme extérieure proche de *L. leuciscus*, de ligament intermaxillaire et considère donc que le rostral n'est pas limité dans ses déplacements;
- le maxillaire a une mobilité sans doute moindre par rapport au palatin et au neurocrâne que chez les deux autres espèces; en effet, il n'y a pas de submaxillaires et les prééthmoïdes 2 sont très courts;
- l'existence du ligament 56 (figure 47) bien développé peut diminuer les effets de la contraction de l'élévateur de l'opercule sur la dépression de la mandibule, car il peut exister un "jeu" assez important entre l'interoperculaire et le sous-operculaire;
- le fait que le premier adducteur de la mandibule soit inséré peu en avant par un seul tendon sur le maxillaire, ne permet sans doute pas de bloquer cet os en position relevée lorsque la bouche est grande ouverte et donc ne permettrait pas à

la mandibule de s'élever sans qu'elle n'entraîne avec elle la mâchoire supérieure;

- le suspensorium de *L. leuciscus* est plus rigide que celui des deux autres espèces; il est donc possible qu'il ne puisse être plié aussi facilement, ce qui diminue l'amplitude maximale possible de l'abduction de l'arc palatin.

L. leuciscus pourrait différer de *B. barbatus*, mais se rapprocher de *G. gobio* par le fait que les géniohyoïdiens ne participent probablement pas à l'ouverture de la bouche, du moins à son début, car la direction d'un grand nombre de leurs fibres passe par l'articulation quadrato-mandibulaire.

C O N C L U S I O N S

1. Chez les trois espèces étudiées, nous pouvons envisager un très grand nombre de mouvements au niveau de la tête. Mais il n'est toutefois pas démontré qu'ils sont tous possibles; en effet, il n'est pas certain que chaque muscle soit innervé de façon indépendante par le système nerveux moteur. Des groupes de muscles travailleraient dès lors obligatoirement ensemble et le nombre des mouvements serait diminué.

2. Les déplacements des différentes unités mécaniques squelettiques (nous excluons ici la corbeille branchiale) entraînent soit une augmentation, soit une diminution du volume des cavités buccale et operculaire. Ces déplacements sont le résultat de la contraction des différents muscles de la tête. Le tableau III (page 89), de conception très voisine de celui réalisé par ANKER (1974) à propos de *Gasterosteus aculeatus*, illustre la participation des différents muscles aux variations du volume des cavités buccale et operculaire. On y remarque que plusieurs muscles prennent part à la fois à l'augmentation et à la diminution des volumes. En effet, les déplacements provoqués par la contraction d'un muscle dépendent de la position des pièces osseuses sur lesquelles il est inséré. Cette position est en relation avec l'activité des autres muscles insérés sur ces éléments squelettiques. Voici un exemple : les géniohyoïdiens agrandissent la cavité buccale en ouvrant la bouche, si le sternohyoïdien et/ou la musculature hypaxiale ont déplacé l'arc hyoïdien vers l'arrière et provoqué le début de l'abaissement de la mandibule chez *G.gobio*; par contre, les géniohyoïdiens diminuent le volume buccal en tirant les barres hyoïdiennes vers le haut et l'avant, si les adducteurs de la mandibule referment ou ont refermé la bouche. Les déplacements de chaque unité mécanique squelettique ainsi que les contractions de chaque muscle ont toujours une influence sur l'état et la position des autres structures

T A B L E A U III : Participation des muscles de la tête (ceux des yeux et de la corbeille branchiale exceptés) à l'augmentation ou à la diminution du volume des cavités buccale et operculaire.

	augmentation de volume				diminution de volume		
	augmentation de la cavité buccale		augmentation de la cavité operculaire	diminution de la cavité buccale		diminution de la cavité operculaire	
	ouverture de la bouche	déploiement de la bouche		fermeture de la bouche	cavité buccale et prébuccale		
adducteur I de la mandibule		+	+		+		
adducteur II de la mandibule			+		+		
adducteur III de la mandibule			+		+		
adducteur ω			+		+		
intermandibulaire							
géniohyoïdien antérieur	+				+	+	
géniohyoïdien postérieur	+				+		
sternohyoïdien	+				+		
hyohyoïdien latéral			+			+	
hyohyoïdien médian						+	
élévateur de l'hyomandibulaire	+				+	+	
adducteur de l'arc palatin						+	
élévateur de l'opercule	+					+	
dilatateur de l'opercule	+					+	
adducteur de l'opercule						+	
musculature latérale	+						
musculature épaxiale	+						
musculature hypaxiale	+						

de la tête. Il n'y a pas de structures indépendantes.

3. On constate que le nombre des moyens pour déplacer les pièces osseuses est élevé. Cela peut être très intéressant pour l'animal qui peut réaliser certains mouvements essentiels, quelle que soit la situation des pièces anatomiques environnantes ou presque. LIEM (1970) a montré que chez *Monocirrhus polyacanthus*, de la famille des Nandidae, l'ablation du ligament operculo-mandibulaire (li.25) n'entraînait pas une diminution des mouvements respiratoires, ni de prise de nourriture; mais dans ce dernier cas on constate une augmentation de l'abduction du suspensorium qui favorise l'ouverture de la bouche.

4. Dans ce chapitre, nous avons présenté des hypothèses sur les rapports entre les formes et les fonctions à propos de l'hyomandibulaire et de la musculature environnante (page 78), de l'intermandibulaire et des structures qui l'entourent (page 79), du troisième adducteur de la mandibule, de la mâchoire inférieure et de l'arc palatin (page 69), ou encore des cinquièmes cératobranchiaux et des structures voisines (page 81).

L'insertion antérieure du sternohyoïdien mérite aussi quelques commentaires. Il faut que le muscle ait une insertion qui lui permette une activité efficace sans pour autant diminuer les possibilités de déplacement des barres hyoïdiennes. S'il avait été inséré directement sur les barres hyoïdiennes, ses contractions auraient été sans doute très efficaces, mais elles auraient réduit la mobilité des barres hyoïdiennes. En étant inséré sur l'urohyal, (ce dernier est relié aux barres par les ligaments 32 (figure 11)) non seulement il garantit aux barres hyoïdiennes une grande mobilité, mais il concentre aussi les effets de ses contractions en deux endroits (points d'attache des ligaments li.32) et n'obstrue pas la partie ventrale de la cavité operculaire. La concentration des effets de la contraction de muscles sur des surfaces réduites, comme c'est le cas non seulement du sternohyoïdien mais aussi des premier et troisième adducteurs

de la mandibule, augmente l'efficacité des contractions, mais diminue sans doute les possibilités de nuancer les mouvements.

5. Il résulte de cette étude comparée des possibilités de déplacements des parties de la tête des trois espèces, que *B. barbatus* peut être considéré comme un intermédiaire entre *G. gobio* et *L. leuciscus* (d'un point de vue fonctionnel et non d'un point de vue évolutif). En effet, si *B. barbatus* diffère très probablement de *G. gobio* par la mobilité des barres hyoïdiennes, par les déplacements du maxillaire et par les possibilités de mouvements de la corbeille branchiale, *L. leuciscus* en diffère en plus par les possibilités de déploiement de la bouche, par la rigidité du suspensorium et par la moins grande cohésion des os de l'opercule.

CHAPTER III

OBSERVATIONS CINÉMATOGRAPHIQUES ET ÉLECTROMIOPHÉROGRAMMES

- HYPOTHÈSES FONCTIONNELLES QUI EN DÉCoulENT -

INTRODUCTION

La forme générale et la construction de ce livre ainsi que les différentes structures qui le composent, répondent pour 90% à des fonctions principales chez l'homme.

- assurer la grande d'oxygène
- protéger le cerveau,
- protéger les organes du cœur,
- réaliser les mouvements respiratoires,
- réaliser les mouvements de la tête,
- participer à la grande fonction de la nutrition.

CHAPITRE III

OBSERVATIONS CINEMATOGRAPHIQUES ET ELECTROMYOGRAPHIQUES

- HYPOTHESES FONCTIONNELLES QUI EN DECOULENT -

I N T R O D U C T I O N

La forme générale et la construction de la tête ainsi que les différentes structures qui la composent, répondent pour OSSE (1969) à six fonctions principales chez *Perca fluviatilis* :

- constituer la proue d'un animal hydrodynamique,
- loger et protéger le cerveau,
- loger et protéger les organes des sens,
- réaliser les mouvements respiratoires,
- réaliser les mouvements de la toux,
- participer à la phase initiale de la nutrition.

Nous y ajoutons :

- réaliser les mouvements du bâillement,
- réaliser les mouvements du crachement,
- participer à l'établissement de relations avec les congénères (territorialité, agressivité, comportement sexuel, ...),
- participer à la défense de l'individu.

La forme de la tête est le résultat d'un compromis entre ces différentes fonctions, compromis qui peut différer d'une espèce à l'autre.

Dans ce troisième chapitre, nous consignons par la cinématographie, et l'électromyographie nos observations sur le vivant de la respiration, de la toux, de la prise de nourriture et du crachement chez *G.gobio*, de la respiration et de la toux chez *B.barbus* et *L.leuciscus*. Nous avons également des observations partielles à propos du bâillement de *G.gobio* et de la prise de nourriture chez *L.leuciscus*. Nous comparons nos observations chez nos trois espèces entre elles et avec les données de la littérature. Nous tentons d'identifier dans la réalisation des fonctions observées les mouve-

ments dont nous avons reconnu la possibilité et le mécanisme dans le chapitre précédent.

La première étude, réalisée d'un point de vue dynamique au niveau de la tête d'un poisson, revient à DUVERNEY en 1701 (d'après WILLEM et al, 1927) : il a décrit pour la première fois les manoeuvres respiratoires d'un poisson; pour lui, la respiration s'effectue en deux phases : d'abord un élargissement des cavités buccale et operculaire, c'est l'inspiration, ensuite leur rétrécissement, c'est l'expiration.

Plus tard avec DUMERIL (1807) et d'autres chercheurs (d'après WILLEM et al, 1927), une autre conception des mouvements respiratoires se fait jour : dans un premier temps la bouche s'ouvre et la cavité buccale s'agrandit, les ouïes restant fermées; dans un second temps la cavité buccale diminue de volume et les opercules s'écartent.

En 1870, BERT reprend l'hypothèse de DUVERNEY, mais y introduit l'idée que l'eau se déplace dans une direction déterminée grâce à l'existence de valvules appropriées. BERT est aussi le premier à faire mention d'une interruption du cycle respiratoire, c'est-à-dire de la toux.

Pour FRANCOIS-FRANK (1906) et BAGLIONI (1907) la bouche s'ouvre et se ferme un peu avant les opercules. Les mouvements ne sont donc ni alternatifs ni synchronisés. BAGLIONI (1907) propose une classification des Téléostéens marins d'après leurs mécanismes respiratoires et le développement de l'appareil branchiostège. Cette classification définit quatre groupes qui correspondent en fait à quatre modes de vie différents.

Alors que pour FRANCOIS-FRANK (1906) et BAGLIONI (1907), le mécanisme est une simple pompe dans laquelle les lamelles branchiales ne jouent presque aucun rôle dans l'établissement du courant d'eau, pour WOSKOBOINIKOFF (1932), ces lamelles empêcheraient l'eau de passer de la cavité operculaire à la cavité buccale et donc contribueraient à l'éta-

blissement d'un courant d'eau antéro-postérieur.

En 1906, FRANCOIS-FRANK décrit aussi des redoublements respiratoires appelés aujourd'hui toux.

WILLEM et al (1927) et WILLEM (1931, 1947) étudient des variations du mouvement respiratoire chez différents poissons et d'après les conditions de vie.

En 1937, WOSKOBOINIKOFF et BALABAI (d'après HUGHES et SHELTON, 1957) parviennent à mesurer des variations de pression dans les cavités buccale et operculaire. Ils remettent en cause l'idée proposée par le premier d'entre eux en 1932, à savoir une participation des arcs branchiaux dans l'établissement d'un courant d'eau et supposent l'existence d'une pompe foulante en avant des arcs et d'une pompe aspirante en arrière d'eux pour expliquer le sens antéro-postérieur du courant d'eau.

HUGHES et SHELTON (1957, 1958) étudient, chez deux Cyprinidés, *Tinca tinca* et *Leuciscus rutilus*, et chez *Salmo trutta* au moyen de sondes et de films synchronisés, les variations de pression des cavités buccale et operculaire et les mouvements d'ouverture et de fermeture de la bouche, de l'opercule et de leur valvule lors de la respiration. Ils arrivent notamment à la conclusion que le courant d'eau est toujours antéro-postérieur, sauf au début de l'ouverture de la bouche où il pourrait être inversé.

HUGHES (1960) applique les mêmes méthodes à treize espèces de Téléostéens marins et observe des variations de la respiration qui confirment la classification de BAGLIONI (1907) dans ses grandes lignes.

BALLINTIJJN et HUGHES (1965) chez la truite, HUGHES et BALLINTIJJN (1968) chez *Callionymus lyra* et BALLINTIJJN (1969 b, c) chez *Cyprinus carpio*, essayent de comprendre les mécanismes respiratoires au moyen, non seulement de sondes et de films, mais aussi d'enregistrements électromyographiques de huit muscles. Ils introduisent donc l'élément musculaire dans leur approche du mécanisme de la respiration. BALLINTIJJN

(1969 c) étudie de la même manière la toux chez *Cyprinus carpio*.

Pendant cette même période, ALEXANDER (1966, 1969, 1970) étudie surtout les mouvements buccaux chez les Cyprinidés *Idus idus*, *Gobio gobio* et *Carassius auratus*, lors de la prise de nourriture, au moyen de films et de variations de pression. Nous y avons déjà fait allusion précédemment.

En 1967, LIEM étudie au moyen de films la respiration et la prise de nourriture chez le Perciforme *Helostoma temmincki*. En 1970, il pratique des ablations d'organes dans son étude sur les Nandidae afin de déterminer leur rôle dans la respiration et la prise de nourriture. Enfin en 1973, il parvient au moyen de l'électromyographie à donner une représentation très intéressante des mouvements des os pharyngiens chez le cichlide *Haplochromis burtoni* lors de la prise de nourriture.

ANKER, SIMONS et DULLEMEIJER en 1967 et plus tard CHARDON et VANDEWALLE en 1972 introduisent la radiographie comme moyen d'étude des mouvements de la tête.

DUTTA, en 1968, au moyen de films, décompose dans les trois dimensions un certain nombre de mouvements réalisés lors de la respiration et de la prise d'air en surface chez *Anabas testudineus* (Pisces, Perciformes).

Nous voulons terminer cet aperçu historique par le remarquable travail de OSSE (1969) sur *Perca fluviatilis*. Il en étudie les mouvements de la bouche et de l'opercule associés à l'activité de dix-sept muscles lors de la respiration, de la toux et de la prise de nourriture au moyen de l'électromyographie et de la cinématographie avec la radiographie comme contrôle. Nous avons utilisé à peu de chose près les techniques et les appareils qui furent ceux de OSSE pour réaliser les manipulations exposées dans ce chapitre.

De plus amples commentaires sur les travaux réalisés depuis 1965 seront apportés en même temps que l'examen de nos résultats.

M A T E R I E L

1. MATERIEL VIVANT

- 16 exemplaires de *G.gobio* de longueur comprise entre 13,2 et 17,1 cm.
- 8 exemplaires de *B.barbus* de longueur comprise entre 14,9 et 22,3 cm.
- 5 exemplaires de *L.leuciscus* de longueur comprise entre 14,3 et 19,8 cm.

2. MATERIEL D'AQUARIOLOGIE

- Un aquarium expérimental à fond de verre de 60 x 25 x 30 cm placé dans une cage de Faraday et dans lequel trempe une plaque métallique reliée à la terre pour diminuer l'influence des ondes extérieures sur les électrodes.
- Le nettoyage de l'eau est assuré par un filtre Eheim 386 muni d'une pompe centrifuge Eheim 381.
- L'eau est oxygénée par de l'air comprimé.
- Le refroidissement est assuré par un courant d'eau froide à travers un tube métallique coudé. La température de l'eau est de 15° pour *G.gobio* et de 17° pour *B.barbus* et *L.leuciscus*.
- La nourriture est constituée de granules (concentré de divers aliments) ou de vers *Tubifex*.

3. MATERIEL ELECTRONIQUE

- Préamplificateurs P.A.R. (Princeton Applied Research Corporation) modèle 113; ils sont réglés lors de nos manipulations, de manière à amplifier cinq mille fois le signal qu'ils reçoivent et à éviter les interférences avec des longueurs d'ondes de 0 à 100 cycles par seconde.
- Un oscilloscope Tektronix type RM 565 Dual-Beans, réglé de

manière à ce que les points lumineux qui balayent horizontalement le cadran, se déplacent de 1 cm en 5 millisecondes. Cet oscilloscope est muni de deux amplificateurs Tektronix type 3A74 à quatre canaux chacun. Ceux-ci sont réglés de manière à ce que chaque déplacement vertical de un centimètre de chacun des points lumineux (huit au maximum) qui parcourt le cadran, soit compris entre 1/2 et 1/25 volt suivant les conditions d'expérience qui peuvent être différentes d'un canal à l'autre.

- Un enregistreur Siemens du type Oscillomink B à 12 pistes plus un canal marqueur de temps et un canal marqueur d'événement, muni de 14 plumes à jet liquide qui permettent une lecture directe et sans correction. Cet oscillomink est muni au maximum de six doubles amplificateurs Siemens Mo 7633-A2. Les amplificateurs sont lors de nos manipulations, réglés de manière à ce qu'une déviation d'un centimètre du jet d'encre sur le papier corresponde à 30, 100 ou 300 mv suivant les circonstances. Le papier enregistreur de l'appareil est déroulé à une vitesse de 5 cm ou de 10 cm par seconde lors de nos travaux.
- Trajet d'un signal électrique (figure 82).
Le signal venant des électrodes arrive aux préamplificateurs où il est augmenté cinq mille fois. Le signal agrandi est dirigé d'une part vers les amplificateurs de l'oscilloscope et d'autre part vers ceux de l'oscillomink.

4. MATERIEL DE CINEMATOGRAPHIE

- Une caméra Bolex H 16 réflex, 16 mm, munie d'une tête Vario Switar 86 EE qui déroule, lors de nos manipulations, 64 images par seconde en théorie, 60 à 61 images en pratique.
- Une caméra Beaulieu R 16, munie d'un objectif zoom Angénieux 12-120 mm, réglée de manière à dérouler 64 images par seconde.
- 8 films de 30 mètres Kodak Eastman Plus-X negative, noir et blanc, 64 asa, 21 din.

- 6 films de 30 mètres Agfa-Gevaert Isopan ISS inversible, noir et blanc, 100 asa, 21 din.
- Une visionneuse manuelle Téléray-Murray pour dépouiller les résultats cinématographiques.

5. SYNCHRONISATION DES ENREGISTREMENTS ELECTROMYOGRAPHIQUES ET DES FILMS (cf. OSSE, 1969) (figure 82)

- Un appareil, fabriqué à l'Université de Leiden, envoie des signaux électriques à un rythme de 10 signaux par seconde.
- Ces signaux sont matérialisés sur les enregistrements électromyographiques par un trait (figure 86) et sur les films par un point provoqué par une lampe diode placée dans la caméra de manière à impressionner l'image qui est en train d'être prise. Donc, à chaque trait correspond un point.
- Pour éviter de compter tous les traits et tous les points, on arrête de temps en temps l'émission des signaux électriques. Il suffit alors de repérer sur les films et sur les enregistrements les parties sans points et sans traits.

6. MATERIEL DE RADIOGRAPHIE

- Les radiographies de *G.gobio* ont été réalisées par l'appareil Philips P.W. 1008 à refroidissement par eau, dont le rayonnement émis est de 30 kv, 20 ma pendant 90 secondes lors de nos manipulations.
- Les radiographies de *B.barbus* et de *L.leuciscus* ont été réalisées par l'appareil Siemens Gigantos réglé de manière à produire un rayonnement de 50 kv, 110 ma pendant 0,64 seconde lors de nos manipulations.
- Les pellicules sont de la marque Kodak medical defenix (figure 84).

7. MATERIEL DE CONSTRUCTION ET D'IMPLANTATIONS DES ELECTRODES

- Chaque électrode est un fil de cuivre isolé de 0,05 mm.

- Les porte-électrodes (figure 83) sont des tubes capillaires (fabriqués par J.M. Van Terwisga N.V., Schiedam) de 0,3 mm de diamètre, biseautés à une extrémité de manière à former une fourche, et implantés dans une tige de plastique à l'autre extrémité (OSSE et al, 1972).
- Les électrodes sont collées les unes aux autres pour former un câble (figure 83), par le fixateur Nobocutane sous forme de spray (fabriqué par la firme Winthrop N.V., Haarlem).

8. AUTRE MATERIEL

- Colle Cyanolit (n° 201), adhésif alpha-cyanocrylate de la firme Van der Schuyt's (Alkmaar) pour fixer les électrodes sur la tête des spécimens de *B. barbatus* et de *L. leuciscus*.
- Colle Ethicon Bucrylat de la firme Hameris (Utrecht) pour fixer des repères de plastiques sur la tête des poissons étudiés. Cette colle ainsi que la précédente a pour caractéristique de sécher très vite et de très bien se maintenir sous eau.
- Jeu de miroirs qui permet de filmer simultanément la face ventrale et la face latérale des spécimens (figure 85). Le grand miroir reflète la face ventrale; les deux autres, dont les arêtes sont biseautées sont dans une position oblique à 45° par rapport à la vitre de l'aquarium et se font face : ils permettent de rapprocher la vue latérale de la vue ventrale en supprimant sur l'image l'épaisseur de la vitre de fond et de la barre de support de l'aquarium. On utilise donc toute la surface disponible des images.
- Poudre M.S.222 de Sandoz pour anesthésier les individus pendant leur opération.

M E T H O D E S

1. OBSERVATION ET ENTRAÎNEMENT

- a) Nous avons observé à l'aquarium public de l'Université de Liège et dans nos aquariums, des exemplaires des trois espèces afin de nous familiariser avec leur comportement.
- b) Nous avons habitué les spécimens expérimentaux à recevoir des éclairages anormaux. Nous avons aussi essayé de les faire vivre dans un aquarium nu et à fond de verre. Cette dernière tentative ne s'est pas avérée fructueuse. En effet, les spécimens de *B.barbus* et de *L.leuciscus* aquiferaient des comportements anormaux. Ceux de *G.gobio*, s'ils gardaient une attitude et une position normales, n'en refusaient pas moins de manger. Dès lors, dans la plupart de nos manipulations, nous avons dû mettre du sable sur le fond de l'aquarium.
- c) L'individu à manipuler est placé dans l'aquarium expérimental plusieurs heures avant d'être opéré pour qu'il prenne contact avec son nouveau milieu.

2. PREPARATION DES ELECTRODES

- a) Des fils de même longueur (environ 60 cm) sont préparés et groupés deux à deux.
- b) Les quatre extrémités de fil appartenant à un même groupe sont peintes dans une même couleur.
- c) Tous les fils sont collés ensemble sauf aux extrémités pour former un câble (figure 83).
- d) Les extrémités des fils situées d'un même côté du câble sont soudées à des fiches (figure 83) tandis que les autres sont dénudées sur une longueur d'environ 1/2 mm.
- e) Ces extrémités dénudées sont trempées dans l'aquarium expérimental tandis que les fiches sont reliées aux câbles qui

mènent aux préamplificateurs. Tout l'appareillage électronique est mis en marche. On peut ainsi vérifier sur l'oscilloscope et sur l'oscillomink si le bruit de fond enregistré (figure 86) par les électrodes n'est pas trop important et ne présente pas de défauts, donc si les électrodes sont correctement montées.

f) Ensuite les électrodes sont reprises, les extrémités mouillées sont séchées, recourbées et accrochées deux à deux (extrémités de même couleur) de manière opposée sur les porte-électrodes (figure 83) (OSSE et al, 1972).

3. MANIPULATION DES POISSONS

a) Choisir pour l'expérience un individu à jeûn afin qu'il soit plus incité à manger.

b) Anesthésier le poisson avec du M.S.222 (100 mg/litre); l'anesthésie dure entre 30 et 45 minutes.

c) Implanter les électrodes (6 paires en général) et leur porte-électrodes : ceux-ci pourront être aisément retirés tandis que les électrodes (une paire par muscle) resteront accrochées au muscle grâce à leur extrémité recourbée. Les électrodes sont lors d'une manipulation toutes implantées du même côté; aucun de nos résultats ne permettra donc de savoir directement si les côtés gauche et droit ont des activités synchronisées ou pas.

d) Le câble est ensuite accroché à la nageoire dorsale; pour *B.barbus* et *L.leuciscus*, il a été nécessaire, en plus, de coller le câble sur la tête pour éviter que le poisson ne puisse arracher les électrodes.

e) Coller lorsque cela est nécessaire des repères à la surface de certaines pièces mobiles de la tête.

f) Radiographier latéralement et dorsalement le poisson endormi afin de vérifier la position des électrodes (figure 84).

g) Placer le poisson encore anesthésié dans l'aquarium expé-

perimental et relier les électrodes aux appareils d'enregistrement; les poissons peuvent se déplacer dans l'aquarium; seules les électrodes pourraient éventuellement entraver leur "liberté".

h) Lorsque le poisson est éveillé et a repris un rythme de vie (apparemment) normal, enregistrer simultanément les signaux représentant les différences de potentiel entre les extrémités des électrodes appariées, qui sont provoquées par la contraction de chaque muscle, et filmer les mouvements effectués à ce moment.

i) Nous avons filmé des poissons de chaque espèce qui n'ont subi aucune des manipulations que nous venons d'énumérer afin de connaître l'impact de ces dernières sur le comportement des individus expérimentaux.

4. DEPOUILLEMENT DES RESULTATS

a) Rappel

Nous disposons d'enregistrements électromyographiques; sur chaque enregistrement sont en même temps présentées les activités de six muscles (au maximum); l'ensemble des enregistrements couvre les activités de quinze muscles de la tête. Nous avons également filmé les mouvements des parties de la tête, effectués à l'occasion de la réalisation de chacune des fonctions envisagées. Les films et les enregistrements sont synchronisés. A chaque scène de film, correspond un enregistrement électromyographique.

b) Examen des films

Nous avons mesuré sur l'écran d'une visionneuse manuelle, au moyen d'un pied à coulisse (1/10 de mm de précision), les déplacements d'un certain nombre de points de la tête, reproduit sur les films. Ces mesures sont la distance entre un point mobile et un point fixe, choisi comme référence. Ce dernier est situé soit sur le poisson lui-même, soit sur

des axes dessinés sur du papier calque et qui sont fixes par rapport au poisson. Dans certains cas, les mesures représentent la distance entre deux points mobiles (par exemple, la distance entre les mâchoires). Nous n'avons étudié que des scènes où le poisson apparaît immobile ou bien se déplace suivant une direction perpendiculaire à la caméra.

Ces mesures permettent de construire les graphes des figures 88 à 100. Ceux-ci ne représentent pas les déplacements réels des pièces ou des points, mais en sont le reflet. En effet, la mesure de l'amplitude d'un déplacement peut varier suivant la position du poisson par rapport à la caméra. Nous ne tiendrons donc pas compte de cette amplitude. Par contre, les moments où les déplacements sont maximaux et minimaux sont indépendants de l'angle sous lequel les poissons sont filmés. Ces moments peuvent donc être comparés.

Pour chaque scène de film étudiée, nous avons choisi au hasard une image de référence sur laquelle nous avons effectué dix fois successivement (mais pas extemporanément (1)) la mesure de la position de chaque point étudié par rapport à son point de référence. Nous avons donc pu, pour chacune des distances mesurées, calculer l'écart-type par rapport à la moyenne des mesures. Nous avons considéré que l'écart-type le plus grand est valable pour tous les points de l'image de référence. En reportant sur nos graphes, de part et d'autre de chaque point correspondant de l'image de référence, le double de l'écart-type retenu, nous avons 95 chances sur 100 que nos points soient réellement situés dans l'intervalle ainsi constitué. Nous pensons ainsi avoir une idée de la signification de l'écart entre deux points situés sur chaque graphe.

(1) Nous voulons préciser que dix mesures de la position d'un même point sur une image ont été faites avec un jour d'intervalle entre chaque mesure afin d'éviter toute accoutumance de l'observateur.

c) Examen des enregistrements électromyographiques

A chaque scène filmée, correspond un enregistrement électromyographique facilement repérable grâce à la synchronisation.

La longueur mesurable des signaux est plus courte ou égale au temps réel de contraction d'un muscle car le début et la fin des signaux peuvent être masqués par le bruit de fond (figure 86). L'absence de signal peut aussi être due au fait qu'il est inférieur à ce bruit de fond. Les mesures des signaux que nous avons effectuées, sont des mesures par défaut : elles représentent la distance entre les premiers et les derniers pics nettement plus haut que le bruit de fond (figure 86). Nos moyens d'investigation ne nous permettent pas de comprendre les détails d'un signal, tout au plus peut-on dire que l'amplitude des signaux est plus grande ou plus petite, lorsqu'ils appartiennent au même enregistrement électromyographique.

La représentation schématique des signaux de chaque muscle est faite sous forme de rectangle sans tenir compte de l'amplitude (figure 86).

Dans le cas de la respiration, ces rectangles représentent la partie commune à toutes nos observations (figures 88, 90, 91, 92); en effet, les signaux d'un même muscle dans les différentes expériences ne peuvent être semblables car l'implantation des électrodes est toujours un peu différente d'une manipulation à l'autre. L'intérêt de ces parties communes est de ne présenter que les moments où nous sommes certains que les muscles sont toujours actifs. La représentation graphique du moment où débute et où s'achève l'activité de chaque muscle correspond au maximum à une distance de 3,1 mm en plus de la partie commune. Nous constatons également que l'ordre dans lequel ces parties communes se présentent, reflète bien l'ordre d'apparition des activités des muscles lors des différentes manipulations. En effet, lors de la respiration, l'ordre de contraction des dif-

férents muscles varie peu, et au sein d'une même manipulation, quand l'activité d'un muscle varie en temps, les signaux des autres muscles qui lui sont associés varient d'une manière similaire, approximativement proportionnelle.

d) Ajustement, les unes par rapport aux autres, des observations combinées cinématographiques et électromyographiques

Dans un certain nombre de cas, nous n'avons pu prendre toutes les mesures sur une même scène filmée; de plus, à chaque scène correspondent au maximum six muscles. Il existe aussi souvent des différences de vitesse dans le déroulement des fonctions étudiées qui résultent très probablement de conditions variables internes et externes au poisson. Nous avons donc dû utiliser des éléments appartenant à des scènes filmées et à des enregistrements différents. Nous avons voulu donner au lecteur une représentation claire des phénomènes observés. Nous avons construit des diagrammes combinés (figures 88, 90 à 94, 96 à 100). Ces diagrammes reprennent à la fois les mesures faites sur des images de films et des graphiques d'électromyogrammes, qui correspondent éventuellement à plusieurs scènes. Nous nous sommes trouvé, pour construire ces diagrammes, devant une difficulté réelle. Cette difficulté a été passée sous silence par les chercheurs qui ont été confrontés avant nous au même problème (OSSE, 1969; BALLINTIJS, 1969; HUGHES et BALLINTIJS, 1968; BALLINTIJS et HUGHES, 1965). Elle a été apparemment résolue sans que jamais la méthode employée (si méthode cohérente il y avait) ne fût décrite. Celle que nous présentons est donc personnelle. Nous avons toujours mesuré sur les images de deux scènes à assembler ou à comparer, un ou plusieurs déplacements de mêmes pièces dans le même sens. Ce sont les représentations graphiques de ces déplacements qui sont d'abord ajustées. Les graphiques qui représentent les autres déplacements des scènes à comparer, ainsi que les représentations schématiques de l'activité des muscles qui y correspondent, sont ajustés de la même manière.

Il y a trois manières d'ajuster deux scènes.

- Si les maxima et les minima des courbes représentant les déplacements des mêmes pièces des scènes à comparer se produisent au même moment, il suffit d'aligner les résultats;
- Si ces courbes diffèrent l'une de l'autre dans des proportions constantes, il suffit de réduire ou d'allonger les courbes et les signaux des muscles d'une scène en les affectant d'un facteur de correction adéquat. Par exemple, à la figure 97, les courbes et les signaux des muscles marqués d'une croix ont été réduits d'un tiers; on constate dans ce cas que les courbes qui représentent l'écart entre le maxillaire et le prémaxillaire, communes aux deux scènes, sont pratiquement semblables.
- Enfin, on peut amener en coïncidence les courbes qui représentent les déplacements de mêmes pièces de deux scènes en rétrécissant ou en allongeant certaines de leurs parties. Les autres courbes et la durée des signaux des muscles sont diminuées ou étalées de la même manière. Un exemple est présenté à la figure 87. Sur cette figure, nous considérons l'ouverture de la bouche comme élément de comparaison entre les scènes A et B. Nous ajustons, comme cela est présenté dans la légende de la figure, la scène A par rapport à la scène B en la transformant en A'. Si les courbes qui représentent l'ouverture de la bouche, ont des maxima et des minima qui se produisent au même moment pour la scène B et pour la scène ajustée A', la comparaison des déplacements de l'opercule pour les mêmes scènes, montre un décalage de 1/2 image de film (1); lors d'autres

(1) Nous préférons utiliser comme unité de temps l'image de film plutôt que la seconde car comme nous l'avons déjà écrit, la caméra ne tourne pas exactement à la vitesse pour laquelle elle est réglée.

assemblages, nous avons observé au maximum un décalage d'une image de film.

Cette méthode graphique apparaît empirique. Cet empirisme, nous insistons, ne concerne que l'établissement des diagrammes et n'entache pas nos conclusions. De toute manière, les ajustements ne concernent que la durée des phénomènes observés et n'affectent jamais l'ordre d'apparition des activités musculaires et de manifestation des déplacements.

e) Contrôle des mouvements

Nous avons réalisé des films-contrôle où nos poissons effectuent les différents mouvements étudiés sans avoir d'électrodes implantées dans leurs muscles et sans avoir été anesthésiés au M.S.222. Nous n'avons jamais constaté de différences entre ces films et ceux des manipulations expérimentales.

Nous n'avons pas de film-contrôle à propos du bâillement de *G.gobio*.

5. SOURCES D'ERREURS

Un grand nombre d'entre elles ont déjà été signalées par OSSE (1969). Ce sont principalement :

- l'isolant des électrodes qui peut être abîmé lors des manipulations et de l'implantation de celles-ci;
- l'implantation d'une électrode qui peut briser certaines fibres musculaires qui risquent dès lors d'être dans un état d'excitation anormal;
- la résistance des électrodes;
- la radiographie qui, si elle met en évidence l'endroit où sont implantées les électrodes, ne permet pas de savoir s'il y a une inversion de deux ou plusieurs électrodes;

- l'enregistrement des signaux provenant des électrodes d'un muscle qui peut représenter les variations de forme dues à la contraction d'un muscle voisin;
- les variations du bruit de fond entre les différents canaux d'un enregistrement électromyographique d'une même manipulation et de différentes manipulations qui diminuent les possibilités de comparer l'activité des différents muscles;
- le fait que les spécimens sont, au cours des scènes étudiées, considérés comme immobiles ou perpendiculaires à la caméra, alors qu'ils effectuent peut-être de petits déplacements ou changent quelque peu d'orientation;
- l'épaisseur des traits des graphes.

6. REMARQUES DE VOCABULAIRE

- Dans les pages qui suivent nous utilisons souvent les mots "complexe A_2A_3 " à la place de l'expression "ensemble formé par les deuxième et troisième adducteurs de la mandibule".

- Lorsque nous parlons des "déplacements des barres hyoïdiennes", il s'agit en réalité de ceux d'un point situé sur la peau et au niveau de la région antérieure du géniohyoïdien postérieur dont les déplacements peuvent être considérés comme l'image de ceux des barres hyoïdiennes (cf. page 114).

- Lorsque nous discutons des "déplacements de la mâchoire supérieure", il s'agit de ceux d'un point situé à l'avant du prémaxillaire, mais à ce moment nous ne pouvons dissocier les déplacements de cet os de ceux du maxillaire; par contre, lorsque les deux os sont bien distincts, le terme "prémaxillaire" est préféré à celui de "mâchoire supérieure".

LA RESPIRATION

Nous étudierons successivement les mouvements respiratoires et l'activité de quinze muscles de la tête en rapport avec eux, chez *G.gobio*, *B.barbus* et *L.leuciscus*.

1. GOBIO GOBIO

Nous avons étudié sur film, vingt-deux scènes de respiration réalisées par quatorze spécimens calmes, à l'arrêt et libres de leurs mouvements dans l'aquarium. Les mouvements principaux, à savoir les déplacements de la bouche, de l'opercule et des barres hyoïdiennes (figure 88 G) ont pu être observés simultanément huit fois, les déplacements de la bouche et de l'opercule seuls dix fois et les déplacements de la bouche et des barres hyoïdiennes quatre fois. Les autres déplacements ont été observés au moins cinq fois, sauf les déplacements latéraux des pièces buccales qui n'ont pu l'être que deux fois.

L'activité des muscles a été examinée de nombreuses fois sur les enregistrements électromyographiques. L'activité de chaque muscle a pu être observée sur au moins cinq manipulations différentes, sauf pour la musculature hypaxiale, épaxiale et latérale pour lesquelles nous ne disposons que de trois enregistrements différents.

Les mouvements de quatre des respirations étudiées sont directement superposables, quinze ont été réduits dans leur totalité et trois ont été réduits partiellement. Pour ces trois dernières scènes, en changeant de courbe de référence, nous observons un décalage maximum d'une image de film entre les différents types de réduction.

A. Observations générales (figure 88)

- L'observation sur les films et les enregistrements électromyographiques révèle que la respiration de *G.gobio* n'est pas permanente : après trois, quatre ou cinq mouvements respiratoires, il y a une longue période d'inactivité avant que la respiration ne reprenne (figure 89).

- Nous constatons qu'il y a une phase d'agrandissement suivie d'une phase de rétrécissement des cavités buccale et operculaire. Pendant la première phase, le dilateur de l'opercule, l'élévateur de l'hyomandibulaire et l'élévateur de l'opercule sont en activité. Le complexe A_2A_3 , les géniohyoïdiens antérieur et postérieur, l'adducteur de l'opercule, l'adducteur de l'arc palatin et de l'hyomandibulaire ainsi que l'hyohyoïdien médian se contractent pendant la deuxième phase. Les autres muscles ne sont pas en activité. D'après HUGHES et SHELTON (1957, 1958), la première phase correspond à une dépression dans les cavités buccale et operculaire, et à un appel d'eau, tandis que la seconde se caractérise par une augmentation de la pression et par un rejet de l'eau. Il y a donc une phase inspiratoire provoquée par l'activité de muscles inhalants et une phase expiratoire résultat de la contraction de muscles exhalants (figure 88).

- L'ouverture et la fermeture de la bouche se manifestent toujours respectivement avant l'abduction et l'adduction des opercules. Lorsque nous parlons des déplacements de la bouche, nous décrivons la variation de distance entre deux points mobiles situés chacun sur une des deux mâchoires. La courbe "ouverture de la bouche" (ouv. b) de la figure 88 représente cette variation de distance. Mais la bouche n'est réellement ouverte que deux images après le début de l'écartement de ces deux points; de même, elle est fermée une à deux images de film avant la fin de leur rapprochement.

- Les maxima et les minima de la courbe qui représente les déplacements des barres hyoïdiennes précèdent toujours, sauf une fois, ceux de la courbe représentant les va-

riations de la position de l'opercule.

-L'ouverture et la fermeture de la bouche précèdent dix fois sur douze l'abaissement et l'élévation des barres hyoïdiennes. Dans les deux autres cas, les déplacements se produisent en même temps.

- Les trois muscles qui participent à l'inspiration ont leurs activités qui débutent sans ordre précis bien que, lorsque l'on ne considère pour chacun des trois muscles, que la partie d'activité commune à toutes les observations (ce qui est représenté sur la figure 88), ce soit l'élévateur de l'opercule qui précède les deux autres. Par contre, dans 96 cas sur 100, l'élévateur de l'opercule cesse d'être actif le premier.

- Des muscles exhalants, c'est toujours le complexe A_2A_3 qui est actif le premier, suivi par les géniohyoïdiens antérieur et postérieur (sans préséance de l'un par rapport à l'autre) qui précèdent eux-mêmes les trois autres muscles, dont les activités se manifestent sans ordre précis. La fin de l'activité des muscles exhalants est variable. L'ordre d'apparition des activités des muscles de l'expiration est en accord avec l'apparition des principaux mouvements pendant la même période.

B. Mouvements des pièces buccales (figure 88)

- Les déplacements latéraux des branches de la mandibule et les mouvements vers l'avant de la mâchoire supérieure ne sont pas interprétables : en effet, non seulement les écarts entre les points des courbes sont très petits mais les observations effectuées sur différentes scènes sont souvent contradictoires. Cela ne veut pas dire que ces déplacements n'existent pas, mais qu'ils ne sont pas mesurables avec nos moyens d'investigation.

- L'ouverture de la bouche s'effectue par un abaissement et un recul de la mâchoire inférieure, accompagné d'une

élévation de la mâchoire supérieure et d'un déplacement vers l'avant de la partie postérieure du maxillaire. Ces mouvements ne sont possibles que si l'on admet que l'élévateur de l'opercule, associé éventuellement aux deux autres muscles inhalants, est responsable de l'abaissement de la mandibule (qui entraîne avec elle la mâchoire supérieure) en tirant vers le haut l'operculaire et vers l'arrière l'interoperculaire. Cela est confirmé par les courbes qui représentent les mouvements des os de l'opercule. Donc lors de la respiration, un seul des moyens proposés au chapitre II serait surtout responsable de l'abaissement de la mandibule.

- La fermeture de la bouche est réalisée par un déplacement en sens inverse des pièces buccales à la suite très certainement de la contraction du complexe A_2A_3 .

C. Mouvements de l'arc palatin (figure 88)

- Nous n'avons effectué des mesures de déplacements que pour deux points du suspensorium, l'un choisi sur la joue au niveau des adducteurs de la mandibule, l'autre sur le bord ventro-postérieur du préoperculaire. Nous constatons que les déplacements du premier point sont généralement en avance (cinq fois sur sept) sur ceux du second. Mais les déplacements d'un point de la joue sont le résultat, non seulement des déplacements du suspensorium, mais aussi de la variation de forme des adducteurs de la mandibule. Par contre, les déplacements du préoperculaire sont solidaires de ceux de l'hyomandibulaire comme l'a montré l'étude anatomique; ils reflètent donc les déplacements de cette partie du suspensorium.

- Nous constatons que ces mouvements du préoperculaire passent onze fois sur douze par des maxima et des minima en même temps que les déplacements de l'opercule.

- L'abduction du suspensorium (préoperculaire) est réalisée très probablement par l'élévateur de l'hyomandibulaire associé au dilatateur de l'opercule. L'adduction se

produit à la suite principalement de la contraction de l'adducteur de l'arc palatin et de l'hyomandibulaire, aidé peut-être par l'ensemble ou une partie seulement des autres muscles exhalants.

- L'observation au moyen de films ne permet que de vérifier les déplacements d'une partie du suspensorium, mais ne confirme pas les hypothèses formulées au deuxième chapitre.

D. Mouvements des barres hyoïdiennes (figure 88)

Il nous est difficile de comprendre les déplacements vers le bas des barres hyoïdiennes. En effet, si les géniohyoïdiens associés aux autres muscles exhalants permettent leur élévation et leur déplacement vers l'avant, par contre nous ne pouvons comprendre leur dépression et leur recul que par une contraction du sternohyoïdien dont le signal serait couvert par le bruit de fond.

Les mesures qui montrent une avance des mouvements des barres hyoïdiennes sur ceux du suspensorium et de l'opercule pourraient être le résultat de la variation de forme des géniohyoïdiens, due à l'ouverture de la bouche. Mais le fait que la courbe passe par un maximum après le début de la fermeture de la bouche indique qu'il y a bien un abaissement des barres hyoïdiennes indépendant de la variation de forme des géniohyoïdiens dont le volume diminue à ce moment. Le fait également que les géniohyoïdiens se contractent montre qu'il faut relever les barres. Enfin, les barres remontent encore, alors que la bouche commence à s'ouvrir et que les géniohyoïdiens augmentent donc de volume : ceci est une dernière preuve du mouvement des barres hyoïdiennes.

La synchronisation des déplacements vers le bas avec ceux vers l'arrière des barres est déjà suggérée au chapitre II. Nous pouvons, en plus, certainement y associer leur écartement comme conséquence des déplacements du suspensorium.

E. Mouvements de l'opercule (figure 88)

La plupart de ceux-ci ont déjà été décrits précédemment. Rappelons cependant qu'ils sont le résultat des déplacements du suspensorium et de l'opercule.

Si nous considérons un point de l'operculaire situé sur le bord postérieur de cet os, juste en face de l'articulation de l'opercule avec l'hyomandibulaire, nous constatons qu'il parcourt un circuit précis : d'abord il s'élève et s'écarte du corps, ensuite il s'écarte et s'abaisse, puis s'abaisse et se rapproche du corps, enfin se rapproche et s'élève.

Les muscles responsables de ces déplacements pourraient être l'élévateur et le dilatateur de l'opercule (aidés par l'élévateur de l'hyomandibulaire), ensuite le dilatateur de l'opercule et l'hyohyoïdien médian (associés au complexe A_2A_3), puis l'hyohyoïdien médian et l'adducteur de l'opercule (aidés par le complexe A_2A_3 et l'adducteur de l'arc palatin et de l'hyomandibulaire), enfin l'adducteur et l'élévateur de l'opercule.

Une telle séquence n'a jamais été observée. Mais comme les limites de la période d'activité d'un muscle peuvent être masquées par le bruit de fond et que l'activité la plus intense d'un muscle ne se situe pas spécialement en même temps que celle des autres muscles, cette hypothèse ne peut être écartée.

F. Mouvements des rayons branchiostèges (figure 88)

L'abduction et l'adduction des rayons branchiostèges sont respectivement simultanées à l'écartement et au rapprochement de l'opercule de l'axe du corps, ce qui favorise une augmentation et une diminution de la partie ventrale de la cavité operculaire lors de l'inspiration et de l'expiration. Les rayons branchiostèges peuvent être déplacés passi-

vement par l'opercule. Ils pourraient aussi être écartés par une éventuelle activité de l'hyohyoïdien médian masquée par le bruit de fond et resserrés par les hyohyoïdiens latéraux.

G. Remarques sur la respiration dans un milieu à taux élevé en CO₂ (figure 90)

- Les mouvements respiratoires sont permanents, plus amples et plus rapides qu'en milieu bien oxygéné.

- La position des maxima et des minima des courbes des déplacements de l'opercule reste inchangée par rapport aux courbes relatives aux pièces buccales.

- Les déplacements de l'opercule confirment nos observations effectuées en milieu bien oxygéné.

- Les déplacements vers l'avant de la mâchoire supérieure sont significatifs et concordent avec les autres mouvements des pièces buccales.

- Les muscles se répartissent toujours nettement en muscles inhalants et exhalants, mais le premier groupe s'enrichit du sternohyoïdien et de la partie de la musculature latérale qui s'insère sur la ceinture scapulaire. Au groupe des muscles exhalants s'ajoutent le premier adducteur de la mandibule et l'intermandibulaire.

- Nous avons montré au chapitre II que le sternohyoïdien tend à ouvrir la bouche, à reculer et à ouvrir les barres hyoïdiennes et à écarter du corps le suspensorium : tous ces mouvements contribuent à l'agrandissement des cavités buccale et operculaire et sont donc à leur place dans la première phase respiratoire.

- Une partie de la musculature latérale pourrait avoir des effets semblables à ceux du sternohyoïdien. Il est cependant plus probable que son activité consiste à retenir en arrière la ceinture qui devient ainsi un ancrage pour le sternohyoïdien.

- Le premier adducteur de la mandibule participe à la fermeture de la bouche.

- Il n'est pas étonnant de trouver parmi les muscles exhalants l'intermandibulaire; en effet, son rôle probable, décrit au chapitre II, est de resserrer les branches de la mandibule ce qui favorise l'adduction du suspensorium.

- Le muscle hyohyoïdien médian a une activité particulièrement variable. Sur notre graphique, les petits rectangles noirs représentent les activités communes à toutes les observations, les grands rectangles noirs correspondent à une activité exceptionnellement longue, enfin les rectangles blancs rendent compte de l'enregistrement d'une série de mouvements respiratoires où le muscle est actif tant à l'inspiration qu'à l'expiration. Cela n'est paradoxal qu'en apparence : en effet, nous avons vu au chapitre II (tableau III) que, pendant l'inspiration et lors de l'abduction de l'opercule, le muscle hyohyoïdien médian peut déployer les rayons branchiostèges en formant ce que GOSLINE (1971) appelle une pompe branchiostège, qui agrandit la cavité operculaire, tandis que, pendant l'expiration, il participe à l'adduction de l'opercule.

- Les autres observations sont celles déjà effectuées à propos de la respiration normale.

- A la lumière de ce qui vient d'être écrit, deux remarques s'imposent :

- lors de la respiration en milieu bien oxygéné, l'absence d'activité d'un muscle pourrait être due au fait qu'elle est très faible et inférieure au bruit de fond;
- lorsque nous augmentons expérimentalement la rapidité et l'amplitude de la ventilation, nous constatons que des muscles supplémentaires ajoutent des mécanismes nouveaux de modification du volume des cavités buccale et operculaire. BALLINTIEN (1972) pense que le

nombre des muscles impliqués dans la fonction de respiration augmente avec l'amplitude des mouvements.

H. Hypothèses sur le cycle respiratoire

L'ouverture de la bouche est le premier mouvement observé. Il y a formation d'une dépression buccale antérieure. Ensuite les barres hyoïdiennes s'abaissent, généralement un peu avant que l'opercule et les rayons branchiostèges ne s'écartent. Ces déplacements augmentent le volume des cavités; ils accentuent non seulement la dépression dans la cavité buccale, mais aussi créent une dépression dans la cavité operculaire. L'eau est donc aspirée vers l'arrière avec une perte de charge au niveau des arcs branchiaux; en même temps, la membrane branchiostège, passive en arrière des operculaires, est appliquée contre le corps par la pression extérieure et empêche l'eau de pénétrer dans la cavité operculaire par l'arrière. Ici s'achève la phase d'inspiration.

La bouche commence ensuite à se refermer (il n'y a pas de valvules buccales); puis débute l'élévation des barres hyoïdiennes tandis que l'opercule et l'arc palatin continuent quelque peu à s'écarter. Ces mouvements créent une surpression en avant de la cavité buccale et une dépression en arrière de celle-ci et dans la cavité operculaire. L'eau coule donc vers l'arrière. L'adduction de l'arc palatin et de l'opercule débute alors que la bouche achève de se refermer et que les barres hyoïdiennes sont déjà bien remontées: il y a donc surpression dans les cavités buccale et operculaire. Une petite quantité d'eau peut éventuellement sortir par la bouche, mais la plus grande partie est refoulée vers l'arrière et force la membrane branchiostège qui s'écarte du corps. Ces mouvements constituent l'expiration.

La bouche commence à s'ouvrir à nouveau alors que l'adduction de l'opercule et de l'arc palatin s'achève. Il est donc possible qu'à ce moment un peu d'eau soit déplacée

vers la bouche (HUGHES et SHELTON, 1958). La succession des cycles respiratoires ne laisse donc pas de temps mort. Ils se reproduisent trois, quatre ou cinq fois, puis le poisson s'arrête bouche et ouïes entr'ouvertes. Il s'agit sans doute d'une position de repos et d'équilibre entre les différents muscles. Nous ne décelons plus à ce moment d'activité des muscles respiratoires (dépassant le bruit de fond). Le cycle respiratoire s'explique donc parfaitement par un jeu de pompes tantôt aspirantes, tantôt refoulantes.

2. BARBUS BARBUS (figure 91)

Nous avons étudié la respiration de sept spécimens sur quatorze scènes de film, dans les mêmes conditions que pour *G.gobio*. Les mouvements principaux ont pu être observés ensemble sept fois, les déplacements de la bouche et de l'opercule seuls trois fois, de la bouche et des barres hyoïdiennes trois fois et enfin les mouvements de l'opercule et des barres hyoïdiennes une fois. L'activité de chaque muscle a été examinée de nombreuses fois sur au moins cinq séries d'observations différentes, sauf pour la musculature hypaxiale, épaxiale et latérale, et pour l'intermandibulaire qui ne l'ont été que deux fois. La taille très petite de l'intermandibulaire chez *B.barbus* rend très difficile la vérification radiographique de l'implantation des électrodes qui peut être incorrecte pour ce muscle; il y a donc un risque que nous lui attribuions une activité qui serait celle du géniohyoïdien antérieur.

Les mouvements principaux de cinq scènes sont superposables, ceux de cinq autres ont été réduits totalement, ceux des quatre dernières l'ont été partiellement. Comme pour *G.gobio*, nous observons, dans ces derniers cas, un décalage maximum d'une image lorsque nous changeons de courbe de référence.

A. Observations générales (figure 91)

- *B. barbatus* présente une respiration permanente, parfois irrégulièrement entre-coupée d'arrêts plus ou moins longs. Les mouvements sont nettement plus faibles que ceux de *G. gobio*.

- Comme pour *G. gobio*, nous avons distingué une phase d'inspiration et une phase d'expiration pendant laquelle le sternohyoïdien a manifesté une activité deux fois sur neuf.

- L'ouverture de la bouche est terminée bien avant la fin de l'abduction des opercules et l'abaissement des barres hyoïdiennes. La fermeture complète de la bouche précède l'adduction des opercules et l'élévation des barres hyoïdiennes. Comme chez *G. gobio*, la bouche n'est réellement ouverte qu'un peu après le début des mouvements d'ouverture et est déjà tout à fait fermée avant leur véritable fin.

- Les déplacements des barres hyoïdiennes précèdent toujours ceux de l'opercule.

- L'ordre d'apparition des signaux des muscles inhalants est le même que chez *G. gobio*. La seule particularité de la séquence d'activité des muscles exhalants est que l'hyohyoïdien médian précède presque toujours (97 fois sur 100) l'adducteur de l'arc palatin et de l'hyomandibulaire, et l'adducteur de l'opercule.

B. Mouvements des pièces buccales (figure 91)

- Ils sont semblables à ceux de *G. gobio*. Cependant, il est possible, par moments, de mesurer un écart entre le maxillaire et le prémaxillaire. Cela signifie que le prémaxillaire a culbuté quelque peu en avant par rapport au maxillaire. C'est donc un petit déploiement de la mâchoire supérieure. Il est possible que, comme nous l'avons proposé dans le deuxième chapitre, ce déploiement soit dû à une activité du

premier adducteur de la mandibule dont le signal serait inférieur au bruit de fond.

- La courbe qui représente les déplacements vers l'avant de la mâchoire inférieure n'est pas significative, car les écarts entre les points sont très petits et il y a des variations importantes, voire contradictoires d'une scène à l'autre.

C. Mouvements de l'arc palatin (figure 91)

- L'arc palatin est comme pour *G.gobio* représenté par le préoperculaire. Son abduction et son adduction se produisent six fois sur sept avant celles de l'opercule.

D. Mouvements des barres hyoïdiennes (figure 91)

- Ils sont très semblables à ceux de *G.gobio* et posent les mêmes problèmes. Mais ici, les déplacements postérieurs et latéraux de l'interoperculaire peuvent entraîner ceux des barres hyoïdiennes par l'intermédiaire du ligament li.53. Une activité du sternohyoïdien (inférieure au bruit de fond), pendant l'inspiration, n'est donc plus indispensable aux déplacements des barres hyoïdiennes.

E. Mouvements de l'opercule (figure 91)

- La courbe qui représente les déplacements de l'operculaire vers le haut n'est pas interprétable, car elle varie d'une observation à l'autre. Par contre, les mouvements vers l'arrière de l'interoperculaire sont simultanés aux déplacements vers le haut de l'operculaire et en sont l'image. Nous pensons dès lors que les déplacements de l'opercule de *B.barbus* sont semblables à ceux de *G.gobio*.

- Le fait que l'activité de l'hyohyoïdien médian précède toujours celle de l'adducteur de l'opercule renforce

l'hypothèse que nous avons formulée à propos de *G.gobio*, quant à la séquence des activités des muscles qui participent aux déplacements de l'opercule.

F. Activité du sternohyoïdien (figure 91)

- Une activité du sternohyoïdien a été plusieurs fois mise en évidence pendant la phase expiratoire (1). Nous pensons que le sternohyoïdien contribue à réduire le volume de la cavité operculaire en tirant la ceinture scapulaire vers l'avant. Cette dernière reprendrait sa position initiale, soit grâce à l'élasticité présumée des éléments auxquels elle est accrochée, soit grâce à une activité de la musculature hypaxiale et/ou latérale qui serait masquée par le bruit de fond. Une activité du sternohyoïdien pendant l'expiration n'est pas incompatible avec une activité du même muscle, pendant l'inspiration (activité inférieure au bruit de fond).

G. Hypothèses sur le cycle respiratoire

- La différence essentielle entre le cycle respiratoire de *B.barbus* et celui de *G.gobio* est la suivante : les mouvements de l'arc palatin semblent précéder ceux de l'opercule ce qui favorise le courant d'eau dans le sens bouche-ouïes.

- Remarquons que les pièces observées, arrivées aux points extrêmes de leurs déplacements dans l'un et l'autre sens, y restent durant un laps de temps avant de revenir.

(1) Ces contractions occasionnelles pourraient être dues aux lésions provoquées par l'implantation des électrodes.

3. LEUCISCUS LEUCISCUS (figure 92)

Nous avons étudié treize scènes filmées de la respiration concernant cinq spécimens apparemment dans le même état que ceux de *G.gobio* et de *B.barbus*. Les mouvements principaux ont été observés ensemble neuf fois, l'ouverture de la bouche et les déplacements de l'opercule seuls deux fois, et les déplacements de la bouche et des barres hyoïdiennes deux fois également. L'activité de chaque muscle a été observée de la même manière et le même nombre de fois que pour *B.barbus*.

Les mouvements principaux de trois scènes sont directement superposables, ceux de six autres ont été réduits totalement, ceux des dernières l'ont été partiellement. Nous observons dans ces derniers cas un décalage maximum de 8 à 9 dixièmes d'image.

A. Observations générales (figure 92)

- La respiration de *L.leuciscus* présente de très rares interruptions qui se manifestent de manière irrégulière.

- Les mouvements observés sont de moins grande amplitude que ceux de *G.gobio*.

- Il y a, comme chez les deux autres espèces étudiées une phase inspiratoire et une phase expiratoire. A ces phases sont associés les mêmes muscles que chez *G.gobio*, auxquels s'ajoute souvent le sternohyoïdien (six fois sur huit ce qui signifie que la proposition "le sternohyoïdien se contracte une fois sur deux" a 710 chances sur 1000 d'être fautive d'après le test binomial).

- Les mouvements de la bouche sont nettement en avance sur ceux de l'opercule et des barres hyoïdiennes.

- L'abaissement des barres hyoïdiennes précède sept fois sur onze l'abduction de l'opercule et lui est simultané quatre fois.

- Les muscles inhalants participent à l'inspiration de la même manière que chez les deux autres espèces. Il n'en va pas de même pour la musculature exhalante. Si le complexe A_2A_3 est toujours le premier à être en activité, il est aussi le premier à ne plus en manifester; il est suivi par l'hyohyoïdien médian et le géniohyoïdien postérieur. L'adducteur de l'arc palatin précède le géniohyoïdien postérieur. L'activité de ce dernier est réduite par rapport au géniohyoïdien antérieur. Enfin, l'adducteur de l'opercule est le dernier à entrer en activité.

- Comme nous l'avons déjà écrit, il faut ajouter le sternohyoïdien aux muscles exhalants.

B. Mouvements des pièces buccales (figure 92)

- Bien que la bouche soit orientée vers l'avant, les mouvements observés sont semblables à ceux des deux autres espèces. Comme chez *B. barbatus*, il y a parfois un écart mesurable entre le maxillaire et le prémaxillaire.

- La courbe qui représente les déplacements vers l'avant de la mâchoire supérieure, n'est en fait pas significative car elle varie d'une scène à l'autre.

C. Mouvements de l'arc palatin (figure 92)

- Comme pour les deux autres espèces, l'abduction et l'adduction du préoperculaire donnent une image des mouvements d'une partie au moins du suspensorium; ces déplacements s'effectuent, semble-t-il, presque en même temps que ceux de l'opercule.

D. Mouvements de l'opercule (figure 92)

- Les déplacements de l'opercule sont de faible amplitude et seule la courbe qui représente les déplacements

latéraux est interprétable. Cependant l'activité de l'hyoïdien médian, qui précède nettement celle de l'adducteur de l'opercule, nous pousse à croire que, comme chez *B. barbatus* et *G. gobio*, l'opercule effectue une rotation où l'operculaire est tiré vers le bas et l'axe du corps, avant d'être élevé et plaqué contre la ceinture scapulaire. De plus, le seul moyen pour ouvrir la bouche est de transmettre, par l'intermédiaire du ligament 25, les effets de la contraction de l'élévateur de l'opercule qui tire l'operculaire vers le haut et l'interoperculaire vers l'arrière.

E. Mouvements des barres hyoïdiennes (figure 92)

- Nous en sommes réduit aux mêmes hypothèses que pour *B. barbatus*.

F. Activité du sternohyoïdien

- Elle est plus fréquente que chez *B. barbatus*, mais pose néanmoins les mêmes problèmes (voir page 122).

G. Hypothèses sur le cycle respiratoire

- L'inspiration débute par l'ouverture de la bouche suivie par l'abaissement des barres hyoïdiennes, de l'abduction de l'arc palatin et de celle de l'opercule.

- La bouche reste relativement longtemps ouverte au maximum (pour la respiration) avant de se refermer très rapidement au point d'être presque fermée au moment de l'adduction de l'opercule et de l'arc palatin. Ainsi la diminution simultanée du volume des cavités buccale et operculaire ne peut provoquer un courant d'eau vers l'avant et l'eau est obligée de sortir par les ouïes.

4. DISCUSSION

- La respiration des trois espèces étudiées consiste en une entrée d'eau par la bouche et en son rejet par les ouïes, après avoir coulé entre les arcs branchiaux. La direction préférentielle prise par le courant d'eau est imposée par le jeu de l'agrandissement (dépression) suivi du rétrécissement (surpression) des cavités buccale et operculaire associés aux mouvements passifs des valvules operculaires. Ces variations de pression ont été mesurées notamment chez *Cyprinus carpio*. Les trois espèces remédient à l'absence de valvule buccale par la fermeture quasi complète de la bouche avant que les cavités buccale et operculaire ne se rétrécissent de manière sensible. Chez de nombreux autres Téléostéens, comme *Esox lucius* et les Cichlidae, la bouche reste toujours entr'ouverte, mais les valvules buccales ferment l'entrée de la cavité antérieure pendant la phase d'expiration (observations personnelles).

Les mouvements de la bouche précèdent ceux de l'opercule comme chez tous les Téléostéens étudiés. L'abaissement de la mandibule (qui entraîne les déplacements de la mâchoire supérieure) à la suite de la contraction de l'élévateur de l'opercule semble, d'après les connaissances fragmentaires dont nous disposons, un mécanisme respiratoire commun à tous les Téléostéens. Toutes ces observations concordent avec les données de HUGHES et SHELTON (1958) et BALLINTIJJN (1969) pour les Cyprinidae, HUGHES (1960), BALLINTIJJN et HUGHES (1965), HUGHES et BALLINTIJJN (1968), LIEM (1967, 1970), OSSE (1969), WILLEM (1945) pour d'autres Téléostéens.

- Les déplacements des barres hyoïdiennes ont lieu avant ceux de la bouche et après ceux de l'opercule chez *G.gobio* et *B.barbus*; ils se manifestent en même temps que ceux du repli operculaire chez *L.leuciscus*. Chez le Perciforme *Anabas testudineus* (dont la forme extérieure est celle généralement observée chez un poisson de pleine eau et rappelle celle de *L.leuciscus*), les barres hyoïdiennes se déplacent

en même temps que l'opercule (DUTTA, 1968).

- Chez *Anabas testudineus* encore, le préoperculaire est déplacé en même temps que l'opercule, comme chez nos trois espèces.

- Les déplacements des pièces buccales (compte tenu de l'orientation de la bouche), de l'opercule et des barres hyoïdiennes sont très semblables chez les trois espèces étudiées. La différence principale est l'absence d'écart mesurable entre le maxillaire et le prémaxillaire chez *G.gobio*.

- Chez les trois espèces nous constatons que les muscles se répartissent en inhalants et exhalants. OSSE (1969), chez *Perca fluviatilis*, BALLINTIJJN et HUGHES (1965) chez la "truite" (les auteurs ne signalent pas le nom de l'espèce), HUGHES et BALLINTIJJN (1968) chez *Callionymus lyra*, et BALLINTIJJN (1969 b) chez *Cyprinus carpio*, font la même constatation.

- Cependant, il y a au niveau de l'activité des muscles inhalants et exhalants des différences spécifiques.

Le sternohyoïdien ne semble pas actif chez *G.gobio* dans des conditions normales; il l'est par contre pendant l'inspiration en milieu saturé en CO_2 . Chez *Perca fluviatilis* (d'après OSSE, 1969), le sternohyoïdien est inactif pendant la respiration, tandis que chez *Cyprinus carpio* (d'après BALLINTIJJN, 1969 b), chez *Callionymus lyra* (d'après HUGHES et BALLINTIJJN, 1968) et chez la "truite" (BALLINTIJJN et HUGHES, 1965), il est actif pendant l'inspiration; chez ces trois dernières espèces, il n'est pas impossible que la respiration étudiée soit une respiration anormale, car les manipulations ont été effectuées sur des individus qui ne pouvaient se déplacer.

Il est étonnant de constater que l'activité du sternohyoïdien, occasionnelle chez *B.barbus* et fréquente chez *L.leuciscus*, se situe pendant l'expiration.

- Les activités des muscles exhalants apparaissent

dans un ordre plus constant chez *L. leuciscus* que chez les deux autres espèces. Chez *L. leuciscus*, la contraction de l'adducteur de l'opercule se manifeste en dernier lieu comme chez *Perca fluviatilis* (d'après OSSE, 1969) et chez la "truite" (BALLINTIJSN et HUGHES, 1965) (1), tous deux étant des poissons à bouche antérieure; l'adducteur de l'opercule est actif à un moment moins précis dans l'expiration chez *G. gobio*, *B. barbatus*, ainsi que chez *Cyprinus carpio* (d'après BALLINTIJSN, 1969 b) à bouche légèrement ventrale, et chez *Callionymus lyra* (d'après HUGHES et BALLINTIJSN, 1968), poisson de la zone des marées, à tête triangulaire et à bouche ventrale.

- *L. leuciscus* montre pendant l'expiration que les activités du géniohyoïdien antérieur diffèrent de celles de son homonyme postérieur alors que les géniohyoïdiens des deux autres espèces ont des périodes d'activité très semblables. BALLINTIJSN et HUGHES, dans leurs travaux, considèrent le géniohyoïdien comme un muscle unique, actif pendant l'expiration. Par contre, le géniohyoïdien postérieur se présente souvent comme un muscle inhalant chez *Perca fluviatilis* (d'après OSSE, 1969).

(1) BALLINTIJSN et HUGHES considèrent comme un muscle unique chez la truite, l'adducteur de l'arc palatin, l'adducteur de l'hyomandibulaire et l'adducteur de l'opercule.

5. CONCLUSIONS

- Bon nombre de déplacements des différentes parties de la tête, décrits au chapitre II, sont en rapport avec la respiration (déplacements des pièces buccales, des barres hyoïdiennes et de l'opercule), mais les moyens et les méthodes mis en oeuvre sont limités; en effet, des muscles comme l'intermandibulaire, les musculatures hypaxiale, latérale et épaxiale, et, dans le cas de *G.gobio*, le sternohyoïdien n'y sont pas impliqués.
- Certaines hypothèses concernant des mécanismes complexes n'ont pu être confirmées : c'est le cas pour les déplacements du suspensorium que nous supposons au cours de l'inspiration et de l'expiration.
- Le mécanisme respiratoire mis en oeuvre chez nos trois espèces, représentatives d'au moins deux tendances évolutives des Cyprinidae, est remarquablement constant. Les principales différences observées sont l'ordre d'apparition des activités des muscles exhalants plus constant chez *L.leuciscus* que chez les deux autres espèces, l'activité du sternohyoïdien qui diffère chez les trois espèces, l'activité du géniohyoïdien antérieur différente du postérieur chez *L.leuciscus* et non chez *G.gobio* et *B.barbus*, l'absence d'écart mesurable entre le prémaxillaire et le maxillaire chez *G.gobio* et enfin les déplacements des barres hyoïdiennes qui se manifestent en même temps que ceux de l'opercule chez *L.leuciscus* et avant ceux-ci chez *G.gobio* et *B.barbus*.

Il est cependant intéressant de constater que des particularités du mécanisme respiratoire qui différencient *L.leuciscus* des deux autres espèces se retrouvent chez d'autres poissons à bouche antérieure, éloignés phylogénétiquement et ne disposant pas du même matériel morphologique; c'est ainsi que les déplacements des barres hyoïdiennes se manifestent comme chez *Anabas testudineus* (d'après DUTTA, 1968), et les activités de l'adducteur de l'opercule se pro-

duisent au même moment que chez *Perca fluviatilis* (d'après OSSE, 1969) et chez la "truite" (d'après BALLINTIJN et HUGHES, 1965). De même, les espèces étudiées qui ont une bouche ventrale (elles ont aussi toutes une tête de section sagittale en forme de triangle rectangle et de section transversale en forme de triangle isocèle ou de trapèze) comme *B. barbatus*, *G. gobio*, *Callionymus lyra*, et dans une moindre mesure *Cyprinus carpio*, possèdent en commun les mêmes particularités concernant l'activité de l'adducteur de l'opercule.

Il reste que les Téléostéens étudiés présentent des activités musculaires et des mouvements respiratoires très proches. Tous ces Téléostéens et probablement toutes les autres espèces disposent d'un matériel commun minimum, nécessaire à la réalisation de la respiration, à savoir un opercule articulé sur un suspensorium mobile par rapport au neurocrâne, une barre hyoïdienne qui peut être déplacée et bien sûr une bouche capable de s'ouvrir, ainsi qu'une musculature semblable déplaçant ces différentes pièces (dilata- teur, adducteur et élévateur de l'opercule, élévateur de l'hyoman- dibulaire, adducteur de l'arc palatin et de l'hyomandibulai- re, deuxième adducteur de la mandibule, sternohyoïdien, gé- niohyoïdiens, etc...). Par contre, le premier adducteur de la mandibule qui est plus en rapport avec le déploiement de la mâchoire supérieure de la bouche de type protractile, n'est pas indispensable à la respiration (il n'existe pas en temps que tel chez les espèces à bouche non protractile).

L A T O U X

1. GOBIO GOBIO

La toux de *G.gobio* a pu être observée en aquarium et en rivière.

Nous avons mesuré sur quatorze scènes de films un certain nombre de déplacements effectués par des éléments de la tête pendant la toux de douze spécimens différents. Les principaux mouvements ont été observés ensemble huit fois, les mouvements de la bouche et des barres hyoïdiennes seuls trois fois, ceux de la bouche et de l'opercule une fois et enfin, ceux des barres hyoïdiennes et de l'opercule deux fois. Les signaux qui représentent l'activité des muscles ont pu être enregistrés de très nombreuses fois sur au moins cinq séries d'observations différentes, sauf pour les musculatures épaxiale, hypaxiale et latérale pour lesquelles ils n'ont pu l'être que lors de trois manipulations.

Les mouvements principaux de onze scènes sont superposables, ceux des trois autres ont simplement été réduits.

A. Observations générales (figure 93)

- La toux est un ensemble de mouvements rapides qui agrandissent puis diminuent le volume des cavités buccale et operculaire. Ces mouvements s'intercalent le plus souvent entre deux cycles respiratoires et décalent ceux-ci l'un par rapport à l'autre. Les signaux qui représentent l'activité des muscles observés lors de la toux sont plus courts, mais beaucoup plus puissants que ceux observés durant la respiration au cours d'une même série d'observations.

La toux peut se placer n'importe où dans une séquence respiratoire, sauf à la dernière place. Elle débute

avant la fin totale de la respiration qui la précède.

- Les mouvements principaux ne débutent pas ensemble; la bouche est dans tous les cas la première à remuer, mais les maxima des trois courbes apparaissent toujours ensemble, excepté dans deux cas où l'opercule est en retard d'une image sur la bouche et les barres hyoïdiennes.

- Les activités des muscles représentées en noir sur la figure 93 peuvent être considérées comme constantes, les variations observées sont de l'ordre de grandeur de l'épaisseur du trait. Cette constatation est toujours valable, sauf lorsque la toux est le premier mouvement d'une séquence respiratoire : certains signaux sont alors beaucoup plus longs (rectangles blancs et rectangles noirs).

- Il y a comme pour la respiration des muscles inhalants qui participent à l'agrandissement des cavités (inspiration) : ce sont le dilatateur de l'opercule, l'élévateur de l'hyomandibulaire et l'élévateur de l'opercule, auxquels s'ajoutent les musculatures latérale, hypaxiale et épaxiale ainsi que le sternohyoïdien. Les muscles exhalants qui compriment le volume des cavités buccale et operculaire (expiration) sont le complexe A_2A_3 , les géniohyoïdiens antérieur et postérieur et l'intermandibulaire.

- Les trois muscles non cités méritent un commentaire particulier. Dans 70 % des cas, l'adducteur de l'opercule présente deux périodes d'activité, l'adducteur de l'arc palatin et de l'hyomandibulaire n'en a qu'une située pendant l'expiration, enfin l'hyohyoïdien médian a lui une période d'activité très longue qui s'étend aussi bien pendant l'inspiration que l'expiration.

Dans les autres cas, l'activité de l'adducteur de l'arc palatin et de l'hyomandibulaire et celle de l'hyohyoïdien médian se décomposent en deux temps, tandis que celle de l'adducteur de l'opercule est continue et couvre presque toute la toux.

Nous savons que ces trois muscles ont une influence

directe ou indirecte sur l'adduction du suspensorium et de l'opercule; de plus lors de la toux, ces adductions apparaissent en même temps (sauf deux cas déjà cités qui n'entraînent cependant pas de modification de l'activité musculaire). Ces constatations nous poussent à interpréter les faits de la manière suivante : les trois muscles travaillent conjointement à l'adduction de l'arc palatin et de l'opercule, mais la part d'activité prise par chacun d'eux peut varier pour autant que leur somme produise l'effet escompté. Ainsi, lorsque l'adducteur de l'opercule manifeste deux périodes d'activité, l'adducteur de l'arc palatin et de l'hyomandibulaire n'en manifeste qu'une courte, tandis que l'hyohyoïdien médian travaille longtemps. Lorsque la période d'activité de l'adducteur de l'opercule est unique et longue, ce sont les deux autres muscles qui présentent une activité en deux temps. Il y a donc deux voies possibles dans la réalisation de la toux.

L'important pour l'animal est de tousser quels que soient les moyens mis en oeuvre pour y parvenir. Il y a très probablement une voie préférentielle pour atteindre l'objectif, mais elle peut être abandonnée ou modifiée suivant les circonstances. C'est ce qu'on pourrait appeler la "liberté" du système ou de la fonction.

- Nous constatons que les mouvements de la toux sont très rapides. Il est possible que cette rapidité soit due au mécanisme suivant. Des muscles comme le complexe A_2A_3 , l'adducteur de l'opercule ou celui de l'arc palatin et de l'hyomandibulaire ou l'hyohyoïdien médian sont en activité; pendant le même temps débute l'activité des muscles responsables de l'agrandissement des cavités buccale et operculaire : ils s'opposent donc aux premiers cités. Ces derniers se relâchent brusquement, laissant aux muscles inhalants la possibilité d'ouvrir la bouche, d'abaisser les barres hyoïdiennes et d'écartier l'opercule de l'axe du corps. La rapidité des déplacements proviendrait du fait que les muscles inhalants, déjà sous tension, ne rencontrent plus d'opposition. Le fait

que la bouche commence à s'ouvrir avant l'abduction de l'opercule et l'abaissement des barres hyoïdiennes dépend sans doute de l'état de contraction du complexe A_2A_3 .

B. Mouvements des pièces buccales (figure 93)

- Sur la figure 93, les déplacements des pièces buccales sont de faible amplitude. Cependant ils sont parfois plus importants.

- La courbe qui représente les déplacements vers l'avant de la mâchoire supérieure est non significative, car elle varie d'une toux à l'autre.

- Nous constatons pendant l'ouverture de la bouche un écart entre le maxillaire et le prémaxillaire qui crée une cavité prébuccale : la bouche est donc quelque peu déployée. Nous ne pouvons expliquer ce déploiement que si le premier adducteur de la mandibule se contracte; son signal serait, dans ce cas, masqué par le bruit de fond.

- Il faut remarquer que la dépression de la mandibule qui entraîne l'ouverture de la bouche est ici due à la synergie de plusieurs mécanismes décrits au chapitre II. En effet, nous enregistrons, non seulement une activité de l'élévateur de l'opercule associé au dilatateur de l'opercule et à l'élévateur de l'hyomandibulaire, mais aussi du sternohyoïdien, de la musculature épaxiale (bien que pour des raisons techniques il ne nous ait pas été possible de mettre en évidence une éventuelle élévation du neurocrâne), de la musculature hypaxiale et latérale.

- La bouche se referme grâce au deuxième adducteur de la mandibule.

C. Mouvements des barres hyoïdiennes (figure 93)

- A notre avis le déplacement vers le bas (et très probablement vers l'arrière et le côté) des barres hyoïdiennes

est dû aux actions conjointes du sternohyoïdien et de la musculature hypaxiale et ventrale. Elles reprennent leur position initiale sous l'effet combiné de l'élévation de la mandibule et de la contraction des géniohyoïdiens et de l'adducteur du suspensorium.

D. Mouvements de l'opercule, de l'arc palatin et des rayons branchiostèges (figure 93)

- Les mouvements de ces trois éléments apparaissent simultanément (à deux exceptions près). L'activité des muscles qui sont en rapport avec eux le confirme.

- La petite élévation de l'operculaire et le déplacement vers l'arrière de l'interoperculaire sont de faible amplitude; ils sont à rapprocher des mouvements des pièces buccales qui, dans le cas présenté à la figure 93, sont petits.

- L'abduction de l'opercule, celle du suspensorium et celle des rayons branchiostèges sont dues, sans aucun doute, à l'élévateur de l'hyomandibulaire, au dilatateur de l'opercule et au sternohyoïdien. Leur adduction est le résultat des contractions de l'opercule, de l'arc palatin et de l'hyomandibulaire et de l'hyohyoïdien médian. L'activité permanente de l'adducteur de l'opercule dans certains cas, de l'hyohyoïdien dans d'autres, ne peut à notre avis être comprise que comme moyen d'éviter des mouvements trop rapides de la toux ou une excursion trop grande et dangereuse des pièces.

E. Hypothèses sur le cycle de la toux

- La cavité buccale commence à être agrandie avant la cavité operculaire par l'ouverture de la bouche; l'eau pénètre dans la cavité buccale par la bouche, mais elle peut aussi provenir de la cavité operculaire au travers de la corbeille branchiale; en effet, la cavité operculaire n'a pas à ce moment terminé son adduction et

la formation d'une dépression antérieure va permettre à l'eau qu'elle contient d'être expulsée non seulement par les ouïes mais aussi vers la dépression buccale. Il doit y avoir donc un renversement du courant d'eau au niveau de la corbeille branchiale.

- Ensuite, la bouche s'agrandit rapidement; en même temps il y a abduction de l'opercule, formation de la cavité prébuccale et abaissement des barres hyoïdiennes. Ces dernières sont très certainement également écartées, suite à l'abduction de l'opercule. Elles entraînent très probablement avec elles les arcs branchiaux qui s'écartent (à cause des ligaments li.36, li.37, li.39). L'eau s'engouffre par la bouche dans la cavité buccale et de celle-ci dans la cavité operculaire au travers d'une corbeille branchiale déployée. Les ouïes sont à ce moment fermées par les valvules postérieures constituées par la membrane branchiostège en arrière des opercules. Ces valvules sont aspirées par la dépression et plaquées contre le corps. C'est une sorte d'inspiration rapide.

La réduction du volume de la cavité buccale débute presque toujours en même temps que celle de la cavité operculaire : l'eau est alors chassée par la bouche (où il n'y a pas de valvule) et par les ouïes où l'augmentation de la pression de l'eau a écarté les valvules du corps. A la fin de la diminution du volume des cavités, la bouche est complètement fermée avant les ouïes et l'eau ne peut plus sortir que par elles. C'est une sorte d'expiration. Si nous pouvions filmer des déplacements aussi rapides à 120 images par seconde ou plus, nous pourrions les analyser plus finement et mettre en évidence des particularités sans doute importantes.

2. BARBUS BARBUS (figure 94)

Nos mesures concernent douze mouvements de toux filmées sur sept exemplaires. Les mouvements de la bouche,

des ouïes et des barres hyoïdiennes ont été observés simultanément sept fois, ceux de la bouche et des barres hyoïdiennes quatre fois, et ceux des opercules et des barres hyoïdiennes une fois. Comme pour la respiration, les activités des muscles ont été observées de très nombreuses fois sur au moins cinq enregistrements, excepté pour les musculatures épaxiale, hypaxiale et latérale, et pour l'intermandibulaire qui ne l'ont été que lors de deux séries d'observations. De plus, comme nous l'avons déjà écrit, la très petite taille de l'intermandibulaire peut entraîner une mauvaise implantation des électrodes, difficile à déceler sur les radiographies de contrôle.

Six scènes se superposent parfaitement, les six autres ont dû être rétrécies, dont deux dernières partiellement.

A. Observations générales (figure 94)

- Comme chez *G.gobio*, la toux est un ensemble de mouvements rapides qui font varier le volume des cavités buccale et operculaire. Les signaux des muscles sont chez *B.barbus* également plus courts, mais d'amplitude plus importante que ceux de la respiration.

- La toux se manifeste de manière imprévisible et sans régularité. Elle interrompt parfois un cycle respiratoire. Il arrive également que la respiration reprenne avant la fin de la toux.

- L'ouverture de la bouche débute toujours avant l'abaissement des barres hyoïdiennes et l'abduction du volet operculaire. Dans tous les cas, sauf un, elle atteint son amplitude maximale une image (deux images pour le cas particulier) avant l'abduction de l'opercule. Les déplacements des barres hyoïdiennes débutent toujours après ceux de la bouche et avant ceux de l'opercule. L'amplitude maximale du déplacement est atteinte, tantôt en même temps que celle de l'ouverture de la bouche, tantôt simultanément à celle des

mouvements de l'opercule. La toux ressemble donc à un mouvement respiratoire très rapide.

- Les muscles peuvent ici aussi se répartir en muscles inhalants qui agrandissent les cavités buccale et operculaire et en muscles exhalants qui les réduisent. Parmi les muscles inhalants la musculature ventrale apparaît inactive tandis que le premier adducteur de la mandibule est, lui, actif. Ce dernier se range aussi parmi les muscles exhalants. De plus, le sternohyoïdien agit durant les deux phases.

- Les activités de l'adducteur de l'opercule, de l'adducteur de l'arc palatin et de l'hyomandibulaire, et de l'hyohyoïdien médian sont très semblables et ne présentent pas les variations observées chez *G.gobio*.

- L'intermandibulaire a deux périodes d'activité, au lieu d'une chez *G.gobio*.

- La position des périodes temporelles d'activité des muscles inhalants par rapport à celle du complexe A_2A_3 est quelque peu différente de ce que l'on observe chez *G.gobio*, sauf en ce qui concerne celle de l'élévateur de l'hyomandibulaire : en effet, l'activité de ces muscles apparaît après la fin de la première période d'activité du complexe. Le jeu des tensions entre les différents muscles, que nous évoquions à propos de *G.gobio* pour tenter d'expliquer la rapidité des mouvements de la toux, semble ici moins important.

B. Mouvements des pièces buccales (figure 94)

- Ils sont très semblables à ceux de *G.gobio*. La différence essentielle est l'importance de l'écart entre le maxillaire et le prémaxillaire manifesté lors de la toux. Cet écart est dû à l'activité du premier adducteur de la mandibule qui tire vers l'arrière et le haut la région postérieure du maxillaire. Cette hypothèse est très plausible; en effet, dans les six cas où nous avons pu l'observer, la partie postérieure du maxillaire arrête son déplacement vers

l'avant et le bas pour entamer le mouvement inverse, avant que l'ouverture de la bouche ne soit maximale : nous ne pouvons comprendre ces faits qu'à la suite de l'activité du premier adducteur de la mandibule pendant cette période.

C. Mouvements de l'opercule et de l'arc palatin (figure 94)

- Ils sont très semblables à ceux de *G.gobio*, malgré le fait que les périodes d'activité de l'adducteur de l'opercule, de l'adducteur de l'arc palatin et de l'hyomandibulaire, et de l'hyohyoïdien médian soient différentes; une partie de ces différences peut s'expliquer de la manière suivante : le jeu des tensions entre les muscles qui permettent un mouvement rapide de la toux, est moins important que chez *G.gobio*; dès lors une activité permanente de l'adducteur de l'opercule ou de l'hyohyoïdien médian n'est plus nécessaire pour freiner ces mouvements.

D. Mouvements des barres hyoïdiennes (figure 94)

- Déplacées vers l'arrière par le sternohyoïdien, elles reprennent leur position antérieure grâce à l'activité des géniohyoïdiens, malgré le sternohyoïdien qui reste en activité. Celui-ci a sans doute comme rôle, dans ce cas, de tirer la ceinture scapulaire vers l'avant : cela diminue le volume de la cavité operculaire et renforce donc les effets de l'adduction de l'opercule et du suspensorium.

E. Activité du dilatateur de l'opercule (figure 95)

- En implantant une paire d'électrodes dans la partie superficielle antérieure du dilatateur de l'opercule, qui est située dans l'orbite, et une autre paire dans la région postérieure profonde du même muscle, on observe, lors de

la toux (et uniquement lors de la toux), des différences dans les périodes d'activité : cela signifie que le muscle est constitué d'au moins deux parties qui peuvent être actives indépendamment l'une de l'autre, même si leur activité se manifeste en même temps, comme lors de la respiration.

F. Hypothèses sur le cycle de la toux

- Malgré le fait que l'abduction maximale de l'opercule soit en retard d'une image (parfois deux) sur l'ouverture de la bouche et donc que son adduction débute en retard par rapport à la fermeture de la bouche, nous pensons que le mécanisme de la toux et le jeu des variations de pression qui l'accompagne sont très semblables à ceux proposés pour *G.gobio*.

3. LEUCISCUS LEUCISCUS (figure 96)

Les mesures des déplacements d'un certain nombre de pièces de la tête ont été réalisées sur douze scènes de toux. Les trois mouvements principaux ont pu être observés simultanément huit fois, ceux de la bouche et du repli operculaire seuls, deux fois, ceux de la bouche et des barres hyoïdiennes une fois, enfin ceux de l'opercule et des barres hyoïdiennes une fois. L'activité de chaque muscle a été, comme pour les autres espèces, étudiée de très nombreuses fois lors de cinq manipulations différentes au moins, excepté pour les musculatures épaxiale, hypaxiale et latérale et pour l'intermandibulaire qui ne l'ont été que lors de deux séries d'observations.

Les déplacements principaux de cinq scènes filmées se superposent parfaitement, ceux des sept autres ont été réduits totalement.

A. Observations générales (figure 96)

- La toux est ici, comme chez les deux autres espèces étudiées, un ensemble de mouvements rapides qui modifient la forme et le volume des cavités buccale et operculaire. Les signaux des muscles sont, eux aussi, plus courts, mais leur amplitude est plus grande que lors de la respiration.

- La toux se présente toujours entre deux cycles respiratoires complets.

- L'ouverture extrêmement rapide de la bouche débute toujours avant l'abduction de l'opercule et la dépression des barres hyoïdiennes. La bouche se referme également avant l'adduction de l'opercule et l'élévation des barres hyoïdiennes. La fermeture de la bouche est plus lente que l'ouverture et se termine sept fois sur onze en même temps que l'adduction du volet operculaire et toujours après la fin de l'élévation des barres hyoïdiennes.

- Les barres hyoïdiennes se déplacent toujours juste après la bouche et juste avant le repli operculaire. Leurs mouvements atteignent leur amplitude maximale une image après ceux de la bouche et une (six fois sur onze) ou deux images (cinq fois sur onze) avant ceux de l'opercule. Le mouvement se termine neuf fois sur onze par une élévation des barres hyoïdiennes plus importante que celle observée lors de la respiration avant de reprendre une position de début de cycle respiratoire par un petit abaissement.

- Les déplacements de l'opercule atteignent leur amplitude maximale deux images (six fois sur onze) ou trois images (cinq fois sur onze) après ceux de la bouche.

- Comme pour les deux autres espèces étudiées, les muscles peuvent se répartir en inhalants qui agrandissent les cavités et en exhalants qui les diminuent. Mais les activités de ces muscles se situent, par rapport au complexe A_2A_3 , d'une manière quelque peu différente; l'activité des muscles

inhalants est beaucoup plus longue que chez les deux autres espèces, ce qui confirme le décalage observé entre les différents mouvements principaux et explique la lenteur de la fermeture de la bouche, car ils s'y opposent.

- La contraction du sternohyoïdien est en rapport avec les mouvements des barres hyoïdiennes : celles-ci se déplacent nettement après les pièces buccales suite à la première contraction du muscle; la seconde contraction est sans doute à rapprocher de l'importante élévation des barres en fin de toux qui nécessite un ajustement.

- L'activité du premier adducteur de la mandibule correspond exactement au moment d'écartement entre le maxillaire et le prémaxillaire.

- Les géniohyoïdiens sont en activité juste avant la toux, alors que chez *G.gobio* et *B.barbus*, ils ne le sont pas.

- Des trois muscles adducteurs de l'arc palatin et de l'hyomandibulaire, adducteur de l'opercule et hyohyoïdien médian, seul le premier cité a une activité très semblable à celle observée chez les deux autres espèces.

- Comme chez *G.gobio* l'intermandibulaire n'a qu'une période d'activité, au lieu de deux chez *B.barbus*.

- La musculature ventrale est active comme chez *G.gobio*.

B. Mouvements des pièces buccales (figure 96)

- Ces mouvements ressemblent beaucoup à ceux des deux autres espèces. C'est ici encore l'écart entre le maxillaire et le prémaxillaire qui retient l'attention, d'abord parce qu'il est mesurable pendant toute la toux, ensuite parce que la courbe qui le représente passe toujours par un maximum en retard de deux images sur celui de l'ouverture de la bouche. Ce dernier fait signifie que le début de la fermeture de la bouche est assuré, non seulement par l'élévation

de la mandibule, mais aussi par le déploiement de la mâchoire supérieure. Il se crée ainsi une cavité prébuccale dont la formation n'est sans doute pas étrangère au premier adducteur de la mandibule.

- L'élévation du neurocrâne facilite très probablement l'ouverture de la bouche.

- Les courbes qui représentent les déplacements vers l'avant de la mâchoire supérieure et de la mandibule, sont non significatives, car elles varient d'une manière importante d'une scène à l'autre.

C. Mouvements de l'opercule et de l'arc palatin (figure 96)

- L'interoperculaire est déplacé vers l'arrière en même temps que l'ouverture de la bouche ce qui confirme, une fois de plus, l'élévateur de l'opercule dans son rôle de muscle déprimeur de la mandibule.

- La courbe représentant les déplacements vers le haut de l'operculaire peut être considérée comme non significative, car elle varie en sens divers lors des différentes observations.

- Enfin, l'abduction de l'opercule est simultanée à celle de l'arc palatin (préoperculaire) et au déploiement des rayons branchiostèges, entraînés probablement passivement par l'opercule et les barres hyoïdiennes.

D. Mouvements des barres hyoïdiennes

- Leurs particularités ont déjà été décrites à propos des observations générales.

E. Hypothèses sur le cycle de la toux (figure 97)

Bien que réalisé dans ses détails d'une manière

assez différente de celles des deux autres espèces étudiées, le cycle de la toux produit cependant sans doute les mêmes effets.

Une ouverture rapide de la bouche, accompagnée d'un début de formation de cavité prébuccale et suivie de l'abaissement des barres hyoïdiennes, crée une dépression buccale. L'eau pénètre par la bouche, mais aussi par l'arrière, aspirée hors de la cavité operculaire au travers de la corbeille branchiale.

Dans un deuxième temps, l'opercule et l'arc palatin s'écartent (ensemble ou séparément) : les cavités buccale et operculaire continuent à être agrandies. Cette dépression générale augmente l'aspiration par la bouche d'eau qui coule, cette fois, jusqu'à la cavité operculaire, obturée par la membrane branchiostège.

L'aspiration d'eau se poursuit malgré le début de la fermeture de la bouche, car les cavités continuent à être agrandies.

Enfin l'adduction de l'opercule, de l'arc palatin et l'élévation rapide des barres hyoïdiennes, associées à une fermeture lente de la bouche et à la diminution de la cavité prébuccale, refoulent l'eau par les ouïes et par la bouche.

L'opercule termine son adduction alors que la bouche est fermée et que les barres hyoïdiennes reprennent leur position de départ; l'eau peut encore être expulsée par les ouïes à ce moment.

4. DISCUSSION

- Chez *G.gobio*, *B.barbus* et *L.leuciscus*, comme chez *Peraea fluviatilis* (d'après OSSE, 1969) et *Cyprinus carpio* (d'après BALLINTIJS, 1969 b), les mouvements de la toux sont rapides. Ils provoquent un courant d'eau différent de celui de la respiration. Il est non seulement probable que pendant

un certain temps l'eau puisse être refoulée par la bouche, mais elle passerait aussi de la cavité operculaire à la cavité buccale entre les arcs branchiaux. Cette inversion du courant d'eau pourrait, comme le suggèrent OSSE (1969) et BALLINTIJS (1969), remplir une fonction de nettoyage des arcs branchiaux.

- Nous ne pouvons dégager un mécanisme commun de la toux chez nos trois espèces. Les détails de réalisation de cette toux diffèrent d'une espèce à l'autre, comme l'ont montré les pages précédentes.

- D'abord la toux de *L.leuciscus* ne se produit que lorsqu'un cycle respiratoire est terminé; la respiration ne reprend que lorsque la toux est achevée. Chez les deux autres espèces, la toux se présente, en général, avant la fin d'un cycle respiratoire et n'est pas terminée lorsque la respiration reprend. Rappelons que FRANCOIS-FRANK (1906) a décrit un redoublement respiratoire; ces termes, comme le fait remarquer OSSE (1969), donnent une indication sur les déplacements décrits : lors de la respiration, une inspiration normale est suivie entre autre d'une adduction du repli operculaire; cette dernière serait interrompue par une abduction nouvelle suivie alors d'une adduction rapide; ce mouvement de l'opercule est accompagné par une ouverture et une fermeture de la bouche. Ces observations sont proches de celles effectuées sur *G.gobio* et *B.barbus*.
- Chez *G.gobio*, tous les mouvements atteignent leur amplitude maximale en même temps (douze cas sur quatorze); chez *B.barbus*, les maxima des déplacements de

la bouche et de l'opercule sont quelque peu séparés dans le temps, tandis qu'il y a un décalage plus important encore entre les déplacements de la bouche, des barres hyoïdiennes et de l'opercule chez *L. leuciscus*.

Pour BALLINTIJJN (1969 b), la bouche de *Cyprinus carpio* s'ouvre légèrement ou même ne s'ouvre pas lors de la toux; l'opercule commence à s'écarter, alors que son adduction de la respiration précédente est à peine entamée. Ce déplacement de l'opercule est simultané à celui de la bouche ou même le précède. La dépression de la mandibule est très faible chez *Cyprinus carpio* pour plusieurs raisons :

- l'interruption de l'activité du complexe A_2A_3 (troisième adducteur de la mandibule pour BALLINTIJJN) est très courte;
- l'élévateur de l'opercule est inactif et c'est le sternohyoïdien qui est responsable de la dépression de la mandibule;
- à l'abaissement de la mandibule, s'opposent, non seulement l'activité du complexe A_2A_3 , sauf pendant son interruption, mais aussi la dépression qui existe alors dans les cavités operculaire et buccale (sous l'action du dilatateur de l'opercule, de l'élévateur de l'hyomandibulaire et du sternohyoïdien qui abaisse les barres hyoïdiennes) et qui favorise la fermeture de la bouche.

Les mouvements de la toux chez *Perca fluviatilis* (d'après OSSE, 1969) semblent plus proches de nos observations. L'ouverture de la bouche est rapide, sa fermeture est plus lente. Le maximum d'abduction du suspensorium coïncide avec celui de l'ouverture de la bouche, tandis que celui de l'abduction de l'opercule vient deux images plus tard (OSSE travaille à 24 images par seconde). Ces faits tendent à rapprocher *Perca fluviatilis* de *L. leuciscus*.

- L'ensemble des mouvements très complexes des piè-

ces buccales est extrêmement semblable chez les trois espèces étudiées.

- Les résultats électromyographiques sont difficiles à comparer même en utilisant comme référence les deux activités successives du complexe A_2A_3 , référence utilisée par OSSE (1969) et BALLINTIJS (1969 b) :

- les muscles inhalants et exhalants sont les mêmes;
- l'activité des muscles inhalants est proportionnellement plus importante chez *L.leuciscus* que chez les deux autres espèces;
- les géniohyoïdiens sont actifs juste avant la toux chez *L.leuciscus* et non chez les deux autres espèces;
- l'activité du sternohyoïdien est surtout inhalante chez *G.gobio* et *Cyprinus carpio* (d'après BALLINTIJS, 1969 b) et à la fois inhalante et exhalante chez *B.barbus* et *Perca fluviatilis* ; elle est inhalante chez *L.leuciscus*, mais comme les barres hyoïdiennes ont leur abaissement maximal après l'ouverture de la bouche, l'activité du muscle est en retard par rapport à celle des autres muscles inhalants.

5. CONCLUSIONS

- Le fait le plus remarquable est à notre avis le suivant : avec un matériel osseux et musculaire qui ne diffère que par la forme et par quelques détails d'agencement, quatre espèces de Cyprinidae ont chacune une manière propre de réaliser la toux. Tout au plus *G.gobio* et *B.barbus* sont-ils à rapprocher.

- Les mouvements principaux de *L.leuciscus* et de

LE BAILLEMENT DE *G O B I O G O B I O*

Nous avons observé la fonction de "bâillement" en aquarium, non seulement sur *G.gobio*, mais aussi sur *B.barbus*, *L.leuciscus* et d'autres Téléostéens comme des Cichlidae, des Percidae ou encore sur le brochet *Esox lucius*. Nous l'avons observé aussi en plongée en rivière, chez *G.gobio* au moins.

Personne, à notre connaissance, ne l'a étudié d'un point de vue fonctionnel. Nous-même ne disposons que de deux scènes filmées associées à l'activité de huit muscles chez *G.gobio* (figure 97). Il nous semble intéressant de livrer ces résultats en dépit de leur caractère incomplet.

A. Mouvements des pièces buccales (figure 97)

- La bouche s'ouvre assez lentement, mais très largement avant de se refermer d'une manière très rapide et plus complète que lors de la respiration, car la mâchoire supérieure vient coiffer la mandibule. La bouche reprend ensuite une position "moins fermée".

- L'écart entre le maxillaire et le prémaxillaire commence à être mesurable alors que la bouche est déjà ouverte. Il s'accroît un certain temps, se stabilise, puis augmente à nouveau rapidement alors que l'ouverture de la bouche ne progresse plus. Il y a donc un déploiement de la mâchoire supérieure et formation d'une cavité prébuccale dorsale par rapport à l'ouverture de la bouche. L'écart grandit toujours alors que la bouche est déjà à moitié fermée; il est encore important quand la bouche est complètement fermée. Le maintien du déploiement de la mâchoire supérieure permet à la mandibule de pénétrer à l'intérieur de la cavité prébuccale et donc donne à la bouche la possibilité d'être "plus fermée" que de coutume.

Pour comprendre ce déploiement de la mâchoire supérieure, il faut admettre que le premier adducteur de la

mandibule est actif pendant la première phase d'agrandissement de l'écart et, dans une moindre mesure, pendant la période de stabilisation. Le début de la seconde période de déploiement peut être dû aux faits que la bouche a atteint son maximum d'extension, que la mandibule continue à être abaissée et que dès lors, le prémaxillaire soit obligé de basculer vers l'avant (cette possibilité a été envisagée au chapitre II). Enfin la diminution tardive du déploiement de la mâchoire supérieure est une fois encore le résultat d'une activité probable du premier adducteur de la mandibule.

- La contraction de l'élévateur de l'opercule par l'intermédiaire du repli operculaire et du ligament 25, abaisse la mandibule ce qui provoque l'ouverture de la bouche. Peuvent lui être associés, le dilatateur de l'opercule, l'élévateur de l'hyomandibulaire et la musculature latérale.

- Il est possible que le sternohyoïdien, par l'intermédiaire des barres hyoïdiennes, participe à l'ouverture de la bouche : en effet, nous constatons qu'un point situé à la surface de la peau qui couvre le sternohyoïdien, est déplacé vers l'arrière pendant l'ouverture de la bouche et vers l'avant pendant la fermeture.

Ainsi, toutes les possibilités d'abaissement et d'élévation de la mandibule (sauf celle de la musculature hypaxiale et épaxiale pour laquelle nous n'avons pas de résultat), d'ouverture et de fermeture de la bouche, seraient mises en oeuvre pour réaliser le bâillement.

B. Mouvements des barres hyoïdiennes (figure 97)

- Les déplacements vers le bas et l'arrière sont simultanés à l'ouverture de la bouche; il est possible, comme nous l'avons déjà écrit, que le sternohyoïdien soit responsable de ces mouvements.

- L'élévation et le mouvement vers l'avant, résultat de l'activité des géniohyoïdiens, associés au complexe A_2A_3 ,

débutent à peu près en même temps, mais sont plus lents que la fermeture de la bouche.

C. Mouvements du repli operculaire (figure 97)

- L'abduction de l'opercule débute à peu près en même temps que l'abaissement des barres hyoïdiennes et que l'ouverture de la bouche; elle s'arrête quelque temps, pour reprendre à peu près au moment où la bouche se referme. La bouche est complètement fermée au début de l'adduction du repli operculaire.

- L'abduction en deux temps correspond aux deux périodes d'activité du dilatateur de l'opercule et de l'élévateur de l'hyomandibulaire. L'adduction est provoquée en partie du moins par l'hyohyoïdien médian.

D. Hypothèses sur le cycle du bâillement

- Lors de l'ouverture buccale et de l'abaissement des barres hyoïdiennes, suivis de l'abduction de l'opercule, l'eau pénètre dans les cavités buccale et operculaire par la bouche; les ouïes sont fermées par la membrane branchiostège par le mécanisme déjà décrit lors de la respiration. La formation de la cavité prébuccale entraîne, elle aussi, l'eau vers l'intérieur.

- Ensuite, après un temps d'arrêt, la bouche se referme rapidement durant l'élévation lente des barres hyoïdiennes, tandis que les cavités prébuccale et operculaire s'agrandissent toujours : ces deux dernières cavités absorbent donc une partie de l'eau refoulée par la cavité buccale; l'autre partie de l'eau peut s'échapper pendant un court moment par la bouche et forcer l'ouverture des ouïes en écartant la membrane branchiostège.

- Ensuite c'est le volume de la cavité prébuccale qui diminue, tandis que celui de la cavité buccale continue à

être réduit; l'eau est refoulée alors vers la cavité operculaire. Enfin, l'adduction de l'opercule et le rejet du reste d'eau par les ouïes terminent ce cycle.

La littérature nous donne à ce sujet les observations de ALEXANDER (1944, 1947, 1970) de LIEN (1961, 1970) et de NG (1969). Dans les descriptions aux séries, réalisées par S. G. et J. G.

1. Cycle de l'opercule (figure 10)

Nous avons observé sur film les prises de nourriture en de sable. Les déplacements de la bouche, de l'opercule et des barres hyalines ont été observés sur film simultanément, les mouvements de la bouche et des barres hyalines ont été examinés dans une vue en coupe de l'opercule et des barres hyalines une fois. Les activités de l'adducteur de l'hémibranchiale, de dilatateur de l'opercule et de l'hémibranchiale ont été observées une fois, celle du sternohyalin, des géniobranchiens, de l'adducteur de l'arc palatin et de l'hémibranchiale, de premier et de second ordre et de complexus K_1 quatre fois, et celle de l'hémibranchiale, des sternohyalins, géniobranchiens, épaxiaux et lacunaux deux fois.

Dans toutes ces séries réalisées dans leur localité, nous avons pu constater.

2. Observations (figure 11)

- Nous n'avons pas trouvé de différences dans les mouvements entre la prise de nourriture et celle de sable; plus importantes que celles observées entre différentes prises de nourriture.

- Les variations dans le temps de la prise de nourriture ne de celle de sable sont peu importantes lorsque l'on compare des séries différentes, mais les amplitudes des mêmes mouvements changent beaucoup suivant que dans la même, le même,

LA PRISE DE NOURRITURE OU DE SABLE

La littérature nous donne, à ce sujet, les observations d' ALEXANDER (1966, 1967, 1970) de LIEM (1967, 1970) et de OSSE (1969). Nous les comparerons aux nôtres, réalisées sur *G.gobio* et *L.leuciscus*.

1. GOBIO GOBIO (figure 98)

Nous avons observé sur film dix prises de nourriture ou de sable. Les déplacements de la bouche, de l'opercule et des barres hyoïdiennes ont été observés six fois simultanément, les mouvements de la bouche et des barres hyoïdiennes ont été examinés deux fois et ceux de l'opercule et des barres hyoïdiennes une fois. Les activités de l'élévateur de l'hyomandibulaire, du dilatateur de l'opercule et de l'hyo-hyoïdien médian ont été observées six fois, celle du sternohyoïdien, des géniohyoïdiens, de l'adducteur de l'arc palatin et de l'hyomandibulaire, du premier adducteur de la mandibule et du complexe A_2A_3 quatre fois, et celle de l'intermandibulaire, des musculatures hypaxiale, épaxiale et latérale deux fois.

Deux scènes ont été réduites dans leur totalité, sept autres partiellement.

A. Observations (figure 98)

- Nous n'avons pas trouvé de différences dans les mouvements entre la prise de nourriture et celle de sable, plus importantes que celles observées entre différentes prises de nourriture.

- Les variations dans le temps de la prise de nourriture ou de sable sont peu importantes lorsque l'on compare des scènes différentes, mais les amplitudes des mêmes mouvements changent beaucoup suivant sans doute le volume, le poids,

la densité de l'objet à prendre.

- Dans tous les cas, les déplacements de la bouche précèdent de trois à quatre images ceux des barres hyoïdiennes et de l'opercule. Les maxima des courbes représentant les déplacements des deux dernières pièces citées, sont, au plus, séparés par une image.

- La tendance de la bouche à se refermer alors que la mâchoire inférieure ne remonte pas, est due au déploiement de la mâchoire supérieure (augmentation de l'écart entre le maxillaire et le prémaxillaire) et à l'abaissement du prémaxillaire, plus bas que la position de départ. La formation de cette cavité prébuccale est simultanée ou antérieure d'une image à l'agrandissement des cavités buccale et operculaire. La mandibule se relève très rapidement lorsque la cavité prébuccale est complètement formée et devient en partie couverte par le prémaxillaire : la bouche est alors fermée. L'élévation de la mâchoire supérieure vers sa position de départ, l'adduction de l'opercule, l'élévation des barres hyoïdiennes et la diminution de l'écart entre le maxillaire et le prémaxillaire sont plus lentes.

- Alors que nous observons assez peu de modifications des mouvements dans le temps, les signaux représentant l'activité des muscles varient beaucoup. Ces variations sont certainement en rapport avec l'objet à saisir et avec l'amplitude des mouvements : un mouvement brusque, de grande amplitude, peut être provoqué par une opposition plus longue et plus forte entre les muscles qui agrandissent et ceux qui diminuent les cavités buccale et operculaire, comme l'élévateur de l'hyomandibulaire et son antagoniste, l'adducteur de l'arc palatin et de l'hyomandibulaire.

De même, l'activité permanente d'un muscle peut atténuer l'amplitude des déplacements qui seraient provoqués par la contraction d'autres muscles, comme celle du complexe A_2A_3 , opposée à celle du sternohyoïdien.

- Malgré ces remarques, la figure 98 montre que

l'élévateur de l'opercule, le sternohyoïdien, la musculature épaxiale et latérale, associés peut-être à l'élévateur de l'hyomandibulaire, au dilatateur de l'opercule et à la musculature ventrale, semblent les responsables de l'ouverture de la bouche, tandis que le complexe A_2A_3 et, dans une moindre mesure, l'adducteur de l'opercule et celui de l'arc palatin et de l'hyomandibulaire provoquent la fin de la fermeture de la bouche, le début étant dû au déploiement de la mâchoire supérieure. L'activité du premier adducteur de la mandibule n'est pas étrangère à ce déploiement : en effet, non seulement son activité se situe pendant cette période, mais on constate aussi dès le début de l'apparition de l'écart entre le pré-maxillaire, un ralentissement du déplacement vers l'avant de la région postérieure du maxillaire, provoqué par le premier adducteur de la mandibule.

- Les barres hyoïdiennes sont tirées vers l'arrière très probablement par le sternohyoïdien et par la musculature hypaxiale, et vers l'avant par les géniohyoïdiens associés au complexe A_2A_3 .

- L'abduction de l'opercule et très certainement celle de l'arc palatin seraient le résultat de l'action conjointe de l'élévateur de l'opercule, du dilatateur de l'opercule et du sternohyoïdien (il écarte les barres hyoïdiennes). Le rapprochement du volet operculaire de l'axe du corps est surtout dû à l'adducteur de l'opercule et à celui de l'arc palatin et de l'hyomandibulaire.

- A côté de ces observations qui confirment les activités des muscles déjà observées lors de la respiration et de la toux, il y a quelques particularités :

- l'adducteur de l'arc palatin et de l'hyomandibulaire, ainsi que celui de l'opercule, sont toujours actifs au moins au début de l'abduction de l'opercule; peut-être s'agit-il de freiner l'abduction provoquée par l'ouverture de la bouche elle-même;
- l'intermandibulaire a deux périodes d'acti-

vité : la seconde participe à l'adduction de l'arc palatin; quant à la première, nous n'avons pas d'autre explication que le fait qu'elle pourrait ralentir l'adduction de l'arc palatin;

- l'activité de l'hyohyoïdien médian favorise sans doute le déplacement vers l'arrière des barres hyoïdiennes, hypothèse déjà formulée au chapitre II (figure 73).

B. Hypothèses sur le cycle de la prise de nourriture ou de sa- ble

- La bouche s'ouvre d'abord et crée une dépression dans la cavité buccale. Cette dépression est accentuée, un peu après, par la formation de la cavité prébuccale, suivie de près par l'abaissement des barres hyoïdiennes et par l'adduction lente du repli operculaire.

- C'est au moment où la bouche commence à se refermer, c'est-à-dire au moment où la cavité prébuccale est à son maximum d'extension et un peu avant celui des cavités buccale et operculaire, que la nourriture entre dans la bouche : c'est par l'association d'une aspiration (due à la dilatation des cavités) et du déplacement vers l'objet convoité que le poisson prend sa nourriture. En effet, sur deux scènes de films au moins, on peut observer que la nourriture se situe, au minimum pendant le temps d'une image, entre le fond de l'aquarium et la bouche du poisson. L'efficacité de cette succion est d'autant plus grande que les mouvements sont importants et surtout rapides.

- Ensuite, la bouche se referme et les cavités diminuent de volume; l'eau et le sable fin sont rejetés par les ouïes.

- Cette prise de nourriture est suivie de mouvements de mastication : c'est-à-dire une succession de dilatations

et de diminutions des cavités buccale et operculaire pendant lesquelles la bouche reste souvent fermée, grâce à la contraction des adducteurs de la mandibule; ces derniers ont peut-être aussi comme action, dans ce cas, d'aider l'abduction de l'arc palatin (voir chapitre II, page 75).

- Remarquons que la prise de nourriture serait peut-être différente dans d'autres conditions (nourriture, substrat, etc...).

2. LEUCISCUS LEUCISCUS (figure 99)

La prise de nourriture (sur le fond sableux de l'aquarium) n'a pu être observée que deux fois, lors de nos enregistrements électromyographiques synchronisés avec nos films. Nous en donnons les résultats associés à l'activité de huit muscles. Nous avons complété la figure au moyen de déplacements étudiés sur une scène de nos films-contrôles.

A. Observations (figure 99)

- Les mouvements étudiés lors des trois scènes sont très semblables entre eux, quant à leur forme et à leur durée. Les différents déplacements observés rappellent beaucoup ceux examinés chez *G.gobio* compte tenu de ce que la bouche est antérieure chez *L.leuciscus* et ventrale chez *G.gobio*.

- Les mouvements des barres hyoïdiennes précèdent ceux de l'opercule chez *L.leuciscus*.

- Nous n'avons pas observé que l'amplitude du déploiement de la mâchoire supérieure soit moindre chez *L.leuciscus* que chez *G.gobio*, comme la présence du ligament 54 (figure 48) le ferait supposer.

- L'activité des muscles présente des particularités importantes :

- l'activité du sternohyoïdien pendant la

fermeture de la bouche; ce fait rappelle ce qui a déjà été observé lors de la respiration; les effets de sa contraction ne peuvent que ramener la ceinture scapulaire vers l'avant;

- l'activité permanente des géniohyoïdiens qui participent très certainement, d'abord à l'ouverture de la bouche, ensuite à l'élévation des barres hyoïdiennes.

B. Hypothèses sur la prise de nourriture

- Elle est très semblable à celle de *G.gobio*. Cependant l'aspiration est moins nécessaire chez *L.leuciscus* que chez *G.gobio* puisque la bouche antérieure va plus facilement à la rencontre de la nourriture lorsque le poisson se déplace. Cela ne signifie pas pour autant que l'aspiration soit moins forte.

3. DISCUSSION

- Les mécanismes de la prise de nourriture sont associés à une suite d'agrandissements de cavités qui créent une dépression aspirante chez les deux espèces étudiées. Ce phénomène se retrouve chez *Perca fluviatilis* (d'après OSSE, 1969), *Idus idus* (d'après ALEXANDER, 1967) et très probablement chez *Anabas testudineus*, bien que DUTTA (1968) n'y fasse pas allusion. Chez les Nandidae, l'aspiration a sans doute moins d'importance, car ces poissons se nourrissent de grosses proies (LIEM, 1970) sur lesquelles elle serait inefficace ou presque.

- Dans tous les cas, l'ouverture de la bouche s'accompagne d'un déploiement de la mâchoire supérieure.

- Chez le Nandidae *Monocirrhus polyacanthus* (d'après LIEM, 1970), la bouche s'ouvre en même temps que le

déplacement de l'urohyal vers l'arrière (donc des barres hyoïdiennes). Dans un second temps, les opercules s'écartent.

Chez *Anabas testudineus*, Perciforme d'allure générale assez voisine de celle de *L.leuciscus*, DUTTA (1968) montre que c'est d'abord l'ouverture de la bouche qui se manifeste, suivie du déplacement vers le bas des barres hyoïdiennes et enfin de l'abduction des opercules.

OSSE (1969) observe chez *Perca fluviatilis* que les déplacements apparaissent dans l'ordre suivant :

- abaissement de la mandibule et élévation de l'opercule,
- recul de la ceinture scapulaire, déplacement vers le haut du neurocrâne et abduction du suspensorium,
- déplacement vers l'arrière de l'arc hyoïdien et abduction de l'opercule.

Enfin, ALEXANDER (1969) montre que chez *Idus idus*, cyprin de forme très semblable à *L.leuciscus*, la bouche s'ouvre, qu'ensuite la langue (barres hyoïdiennes) s'abaisse, enfin que le suspensorium et puis l'opercule s'écartent. Cet ordre est celui que nous observons chez *L.leuciscus*.

Rappelons que pour *G.gobio*, il y a d'abord ouverture de la bouche et puis abaissement des barres hyoïdiennes et abduction de l'opercule.

Des considérations qui précèdent, il ressort que des espèces de forme voisine comme *Idus idus*, *L.leuciscus* et *Anabas testudineus* prennent leur nourriture à peu près de la même manière. Les autres espèces pour lesquelles nous disposons de renseignements ont une "technique plus personnelle" pour prendre leur nourriture.

- Au point de vue des activités musculaires, seul le travail de OSSE (1969) nous apporte des points de comparaison :
 - les géniohyoïdiens de *Perca fluviatilis* sont actifs pendant l'ouverture et la fermeture de la bouche comme chez *L.leuciscus*;

- l'activité du sternohyoïdien se manifeste surtout pendant l'ouverture de la bouche comme chez *G.gobio*, mais elle peut également se produire pendant la diminution de volume des cavités comme chez *L.leuciscus*.

OSSE (1969) envisage aussi qu'une partie de l'activité de certains muscles comme celle de l'adducteur de l'opercule et du premier adducteur de la mandibule puisse jouer le rôle de frein, respectivement, à l'abduction de l'opercule et à la dépression de la mandibule.

vi. Observations (figure 19)

La bouche s'ouvre une première fois, l'opercule est abaissé et la mandibule se déprime. La bouche s'ouvre une seconde fois, l'opercule est abaissé et la mandibule se déprime. La bouche s'ouvre une troisième fois, l'opercule est abaissé et la mandibule se déprime. La bouche s'ouvre une quatrième fois, l'opercule est abaissé et la mandibule se déprime. La bouche s'ouvre une cinquième fois, l'opercule est abaissé et la mandibule se déprime. La bouche s'ouvre une sixième fois, l'opercule est abaissé et la mandibule se déprime. La bouche s'ouvre une septième fois, l'opercule est abaissé et la mandibule se déprime. La bouche s'ouvre une huitième fois, l'opercule est abaissé et la mandibule se déprime. La bouche s'ouvre une neuvième fois, l'opercule est abaissé et la mandibule se déprime. La bouche s'ouvre une dixième fois, l'opercule est abaissé et la mandibule se déprime.

LE CRACHEMENT DE *G O B I O G O B I O*

Nous n'avons trouvé aucune référence à une étude des mouvements et des activités musculaires réalisées au moment du crachement chez un poisson. Cependant, nos observations de nombreux Téléostéens nous ont appris que la plupart d'entre eux sinon tous sont capables de "cracher", c'est-à-dire de rejeter par voie buccale du sable, du gravier ou encore des éléments de nourriture.

Nous avons pu observer sur film dix crachements. Les déplacements de la bouche, de l'opercule et des barres hyoïdiennes ont été observés simultanément cinq fois, ceux de la bouche et des barres hyoïdiennes deux fois, ceux de la bouche et du repli operculaire trois fois. L'activité de l'élévateur de l'hyomandibulaire, du dilatateur de l'opercule, et de l'hyohyoïdien médian a pu être examinée six fois, celle de la musculature épaxiale et de l'intermandibulaire cinq fois, celle des adducteurs de la mandibule, de l'adducteur de l'opercule et de l'adducteur de l'arc palatin et de l'hyomandibulaire quatre fois, enfin celle des musculatures ventrale et latérale une fois.

A. Observations (figure 100)

- La bouche s'ouvre une première fois, l'ensemble des pièces qui la constituent se déplace de la manière habituelle. Ensuite, elle se referme à la suite d'une petite élévation de la mandibule et surtout d'un déploiement de la mâchoire supérieure, qui forme donc une cavité prébuccale comme l'attestent l'écart entre le maxillaire et le prémaxillaire, ainsi que le déplacement vers le bas du prémaxillaire (él.mâch. sup, figure 100). La mâchoire supérieure vient coiffer l'inférieure. En même temps, nous observons le début de l'abduction de l'opercule et de l'abaissement des barres hyoïdiennes qui agrandissent respectivement les cavités buccale et opercu-

laire.

- La bouche commence de nouveau à s'ouvrir pendant que les cavités buccale et operculaire atteignent leur maximum d'extension, la cavité prébuccale gardant à peu près le même volume (le maximum d'abduction de l'opercule et d'abaissement des barres hyoïdiennes est atteint, sept fois, trois images et, trois fois, deux images avant l'ouverture maximale de la bouche).

- Ensuite, la bouche termine son ouverture très rapidement pendant que les cavités prébuccale, buccale et operculaire diminuent de volume. Lorsque la bouche a atteint son maximum d'extension, toutes les cavités ont réduit leur volume au minimum.

- Enfin, la bouche se referme et les différentes pièces reprennent leur position initiale.

- Nous avons observé peu de variations dans le temps des mouvements que nous venons de décrire, par contre, leur amplitude varie, en rapport sans doute avec la nature, le poids, le volume de l'objet à rejeter. De plus, la première ouverture de la bouche a généralement une moins grande amplitude que celle représentée à la figure 100.

- L'activité des muscles présente, comme lors de la prise de nourriture, de grandes variations, elles aussi probablement dues aux caractéristiques de l'objet à expulser.

- La première ouverture de la bouche semble être le résultat uniquement de l'activité de l'élévateur de l'opercule associée éventuellement à celle de la musculature ventrale et latérale. La première fermeture de la bouche est très vraisemblablement due à la contraction du complexe A_2A_3 aidé peut-être par l'adducteur de l'arc palatin et de l'hyomandibulaire, et à l'activité du premier adducteur de la mandibule qui déploie la mâchoire supérieure.

- La seconde ouverture de la bouche, très rapide, semble le résultat d'une action combinée du sternohyoïdien, de l'élévateur de l'opercule, de la musculature épaxiale et

des g niohyoïdiens, bien que pour ces derniers leur participation   l'ouverture de la bouche soit moins  vidente car elle correspond en m me temps   l' l vation des barres hyoïdiennes.

- La bouche se referme une deuxi me fois de la m me mani re que la premi re.

- C'est la contraction du dilatateur de l'opercule et celle de l' l vateur de l'hyomandibulaire, associ es   celle du sternohyoïdien (il  carte les barres hyoïdiennes), qui provoquent l'abduction de l'opercule et sans doute celle de l'arc palatin, tandis que l'adducteur de l'opercule, l'adducteur de l'arc palatin et de l'hyomandibulaire et l'hyohyoïdien m dian en provoquent l'adduction.

- La faible amplitude de l'abduction de l'opercule est probablement due   l'activit  de l'adducteur de l'arc palatin et de l'hyomandibulaire et/ou de celui de l'opercule qui s'opposent en permanence   celles des muscles responsables de l'abduction. Remarquons que l' l vateur de l'opercule, s'il aide   ouvrir la bouche, peut jouer ici le r le d'adducteur de l'opercule. Cette hypoth se a  t  formul e au chapitre II.

- Le d placement vers le bas des barres hyoïdiennes est d  au sternohyoïdien et  ventuellement   la musculature hypaxiale et lat rale. Les g niohyoïdiens en provoquent l' l vation. La lenteur du d but de cette  l vation est sans doute due aux faits suivants :

- le sternohyoïdien est encore actif et tend   ouvrir la bouche;
- les g niohyoïdiens qui, s'ils remontent les barres, n'en favorisent pas moins l'ouverture de la bouche   laquelle rien ne s'oppose.

B. Hypoth ses sur le crachement

- La bouche s'ouvre une premi re fois et laisse

entrer une certaine quantité d'eau dans la cavité buccale. Elle se referme en déployant une cavité prébuccale qui va être occupée par la mandibule. En même temps, commence un lent agrandissement des cavités buccale et operculaire qui recueillent l'eau entrée par la bouche.

- Ensuite la bouche s'ouvre brutalement en abaissant surtout la mandibule qui, par son mouvement, crée une dépression dans la cavité prébuccale et dans la région antérieure de la cavité buccale, en même temps que diminue le volume des cavités buccale, operculaire et prébuccale. La poussée, provoquée par ces réductions simultanées, expulse l'objet indésirable par la bouche. Comme pour la prise de nourriture et de sable, l'efficacité du crachement est d'autant plus grande que les mouvements sont grands et rapides. Lors de nos observations, l'objet rejeté par la bouche ne pouvait, à cause de son volume, traverser la corbeille branchiale et être expulsé par les ouïes, comme c'est souvent le cas.

SYNTHESE ET CONCLUSIONS

A. Déplacements des pièces osseuses

- Les mouvements observés sur films et considérés isolément des autres mouvements ainsi que des fonctions, par exemple ceux des pièces buccales ou de l'opercule, sont très semblables chez les trois espèces. Par contre, leur ordre d'apparition au cours du déroulement d'une fonction peut différer d'une espèce à l'autre; les déplacements latéraux de l'opercule, par exemple, sont presque toujours simultanés à ceux de la bouche chez *G.gobio* alors qu'ils leur sont nettement postérieurs chez *L.leuciscus*.

- L'ordre d'apparition des différents mouvements chez une espèce peut varier d'une fonction à l'autre. Lors du crachement, les mouvements se manifestent dans un ordre différent de ceux de la prise de nourriture chez *G.gobio*.

B. Activités des muscles

- Les signaux qui représentent l'activité apparaissent assez stables lors de la respiration et de la toux chez les trois espèces; par contre, ils sont très variables lors de la prise de nourriture ou de sable ou lors du crachement. En effet, si des paramètres comme la température, l'oxygénation, la lumière ou la pureté de l'eau restent constants et identiques pour toutes les fonctions, un élément non contrôlable intervient lors de la prise de nourriture ou de sable et lors du crachement, à savoir la forme de l'objet à prendre ou à rejeter, qui est très variable.

- Le moment où un muscle est actif peut, lors de la réalisation d'une même fonction, varier d'une espèce à l'autre; le meilleur exemple est certainement donné par le sternohyoïdien.

lors de la respiration et de la prise de nourriture chez *G. gobio* et *L. leuciscus* : en effet, alors que les points d'attache de ce muscle sont très semblables chez les deux espèces, il participe à l'agrandissement des cavités chez la première, tandis qu'il contribue à leur réduction chez la seconde.

- Le moment où se manifeste l'activité d'un muscle chez une espèce peut varier d'une fonction à l'autre. Le rôle d'un muscle dans la réalisation des différentes fonctions peut changer. C'est le cas de l'hyohyoïdien médian, qui est actif au moins pendant la période de diminution des cavités buccale et operculaire, sauf lors de la prise de nourriture ou de sable chez *G. gobio*, où il participe uniquement à l'agrandissement des cavités.

- Dans certains cas, l'activité d'un muscle remplace celle d'un autre, hypothèse formulée à propos de l'activité de l'adducteur de l'arc palatin et de l'hyomandibulaire, de celle de l'adducteur de l'opercule et de celle de l'hyohyoïdien médian lors de la toux de *G. gobio* (pages 132 et 133). Cette faculté permet sans doute de nuancer les mouvements.

- L'activité temporaire de certains muscles pendant celle d'autres dont ils sont les antagonistes, peut augmenter ou diminuer les effets de la contraction des seconds et donc influencer les mouvements. C'est le cas de l'activité du complexe A_2A_3 qui favoriserait la rapidité des mouvements en s'opposant à l'élévateur de l'hyomandibulaire lors de la toux, ou celles de l'adducteur de l'opercule qui pourrait diminuer l'efficacité de la musculature épaxiale par exemple, lors de la prise de nourriture ou de sable chez *G. gobio*.

C. Espèces et fonctions

De l'étude de l'ensemble de nos enregistrements, nous tentons de tirer quelques conclusions.

Le mécanisme respiratoire mis en oeuvre chez les trois espèces est remarquablement constant. Par contre, celui de la toux diffère d'une espèce à l'autre. Malgré cela, l'ensemble des différences et des similitudes nous permet de rapprocher d'un point de vue fonctionnel *G.gobio* et *B.barbus* et de les éloigner de *L.leuciscus*. D'après les renseignements que nous avons pu puiser dans la littérature, nous rapprochons, toujours d'un point de vue fonctionnel, les deux premières espèces de *Callionymus lyra*, observé par HUGHES et BALLINTIEN (1968), tandis que la troisième s'associe plutôt à *Anabas testudineus*, à *Perca fluviatilis* et même à la truite, étudiés respectivement par DUTTA (1968), OSSE (1969) et BALLINTIEN et HUGHES (1965).

Le premier groupe est composé de trois espèces qui appartiennent à deux familles éloignées; elles ont un profil triangulaire et une section transversale céphalique d'aspect trapézoïdal; elles ont une bouche ventrale et vivent relativement près du fond. Le second groupe comprend des espèces de plusieurs familles, ayant une bouche antérieure et, excepté pour la truite, un corps de section ovale; elles vivent en pleine eau.

A partir de ces constatations, et avec beaucoup de réserves, nous formulons l'hypothèse suivante :

les espèces de formes voisines semblent réaliser, souvent de la même manière, des fonctions d'allure stéréotypée.

Lorsque les fonctions sont plus complexes, les différences morphologiques prennent probablement plus d'importance. En effet, les éléments dont nous disposons à propos de la prise de nourriture montrent que *L.leuciscus* diffère de ce point de vue de *G.gobio*, mais aussi de *Perca fluviatilis*. Par contre *Idus idus* et *L.leuciscus*, Cyprinidae de forme très proche, auxquels peut être associé le Perciforme *Anabas testudineus*, prendraient leur

nourriture au moyen d'un ensemble de mouvements et de mécanismes assez semblables. L'élément ou un des éléments les plus importants qui expliquerait les différences entre les deux groupes à propos de la respiration et de la toux est probablement la position de la bouche. En effet, la truite, à bouche antérieure, mais non protractile, à corps de section ronde et vivant de préférence dans les eaux rapides, se rapproche des autres espèces à orifice buccal antérieur; il est possible que dans la respiration, ce soient surtout les effets du courant d'eau sur les branchies qui sont importants et que la recherche des mêmes effets avec des bouches orientées de manière différente nécessite des modifications dans la réalisation des mouvements et dans l'activité musculaire.

La réalisation de toutes les fonctions étudiées est basée sur un jeu de pompes aspirantes et foulantes qui établissent un courant d'eau dans les cavités buccale et operculaire. Les forces nécessaires à l'établissement d'un courant d'eau sont plus faibles si l'eau est déplacée de manière rectiligne. L'efficacité des pompes devrait donc être meilleure chez *L. leuciscus* à bouche antérieure, que chez les deux autres espèces. *G. gobio* et *B. barbatus* ont une bouche ventrale, et le trajet de l'eau, entre la bouche et les ouïes, n'est pas droit; cependant, d'une part, l'inclinaison vers le bas de la région ethmoïdienne du neurocrâne donne une allure régulière à la courbe suivie par le courant d'eau de manière à réduire au maximum la perte de charge; d'autre part, la forme pennée du dilatateur de l'opercule chez *G. gobio* et son allongement considérable (jusque sous l'orbite) chez *B. barbatus* augmentent très probablement, par rapport à *L. leuciscus*, l'efficacité de la contraction du muscle lors de l'abduction de l'opercule et favorisent donc la dépression operculaire qui

aspire l'eau vers l'arrière. La bouche ventrale impose encore, pensons-nous, d'autres modifications. Les enregistrements électromyographiques nous permettent de penser que c'est le premier adducteur de la mandibule qui est responsable du déploiement de la mâchoire supérieure. Chez *L.leuciscus* (figure 50), un grand nombre de fibres de ce muscle sont parallèles au bord ventral du maxillaire. Cette disposition est sans doute la plus efficace, compte tenu de toutes les exigences auxquelles doit répondre la tête. Pour garder cette même disposition des fibres par rapport au maxillaire chez *G.gobio* (figure 18) et *B.barbus* (figure 34), il a fallu que l'insertion distale du muscle soit située plus haut sur le préoperculaire, ce qui n'a été possible que si l'oeil était déplacé : il est plus dorsal et dirigé un peu plus obliquement vers le haut que chez *L.leuciscus*. La position des pièces buccales est donc en relation avec des variations de structure de nombreux éléments de la tête.

La bouche ventrale et orientable est sans doute une adaptation très intéressante pour prendre de la nourriture sur le fond ou sur des rochers sans que la position générale du corps n'en soit affectée. De plus, le mécanisme d'aspiration est amélioré par la constitution d'une cavité prébuccale plus importante que celle de *L.leuciscus*. La bouche antérieure, au contraire, est favorable à la capture des proies qui nagent, mais oblige tout le corps à s'orienter, lorsqu'il s'agit de prises de nourriture sur le fond par exemple.

A la suite de nos réflexions, nous pensons qu'il est intéressant de proposer les définitions suivantes à propos des fonctions (considérées en tant qu'action) :

- des fonctions seront dites homologues lorsqu'elles sont réalisées par les mêmes pièces osseuses sous l'action des mêmes muscles, sans pour autant qu'il y ait identité dans les résultats obtenus;
- des fonctions seront analogues lorsqu'un

même rôle est assuré par des ensembles différents de pièces squelettiques et/ou d'activités musculaires.

Comme exemples de fonctions homologues, nous pouvons citer la respiration de *G.gobio* et celle de *B.barbus* (si l'on exclut l'activité occasionnelle du sternohyoïdien et dans les limites des informations que nous possédons, qui portent sur quinze muscles de la tête). La prise de nourriture de *G.gobio* et celle de *L.leuciscus* peuvent être considérées comme analogues; en effet, les différents déplacements observés chez *L.leuciscus* rappellent beaucoup ceux examinés chez *G.gobio* compte tenu de la bouche antérieure de *L.leuciscus* et ventrale de *G.gobio*. Par contre, l'activité du sternohyoïdien et celle des géniohyoïdiens sont très différentes (figures 98,99).

Il est évident que les résultats obtenus par les divers auteurs, pendant la durée des expériences effectuées, les années 1910 et 1911, sont en accord avec les conclusions de ce rapport. Ils ont en effet constaté que les résultats obtenus par les divers auteurs, pendant la durée des expériences effectuées, les années 1910 et 1911, sont en accord avec les conclusions de ce rapport.

Les conclusions de ce rapport, sont donc en accord avec les résultats obtenus par les divers auteurs, pendant la durée des expériences effectuées, les années 1910 et 1911, et sont en accord avec les conclusions de ce rapport.

SYNTHESE

ET

CONCLUSIONS GENERALES

Les conclusions de ce rapport, sont donc en accord avec les résultats obtenus par les divers auteurs, pendant la durée des expériences effectuées, les années 1910 et 1911, et sont en accord avec les conclusions de ce rapport.

Les conclusions de ce rapport, sont donc en accord avec les résultats obtenus par les divers auteurs, pendant la durée des expériences effectuées, les années 1910 et 1911, et sont en accord avec les conclusions de ce rapport.

Les conclusions de ce rapport, sont donc en accord avec les résultats obtenus par les divers auteurs, pendant la durée des expériences effectuées, les années 1910 et 1911, et sont en accord avec les conclusions de ce rapport.

L'étude anatomique qui constitue la première partie de ce mémoire, montre la complexité des structures du squelette, des muscles et des ligaments de la tête chez le goujon, le barbeau et la vandoise. Elle met en évidence chez ces trois espèces la similitude générale du squelette et des muscles céphaliques et en particulier l'homologie des structures, qui sont impliquées dans la protractilité de la bouche, ce qui justifie leur appartenance à la même famille des Cyprinidae.

Chez les Cyprinidae en général, nous pouvons reconnaître dans le squelette céphalique des éléments remarquablement constants : les os qui le composent, la structure de l'arrière du neurocrâne et celle de l'appareil hyo-branchial; les éléments les plus sujets à modifications sont la forme des pièces buccales, la forme de la partie antérieure du neurocrâne et du splanchnocrâne, la forme et la position du basihyal. Les données de la littérature, d'ailleurs trop rares, jointes à nos propres observations, semblent montrer que la série des muscles est très constante, la variabilité se situant plutôt au niveau des points et des modes d'insertions. Mais c'est surtout au niveau des ligaments que le plan d'organisation diffère le plus nettement d'une espèce à l'autre.

Dans le cas particulier de nos trois espèces, la vandoise s'écarte nettement des deux autres, surtout par la structure de sa région antérieure. Nous n'avons pas trouvé d'arguments morphologiques suffisants pour situer le goujon et le barbeau dans deux lignées distinctes de cyprins à bouche infère. La bouche ventrale du hotu (*Chondrostoma nasus*) résulte vraisemblablement d'une évolution indépendante (observations personnelles non publiées).

Nous avons proposé des hypothèses fonctionnelles qui tendent à définir et à comprendre les possibilités de mouvements des pièces squelettiques en y intégrant la plupart des structures observées, notamment le mécanisme de la bouche

protractile et les déplacements du suspensorium. L'observation, sur films et sur enregistrements électromyographiques, respectivement des mouvements de certaines parties de la tête et des activités musculaires lors de la réalisation de quelques fonctions, nous a permis de renforcer, de corriger ou de rejeter les hypothèses fonctionnelles formulées sur base anatomique. Il est remarquable de constater que toutes les possibilités de déployer la bouche, prévues à partir des données de l'anatomie, sont réalisées par le poisson vivant. Il arrive que plusieurs mécanismes, qui tendent au même effet, fonctionnent simultanément, par exemple la contraction de l'élévateur de l'opercule et celle du sternohyoïdien, pour ouvrir la bouche. Par contre, l'hypothèse selon laquelle le ligament intermaxillaire (li.11, figure 48) de la vandoise limiterait le déploiement de la mâchoire supérieure, ne s'est pas vérifiée.

Nous avons intégré les mouvements dans des mécanismes globaux de la respiration, de la toux, du bâillement, de la prise de nourriture et du crachement. Pour chaque espèce, nous avons pu montrer que de mêmes muscles et de mêmes mouvements contribuent à la réalisation de fonctions différentes en intervenant dans un ordre variable. Cet ordre varie également d'une espèce à l'autre (voir page 166).

Nous remarquons que le goujon et le barbeau, qui se ressemblent anatomiquement, réalisent la respiration et la toux de manière très voisine. La vandoise, différente par sa morphologie, se distingue aussi au niveau fonctionnel.

Jusqu'ici, nous avons montré comment les mêmes éléments anatomiques jouent un rôle dans la réalisation de fonctions diverses. En particulier dans la région du splanchnocrâne et de la bouche, qui a retenu spécialement notre attention, toutes les structures, os, muscles, cartilages, tendons et ligaments, s'avèrent indispensables ou au moins utiles dans la réalisation des quelques fonctions de la tête que nous avons étudiées. La seule exception est le ligament an-

gulo-dentaire (li.3, figure 11) qui a d'ailleurs l'aspect d'une membrane.

La complexité morphologique du squelette, des muscles et des ligaments, la difficulté d'établir leur rôle et leur mode d'action, sont telles que certains auteurs se sentent fondés à affirmer que la forme de l'ensemble et celle de ses parties ne sont pas toujours en rapport étroit avec leurs fonctions. Quant à nous, nous ne prétendons pas démontrer totalement que les formes observées chez nos poissons peuvent être justifiées par les fonctions assumées; l'ensemble des travaux réalisés à ce jour dans la perspective de la morphologie fonctionnelle, n'y arriverait pas de manière irréfutable. Pourtant, lorsque nous pouvons arriver à une connaissance claire des fonctions remplies par un ou plusieurs éléments morphologiques, nous reconnaissons que leur forme apporte à la demande fonctionnelle une réponse qui satisfait la raison; cette réponse apparaît en même temps bien appropriée, économe de moyens et respectueuse des nécessités de l'individu dans son ensemble. Les exemples sont nombreux, tel celui du sternohyoïdien et de ses insertions antérieures (voir page 90).

Lorsque la demande fonctionnelle est multiple, la forme est un compromis qui nous apparaît souvent déroutant, comme dans le cas du troisième adducteur de la mandibule et de l'adducteur ω , ensemble presque digastrique qui permet la fonction d'adduction tout en respectant les nécessités spatiales de la région (voir page 69).

Si la forme est à ce point inféodée aux fonctions, c'est bien sûr par le mécanisme de la sélection naturelle. Toutes les fonctions n'ont cependant pas le même impact sur la forme. De toutes celles étudiées, c'est très certainement, comme le pense également OSSE (1969), la respiration qui s'accommode de la plus grande diversité de formes : en dépit des différences morphologiques entre les espèces connues à ce point de vue, elle se réalise toujours de manière assez voi-

sine. Tous les muscles qui y travaillent, participent aussi à d'autres fonctions en y fournissant, semble-t-il, des efforts plus grands. La prise de nourriture et le crachement exigent en effet l'activité de tous les muscles (étudiés) de la tête et la mise en mouvement de toutes les unités mécaniques squelettiques en utilisant la plupart des possibilités de relations entre ces dernières. Ces fonctions, plus que la respiration, modèlent la forme dans la région céphalique. Ce modelage répond aux exigences simultanées de fonctions, dont l'importance paraît hiérarchisée (DULLEMEIJER, 1974); ce compromis tient aussi compte des nécessités spatiales en rapport avec les relations entre les organes et la forme générale, elle-même soumise à d'autres impératifs comme la locomotion et l'équilibration.

La toux a sans doute peu d'influence sur la forme. D'après ce que nous avons pu en observer, la toux consiste en une inversion brusque et momentanée du courant d'eau, qui aurait pour effet de nettoyer les arcs branchiaux. Notre expérience de l'observation des poissons nous a permis de repérer des toux chez un très grand nombre d'espèces, en aquarium ou sur des films pris dans la nature (*Esox lucius*, *Salmo sp*, *Tilapia guineensis*, ...). La toux est un mécanisme très largement répandu, sinon généralisé chez les Téléostéens. Chez certaines espèces, la bouche protractile se déploie par exemple quelque peu lors de la toux, ce qui est impossible, bien sûr, chez les espèces ne disposant pas de ce mécanisme. Ceci serait suffisant pour montrer les différences interspécifiques du mécanisme de la toux. Nos observations, différentes chez trois espèces de cyprins, vont plus loin encore dans ce sens. Comme la toux se manifeste de manière fort différente, même chez des poissons de structure voisine et fort apparentés, nous sommes fondé à penser que ce ne sont pas les impératifs de la toux qui ont modelé la tête. De toute manière, les mouvements qui composent la toux sont aussi utilisés dans la prise de nourriture et le crachement, souvent avec une amplitude et une durée plus grande. "Qui peut le plus peut le moins!"

Nos deux enregistrements de bâillement montrent la mise en jeu de toutes les possibilités d'ouverture et de déploiement de la bouche, toutes celles que nous avons été capables de prévoir, à partir de l'anatomie au moins. Le bâillement ne semble pas avoir d'autre effet ou utilité que d'étirer les ligaments et les membranes, de faire jouer largement les articulations, voire même d'échauffer la musculature par des contractions prolongées. Le bâillement pourrait être une fonction d'entretien des muscles, ligaments, membranes et cartilages impliqués dans toutes les autres fonctions de la tête. Dans cette optique, le bâillement n'aurait aucune influence sur la forme de la tête.

Notre hypothèse finale est donc que la forme de la tête des Cyprinidae est surtout modelée par les exigences de la prise de nourriture, et peut-être du crachement. Voici donc le mécanisme de la radiation adaptative éclairé par l'anatomie fonctionnelle comparée.

R E M E R C I E M E N T S

Je tiens, au terme de ce mémoire, à exprimer ma gratitude à tous ceux qui m'ont aidé à réaliser ce travail.

Monsieur le Professeur C.JEUNIAUX m'a accueilli dans son service; il m'a encouragé et aidé de ses conseils judicieux. Qu'il trouve ici l'expression de mes remerciements les plus sincères.

Ma profonde reconnaissance va à monsieur M.CHARDON, Chef de Travaux. C'est grâce à sa compétence, à ses critiques constructives et au soutien enthousiaste, qu'il n'a cessé de me manifester, que ce mémoire a pu être mené à bien.

Je témoigne une gratitude particulière au Professeur P.DULLEMEIJER, de l'Université de Leyde, qui, au cours de fructueuses conversations, m'a fait profiter de ses connaissances et m'a expliqué sa riche conception de la Zoologie. Il m'a ouvert les portes de son laboratoire et a mis à ma disposition le meilleur matériel d'électromyographie, de radiographie et de cinématographie de son service. Je tiens aussi à remercier tous les collaborateurs du Professeur DULLEMEIJER qui, de près ou de loin, m'ont aidé dans ce travail.

J'adresse tous mes remerciements à monsieur J.C. PHILIPPART, aspirant F.N.R.S., et à toute l'équipe de pêche de l'aquarium de l'Université de Liège, sans qui je n'aurais pu disposer des animaux que j'ai étudiés. Mes remerciements vont également à monsieur L.HANON, assistant, qui a réalisé plusieurs de mes films.

Qu'il me soit permis de remercier spécialement madame E.VANDEWALLE qui a dactylographié avec la plus grande diligence mes manuscrits.

Je n'oublie pas madame N.BOUCHER, mademoiselle C.TOUSSAINT et monsieur J.DIEPVINDS qui ont participé activement à la réalisation de cette étude.

Enfin, je remercie ma femme, qui a relu et corrigé avec beaucoup de patience et d'attention les épreuves de ce mémoire.

J'ai pu réaliser cette étude grâce à une bourse de spécialisation de l'Institut pour l'Encouragement de la Recherche Scientifique dans l'Industrie et l'Agriculture.

- AMONIKKA, P. : Funktionssystematische Untersuchungen am Kopf von Chantostoma (Fishes, Teleostei) - *Funda. zool.*, *Fishes*, *Physiol. zool.*, *Chrysophis aurata*. Teil I : Einleitung und *Funda. zool.*, *zool. zool.*, **32**, 301-331 (1977 a).
- AMONIKKA, P. : Funktionssystematische Untersuchungen am Kopf von Acanthostomus (Fishes, Teleostei) - *Funda. zool.*, *Fishes*, *Physiol. zool.*, *Chrysophis aurata*. Teil II : *Fishes*, *Physiol. zool.*, *zool. zool.*, **32**, 411-421 (1977 b).
- AMONIKKA, P. : Funktionssystematische Untersuchungen am Kopf von Acanthostomus (Fishes, Teleostei) - *Funda. zool.*, *Fishes*, *Physiol. zool.*, *Chrysophis aurata*. Teil III : *Fishes*, *Physiol. zool.*, *zool. zool.*, **32**, 421-431 (1977 c).
- AMONIKKA, P. : Funktionssystematische Untersuchungen am Kopf von Acanthostomus (Fishes, Teleostei) - *Funda. zool.*, *Fishes*, *Physiol. zool.*, *Chrysophis aurata*. Teil IV : *Fishes*, *Physiol. zool.*, *zool. zool.*, **32**, 431-441 (1977 d).
- ALEXANDER, S. McN. : The structure of the velar apparatus in the Cephalopod. *Philos. Trans. Roy. Soc. London*, **133**, 351-473 (1942).
- ALEXANDER, S. McN. : The structure of the velar apparatus in the Silurid. *Zool. J. Linn. Soc.*, **192**, 319-340 (1943).
- ALEXANDER, S. McN. : BIBLIOGRAPHIE und cranial muscles of *Silurus asotus* (Siluridae). *J. Zool. Soc. London*, **33**, 189-199 (1945).
- ALEXANDER, S. McN. : The structure and muscles of the cranial velar apparatus in the species of *Silurus* (Fishes). *J. Zool. Soc. London*, **193**, 201-220 (1946).
- ALEXANDER, S. McN. : Functional design in fishes. *Michigan University Library*, *London*, **1949** (1949).
- ALEXANDER, S. McN. : Mechanism of the sucking action of a typical fish. *J. Zool. Soc. London*, **133**, 1-15 (1947).
- ALEXANDER, S. McN. : Mechanism of the sucking action of various teleost fishes. *J. Zool. Soc. London*, **191**, 145-154 (1948).
- ALLEN, L. F. : The cranial muscles and the cranial and first spinal nerves in *Silurus asotus*. *J. Zool. Soc. London*, **32**, 381-390 (1947).
- ANKER, S. C. : Morphology and function of the head of the teleost fish *Gasterosteus aculeatus*. *Funda. zool.*, *zool. zool.*, **32**, 331-418 (1977).
- ANKER, S. C., SIMONS, J. and SULLIVAN, F. : An apparatus for direct X-ray cinematography supplemented by analysis of some respiratory movements in *Gasterosteus aculeatus*. *Experientia*, **23**, 18, 1-8 (1967).
- BADOLINI, F. : Der Atemmechanismus des Fisches. Ein Beitrag zur vergleichenden Physiologie des Atmungsorgans. *Zool. J. Linn. Soc.*, **3**, 177-282 (1901).

- ADAMICKA, P. : Funktionsanatomische Untersuchungen am Kopf von Akanthopterygiern (Pisces, Teleostei) : *Sarda sarda*, *Pterois volitans*, *Chrysophis aurata*. Teil I : Einleitung und *Sarda sarda*. *Zool.Jb.Anat.*, 89, 301-331 (1972 a).
- ADAMICKA, P. : Funktionsanatomische Untersuchungen am Kopf von Akanthopterygiern (Pisces, Teleostei) : *Sarda sarda*, *Pterois volitans*, *Chrysophis aurata*. Teil II : *Pterois volitans*. *Zool.Jb.Anat.*, 89, 422-451 (1972 b).
- ADAMICKA, P. : Funktionsanatomische Untersuchungen am Kopf von Akanthopterygiern (Pisces, Teleostei) : *Sarda sarda*, *Pterois volitans*, *Chrysophis aurata*. Teil III : *Chrysophis aurata*, Zusammenfassung und Litteratur. *Zool.Jb. Anat.*, 89, 453-502 (1972 c).
- ADAMICKA, P. : Funktionsanatomische Untersuchungen am Kopf von Akanthopterygiern (Pisces, Teleostei) : Teil IV : *Uranoscopus scaber*. *Zool.Jb.Anat.*, 90, 580-606 (1973).
- ALEXANDER, R.McN. : The structure of the Weberian apparatus in the Cyprini. *Proc.Zool.Soc.London*, 139, 451-473 (1962).
- ALEXANDER, R.McN. : The structure of the Weberian apparatus in the Siluri. *Proc.Zool.Soc.London*, 142, 419-440 (1964).
- ALEXANDER, R.McN. : Adaptations in the skulls and cranial muscles of South American characinoid fishes. *J.Lin. Soc.London*, 45, 169-190 (1965).
- ALEXANDER, R.McN. : The functions and mechanisms of the protrusible upper jaws of two species of cyprinid fishes. *J.Zool.Lond.*, 149, 288-296 (1966).
- ALEXANDER, R.McN. : Functional design in fishes. Hutchinson University Library, London, 160p (1967).
- ALEXANDER, R.McN. : Mechanics of the feeding action of a cyprinid fish. *J.Zool., Lond.*, 159, 1-15 (1969).
- ALEXANDER, R.McN. : Mechanics of the feeding action of various teleost fishes. *J.Zool., Lond.*, 162, 145-156 (1970).
- ALLIS, E.P. : The cranial muscles and the cranial and first spinal nerves in *Amia calva*. *J.Morph.*, 12, 487-808 (1897).
- ANKER, G.C. : Morphology and kinetics of the head of the stickleback *Gasterosteus aculeatus*. *Trans.Zool.Soc. Lond.*, 32, 311-416 (1974).
- ANKER, G.C., SIMONS, J. and DULLEMEIJER, P. : An apparatus for direct X-ray cinematography exemplified by analysis of some respiratory movements in *Gasterosteus aculeatus*. *Experimentia*, 23, 74, 1-8 (1967).
- BAGLIONI, S. : Der Atmungsmechanismus des Fisches. Ein Beitrag zur vergleichenden Physiologie des *Atemrhythmus*. *Z.Allg.Physiol.*, 7, 177-282 (1907).

- BALLINTIJS, C.M. : Functional anatomy and movement co-ordination of the respiratory pump of the carp (*Cyprinus carpio* L.). *J.Exp.Biol.*, 50, 547-567 (1969 a).
- BALLINTIJS, C.M. : Muscle co-ordination of the respiratory pump of the carp (*Cyprinus carpio* L.). *J.Exp.Biol.*, 50, 569-591 (1969 b).
- BALLINTIJS, C.M. : Movement pattern and efficiency of the respiratory pump of the carp (*Cyprinus carpio* L.). *J. Exp.Biol.*, 50, 593-613 (1969 c).
- BALLINTIJS, C.M. : Efficiency, mechanics and motor control of fish respiration. *Respiration Physiology*, 14, 125-141 (1972).
- BALLINTIJS, C.M. and HUGHES, G.M. : The muscular basis of the respiratory pump in the trout. *J.Exp.Biol.*, 43, 349-362 (1965).
- BALLINTIJS, C.M., VAN DEN BURG, A. and EGBERINK, B.P. : An electromyographic study of the adductor mandibulae complex of a free-swimming carp (*Cyprinus carpio* L.) during feeding. *J.Exp.Biol.*, 57, 261-283 (1972).
- BERT, P. : Leçons sur la physiologie de la respiration. J-B Baillièrre et Fils, Paris, (1870).
- BERTIN, L. et ARAMBOURG, C. : Super-ordre des Téléostéens; ordre des Cypriniformes; ordre des Siluriformes. In *Traité de Zoologie*, P.P.GRASSE, ed. Masson et Cie, Paris, T.XIII, fasc. 3, 2386-2411 (1958).
- BERTMAR, G. : The trigemino-facialis chamber, the cavum epiptericum and the cavum orbito-nasale, three serially homologous extracranial spaces in fishes. *Acta Zool.*, 44, 329-344 (1963).
- BRIDGE, T.W. and HADDON, A.C. : Contributions to the anatomy of fishes. II. The air-bladder and Weberian ossicles in the siluroid fishes. *Phil.Trans. (B)*, 184, 65-334 (1894).
- CHARDON, M. : Spécialisation anatomique de l'appareil de Weber d'*Astroblepus pholeter*, silure cavernicole microphtalme de la République de l'Equateur. *Acad.Roy.Bel.Bull. Cl.Sc.* 5^e sér., 52, 846-863 (1966).
- CHARDON, M. : Anatomie comparée de l'appareil de Weber et des structures connexes chez les Siluriformes. *Ann.Mus. Roy.Afr.Centr.*, sér.IN-8°, Sc.Zool., n° 169, 277p (1968).
- CHARDON, M. et DE LA HOZ, E. : Note sur le squelette, les muscles, les tendons et le cerveau des Gymnotoidei. *Ann.Sc.Nat.Zool.Biol.anim.*, 12° sér., 15, 1-10 (1973).
- CHARDON, M. et VANDEWALLE, P. : Comparaison de la région céphalique de cinq espèces du genre *Tilapia*, dont trois incubateurs buccaux. *Ann.Soc.Roy.Zool.Belg.*, 101, 3-24 (1971).

- CHARDON, M. et VANDEWALLE, P. : Application de la radiographie à la morphologie fonctionnelle de *Tilapia rendalli* (BOULENGER). *Ann.Soc.Roy.Zool.Belg.*, 102, 129-134 (1972).
- CHRANILOV, N.S. : Beiträge zur Kenntnis des Weber'schen Apparates des Ostariophysi : 1. Vergleichende anatomische Übersicht des Knockenelemente des Weber'schen Apparates bei Cypriniformes. *Zool.Jb.Anat.*, 49, 501-597 (1927).
- CHRANILOV, N.S. : Beiträge zur Kenntnis des Weber'schen Apparates des Ostariophysi : 2. Der Weber'sche Apparate bei Siluroidei. *Zool.Jb.Anat.*, 51, 323-462 (1929).
- DAGET, J. : Le crâne des Téléostéens. *Mém.Mus.Nat.Hist.Nat.*, nouv. sér., sér. A, Zool., 31, 163-342 (1964).
- DATTA MUNSHI, J.S. and SINGH, B.R. : The cranial muscles and the natural mechanism of opening and closing of mouth in two Indian major carps. *Zool.Anz.*, 178, 49-60 (1967).
- DAVID, L. : La configuration du museau chez un petit cyprinidé africain *Coptostomabarbus wittei*, David et Poll. *Rev. Zool.Bot.Afr.*, 30, 1-18 (1937).
- DE JONGH, H.J. : Functional morphology of the jaw apparatus of larval and metamorphosing *Rana temporaria* L. *Netherl. J.Zool.*, 18, 103p (1968).
- DE LA HOZ, E. : Définition et classification des poissons Gymnotoidei sur la base de la morphologie comparée et fonctionnelle du squelette et des muscles. Université de Liège, thèse non publiée (1974).
- DE LA HOZ, E. et CHARDON, M. : Le squelette de la région ethmoïdienne chez les Gymnotoidei (Teleostei, Ostariophysi). *Ann.Sc.Nat.Zool.*, 12^e sér., 17, 121-140 (1975).
- DE LA HOZ, E. and CHARDON, M. : Skeleton, muscles, ligaments and some nerves of a gymnotid fish, *Sternopygus macrurus* Bloch et Schneider. (En préparation).
- DEVILLERS, C. : Le crâne des Poissons. In *Traité de Zoologie*, P.P.GRASSE, T.XIII, fasc.1, 613-653 (1958).
- DIETZ, P.A. : Vergelijkende anatomie van de kaak- en kieuwboogspieren der Teleostei. Eduard Ijdo, Leiden, 1-189 (1912).
- DUBBELDAM, J.L. : On the shape and the structure of the brainstem in some species of birds. Krips repro N.V., Meppel, 107p (1968).
- DULLEMEIJER, P. : The functional morphology of the head of the common viper, *Vipera berus* (L.). *Arch.Néerl.Zool.*, 11, 386-497 (1956).
- DULLEMEIJER, P. : The mutual influence of the elements in a pattern. *Arch.Néerl.Zool.*, 13, suppl., 74-88 (1958).
- DULLEMEIJER, P. : A comparative functional-anatomical study of the some Viperidae. *Morph.Jb.*, 99, 881-985 (1959).

- DULLEMEIJER, P. : Concept and approaches in animal morphology. Van Gorcum & Comp.B.V., Assen, the Netherlands, 264p (1974).
- DUMERIL, C. : Mémoire sur le mécanisme de la respiration dans les Poissons. Magasin encyclopédique, (1807).
- DUTTA, H.M. : Functional morphology of the head of *Anabas testudineus* (Bloch). Krips repro N.V., Meppel, 146p (1968).
- DUVERNEY, M. : Mémoire sur la circulation du sang des poissons qui ont des ouies et sur leur respiration. *Mém. Acad.Sc.Paris*, 224-239 (1701).
- EATON, T.H. : Evolution of the upper jaw mechanism in teleost fishes. *J.Morph.*, 58, 157-172 (1935).
- FIEBIGER, J.: Über den Bau und die Mechanik des Karpfenrüssels. *Zeits.Mikr.Anat.Forsch.*, 27, 582-612 (1931).
- FRANCOIS-FRANK, C.A. : Etudes expérimentales de mécanique respiratoire. Analyse graphique des mouvements respiratoires des Poissons Téléostéens. *C.R.Soc.Biol.*, Paris, 60, 799-801 (1906).
- FREIHOFER, W.C. : Patterns of the ramus lateralis accessorius and their systematic significance in teleostean fishes. *Stanf.Ichth.Bull.*, 8, 81-189 (1963).
- GANS, C. : The functional morphology of the egg-eating adaptations in the snake genus *Dasypeltis*. *Zoologica*, 37, 209-245 (1952).
- GANS, C. : A taxonomic revision of the Troglodytinae and a functional interpretation of the amphisbaenid adaptative pattern. *Bull.Am.Mus.Nat.Hist.*, 119, 3, 129-204 (1960).
- GANS, C. : Biochemics, an approach to vertebrate biology. J.B.Lippincott Company, Philadelphia, Toronto, 261p (1974).
- GANS, C. and BOCK, W. : The functional significance of muscle architecture, a theoretical analysis. *Ergeb.Anat.Entwick.*, 38, 115-142 (1965).
- GAUBA, R.K. : Studies on the osteology of indian sisorid catfishes. II. The skull of *Glyptothorax cavia*. *Copeia*, 4, 802-810 (1966).
- GAUBA, R.K. : Studies on the skull of the indian sisorid catfish, *Erethistes pussilus*. *J.Zool.Lond.*, 151, 379-388 (1967).
- GAUBA, R.K. : On the morphology of the skull of catfish *Pseudocheneis sulcatus*. *Zool.Anz.*, 181, 226-236 (1968).
- GAUBA, R.K. : The head skeleton of *Glyptosternum reticulatum* Mc Clelland and Griffith. *Monitore Zool.Ital.(N.S.)*, 3, 1-17 (1969).
- GAUBA, R.K. : On the cranial osteology of two indian catfishes of the genus *Laguvia*. *Zool.Anz.*, 185, 55-67 (1970).

- GERY, J. : L'appareil protracteur buccal de *Bivibranchia* (Characoidei) avec une note sur *Phractolemus* (Chanoidei) (Pisces). *Vie et Milieu*, 13, 729-740 (1962).
- GOEDEL, W. : Beiträge zur vergleichenden und funktionellen Anatomie des Kopfes von *Tilapia* (Cichlidae, Telestei). Teil I. *Zool.Jb.Anat.*, 92, 220-274 (1974).
- GOEDEL, W. : Beiträge zur vergleichenden und funktionellen Anatomie des Kopfes von *Tilapia* (Cichlidae, Telestei). Teil II. *Zool.Jb.Anat.*, 92, 321-383 (1974).
- GOSLINE, W.A. : Comments on the classification of the percoid fishes. *Pacific Science*, 20, 409-418 (1966).
- GOSLINE, W.A. : Functional morphology and classification of teleostean fishes. University Press of Hawaii, Honolulu, 208p (1971).
- GREENWOOD, P.H. : Hyoid and ventral gill arch musculature in Osteoglossomorph fishes. *Bull.Brit.Mus.(Nat.Hist.) Zool.*, 22, 55p (1971).
- GREENWOOD, P.H., ROSEN, E., WEITZMAN, S.H. and MYERS, G.S. : Phyletic studies of teleostean fishes with a provisional classification of living forms. *Bull.Am.Mus.Nat.Hist.*, 131, 339-455 (1966).
- GREGORY, W.K. : Fish skulls. Ostariophysi. *Trans.Ann.Phil.Soc.*, 23, 181-199 (1932).
- HARTLEY, P.H.T. : The natural history of some british freshwater fishes. *Proc.Zool.Soc.Lond.*, 117, 129-206 (1947).
- HOESTLAND, H. et BRUNET, R. : Le goujon, biologie et pisciculture. *La pisciculture française d'eau vive et d'é-tangs. Aquariologie.*, 35, 31-34 (1973).
- HUET, M. : Biologie, profils en long et en travers des eaux courantes. *Bull.Franç.de Pisciculture*, 175, 41-53 (1954).
- HUGHES, G.M. : A comparative study of gill ventilation in marine Teleosts. *J.Exp.Biol.*, 37, 28-45 (1960).
- HUGHES, G.M. and BALLINTIEN, C.M. : Electromyography of the respiratory muscles and gill water flow in the dragonet. *J.Exp.Biol.*, 49, 583-602 (1968).
- HUGHES, G.M. and SHELTON, G. : Pressure changes during the respiratory movements of teleostean fishes. *Nature*, 179, 255 (1957).
- HUGHES, G.M. and SHELTON, G. : The mechanism of gill ventilation in three freshwater Teleosts. *J.Exp.Biol.*, 35, 807-823 (1958).
- JUGE, M. : Recherches sur les nerfs cérébraux et la musculature céphalique de *Silurus glanis*. *Revue suisse de Zool.*, 6, 1-171 (1899).
- KIRCHHOFF, H. : Funktionell-anatomische Untersuchung des Vis-ceralapparates von *Clupea harengus*. *Zool.Jb.Anat.*, 76, 461-540 (1958).

- LEKANDER, B. : The sensory line system and the canal bones in the head of some Ostariophysi. *Acta Zool.*, 30, 1-131 (1949).
- LIEM, K.F. : A morphological study of *Luciocephalus pulcher* with notes on gular elements in other recent teleosts. *J.Morph.*, 121, 103-133 (1967 a).
- LIEM, K.F. : Functional morphology of the head of the anabantoid fish, *Helostoma temminckii*. *J.Morph.*, 121, 135-158 (1967 b).
- LIEM, K.F. : Comparative functional anatomy of the Nandidae (Pisces, Teleostei). *Fieldiana, Zool.*, 56, 1-166 (1970).
- MICHA, J.C. : Densité de population, âge et croissance chez le barbeau (*Barbus barbus*) et l'ombre (*Thymallus thymallus*) *Ann.Hydrobiol.* (1971).
- NELSON, G.J. : Gill arches and the phylogeny of fishes, with notes on the classification of vertebrates. *Bull.Am. Mus.Nat.Hist.*, 141, 427-552 (1969).
- NIJSSSEN, H. and DE GROOT, S.J. : Catalogue of fish species of the Netherlands. *Béaufortia*, 21, 173-207 (1974).
- NYBELIN, O. : A revision of the leptolepid fishes. *Acta Regiae Societatis Scientiarum et Litterarum Gothoburgensis, Zool.*, 9, 202p (1974).
- OSSE, J.W.M. : Functional morphology of the head of the perch (*Perca fluviatilis* L.) : an electromyography study. *Netherl.J.Zool.*, 19, 289-392 (1969).
- OSSE, J.W.M., OLDENHAVEN, M. and VAN SCHIE, B. : A new method for insertion of wire electrodes in electromyography. *Electromyography*, 12, 59-62 (1972).
- PHILIPPART, J.C. : Age et croissance de la vandoise, *Leuciscus leuciscus* (L.), dans l'Ourthe et la Berwinne. *Ann.Soc. Roy.Zool.Belg.*, 101, 77-140 (1971).
- POLL, M. : Description et ostéologie d'une nouvelle espèce de Cyprinidae attribuée au genre *Coptostomabarbus* David et Poll. *Acad.Roy.Belg.Bull.Cl.Sc.*, 55, 117-124 (1969).
- RAMASWAMI, L.S. : The homalopterid skull. *Proc.Zool.Soc.Lond.* 118, 515-538 (1948).
- RAMASWAMI, L.S. : Skeleton of cyprinoid fishes in relation to phylogenetic studies. 1. The systematic position of the genus *Gyrinocheilus* Vaillant. *Proc.Nat.Inst.Sc. India*, 18, 125-140 (1952 a).
- RAMASWAMI, L.S. : Skeleton of cyprinoid fishes in relation to phylogenetic studies. 2. The systematic position of *Psilorhynchus* Mc.Clelland. *Proc.Nat.Inst.Sc.India*, 18, 141-150 (1952 b).
- RAMASWAMI, L.S. : Skeleton of cyprinoid fishes in relation to phylogenetic studies. 3. The skull and other skeletal structures of homalopterid fishes. *Proc.Nat.Inst.Sc. India*, 18, 425-517 (1952 c).

- RAMASWAMI, L.S. : Skeleton of cyprinoid fishes in relation to phylogenetic studies. 4. The skull and other skeletal structures of gastromysonid fishes. *Proc.Nat.Inst.Sc. India*, 18, 519-538 (1952 d).
- RAMASWAMI, L.S. : Skeleton of cyprinoid fishes in relation to phylogenetic studies. 5. The skull and gasbladder capsule of the capsule of the Cobitidae. *Proc.Nat.Inst. Sc.India*, 19, 323-247 (1953).
- RAMASWAMI, L.S. : Skeleton of cyprinoid fishes in relation to phylogenetic studies. 6. The skull and Weberian apparatus in the subfamily Gobioninae (Cyprinidae). *Acta Zool.*, 36, 127-158 (1955 a).
- RAMASWAMI, L.S. : Skeleton of cyprinoid fishes in relation to phylogenetic studies. 7. The skull and Weberian apparatus of Cyprininae (Cyprinidae). *Acta Zool.*, 36, 199-242 (1955 b).
- REGAN, C.T. : The classification of the teleostean fishes of the order Ostariophysi. 1. Cyprinoidea. *Ann.Mag.Nat. Hist.*, 8° ser. n° 8, 13-32 (1911).
- ROBERTS, T.R. : Description and osteology of *Lepidarchus adonis*, a remarkable new characid fishes from West-Africa. *Stanf.Ichth.Bull.*, 8, 209-227 (1966).
- ROBERTS, T.R. : Osteology and relationships of characoid fishes, particularly the genera *Hepsetus*, *Salminus*, *Hoplias*, *Ctenopoma* and *Acestrorhynchus*. *Proc.Calif. Acad.Sc.*, 4th ser., 36, 391-500 (1969).
- ROBERTS, T.R. : The glandulocaudine characid fishes of the Guayas basin in Western Ecuador. *Bull.Mus.Comp.Zool.*, 144, 489-514 (1973 a).
- ROBERTS, T.R. : Osteology and relationship of the Prochilodontidae, a South American family of characoid fishes. *Bull.Mus.Comp.Zool.*, 145, 213-235 (1973 b).
- ROBINEAU, D. et ANTHONY, J. : Biomécanique du crâne de *Latimeria chalumnae*, poisson crossoptérygien coelacanthidé. *C.R.Acad.Sc.Paris*, 276, sér. D, 1305-1308 (1973).
- ROSEN, D.E. and GREENWOOD, P.H. : Origin of the Weberian apparatus and the relationships of the ostariophysan and gonorynchiform fishes. *Novitates*, n° 2428, 25p (1970).
- ROSEN, D.E. and PATTERSON, C. : The structures and relationships of the paracanthopterygian fishes. *Bull.Am.Mus. Nat.Hist.*, 141, 371-474 (1969).
- SAGEMEHL, M. : Das Cranium der Cypriniden. *Morph.Jb.*, 17, 489-595 (1891).
- SRINIVASACHAR, H.R. : Development of the skull in catfishes : part V. Development of skull in *Heteropneustes fossilis*. *Proc.Nat.Inst.Sc.India*, 24, 165-190 (1958).
- TAKAHASI, N. : On the homology of the cranial muscles of the cypriniform fishes. *J.Morph.*, 40, 1-103 (1925).

- TAVERNE, L. : Ostéologie des genres *Marcusenius* Gill, *Hypopotamyurus* Pappenheim, *Cyphomyrus* Myers, *Pollimyrus* Taverne et *Brienomyrus* Taverne (Pisces Mormyriiformes). *Ann. Mus. Roy. Afr. Centr.*, sér. IN-8°, sc.zool., n° 188, 144p (1971).
- TAVERNE, L. : Le complexe de la chambre trigémino-faciale des Téléostéens et le cas des poissons Mormyriiformes. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, 84, 301-311 (1971).
- TAVERNE, L. : Ostéologie des genres *Mormyrus* Linné, *Mormyrops* Müller, *Hyperopisus* Gill, *Isichthys* Gill, *Myomyrus* Boulenger et *Gymnarchus* Cuvier. Considérations générales sur la systématique des poissons de l'ordre des Mormyriiformes. *Ann. Mus. Roy. Afr. Centr.*, sér. IN-8°, sc.zool., n° 200, 194p (1972).
- TAVERNE, L. : Sur la conservation d'une structure paléonisciforme, le canal aortique basioccipital chez le notoptère africain *Xenomystus* Günther (Pisces, Ostéoglossiformes). *Rev. Zool. Bot. Afr.*, 87, 501-504 (1973).
- TAVERNE, L. : L'ostéologie d'*Elops* Linné, C., 1766 (Pisces, Elopiformes) et son intérêt phylogénétique. *Acad. Roy. Belg. Mém. Cl. Sc.*, IN-8°, 2° sér., 41, fasc. 2, 96p (1974).
- TAVERNE, L. et ALOULOU, T. : Etude anatomique, myologique et ostéologique du genre *Synodontis* Cuvier (Pisces, Siluriformes, Mochocidae). *Ann. Mus. Roy. Afr. Centr.*, sér. IN-8°, sc.zool., n° 210, 69p (1974).
- TAVOLGA, W.N. : Mechanism of sound production in the ariid catfishes *Galeichthys* and *Bagrus*. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 124, 30p (1962).
- TCHERNAVIN, V.V. : On the mechanical working of the head of bony fishes. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 118, 129-142 (1948).
- VANDEWALLE, P. : Comparaison ostéologique et myologique de cinq Cichlidae africains et sud-américains. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, 101, 259-292 (1971).
- VANDEWALLE, P. : Ostéologie et myologie de *Tilapia guineensis* (Bleeker, 1862). *Ann. Mus. Roy. Afr. Centr.*, sér. IN-8°, sc.zool., n° 196, 50P (1972).
- VAN HASSELT, M.J. : Jaw movements in the lipfish *Crenilabrus melops* (L.) (Pisces, Labridae). *Netherl. J. Zool.*, 18, 431-432 (1968).
- VERRAES, W. : Discussion on some relations between the form, position and function of the hyosymplecticum in developmental stages of *Salmo gairdneri* Richardson, 1836 (Teleostei, Salmonidae). *Forma et functio*, 7, 39-46 (1974).
- VETTER, B. : Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie des Kiemen- und Kiefermuskulatur des Fische. *Jena. Z. Naturw.*, 12, 431-550 (1878).
- VRBA, E.S. : Contribution to the functional morphology of fishes. Part V. The feeding mechanism of *Elops saurus* Linnaeus. *Zoologica Africana*, 3, 211-236 (1968).

- WEITZMAN, S.H. : The osteology of *Brycon meeki*, a generalized characoid fish with an osteological definition of the family. *Stanf. Ichthy. Bull.*, 8, 1-77 (1962).
- WEITZMAN, S.H. : Osteology and relationships of South American characoid fishes of subfamilies Lebiasininae and Erythrininae with special reference to subtribe Nannostomina. *Proc. Unit. St. Nat. Mus.*, 116, 127-170 (1964).
- WILLEM, V. : Les manoeuvres respiratoires chez les poissons et les amphibiens. *Mém. Acad. Roy. Belg.*, Cl.Sc., IN-4°, 10, 194p (1931).
- WILLEM, V. : Contribution à l'étude des organes respiratoires chez les Téléostéens Plectognathes. IV. Le rôle de l'interoperculaire dans la manoeuvre respiratoire des Téléostéens. *Bull. Inst. Roy. Sc. Nat. Belg.*, 21, 1-16 (1945).
- WILLEM, V. : Les manoeuvres respiratoires chez les poissons Téléostéens. *Bull. Inst. Roy. Sc. Nat. Belg.*, 23, 1-15 (1947).
- WILLEM, V. et DE BERSAQUES-WILLEM, L. : Les types de mouvements respiratoires chez les Téléostéens. *Mém. Acad. Roy. Belg.*, Cl.Sc., IN-8°, 9, 38p (1927).
- WOSKOBOINIKOFF, M.M. : Der Apparat des Kiemenatmung bei den Fischen. Ein Versuch des Synthese in der Morphologie. *Zool. Jb. Anat.*, 55, 315-488 (1932).
- WOSKOBOINIKOFF, M.M. und BALABAI, P.P. : Vergleichende experimentelle Untersuchung des Atmungsapparates bei Knochenfischen. Beobachtungsergebnisse vom Jahre 1935. *Trav. Mus. Zool. Acad. Sci. Ukr.*, 16, 77-127 (1937).
- YOUNG, J.Z. : On the anatomic nervous system of teleostean fish *Uranoscopus scaber*. *Quart. J. Micr. Sc.*, 74, 491-535 (1931).

ULg - U.D. Zoologie



099500524

LIBER

UNIVERSITE DE LIEGE

Faculté des Sciences

N° Reg. Entrée : 1592

4819 B



Des formes aux fonctions :
Une étude de morphologie fonctionnelle et comparée
chez trois poissons cyprinidés.

Second fascicule

Thèse présentée
pour l'obtention du grade
de Docteur en Sciences Zoologiques
par
Pierre VANDEWALLE
Année académique 1974-1975

9
B

UNIVERSITE DE LIEGE

Faculté des Sciences

4.819 B
UNIVERSITÉ DE LIÈGE

Biologie M

BIBLIOTHÈQUE

N° Reg. Entrée : 159
2



Des formes aux fonctions :
Une étude de morphologie fonctionnelle et comparée
chez trois poissons cyprinidés.

Second fascicule

Thèse présentée
pour l'obtention du grade
de Docteur en Sciences Zoologiques
par
Pierre VANDEWALLE
Année académique 1974-1975

F I G U R E S

Figure 1 - Two illustrations of the same scene, one showing
surface topography and the other showing subsurface topography.

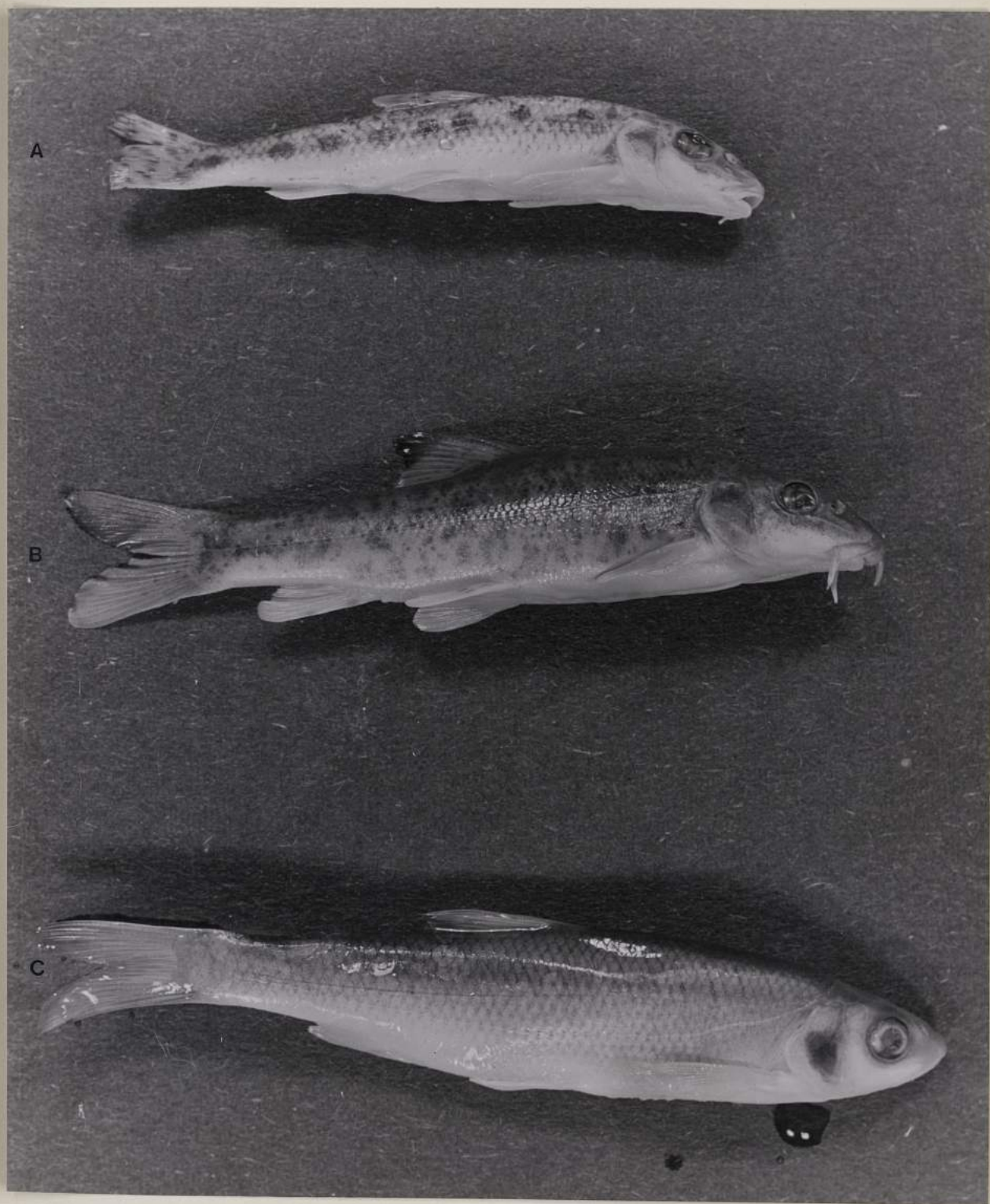


Figure 1 - Vues latérales de *Gobio gobio* (en A), *Barbus barbus* (en B) et *Leuciscus leuciscus* (en C).

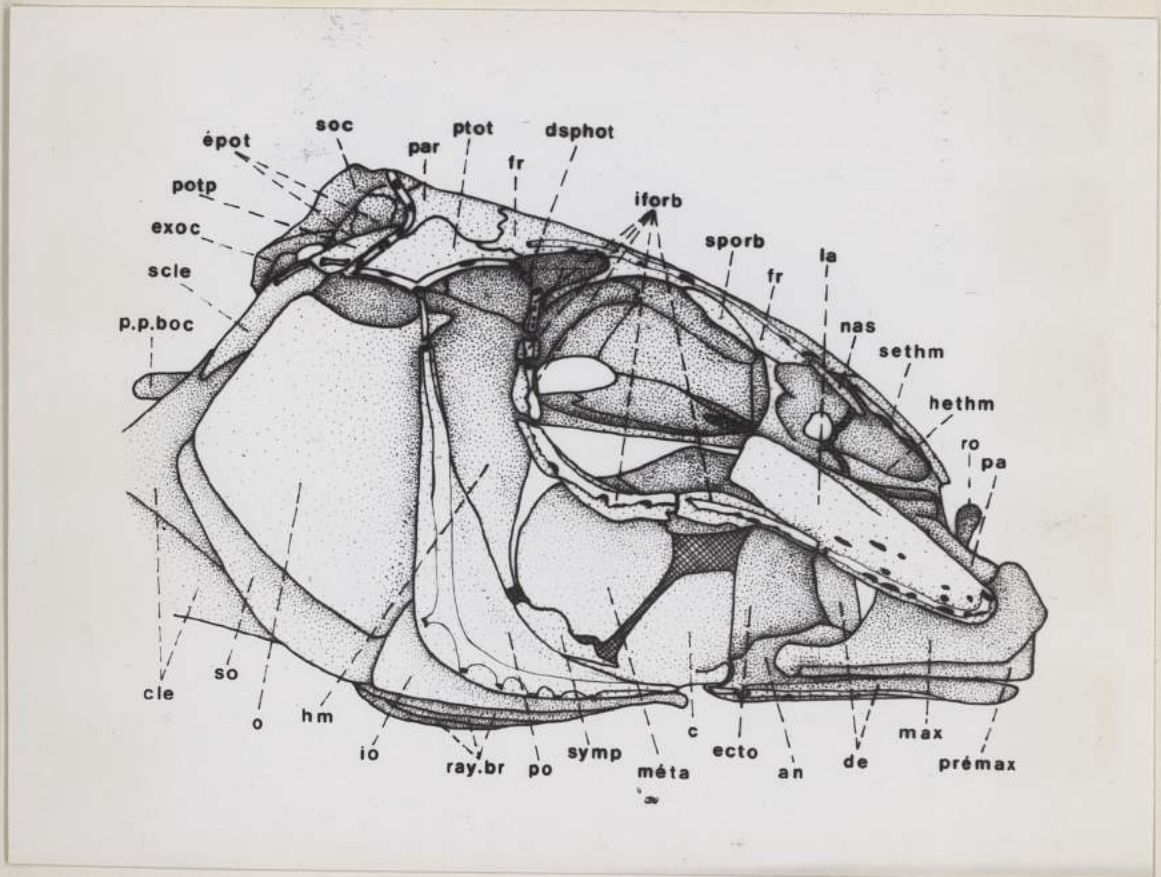


Figure 2 - *Gobio gobicus* : vue latérale du crâne; le cartilage est représenté par les zones quadrillées. Le nombre d'os de la série infra-orbitaire est une particularité de l'exemplaire présenté.

La bande de cartilage au centre du suspensorium se prolonge sous l'antéptérygoïde jusqu'au palatin (quadrillage intermédiaire). Sur le palatin existe une pellicule de cartilage qui le sépare du maxillaire : elle n'est pas figurée sur le dessin.

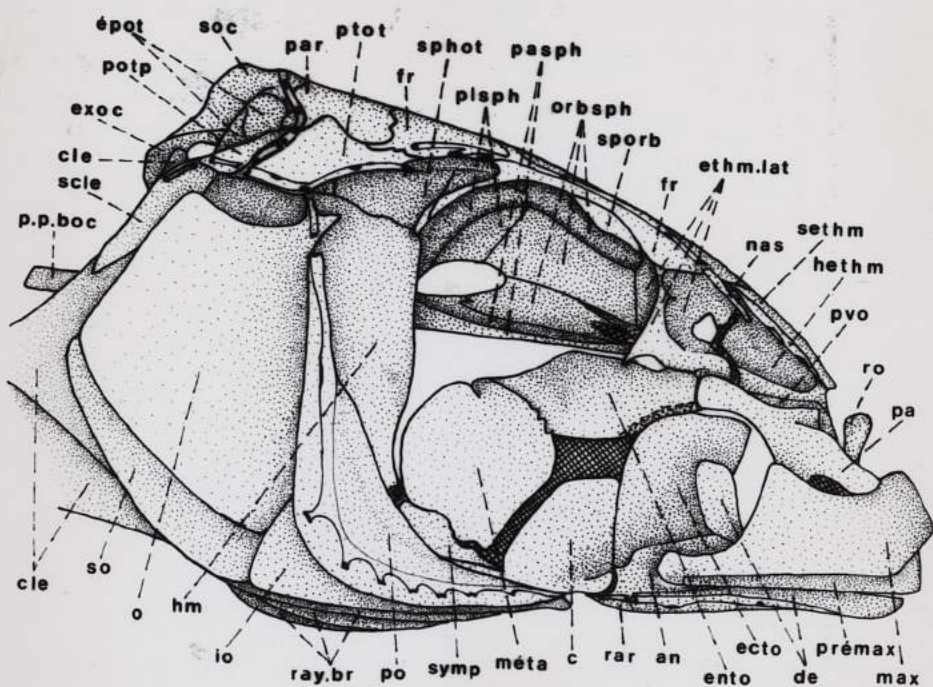


Figure 3 - *Gobio gobio* : vue latérale du crâne; le dermosphénotique, la série infra-orbitaire et le lacrymal ont été retirés; les zones quadrillées représentent le cartilage. Remarquez que la bande de cartilage au centre du suspensorium se prolonge sous l'entoptérygoïde jusqu'au palatin (quadrillage interrompu). Sur le palatin existe une pellicule de cartilage qui le sépare du maxillaire : elle n'est pas figurée sur le dessin.

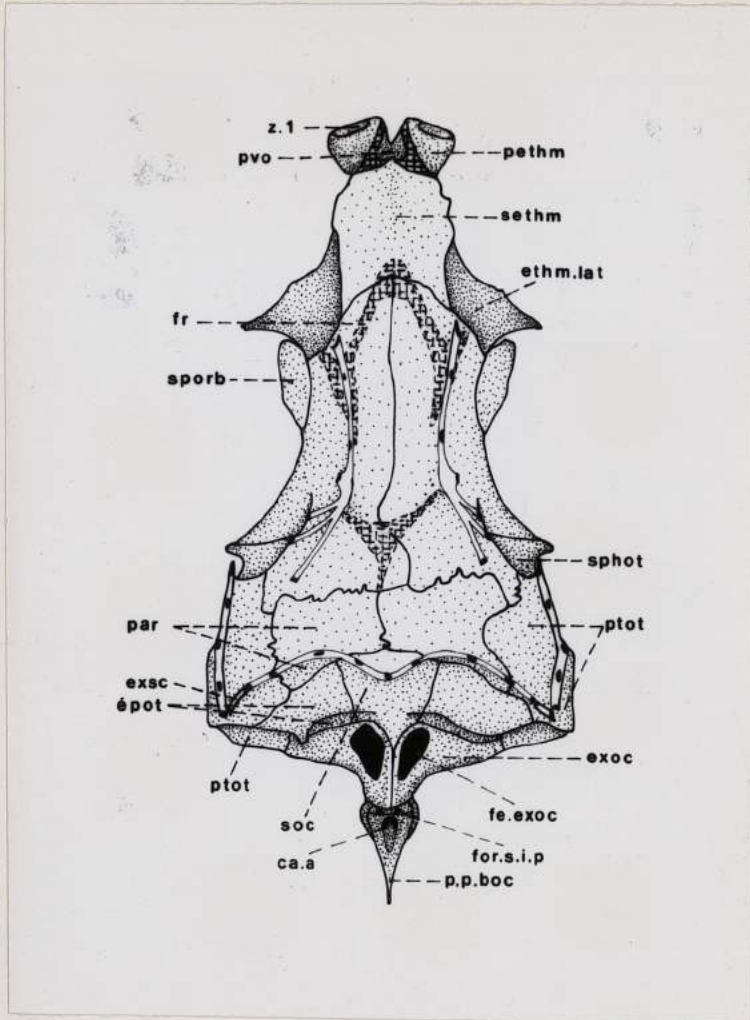


Figure 4 - *Gobio gobio* : vue dorsale du neurocrâne; les zones quadrillées représentent le cartilage, le quadrillage interrompu indique que le cartilage est recouvert par des os. Remarquez les deux ouvertures postérieures par où sort le sinus impar perilymphaticus.

avec le neurocrâne (z.4) ne passe pas par la zone d'articulation de l'entoptérygoïde avec l'ethmoïde latéral (z.3). Sur les zones d'articulation z.2, z.3, z.4, existe une pellicule de cartilage non représentée sur le dessin.

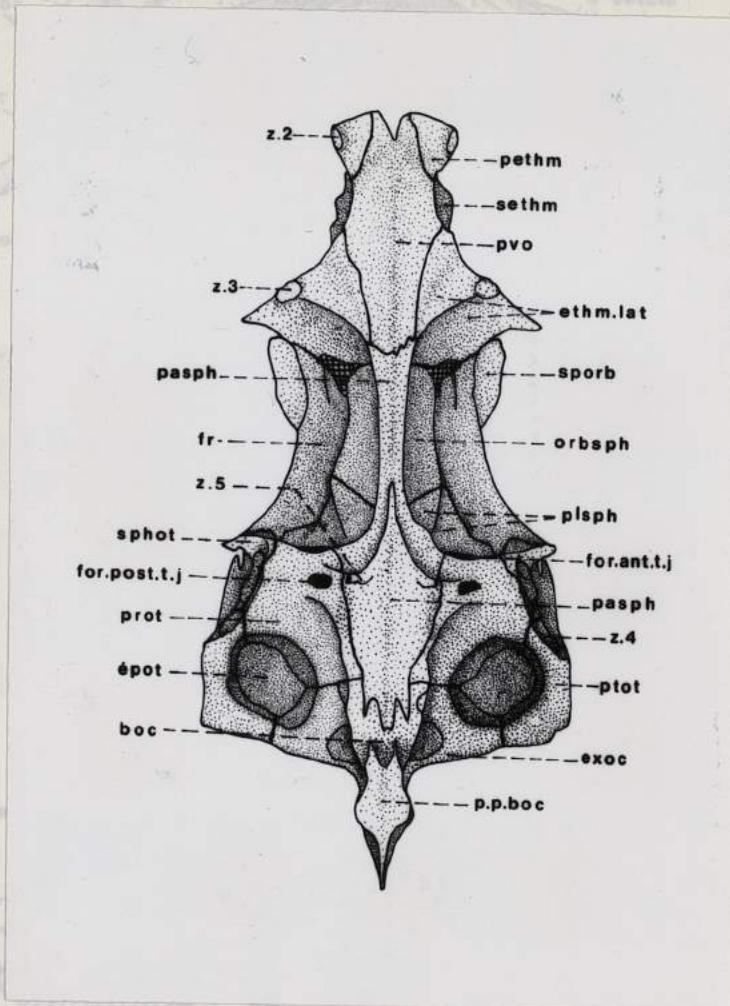


Figure 5 - *Gobio gobio* : vue ventrale du neurocrâne; les zones quadrillées représentent le cartilage. Remarquez : 1) que les épitiques sont visibles au fond des fosses otiques postérieures où s'insère l'élévateur des os pharyngiens; 2) que la direction de la ligne d'articulation de l'hyomandibulaire avec le neurocrâne (z.4) ne passe pas par la zone d'articulation de l'entoptérygoïde avec l'ethmoïde latéral (z.3). Sur les zones d'articulation z.2, z.3, z.4, existe une pellicule de cartilage non représentée sur le dessin.

2) les osseaux qui ne forment pas de conduits cylindriques pour les canaux sensoriels.

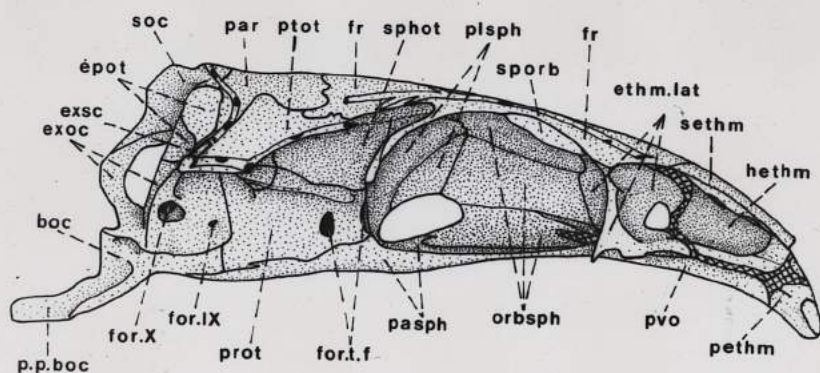


Figure 6 - *Gobio gobio* : vue latérale du neurocrâne; les zones quadrillées représentent le cartilage.

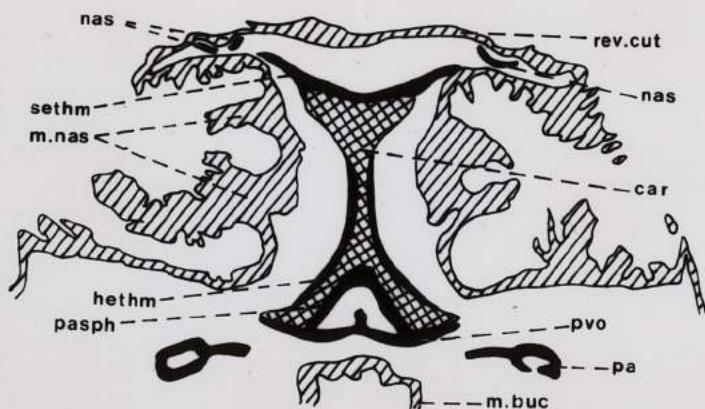


Figure 7 - *Gobio gobio* : partie dorsale d'une coupe transversale au milieu des narines d'un jeune de 30 mm; les os sont en noir, le cartilage en quadrillé et les autres structures en hachuré. Remarquez :
 1) les relations des hypoethmoïdes avec les autres os;
 2) les nasaux qui ne forment pas de conduits cylindriques pour les canaux sensoriels.

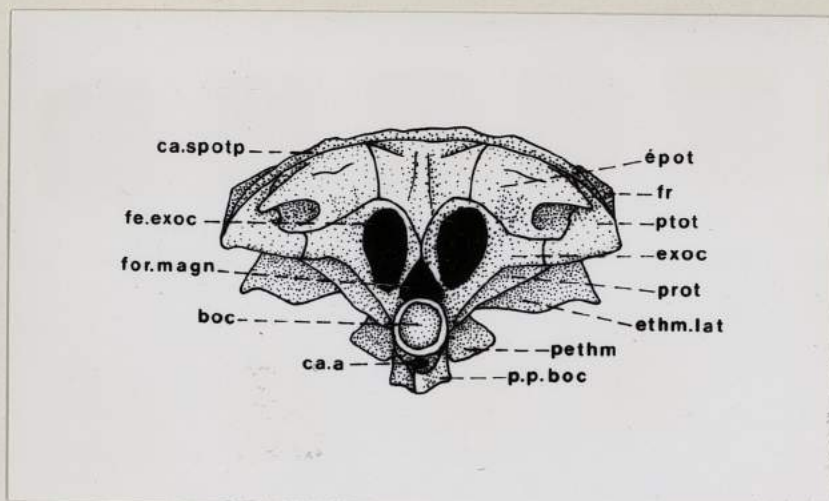


Figure 8 - *Gobio gobio* : vue postérieure du neurocrâne. Remarquez les fosses posttemporales qui sont profondes et ossifiées.

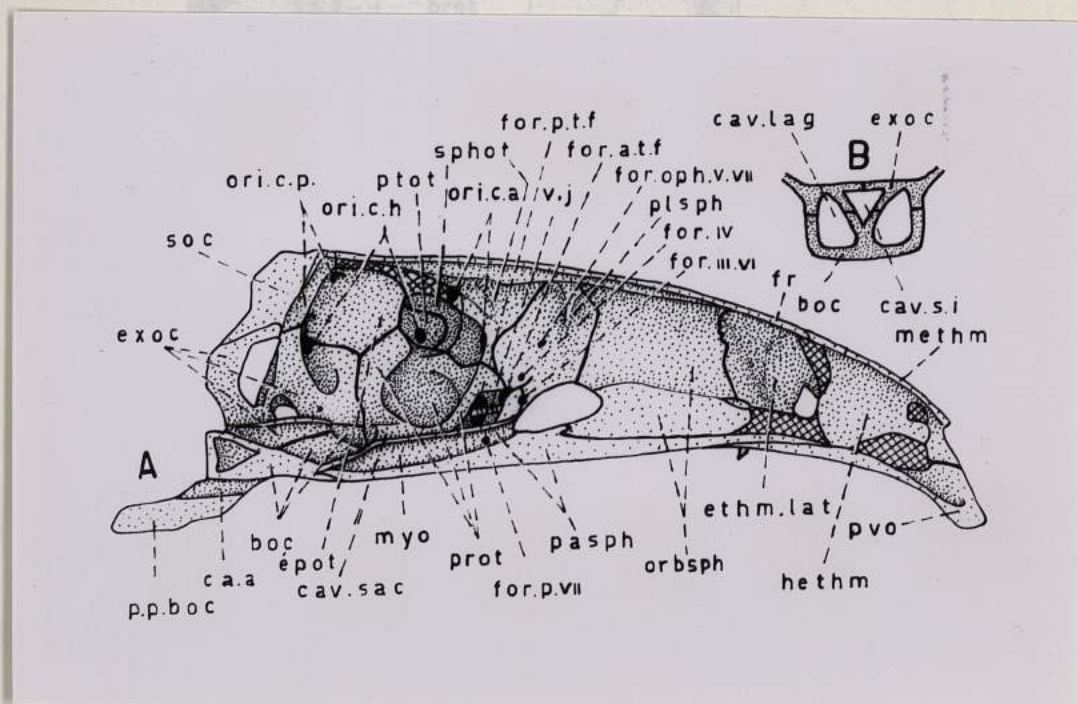


Figure 9 - *Gobio gobio* : A. vue interne latérale du neurocrâne; B. schéma de la région postérieure ventrale du neurocrâne qui passe par le milieu du basioccipital et par la base des exoccipitaux.

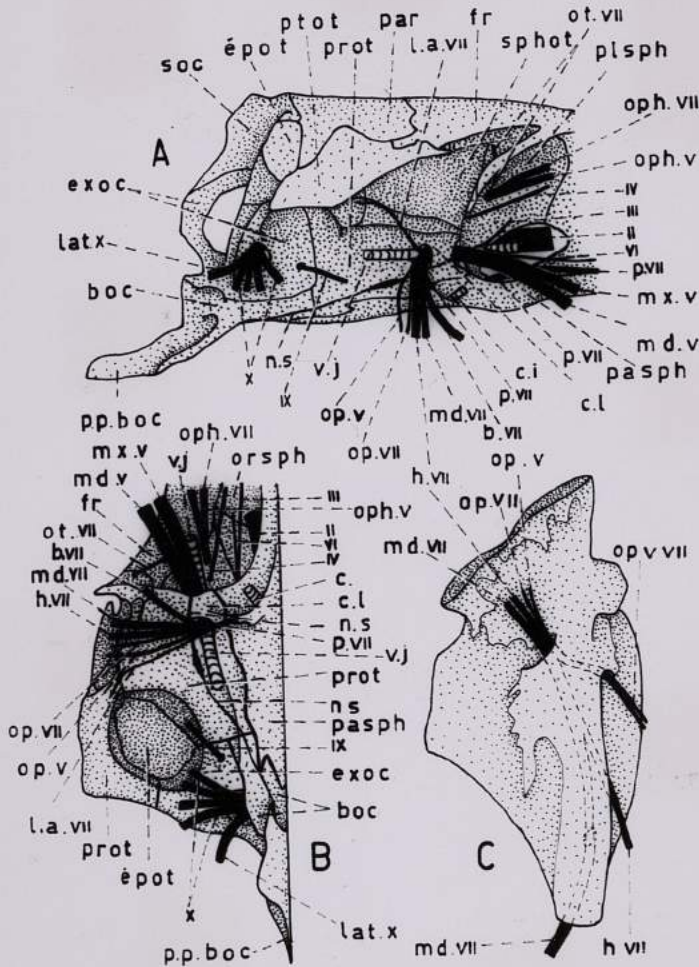


Figure 10 - *Gobio gobicus* : A. vue latérale de la région postérieure du neurocrâne; B. vue ventrale de la moitié droite de la région postérieure du neurocrâne; C. vue de la face interne de l'hyomandibulaire. Les structures noires représentent les rameaux nerveux et les structures annelées, les veines et artères.

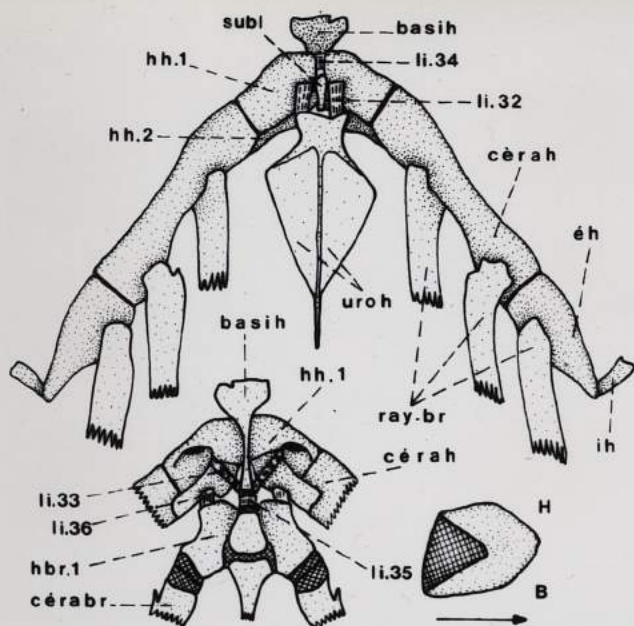


Figure 11 - *Gobio gobio* :

en haut, vue ventrale des barres hyoïdiennes; en bas à gauche, vue dorsale de la région antérieure de l'arc hyoïde et du premier arc branchial; en bas, à droite, vue latérale du sublingual; (H : haut; B : bas; la flèche indique la direction de l'avant; les zones quadrillées représentent le cartilage).

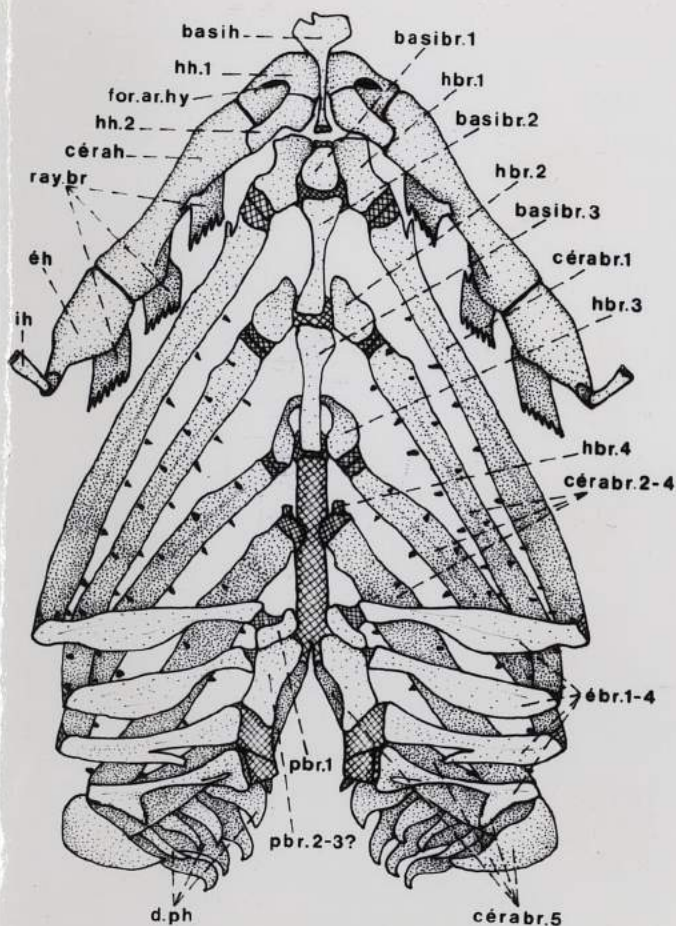


Figure 12 - *Gobio gobio* : vue dorsale des barres hyoïdiennes et de la corbeille branchiale; les zones quadrillées représentent le cartilage. Remarquez les deux pharyngobranchiaux et les deux plaques de cartilage qui les suivent : le second pharyngobranchial résulte peut-être de la fusion des os des 2ème et 3ème arcs; la première plaque de cartilage est en continuité avec le 3ème épibranchial et le second pharyngobranchial, tandis que la seconde est non seulement séparée de la première, mais aussi de l'épiphyse cartilagineuse du quatrième épibranchial.

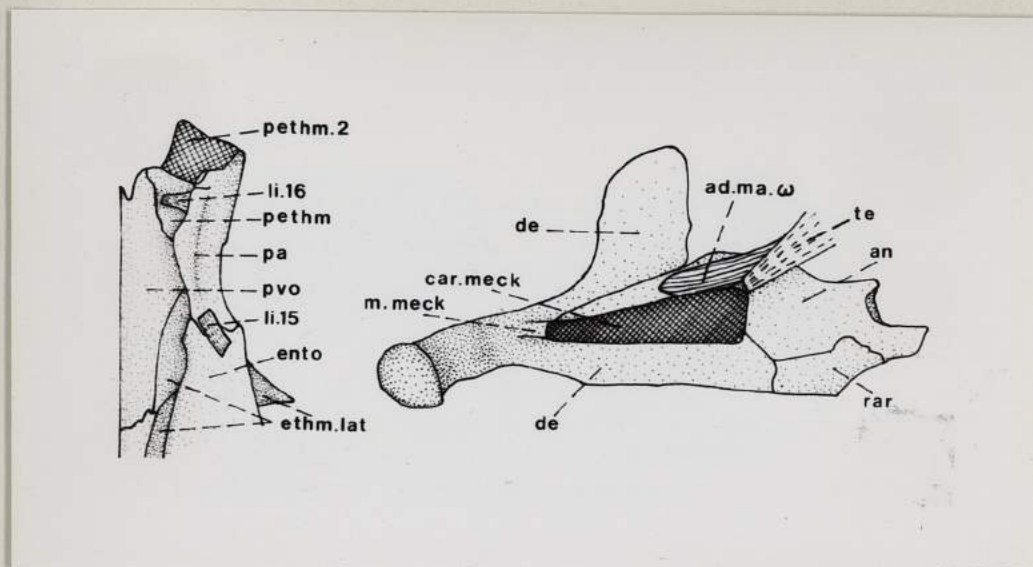


Figure 13 - *Gobio gobio* : à gauche, vue ventrale de la moitié antérieure gauche du neurocrâne et du suspensorium, et à droite, vue interne de la mandibule.

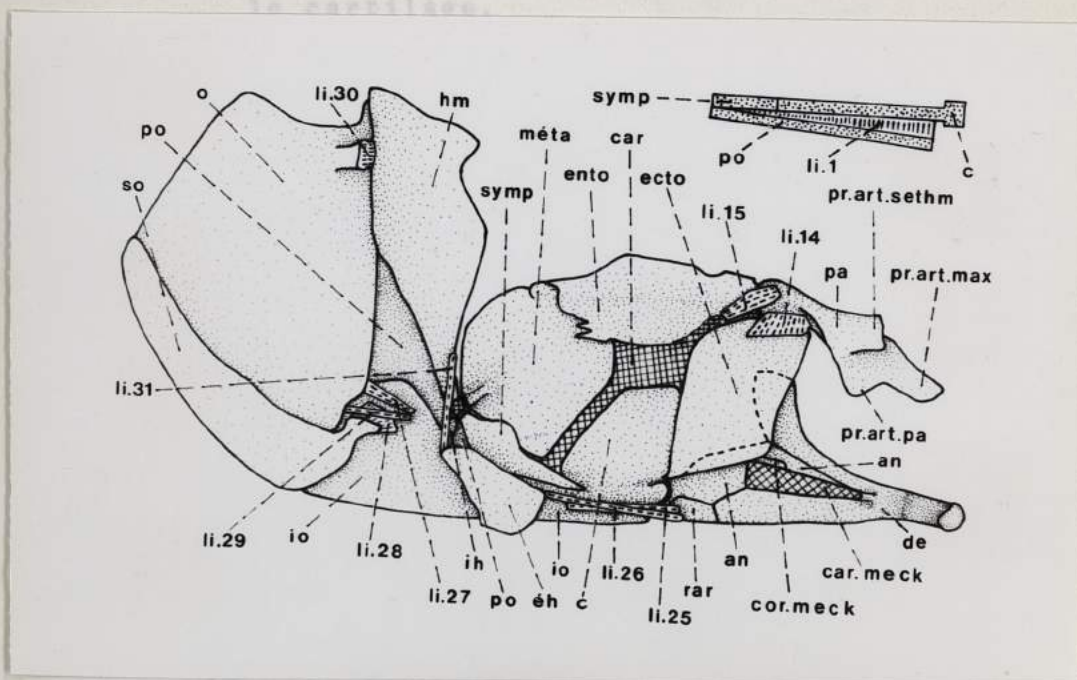


Figure 14 - *Gobio gobio* : vue latérale interne de la mandibule, du suspensorium, de l'opercule et de la partie postérieure de la barre hyoïdienne gauche. Le bord d'articulation de l'hyomandibulaire avec le neurocrâne est recouvert d'une pellicule de cartilage non représentée sur le dessin. En haut, à droite, schéma qui illustre les rapports du préoperculaire avec le carré et le symplectique.

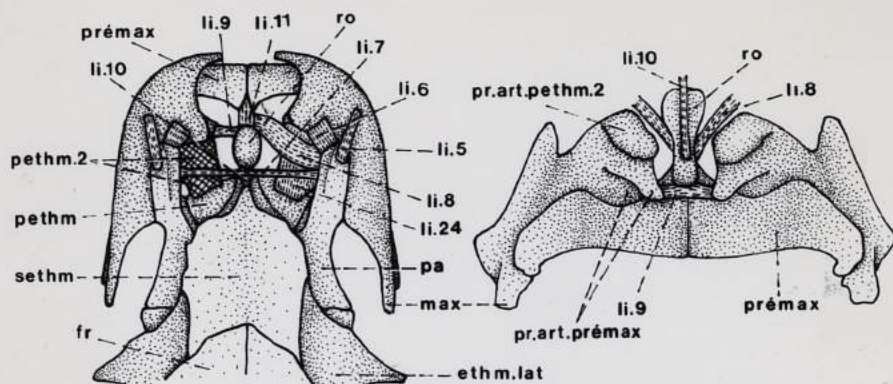


Figure 15 - *Gobio gobio* : à gauche, vue dorsale de la mâchoire supérieure et de la région antérieure du neurocrâne; à droite, vue postérieure des mâchoires et du rostral; les zones quadrillées représentent le cartilage.

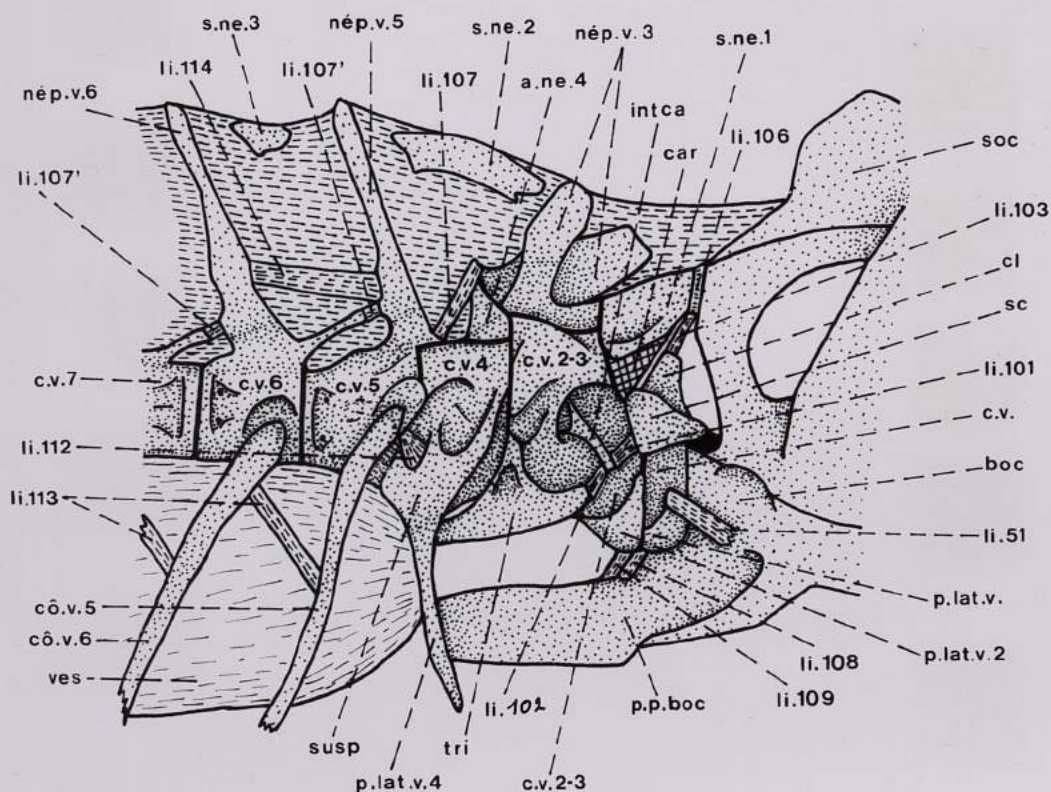


Figure 16 - *Gobio gobio* : vue latérale de l'appareil de Weber et des structures connexes.

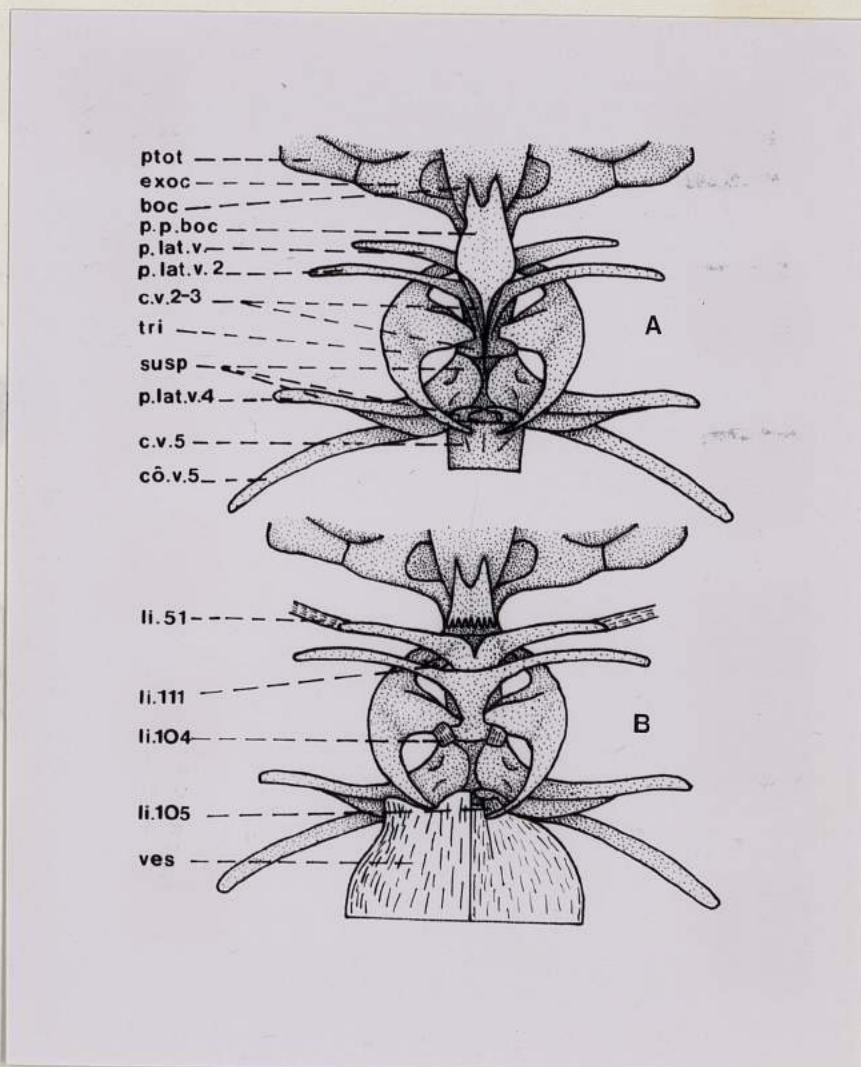


Figure 17 - *Gobio gobio* : vues ventrales de l'appareil de Weber et des structures connexes; en A, seuls les os sont représentés; en B, la partie postérieure du basioccipital est retiré, les ligaments sont représentés, la vessie natatoire est complète à gauche et est réduite à la partie dorsale de la tunique externe à droite.

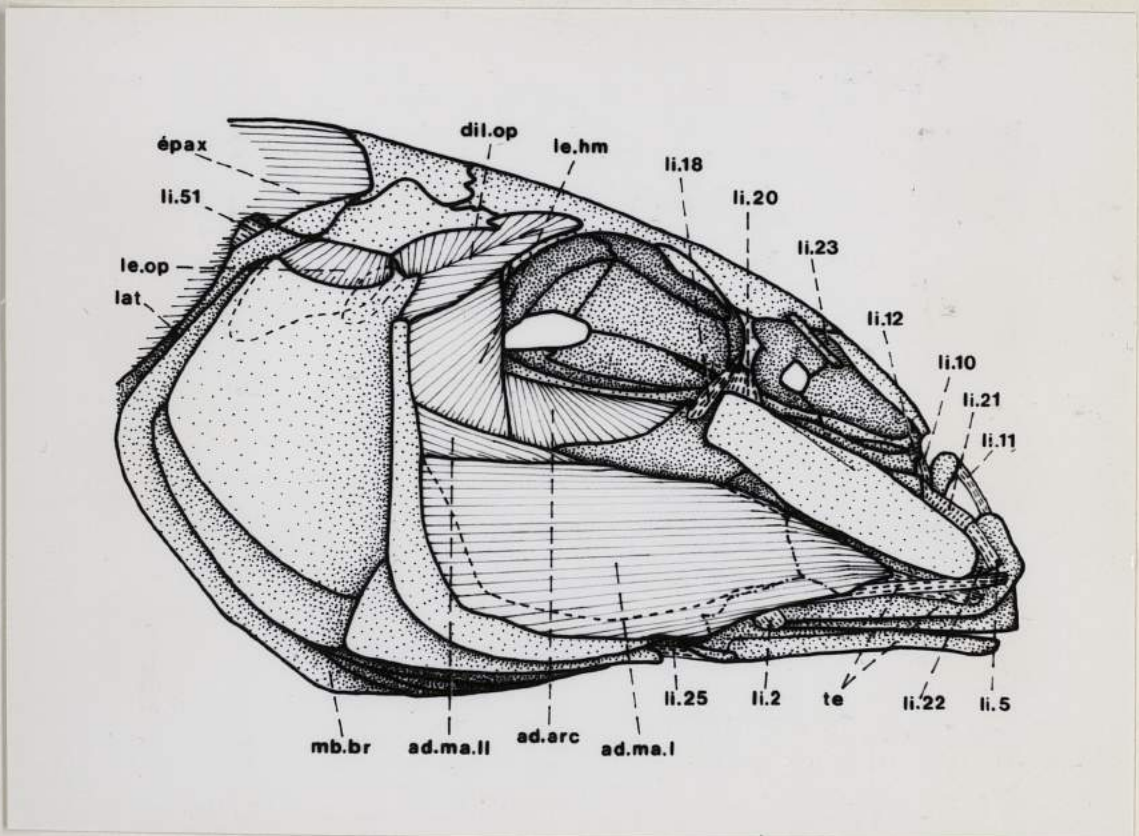


Figure 18 - *Gobio gobio* : vue latérale de la tête; la peau, le dermosphénotique et la série infra-orbitaire ont été retirés. Les traits interrompus indiquent la limite des élévateur et adducteur de l'opercule et de l'adducteur II de la mandibule; les traits du type point-barre-point montrent la limite de la mandibule.

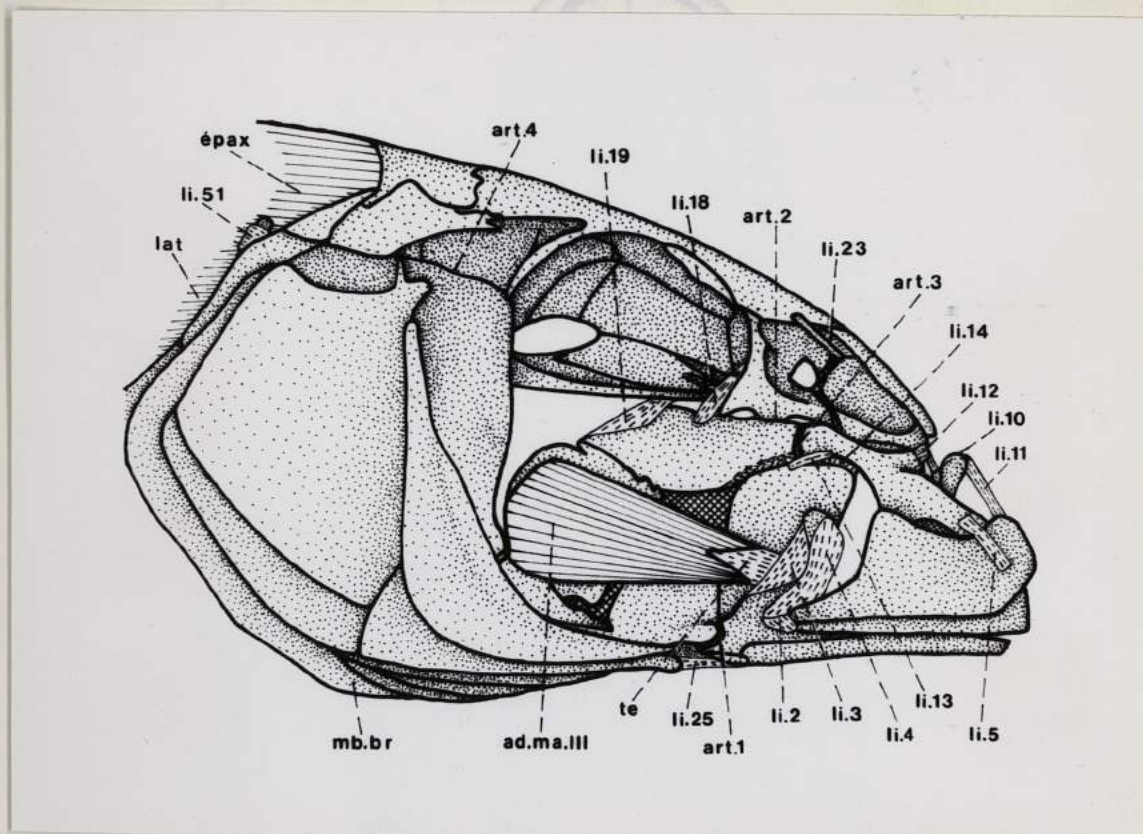


Figure 19 - *Gobio gobio* : vue latérale de la tête où les muscles adducteurs I et II de la mandibule, élévateur de l'hyomandibulaire, adducteur de l'arc palatin, élévateur et dilatateur de l'opercule ont été retirés.

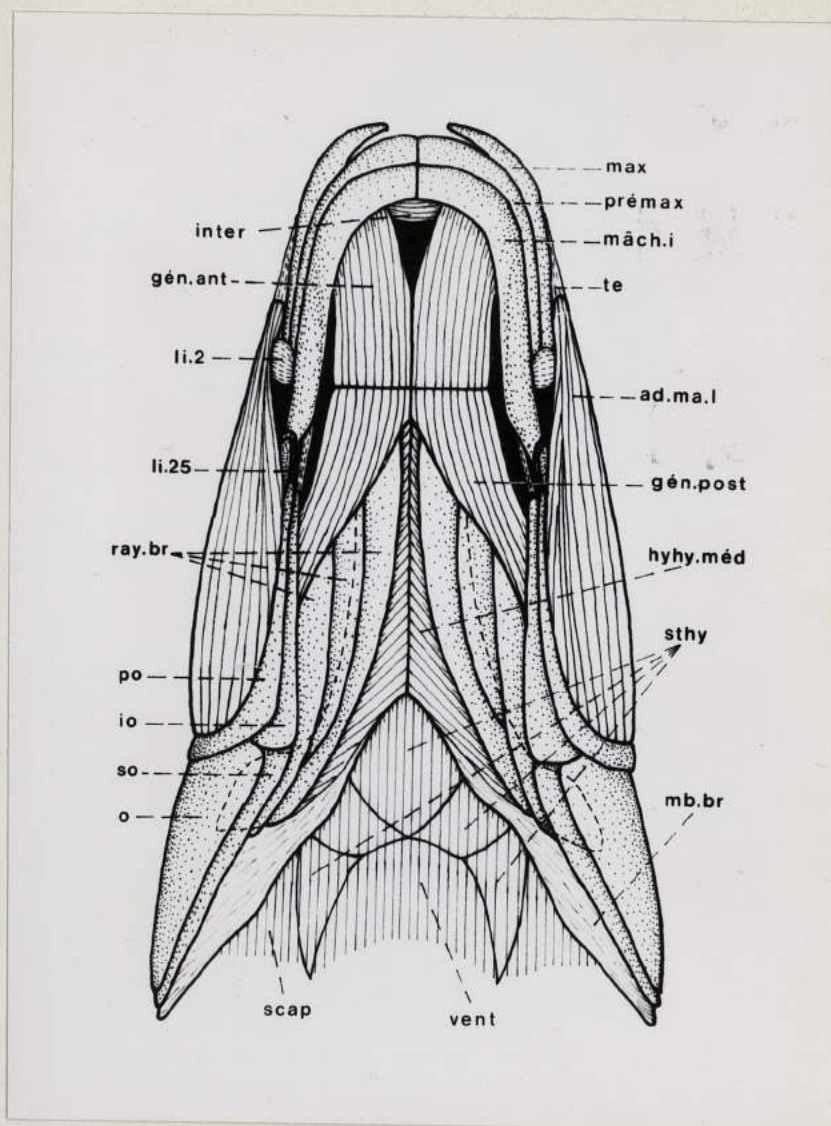


Figure 20 - *Gobio gobio* : vue ventrale de la tête. Seule la peau a été retirée. Remarquez la complexité du muscle sternohyoïdien. Les pointillés représentent la limite des hyoïdiens médians.

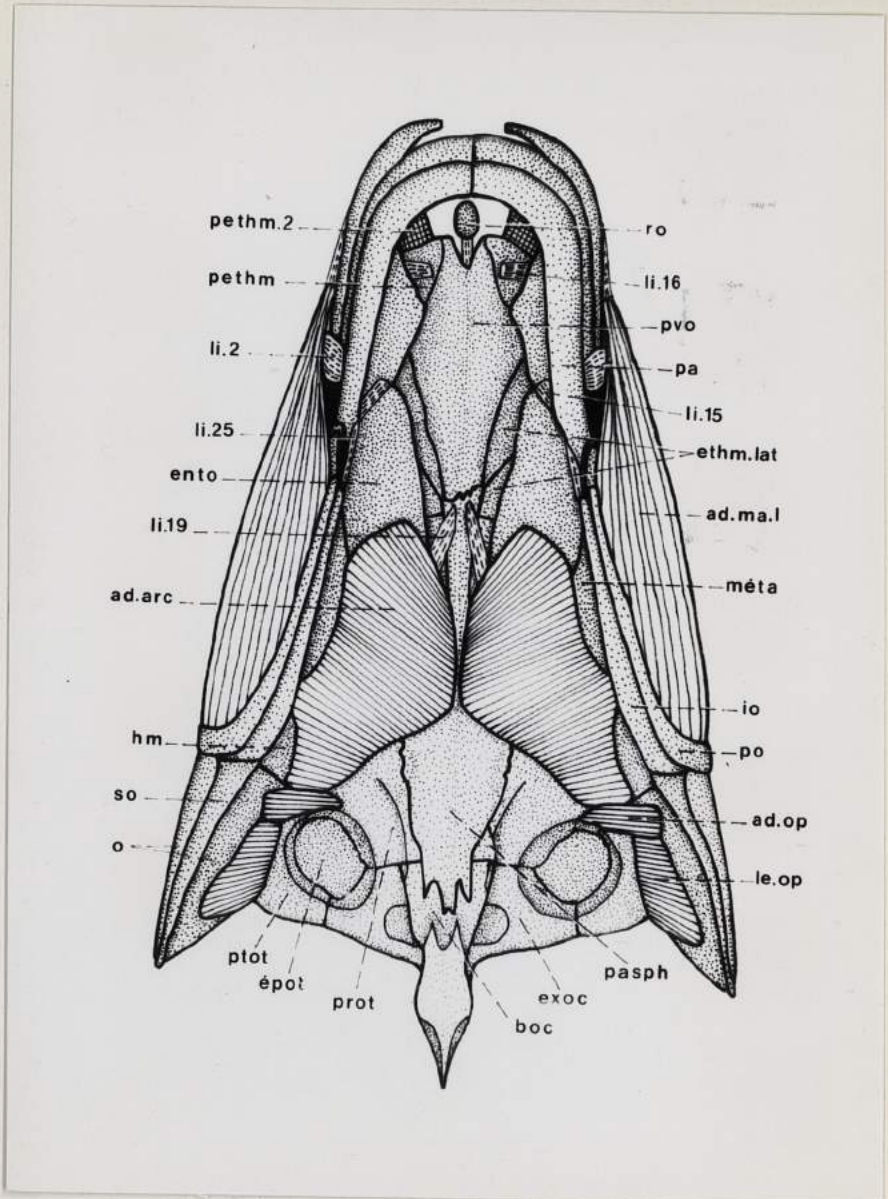


Figure 21 - *Gobio gobio* : vue ventrale de la tête. Les barres et la musculature hyoïdiennes ont été retirées. Les opercules sont écartés.

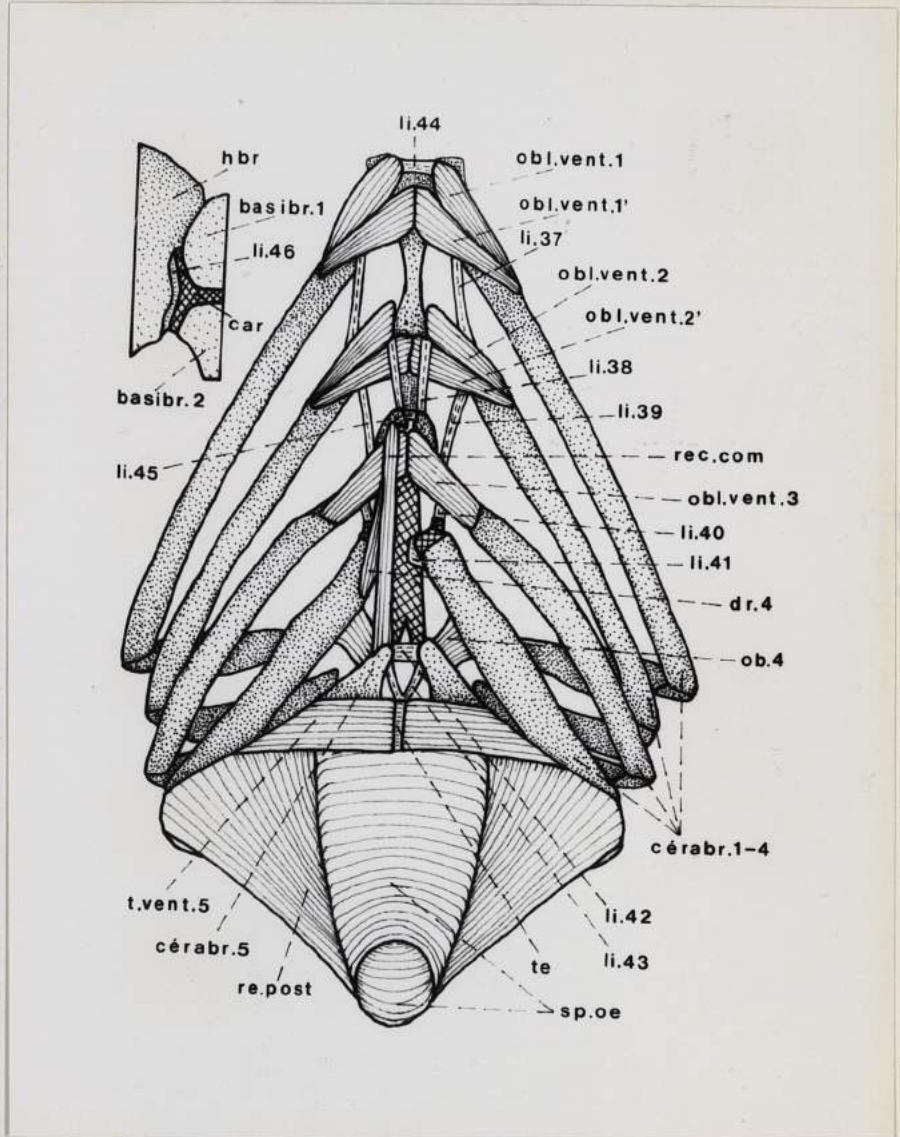


Figure 22 - *Gobio gobio* : vue ventrale de la corbeille branchiale. Le muscle droit commun n'est pas représenté à gauche. En haut, à gauche, le dessin montre l'attache du 1er hypobranchial avec les deux premiers basibranchiaux.

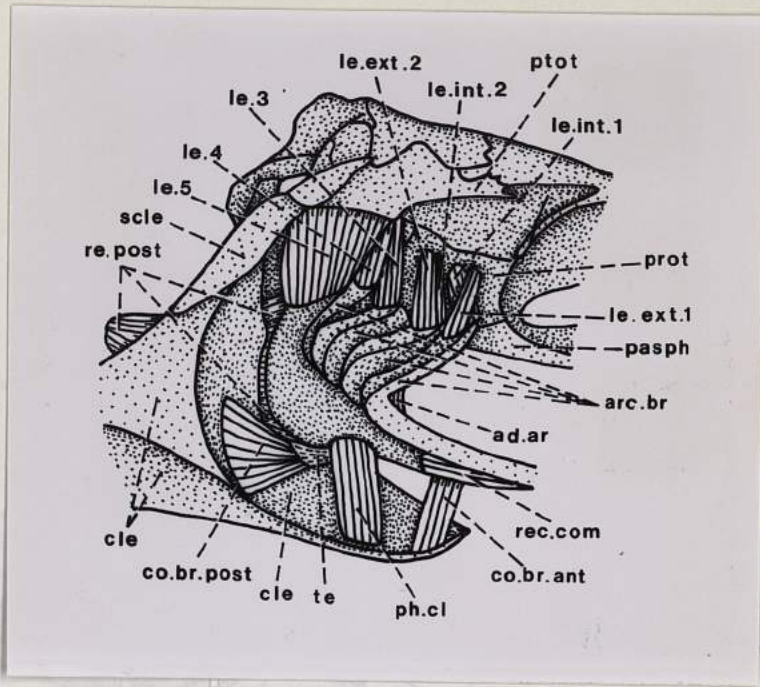


Figure 23 - *Gobio gobio* : vue latérale de la région postorbitaire de la tête; le suspensorium et l'opercule ont été retirés. Remarquez ; 1) l'importance des muscles rétracteur postérieur et élévateur du 5ème arc; 2) qu'il n'y a qu'un muscle coraco-branchial.

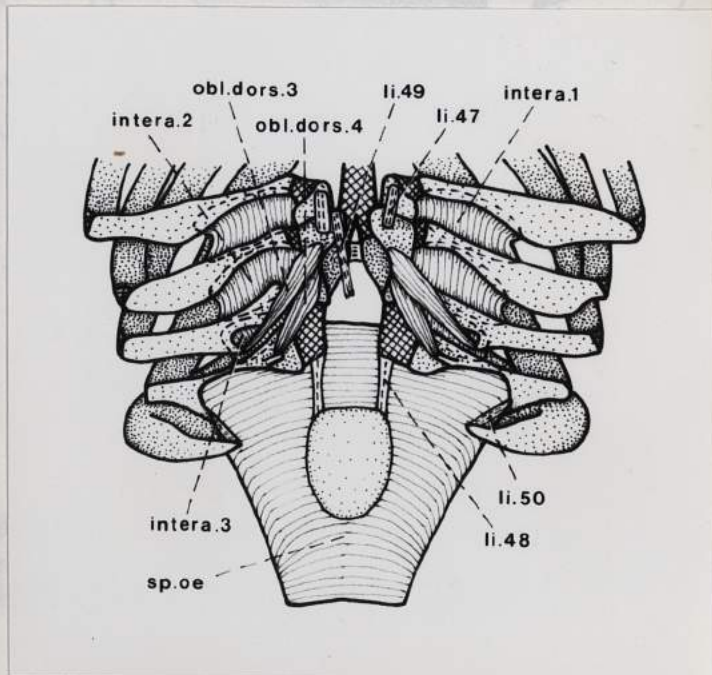


Figure 24 - *Gobio gobio* : vue dorsale de la région postérieure de la corbeille branchiale. Au centre du muscle du sphincter de l'oesophage, la plaque masticatrice pharyngienne qui s'applique contre la partie antérieure du processus postérieur du basioccipital.

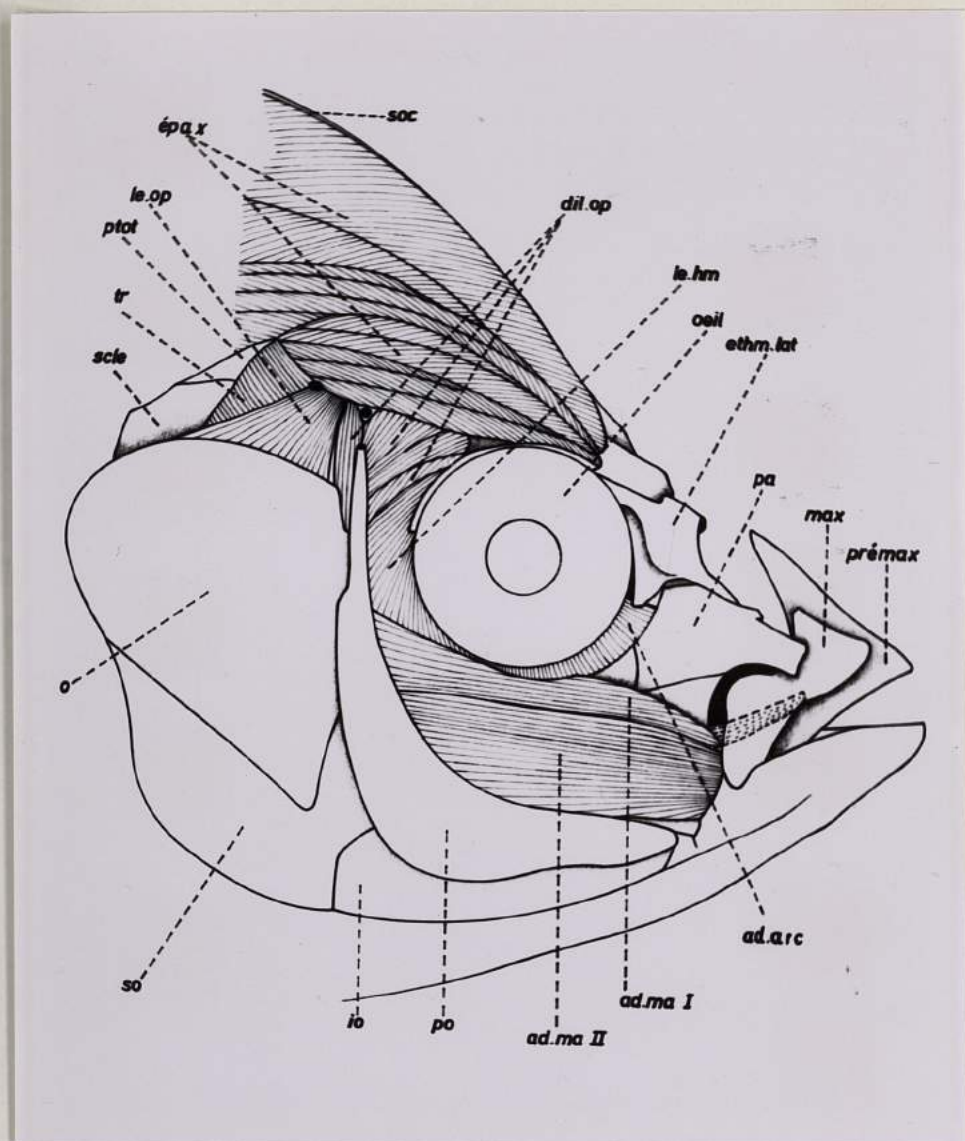


Figure 25 - *Tilapia macrochir* : vue latérale de la tête où sont présentés notamment les pièces buccales et les adducteurs de la mandibule.

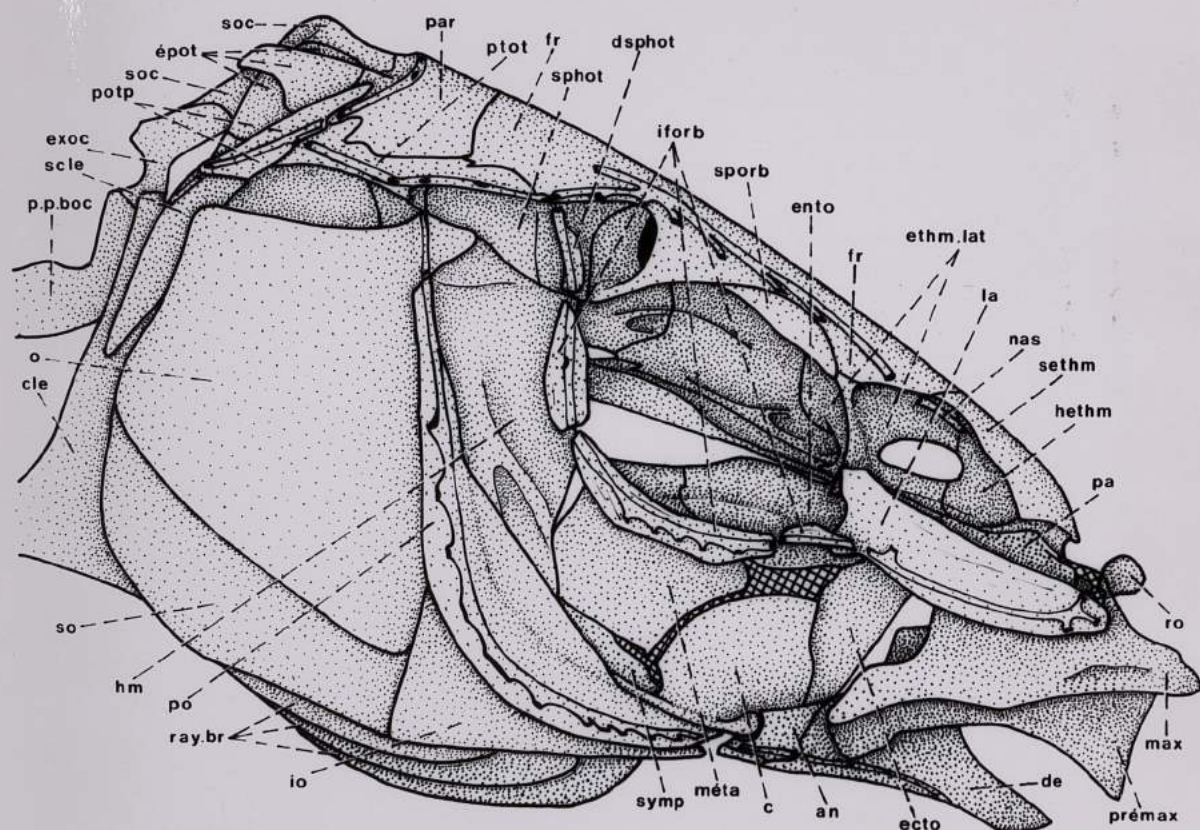


Figure 26 - *Barbus barbus* : vue latérale du crâne; le cartilage est représenté par les zones quadrillées. Comparez ce dessin avec celui de la figure 2.

Figure 27 - *Barbus barbus* : vue latérale du crâne.
Comparez ce dessin avec celui de la figure 2.
Remarquez la présence de l'intercalaire.

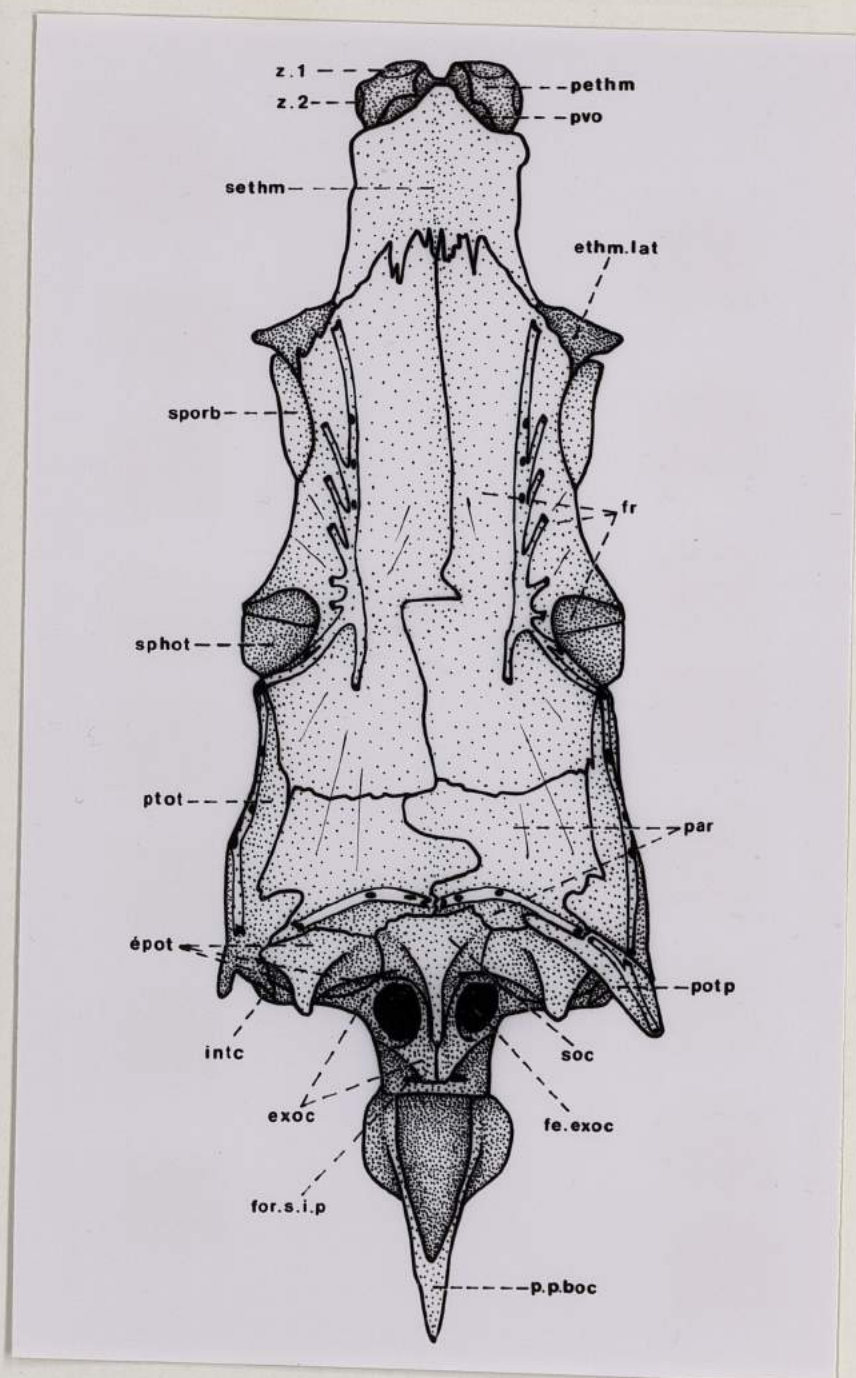


Figure 27 - *Barbus barbus* : vue dorsale du neurocrâne. Comparez ce dessin avec celui de la figure 4. Remarquez la présence de l'intercalaire.

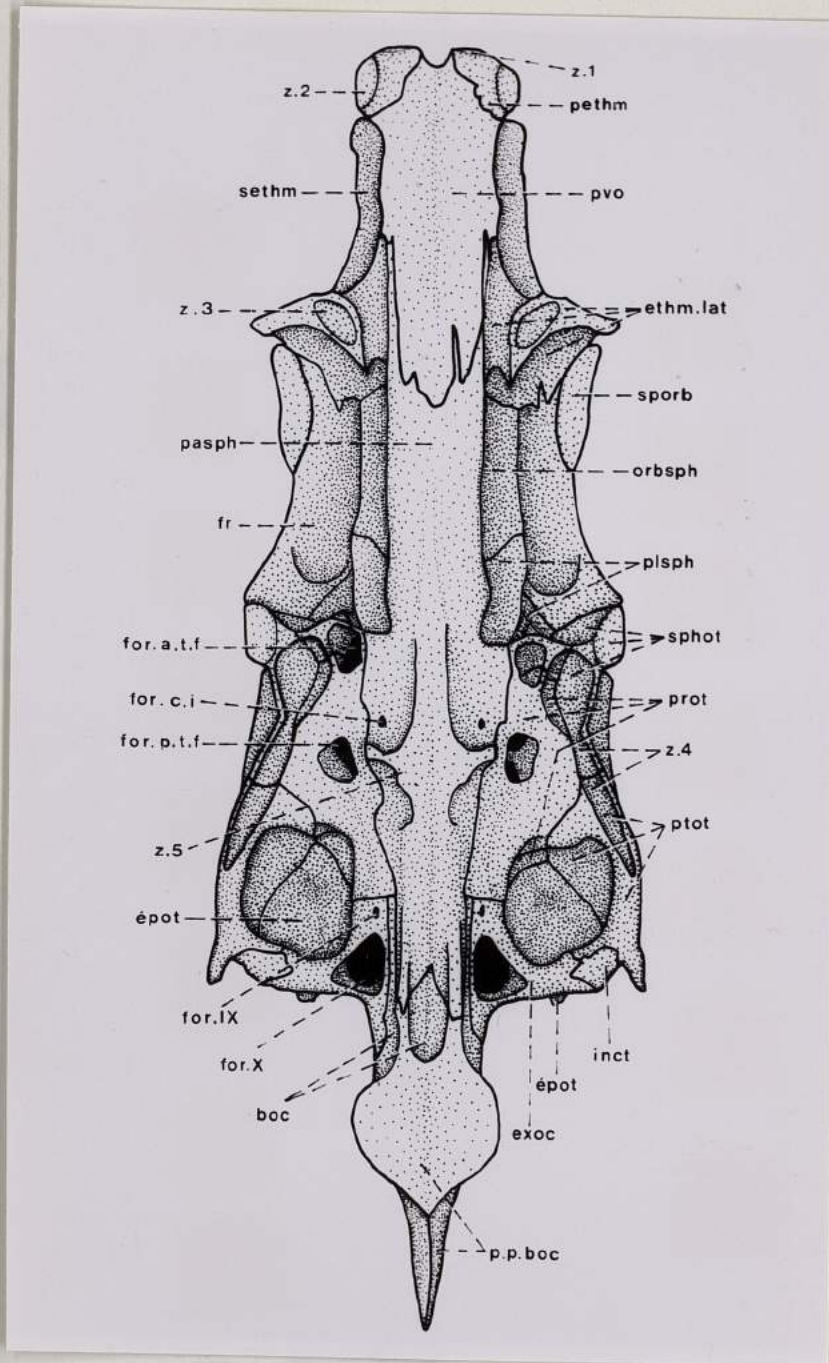


Figure 28 - *Barbus barbatus* : vue ventrale du neurocrâne.
 Comparez ce dessin avec celui de la figure 5.

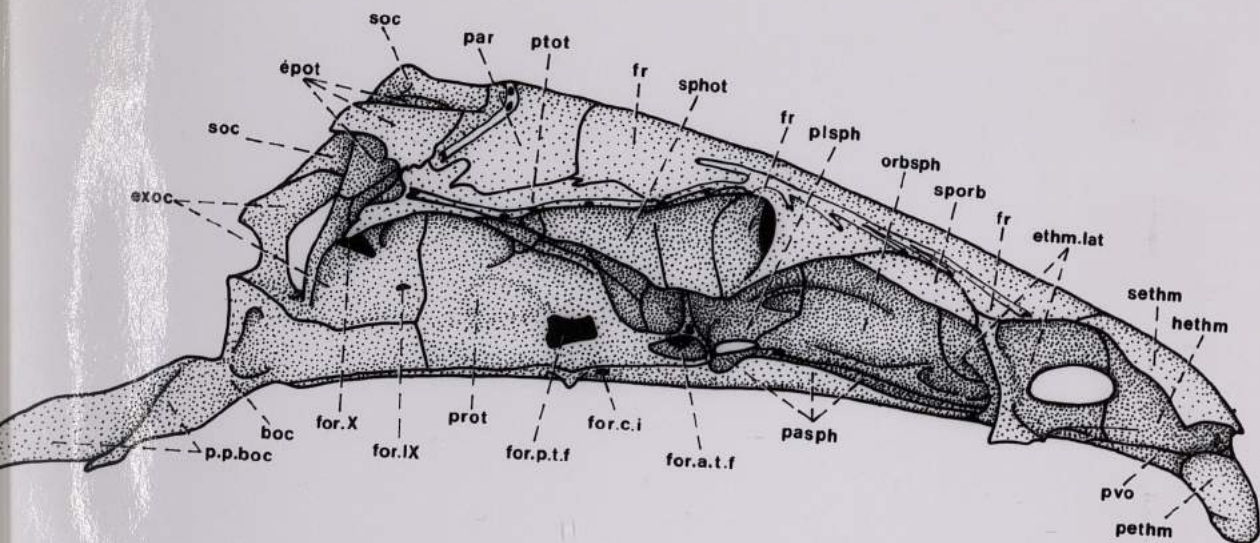


Figure 29 - *Barbus barbus* : vue latérale du neurocrâne. Remarquez le septum interorbitaire très ossifié et l'anse formée par le frontal qui abrite le dilatateur de l'opercule (figures 34 et 35). Comparez ce dessin avec celui de la figure 6.

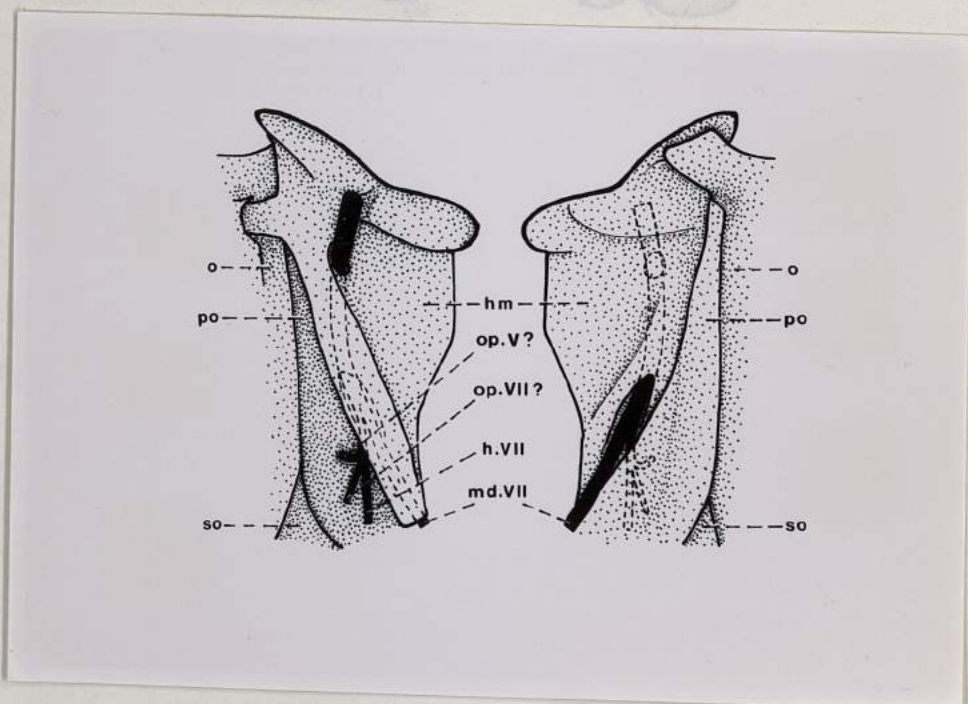


Figure 30 - *Barbus barbus* : vue externe, à droite, et interne, à gauche, de l'hyomandibulaire. Les structures noires représentent les rameaux nerveux. Comparez ce dessin à celui de la figure 10 C.

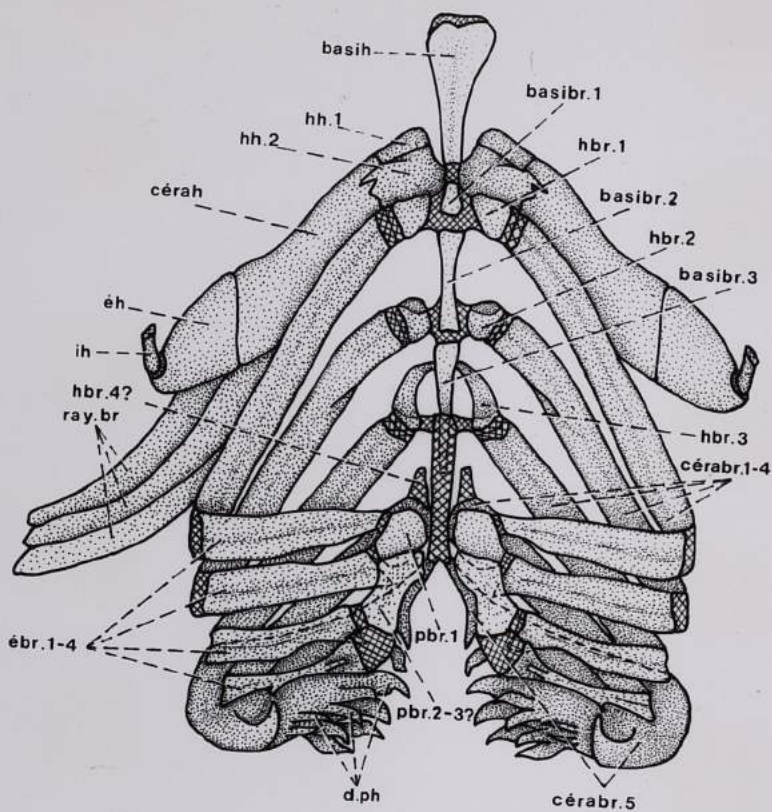


Figure 31 - *Barbus barbus* : vue dorsale des barres hyoïdiennes et de la corbeille branchiale; les zones quadrillées représentent le cartilage. Remarquez la plaque unique de cartilage qui suit les pharyngobranchiaux. Comparez ce dessin à celui de la figure 12.

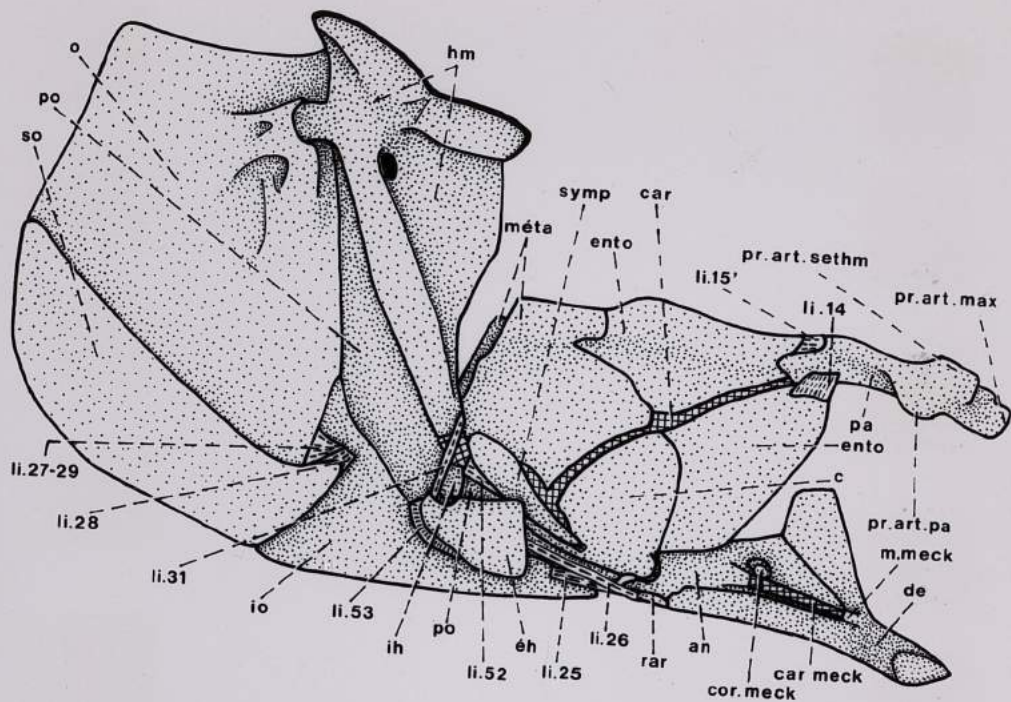


Figure 32 - *Barbus barbus* : vue latérale interne de la mandibule, du suspensorium, de l'opercule et de la partie postérieure de la barre hyoïdienne gauche. Les zones quadrillées représentent le cartilage. Le bord d'articulation de l'hyomandibulaire avec le neurocrâne est recouvert d'une pellicule de cartilage non représentée sur le dessin. Comparez ce dessin avec celui de la figure 14.

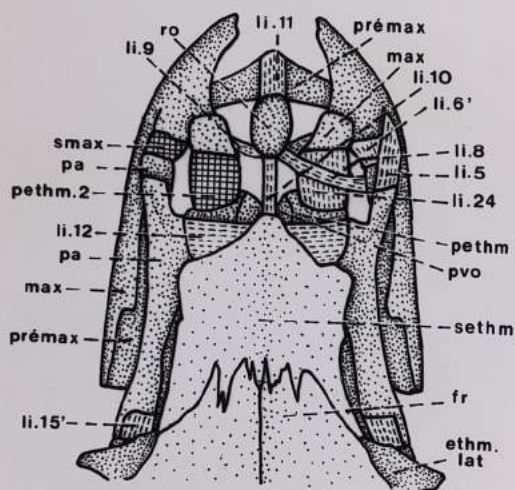


Figure 33 - *Barbus barbus* : vue dorsale de la mâchoire supérieure et de la région antérieure du neurocrâne; les zones quadrillées représentent le cartilage. Comparez ce dessin à celui de la figure 15.

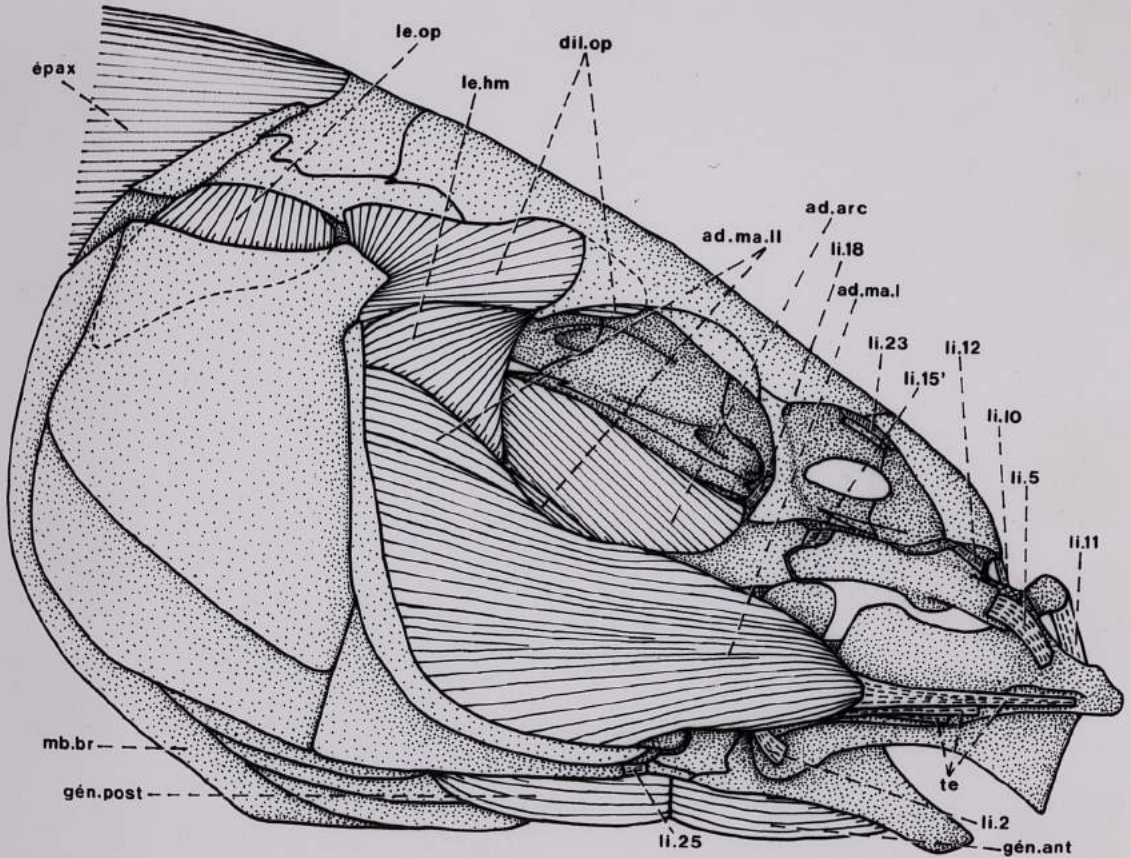


Figure 34 - *Barbus barbus* : vue latérale de la tête. La peau, le dermosphénotique et la série infra-orbitaire ont été retirés. Les traits interrompus indiquent la limite de l'élévateur de l'opercule. Remarquez l'insertion particulière du dilateur de l'opercule sur le frontal. Comparez ce dessin à celui de la figure 18.

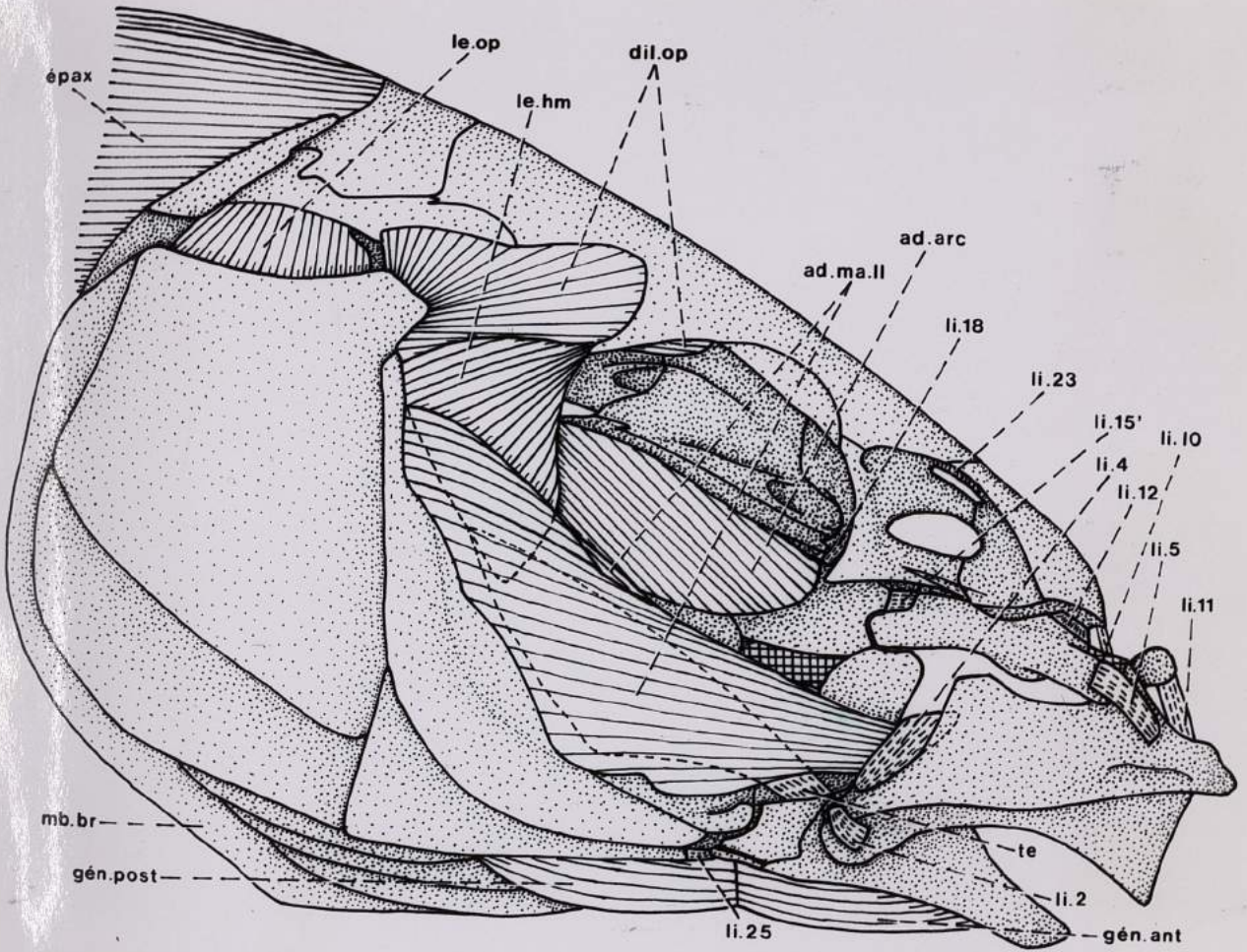


Figure 35 - *Barbus barbus* : vue latérale de la tête où le premier adducteur de la mandibule a été retiré. Les traits interrompus indiquent la limite du troisième adducteur de la mandibule et de l'élevateur de l'hyomandibulaire. Les zones quadrillées représentent le cartilage. Comparez ce dessin à celui des figures 18 et 19.

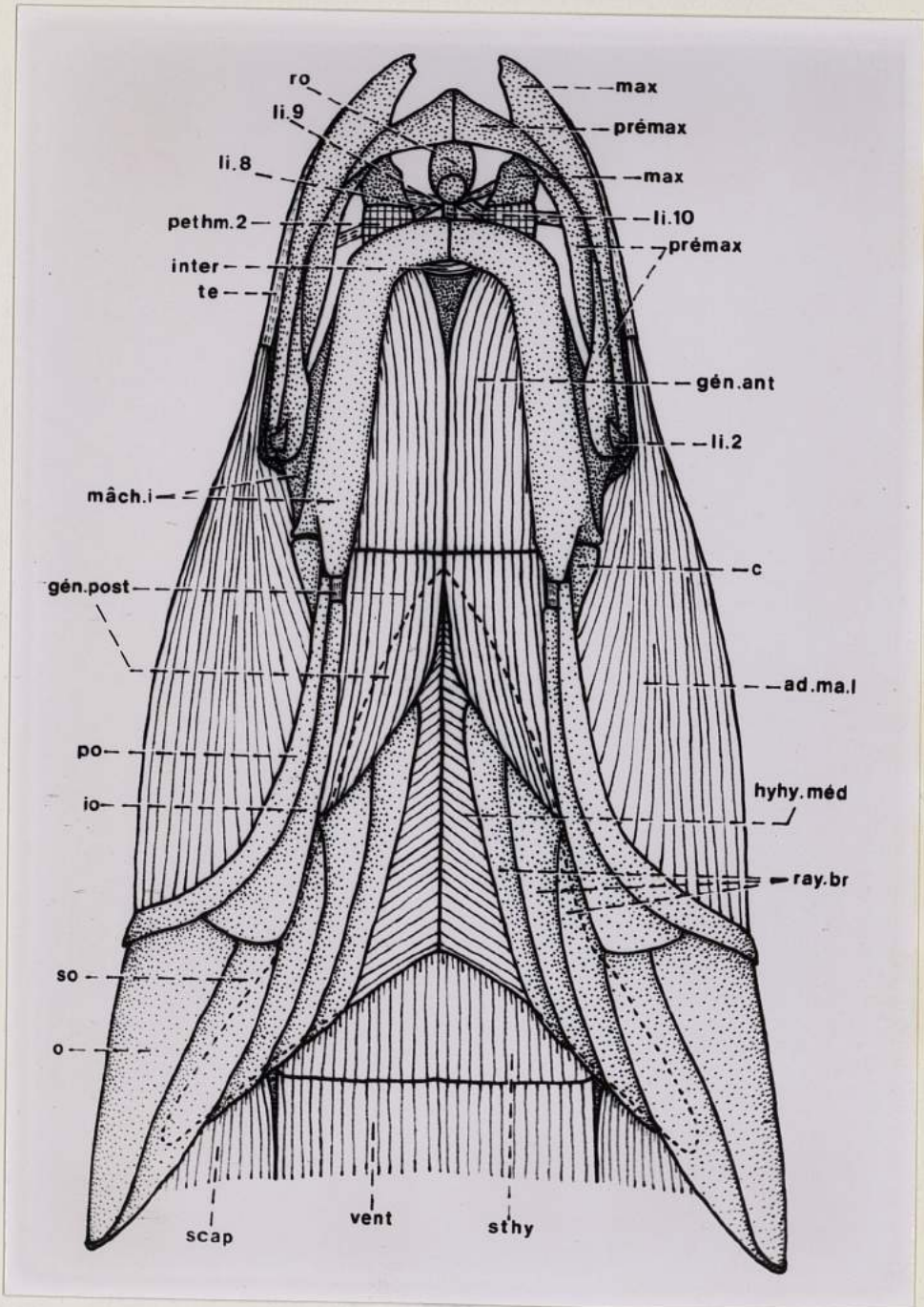


Figure 36 - *Barbus barbus* : vue ventrale de la tête. Seule la peau a été retirée. Comparez ce dessin à celui de la figure 20.

Figure 37 - *Barbus barbus* : vue ventrale de la tête. Les barres et la musculature hyohyoïennes ont été retirées. Les opercules sont écartés. Comparez ce dessin à celui de la figure 21.

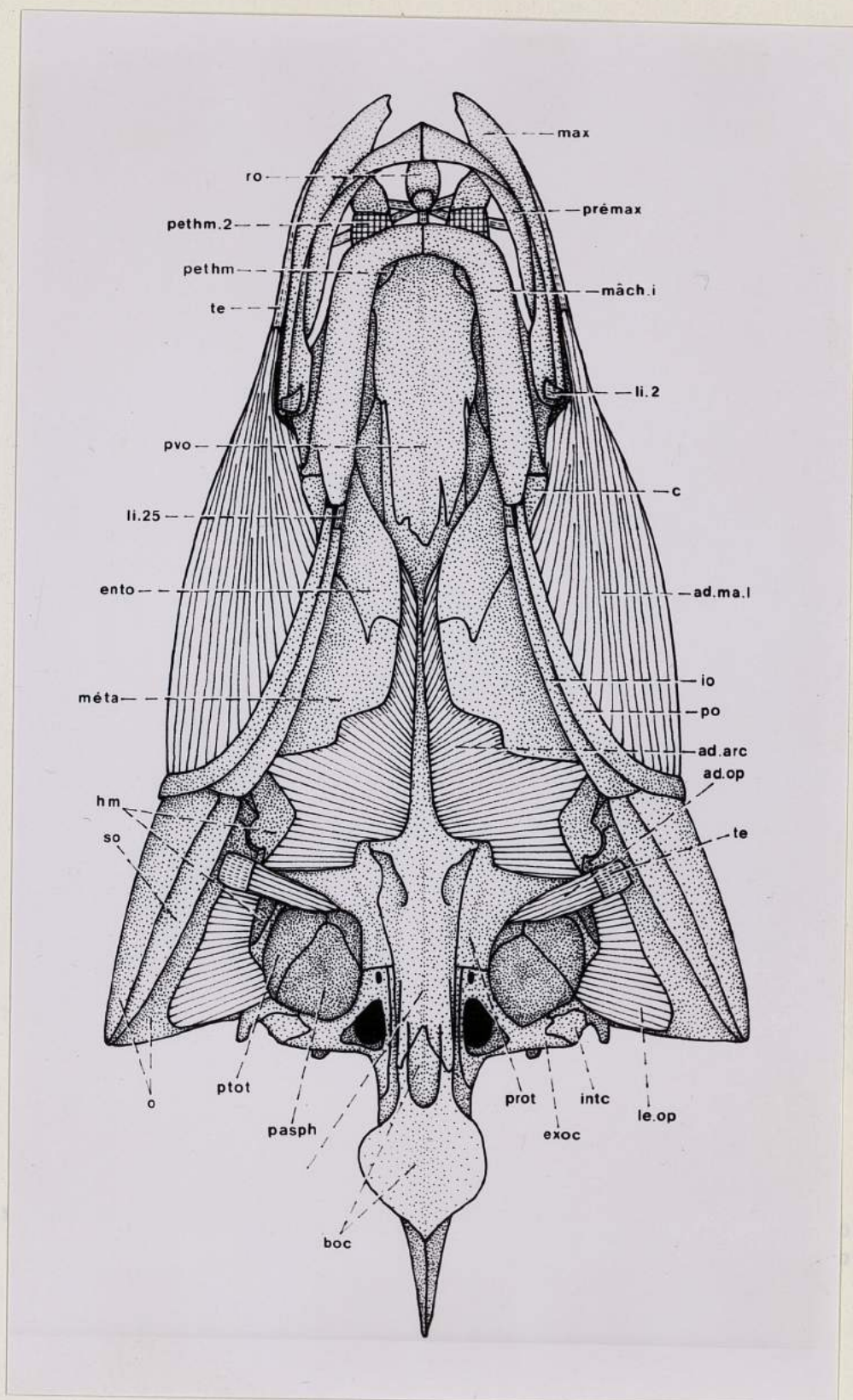


Figure 37 - *Barbus barbus* : vue ventrale de la tête. Les barres et la musculature hyoïdiennes ont été retirées. Les opercules sont écartés. Comparez ce dessin à celui de la figure 21.

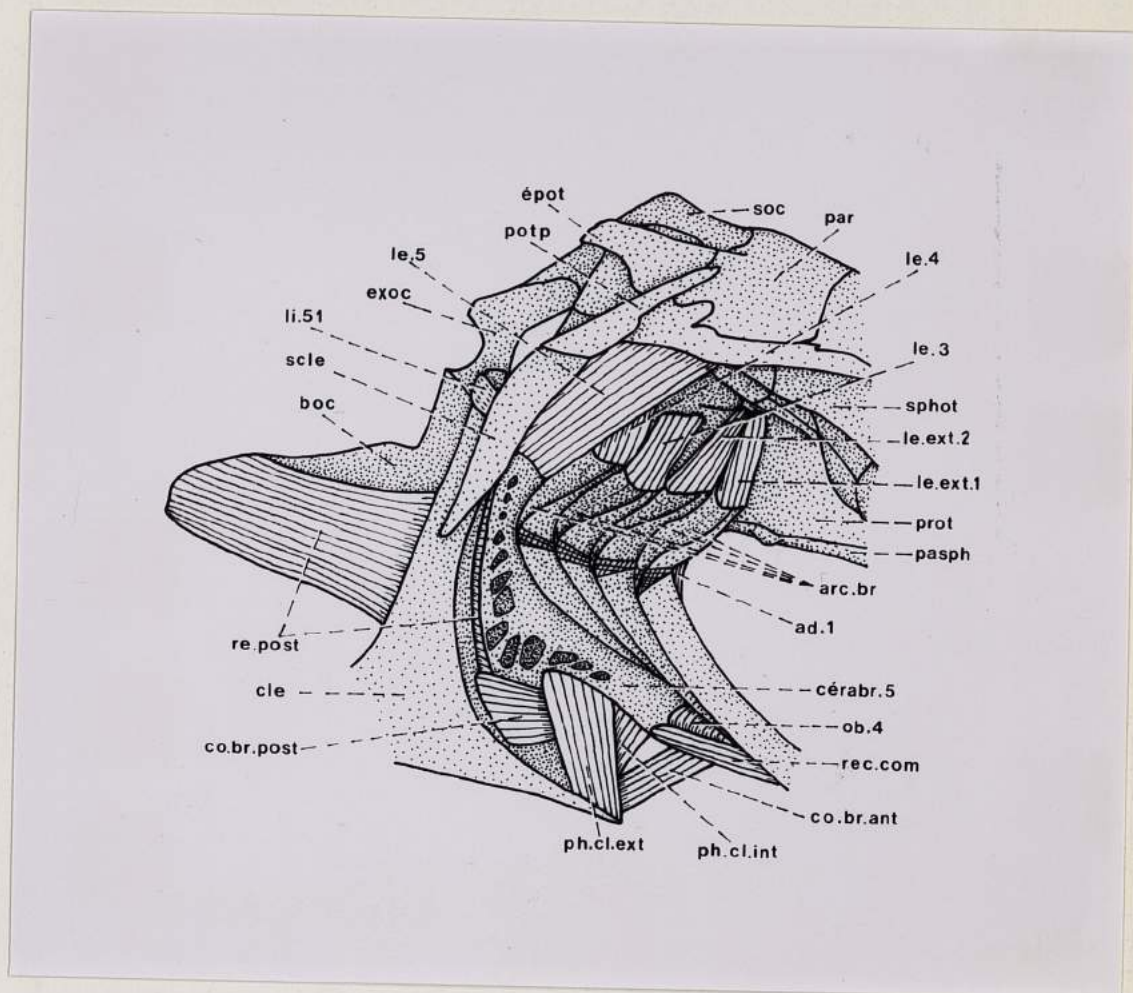


Figure 38 - *Barbus barbatus* : vue latérale de la région post-orbitaire de la tête; le suspensorium et l'opercule ont été retirés.

Figure 39 - *Barbus barbatus* : vue latérale de la région post-orbitaire de la tête; le suspensorium et l'opercule ont été retirés. Comparez ce dessin à celui de la figure 23.

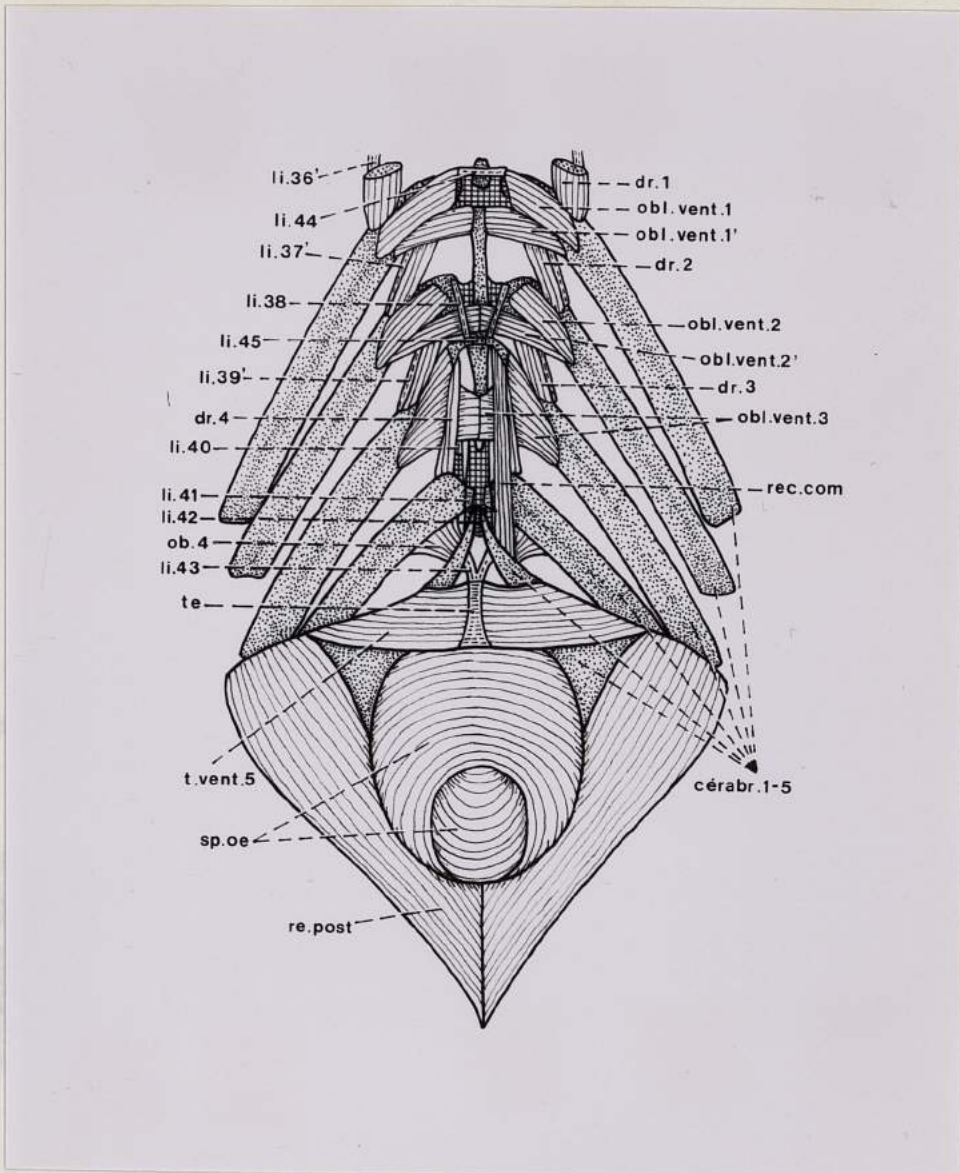


Figure 39 - *Barbus barbus* : vue ventrale de la corbeille branchiale. Le muscle droit commun n'est pas représenté à gauche. Comparez ce dessin à celui de la figure 22.

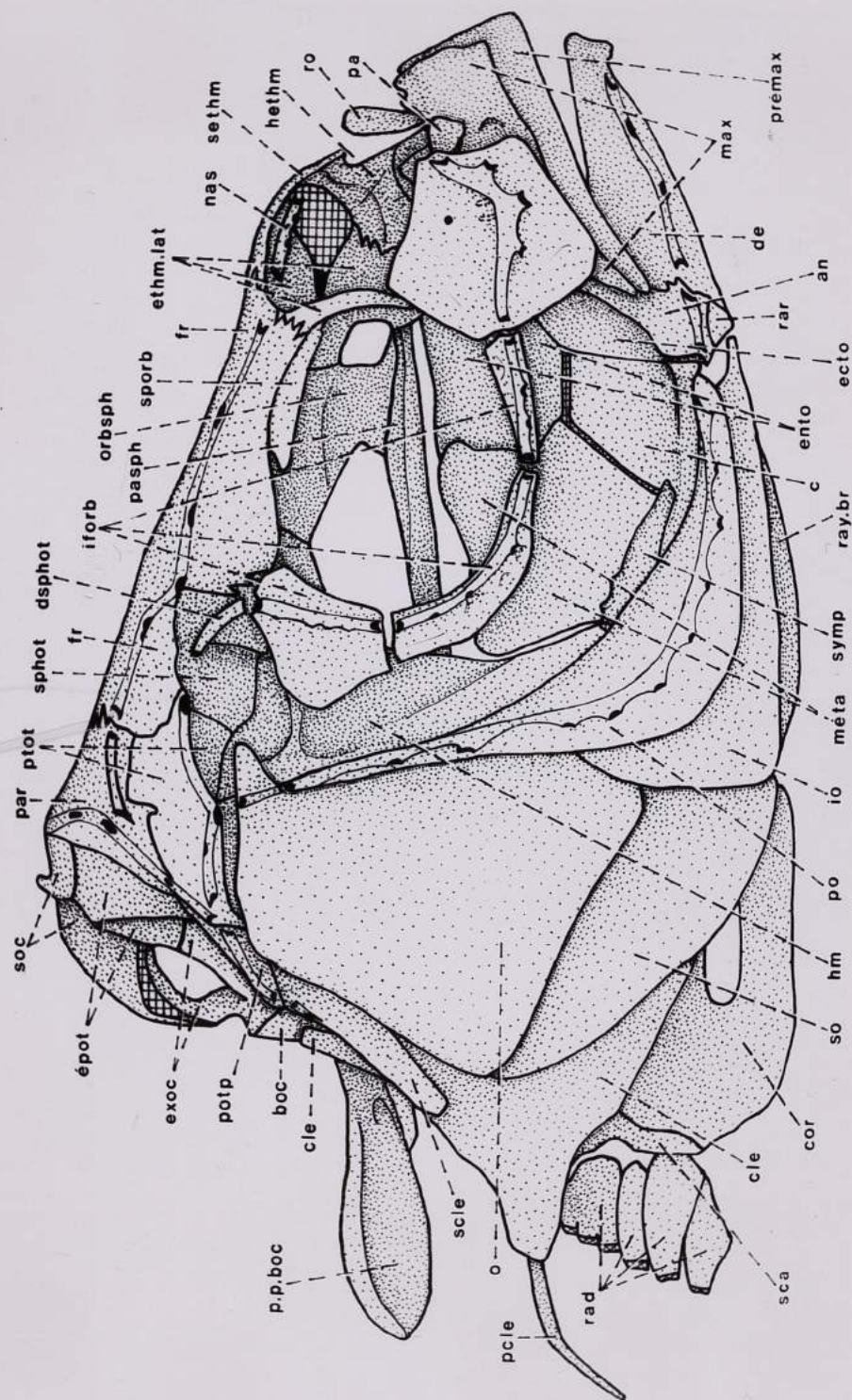


Figure 40 - *Leuciscus leuciscus* : vue latérale du crâne; le cartilage est représenté par les zones quadrillées. Comparez ce dessin avec ceux des figures 2 et 26. La ceinture scapulaire, complète sur cette figure, est semblable à celle de *Gobio gobio* et *Barbus barbatus*.

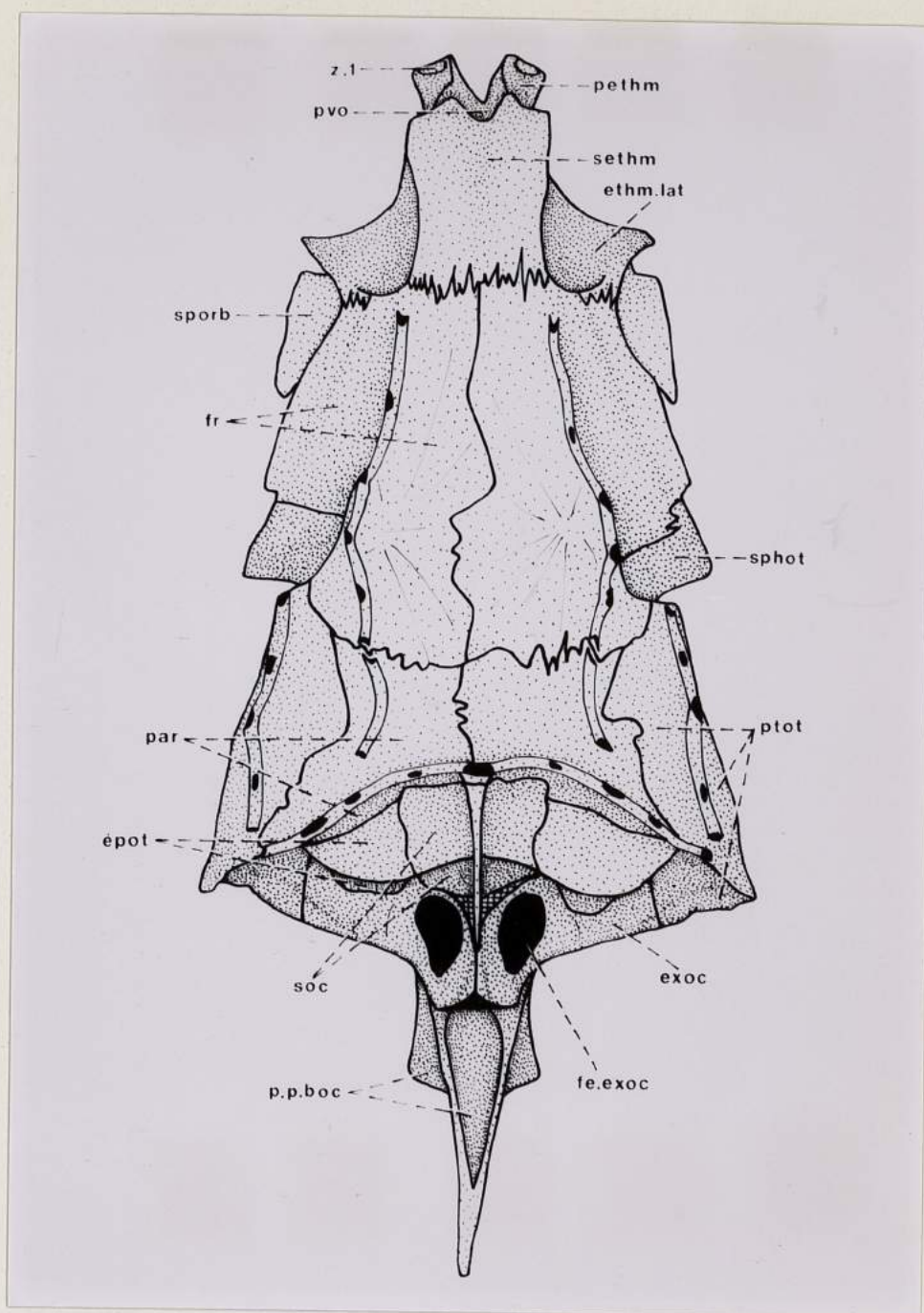


Figure 41 - *Leuciscus leuciscus* : vue dorsale du neurocrâne; les zones quadrillées représentent le cartilage. Comparez ce dessin à ceux des figures 4 et 27.

Figure 42 - *Leuciscus leuciscus* : vue ventrale du neurocrâne. Comparez ce dessin à ceux des figures 5 et 28.

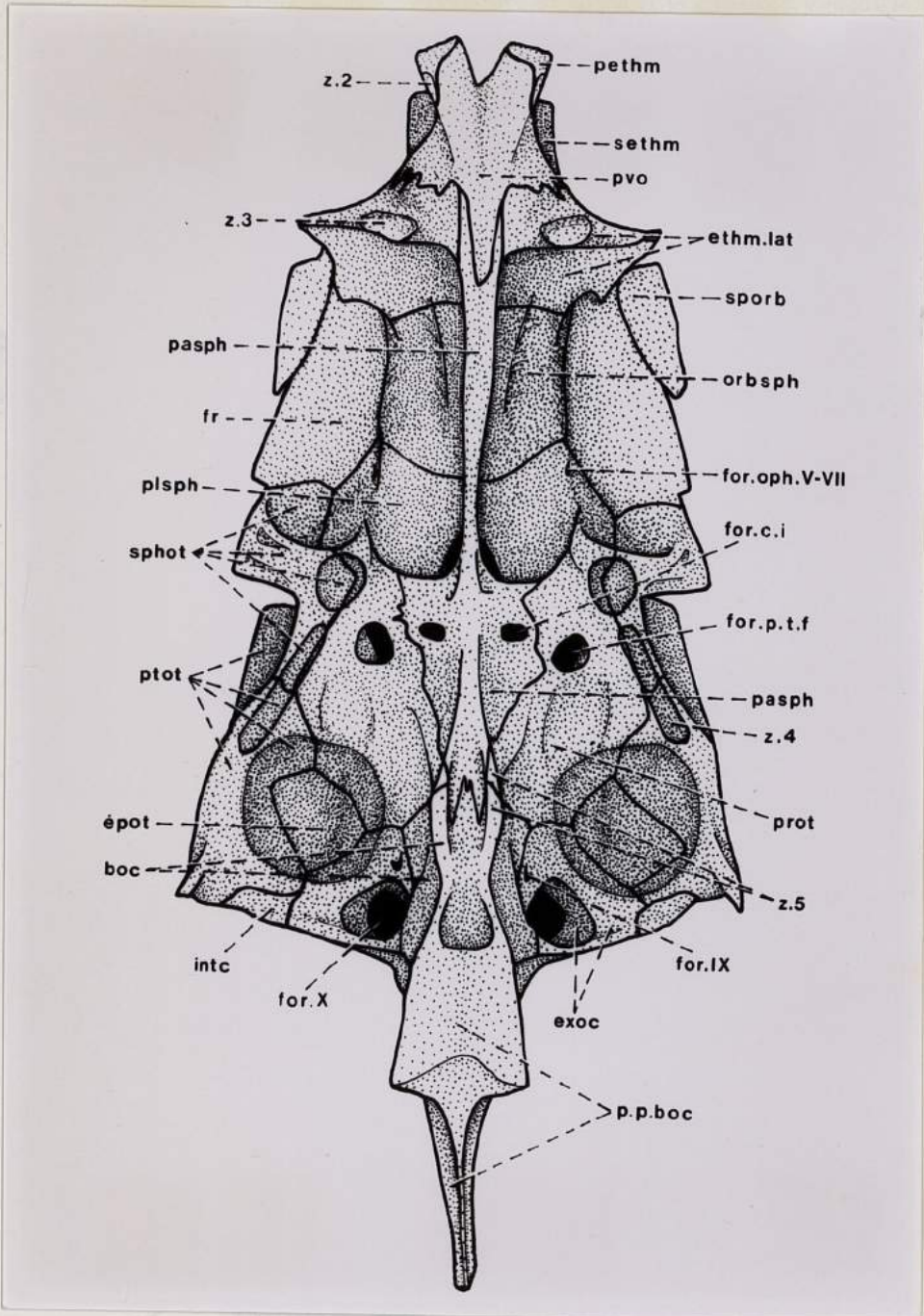


Figure 42 - *Leuciscus leuciscus* : vue ventrale du neurocrâne.
Comparez ce dessin à ceux des figures 5 et 28.

Figure 44 - *Leuciscus leuciscus* : vue ventrale du neurocrâne; les zones stipplées représentent le cartilage.
Comparez ce dessin à celui de la figure 8.

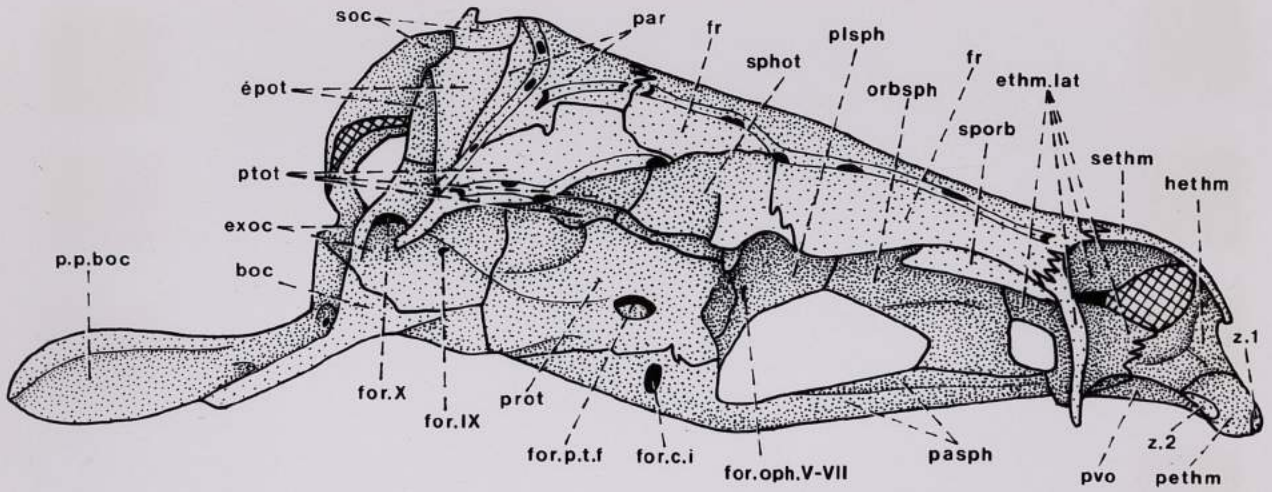


Figure 43 - *Leuciscus leuciscus* : vue latérale du neurocrâne; les zones quadrillées représentent le cartilage. Comparez ce dessin à ceux des figures 6 et 29.

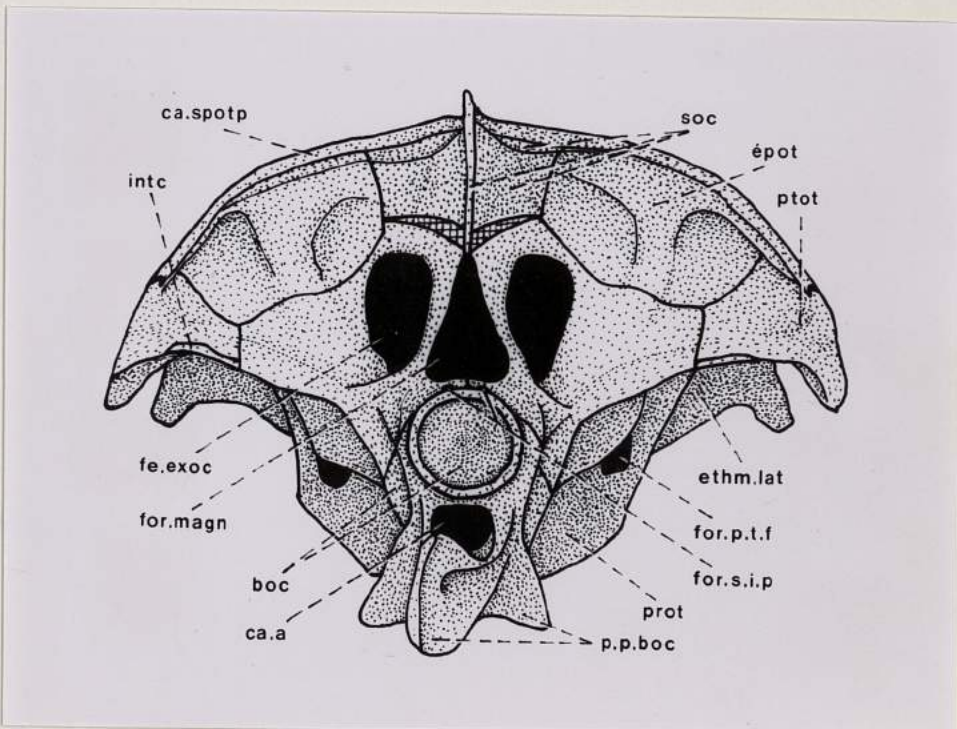


Figure 44 - *Leuciscus leuciscus* : vue postérieure du neurocrâne; les zones quadrillées représentent le cartilage. Comparez ce dessin à celui de la figure 8.

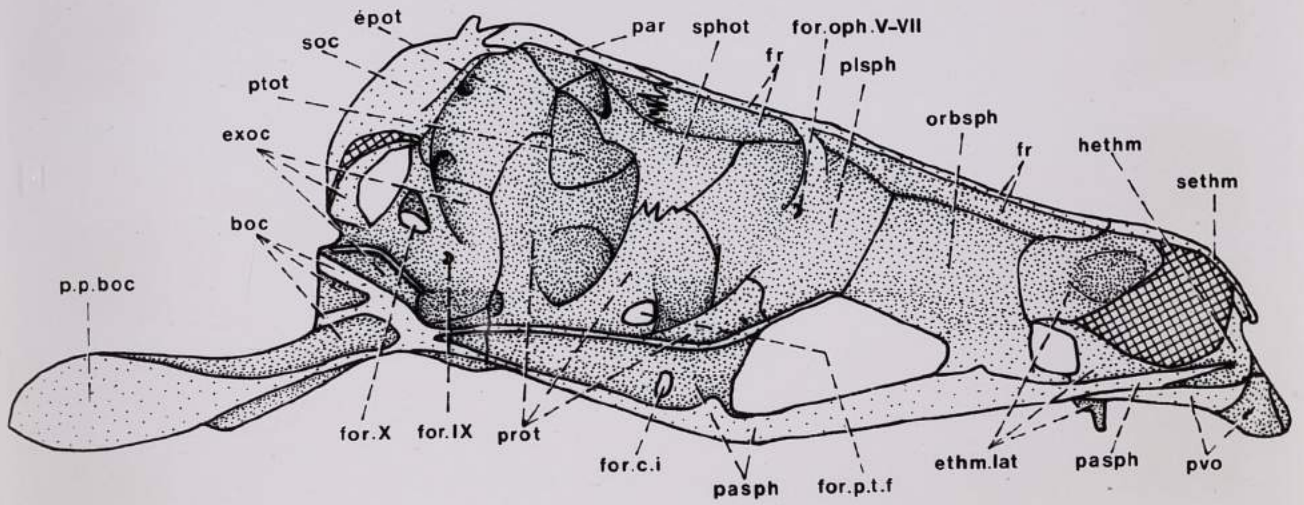


Figure 45 - *Leuciscus leuciscus* : vue interne latérale du neurocrâne.

Comparez ce dessin à celui de la figure 9 A.

Comparez ce dessin à ceux des figures 10 C, 11, 12, 30 et 31.

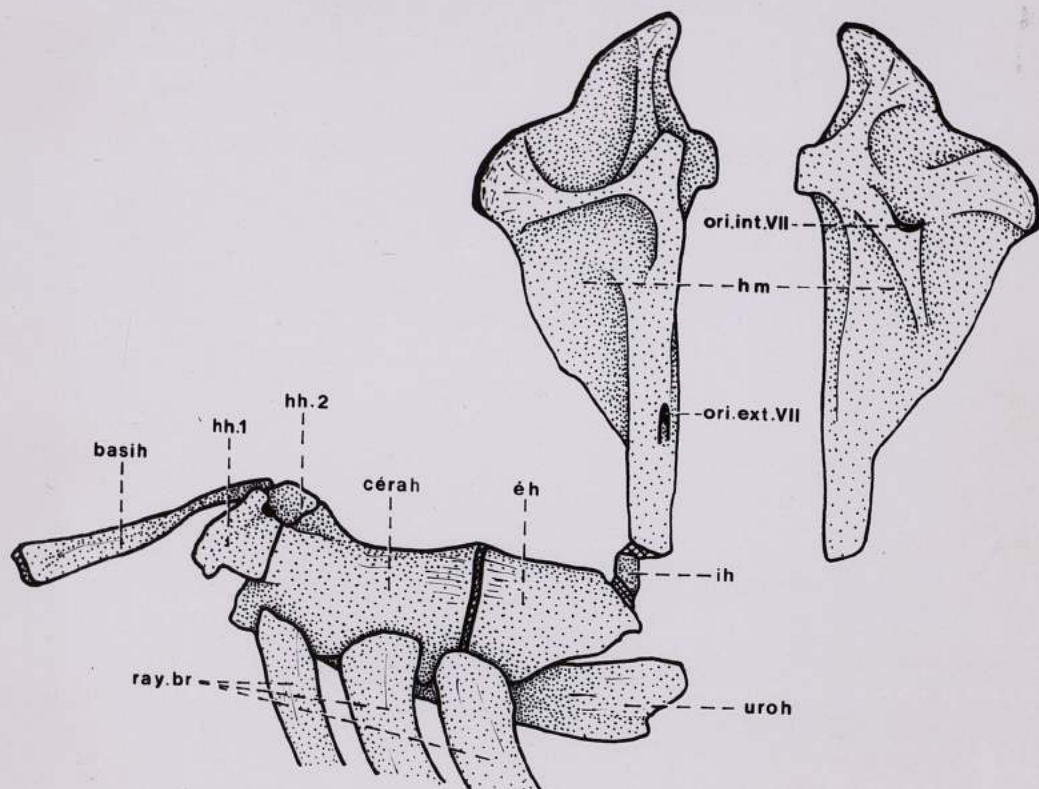


Figure 46 - *Leuciscus leuciscus* : à gauche, vue latérale d'une moitié de l'arc hyoïdien et à droite, vue de la face interne de l'hyomandibulaire. Comparez ce dessin à ceux des figures 10 C, 11, 12, 30 et 31.

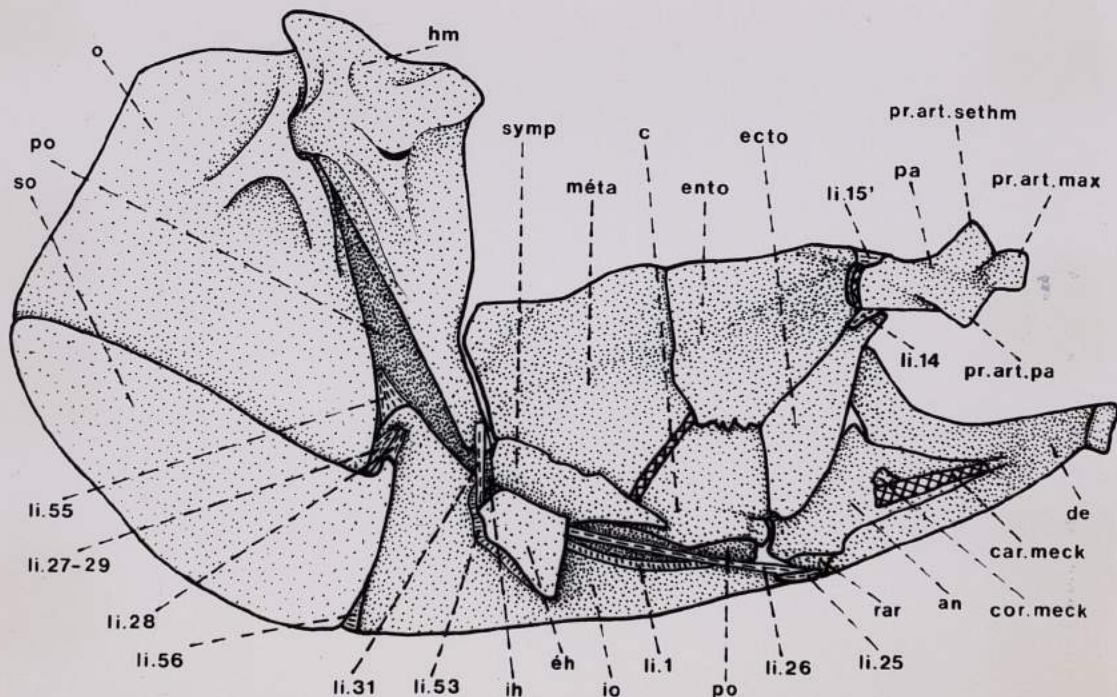


Figure 47 - *Leuciscus leuciscus* : vue latérale interne de la mandibule, du suspensorium et de la partie postérieure de la barre hyoïdienne gauche. Les zones quadrillées représentent le cartilage. Le bord d'articulation de l'hyomandibulaire avec le neurocrâne est recouvert d'une pellicule de cartilage non représentée sur le dessin. Comparez ce dessin à ceux des figures 14 et 32.

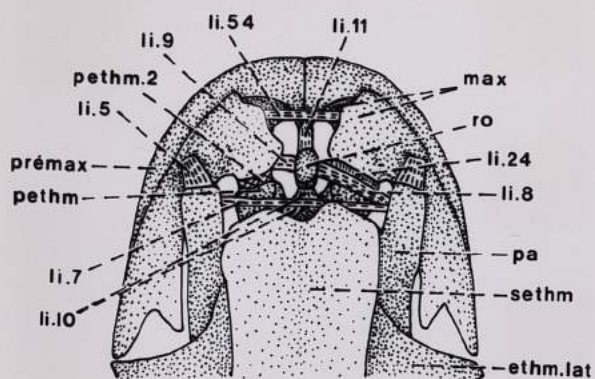


Figure 48 - *Leuciscus leuciscus* :

vue dorsale de la mâchoire supérieure et de la région antérieure du neurocrâne; les zones quadrillées représentent le cartilage. Comparez ce dessin à ceux des figures 15 et 33.

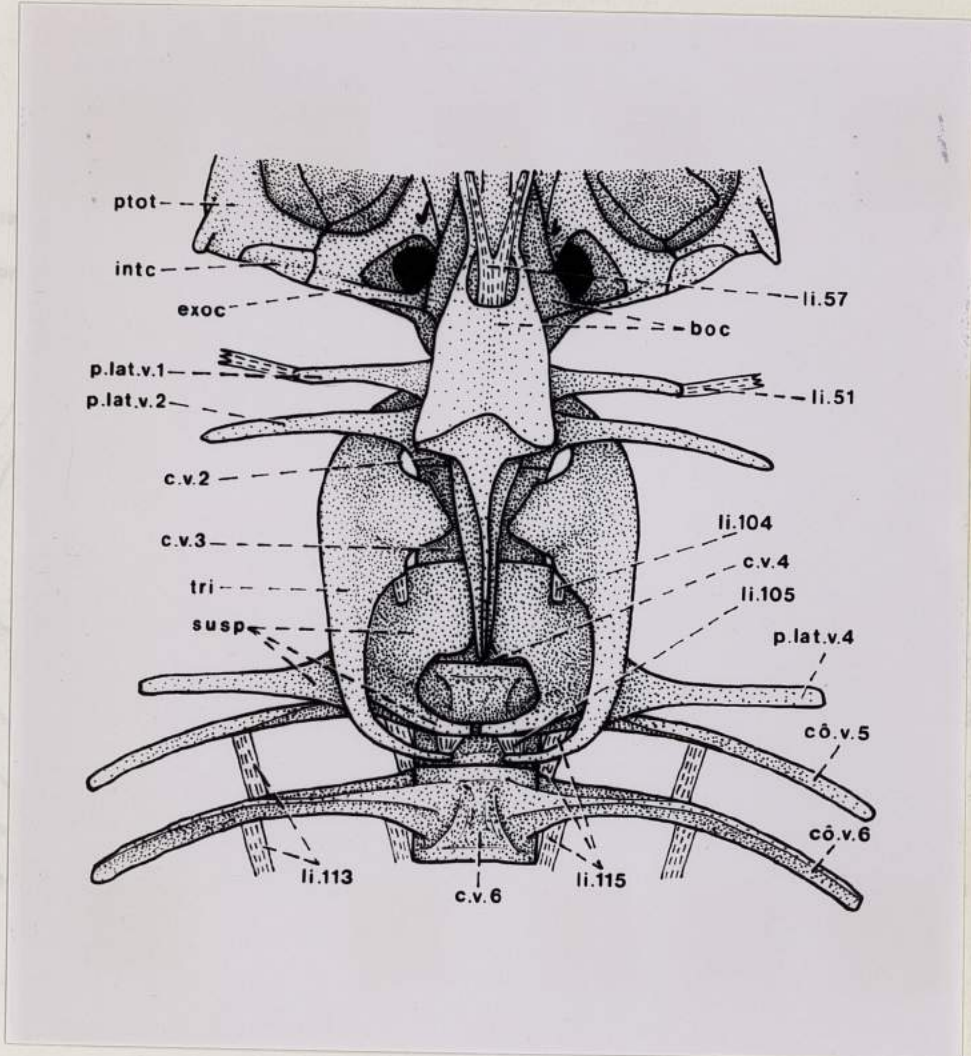


Figure 49 - *Leuciscus leuciscus* : vue ventrale de l'appareil de Weber et des structures connexes. Comparez ce dessin à ceux de la figure 17.

Les traits interrompus indiquent la limite des muscles élévateur et adducteur de l'opercule. Comparez ce dessin à ceux des Figures 18 et 34.

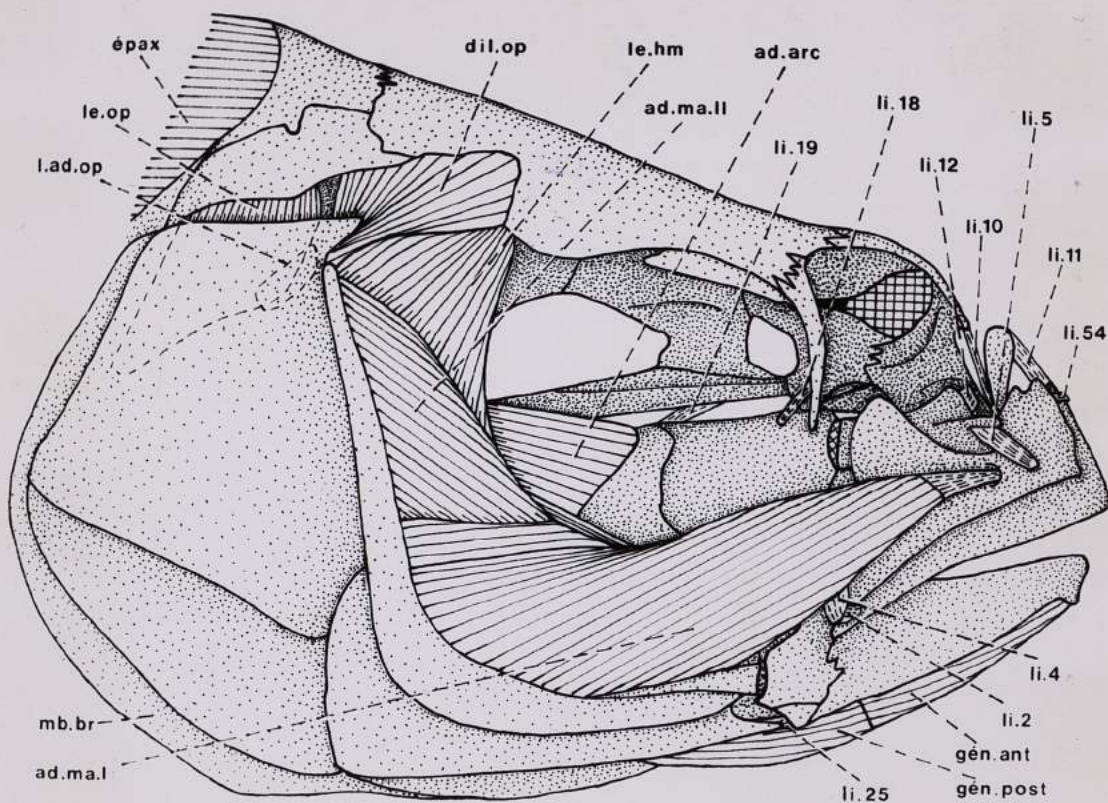


Figure 50 - *Leuciscus leuciscus* : vue latérale de la tête; la peau, le dermosphénotique et la série infra-orbitaire ont été retirés. Les zones quadrilées représentent le cartilage. Les traits interrompus indiquent la limite des muscles élévateur et adducteur de l'opercule. Comparez ce dessin à ceux des figures 18 et 34.

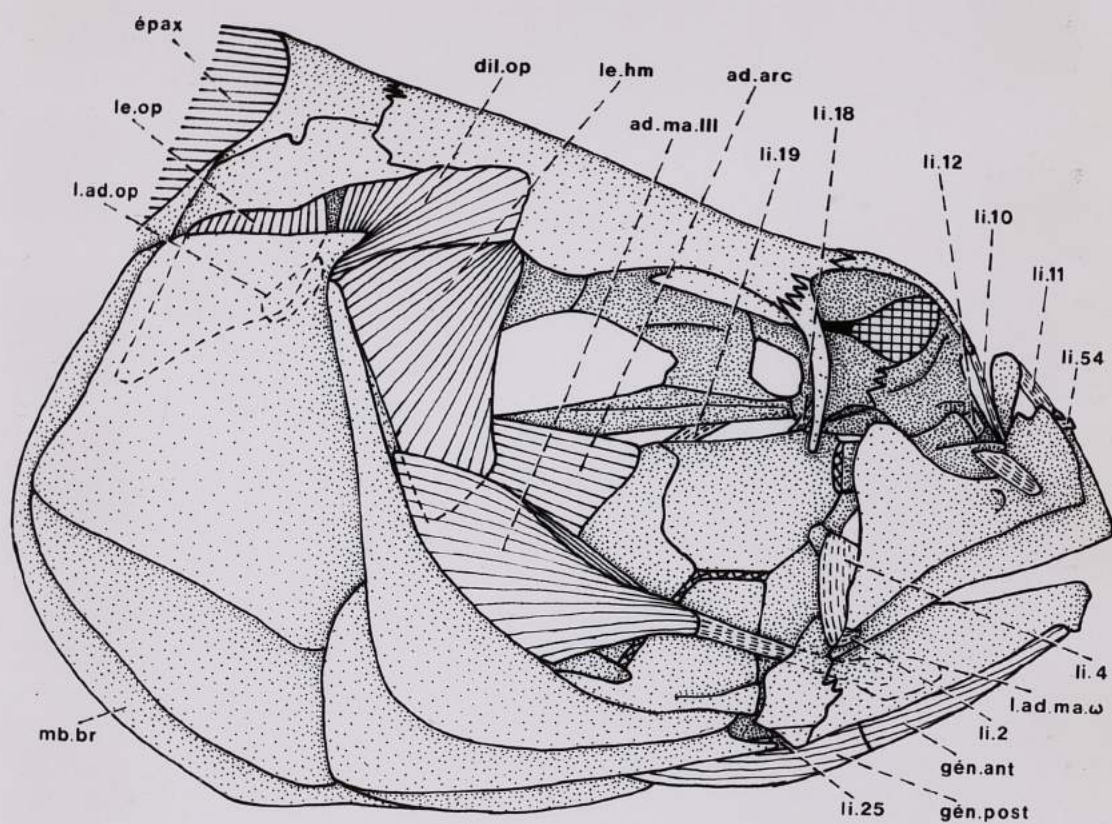


Figure 51 - *Leuciscus leuciscus* : vue latérale de la tête où les premier et deuxième adducteurs de la mandibule ont été retirés. Les traits interrompus indiquent la limite des élévateur et adducteur de l'opercule, de l'élévateur de l'hyomandibulaire et de l'adducteur (1). Comparez ce dessin à ceux des figures 19 et 35.

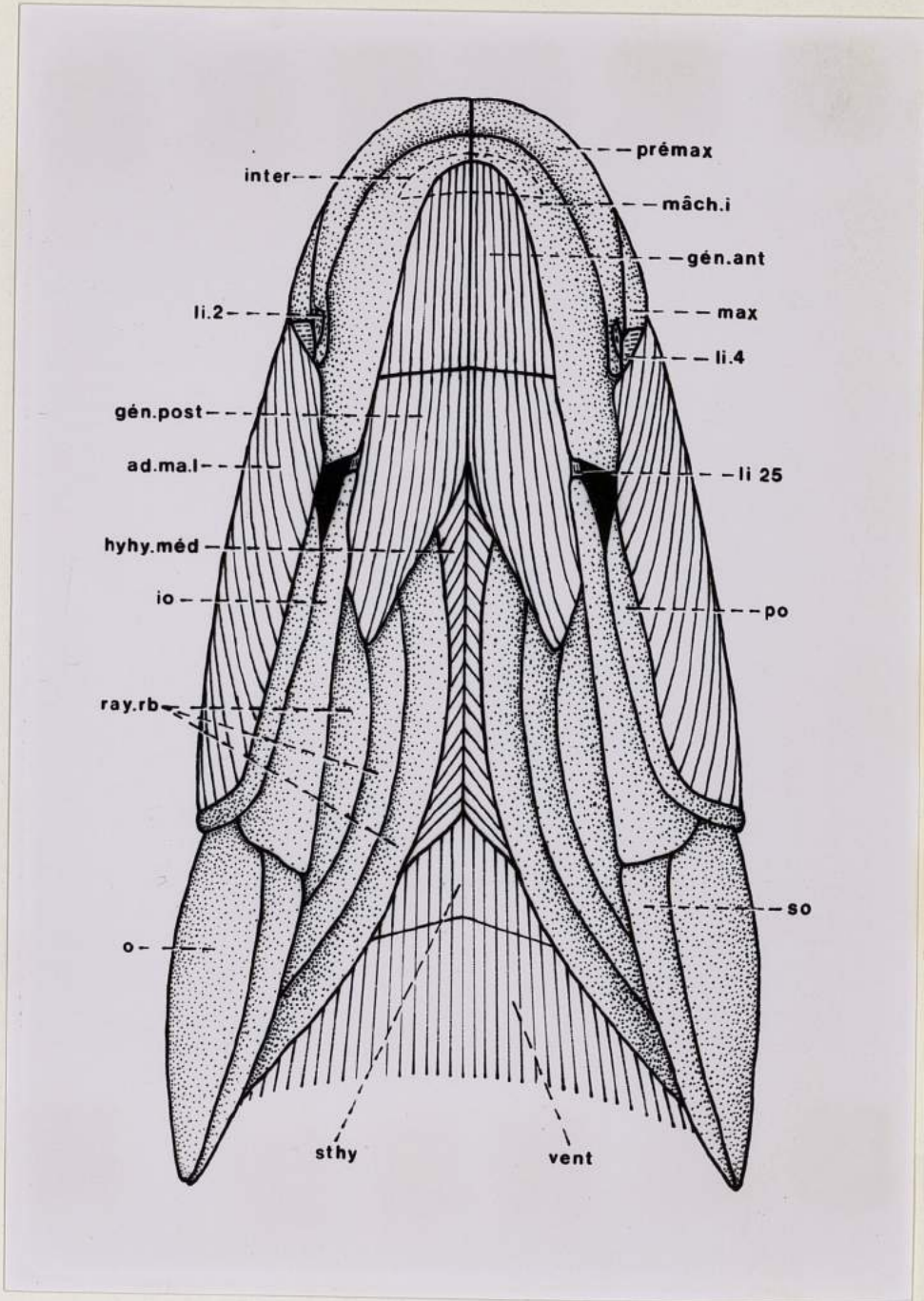


Figure 52 - *Leuciscus leuciscus* : vue ventrale de la tête; seule la peau a été retirée.
Comparez ce dessin à ceux des figures 20 et 36.

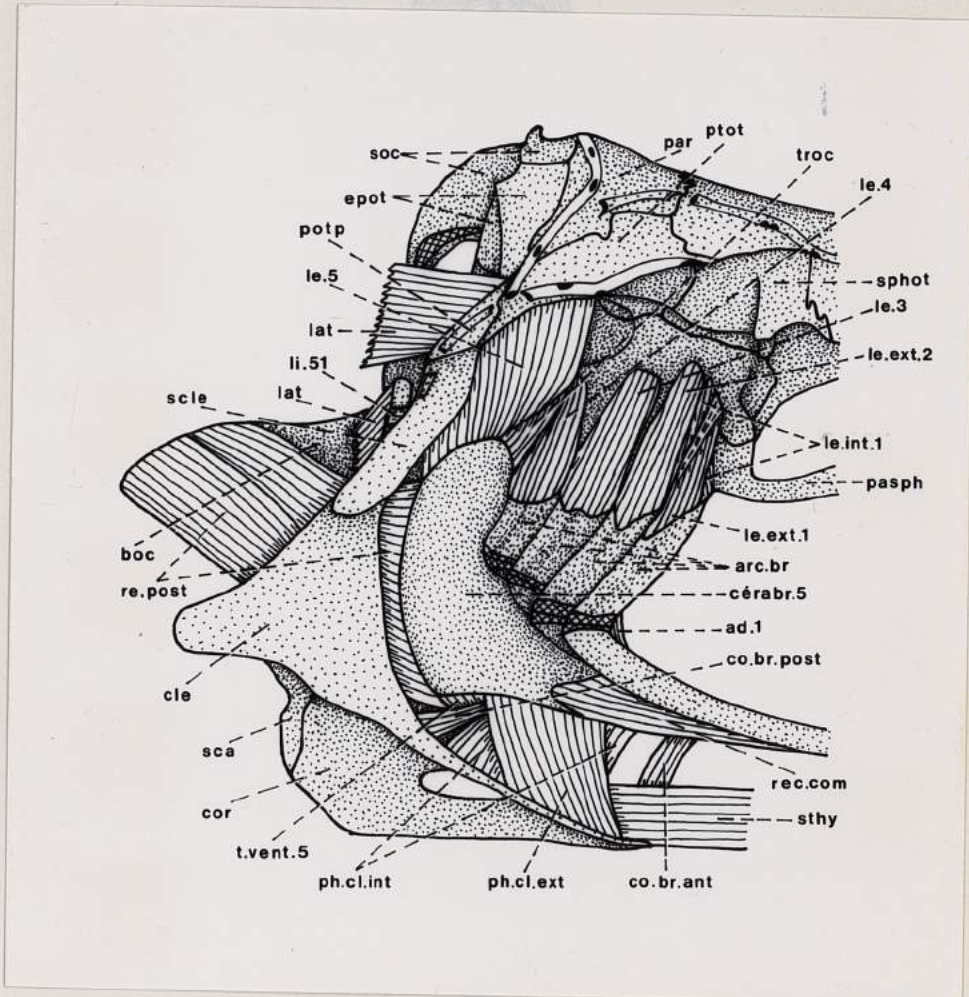


Figure 53 - *Leuciscus leuciscus* : vue latérale de la région post-orbitaire de la tête; le suspensorium et l'opercule ont été retirés.
 Comparez ce dessin à ceux des figures 23 et 38.

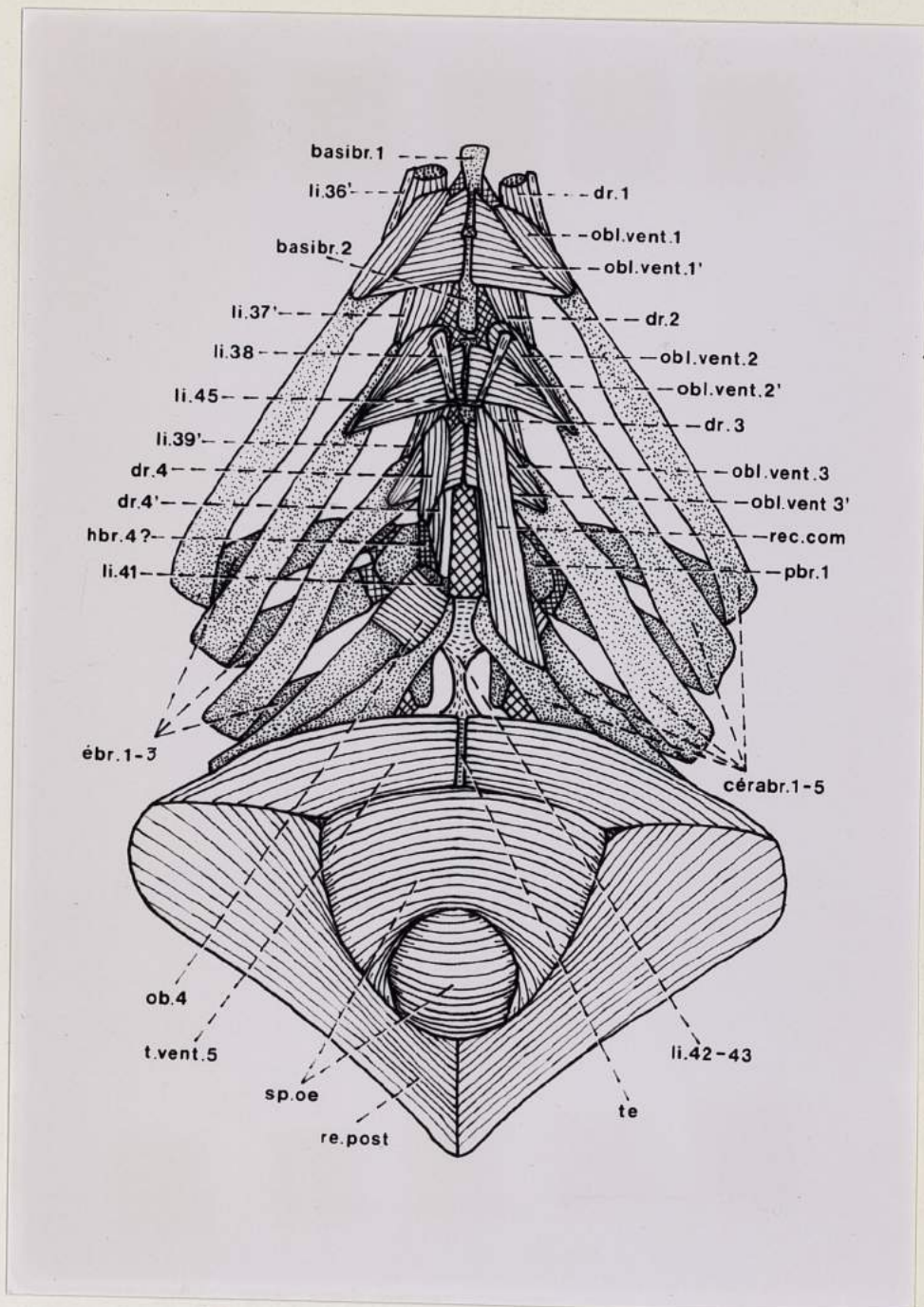


Figure 54 - *Leuciscus leuciscus* : vue ventrale de la corbeille branchiale. Le muscle droit commun n'est pas représenté à gauche. Comparez ce dessin à ceux des figures 22 et 39.

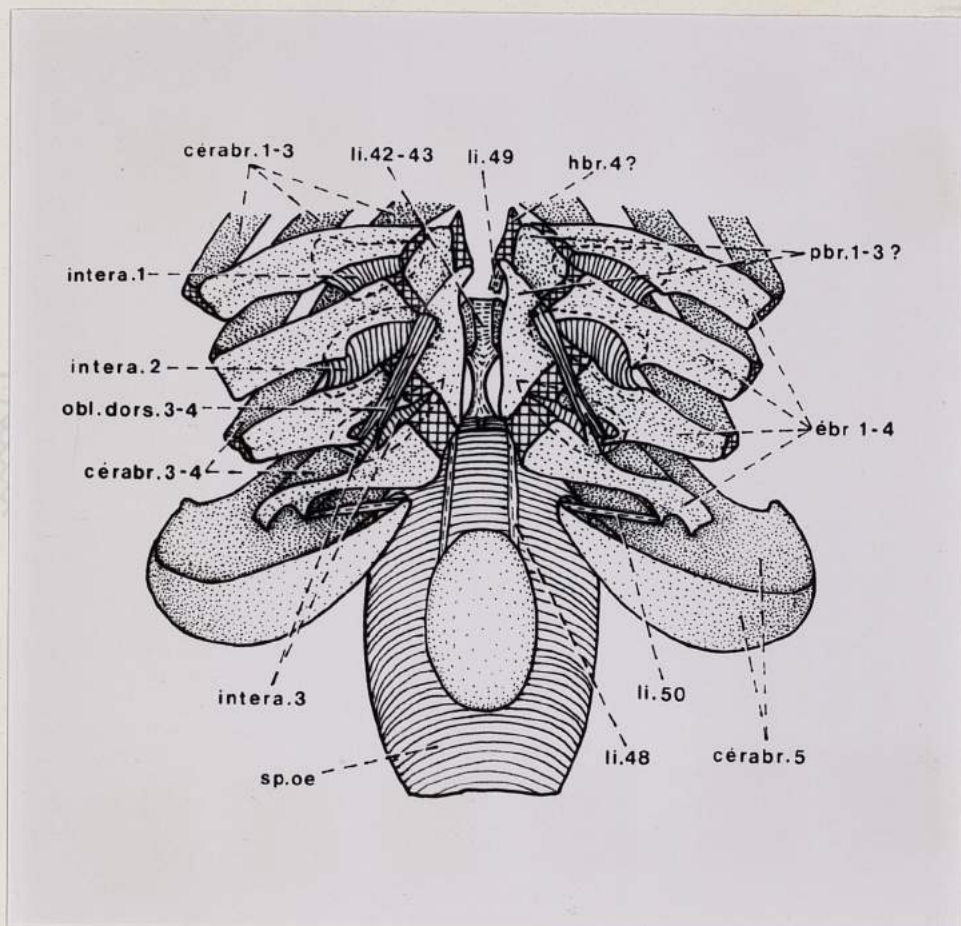


Figure 55 - *Leuciscus leuciscus* : vue dorsale de la région postérieure de la corbeille branchiale. Au centre du sphincter de l'oesophage, la plaque masticatrice pharyngienne qui s'applique contre la partie antérieure du processus postérieur du basioccipital. Comparez ce dessin à celui de la figure 24.

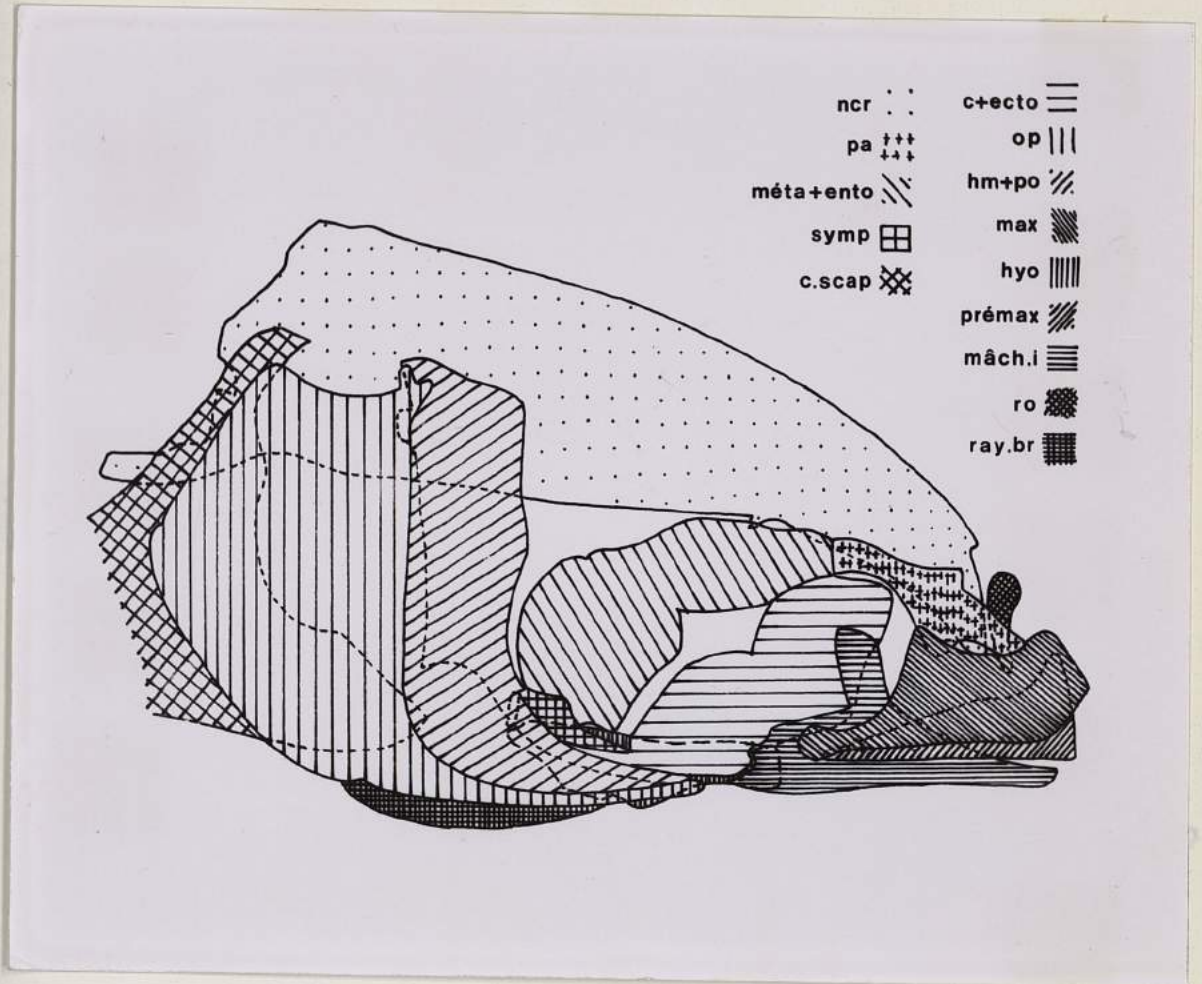


Figure 56 - *Gobio gobio* : schéma d'une vue latérale du squelette céphalique où sont présentées les différentes unités et sous-unités mécaniques squelettiques. Cette division en unités et sous-unités est la même chez *Barbus barbus* et *Leuciscus leuciscus*.

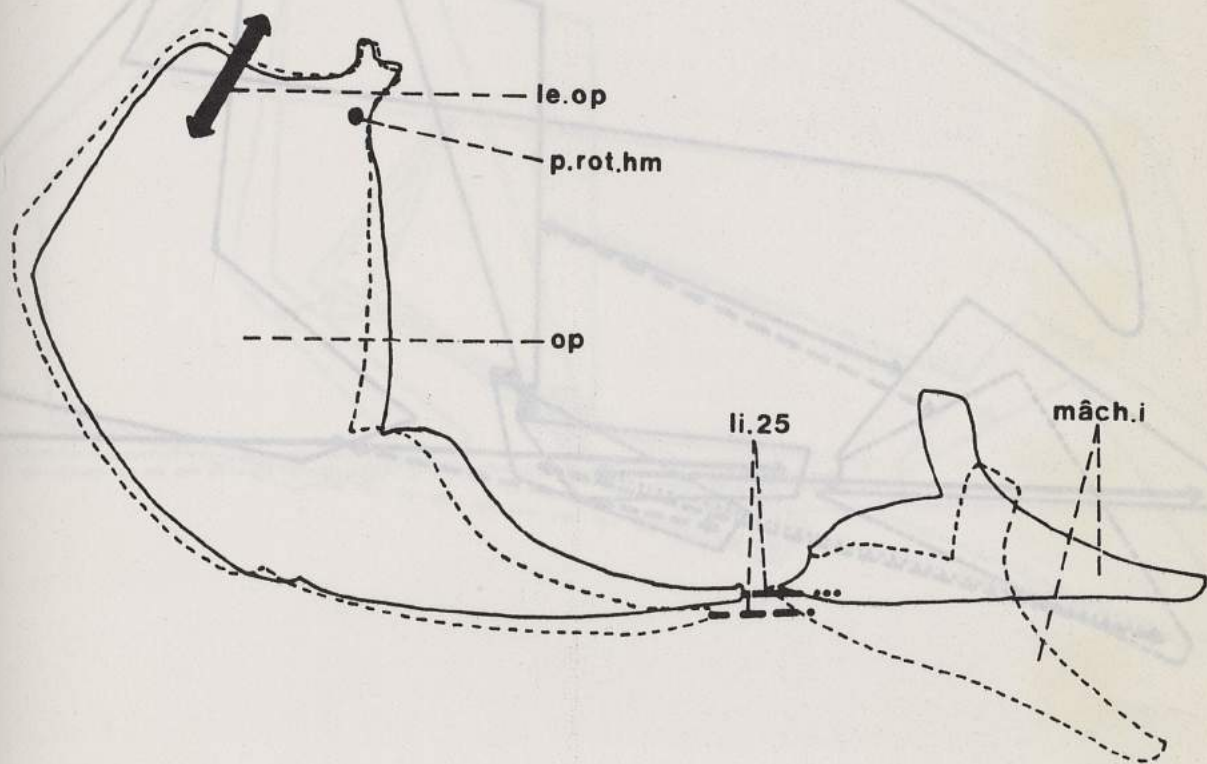


Figure 58 - *Gobio gobio* : vue latérale schématique du neurocrâne, de la ceinture scapulaire, de l'arc hyoïdien et de la mandibule qui illustre la dépression et l'élévation de cette dernière, sous

Figure 57 - *Gobio gobio* : schéma d'une vue latérale de la mandibule et de l'opercule qui illustre l'effet de la contraction de l'élévateur de l'opercule sur la dépression de la mandibule.

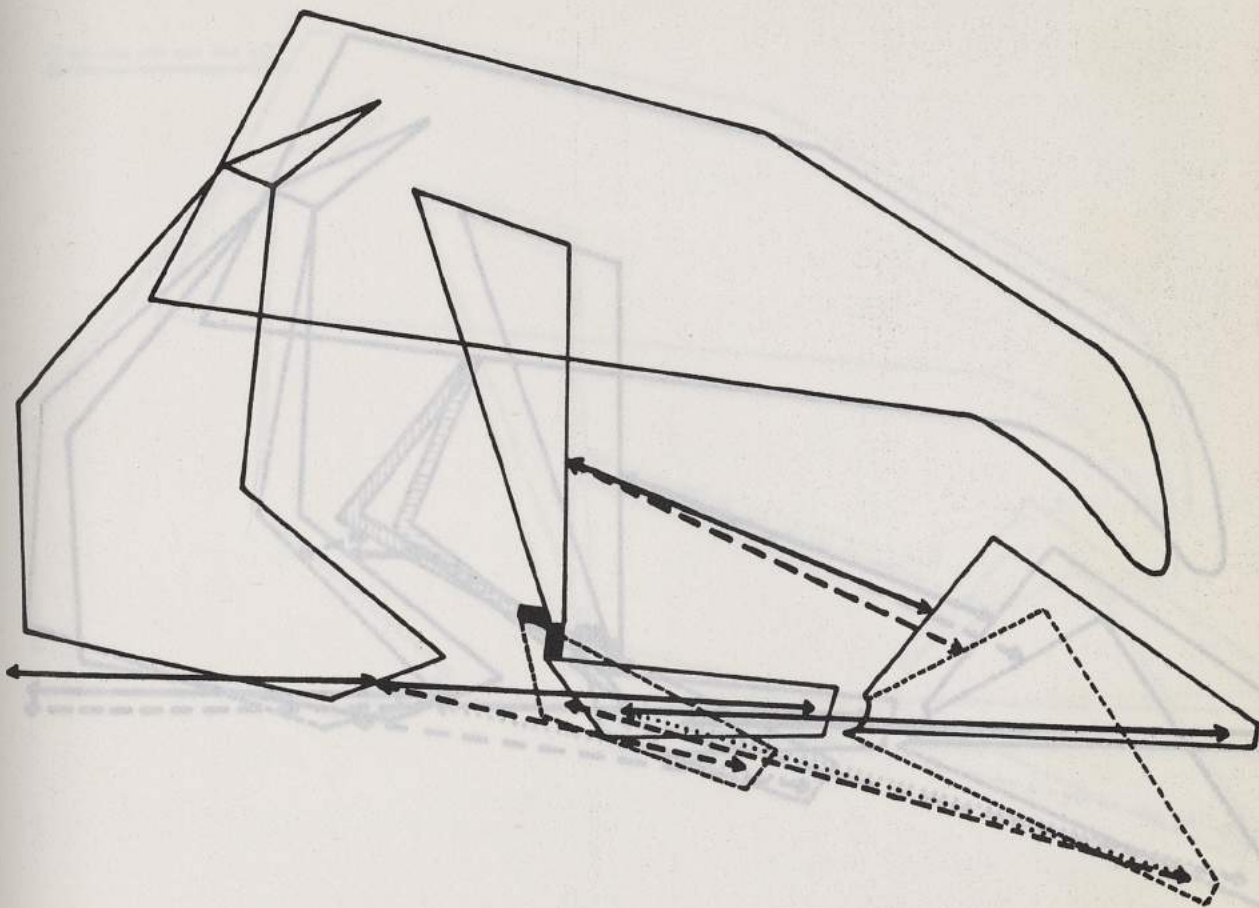


Figure 58 - *Gobio gobio* : vue latérale schématique du neurocrâne, de la ceinture scapulaire, de l'arc hyoïdien et de la mandibule qui illustre la dépression et l'élévation de cette dernière, sous l'action, respectivement, du sternohyoïdien et des deuxième et troisième adducteurs de la mandibule. Les annotations sont présentées à la figure 61.

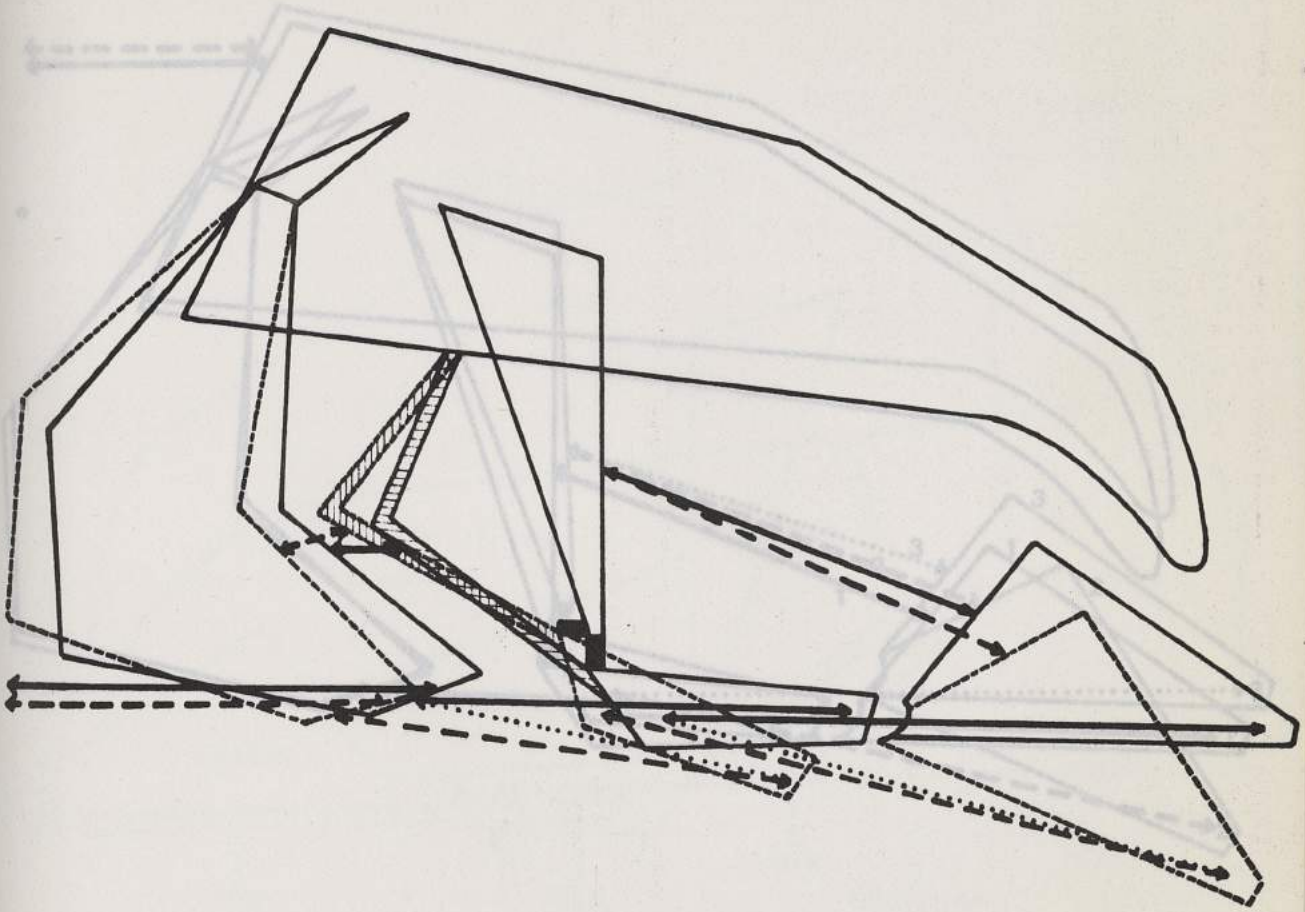


Figure 60 - *Gobio gobio* : vue latérale schématique du neurocrâne, de la ceinture scapulaire, de l'arc hyoïdien et de la mandibule qui illustre la dépression et l'élévation de cette dernière, sous

Figure 59 - *Gobio gobio* : vue latérale schématique du neurocrâne, de la ceinture scapulaire, des arcs hyoïdiens et branchiaux et de la mandibule qui illustre la dépression et l'élévation de cette dernière, sous l'action, respectivement, de la musculature hypaxiale et des deuxième et troisième adducteurs de la mandibule.

Les annotations sont présentées à la figure 61.

traits interrompus, la position des pièces osseuses, lors de l'élévation du neurocrâne et en gros traits interrompus, la position des muscles qui s'y rapportent.

- phase 3, en longs et fins traits interrompus, la position de la mandibule après la contraction de ses adducteurs, lorsque le neurocrâne reste relevé et, en pointillé, la position des muscles pendant la même période.

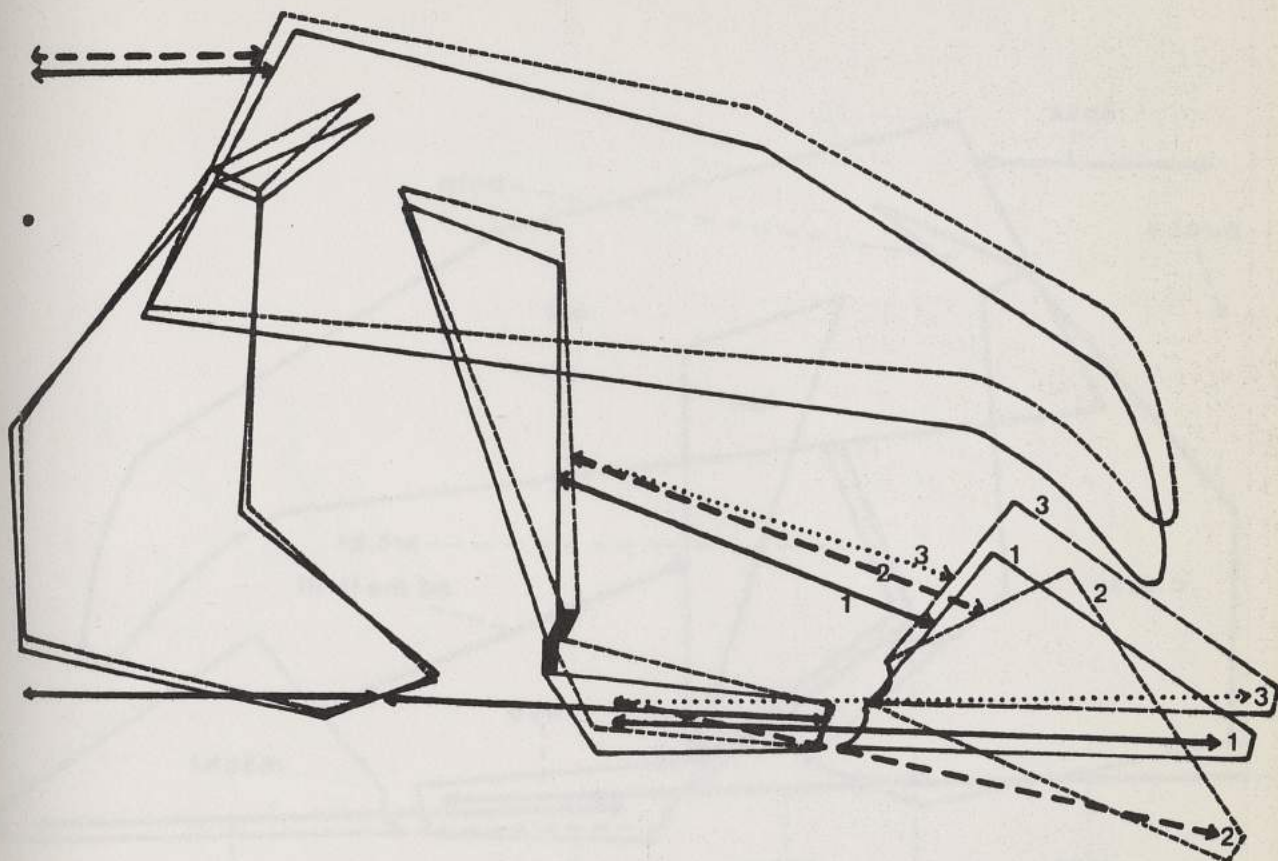


Figure 60 - *Gobio gobio* : vue latérale schématique du neurocrâne, de la ceinture scapulaire, de l'arc hyoïdien et de la mandibule qui illustre la dépression et l'élévation de cette dernière, sous l'action, respectivement, de la musculature épaxiale et des deuxième et troisième adducteurs de la mandibule.

Les annotations sont présentées à la figure 61. Sont représentés : - phase 1, en traits continus, les pièces osseuses et les muscles dans leur position de départ;

- phase 2, en courts et fins traits interrompus, la position des pièces osseuses, lors de l'élévation du neurocrâne et, en gros traits interrompus, la position des muscles qui s'y rapportent.

- phase 3, en longs et fins traits interrompus, la position de la mandibule après la contraction de ses adducteurs, lorsque le neurocrâne reste relevé et, en pointillé, la position des muscles pendant la même période.

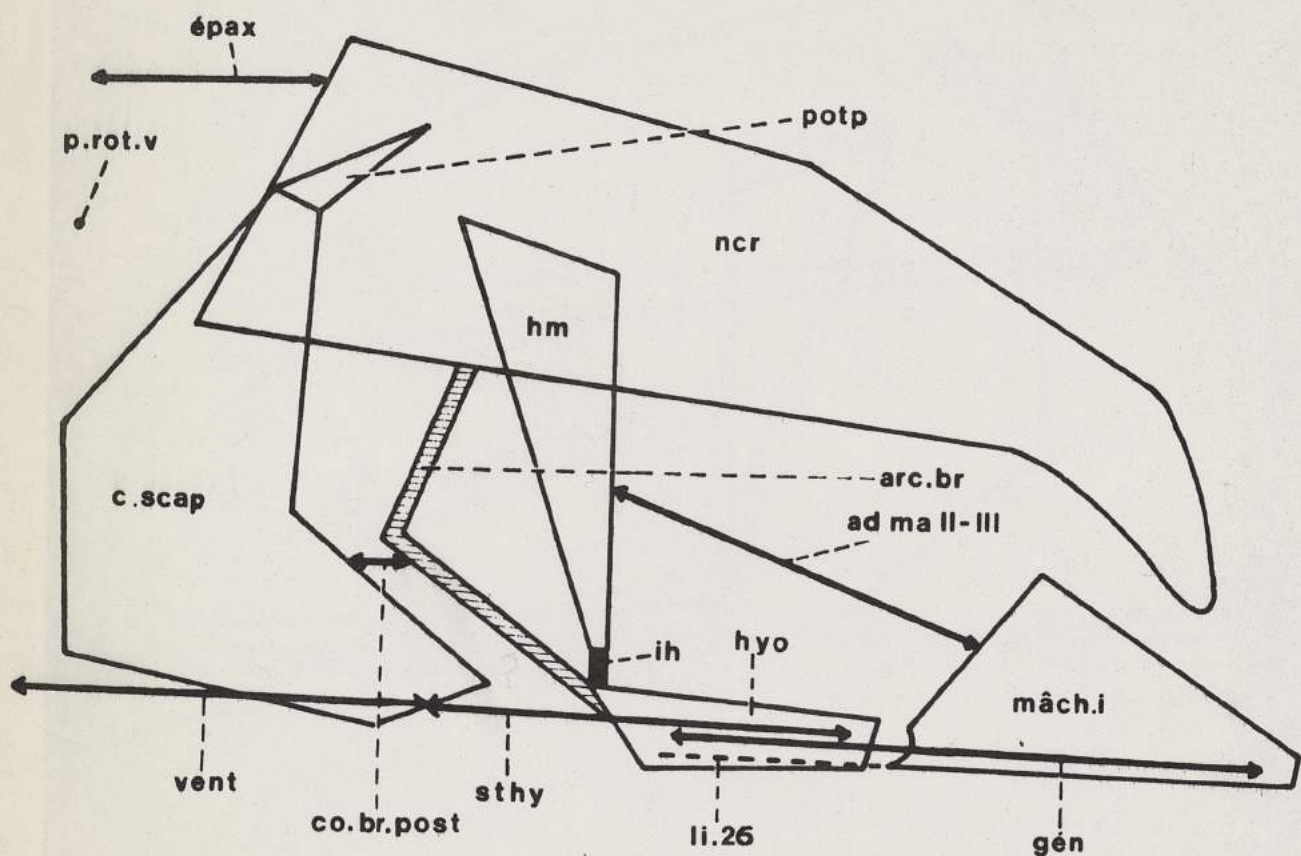


Figure 61 - *Gobio gobio* : vue latérale schématique du neurocrâne, de la ceinture scapulaire, des arcs hyoïdiens et branchiaux et de la mandibule où sont présentées les annotations des figures 58, 59 et 60.

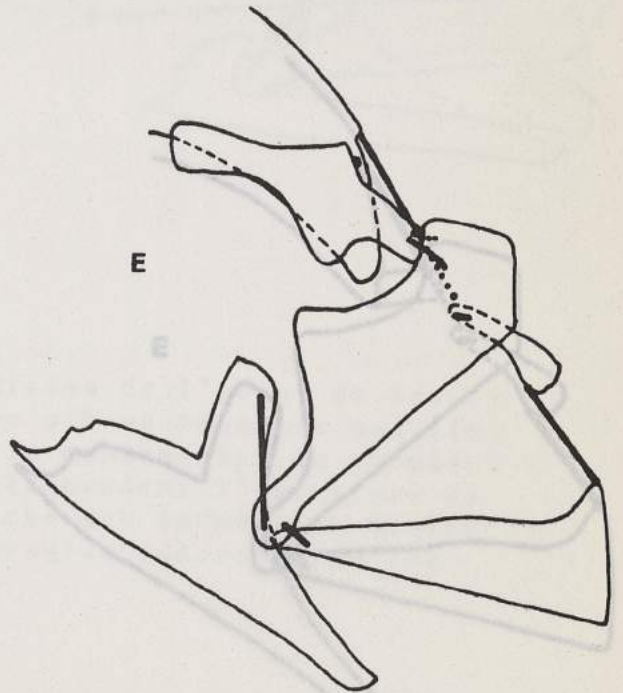
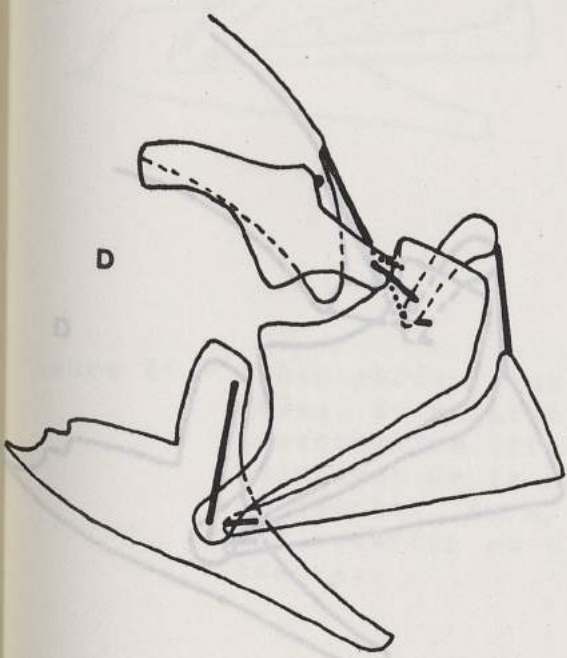
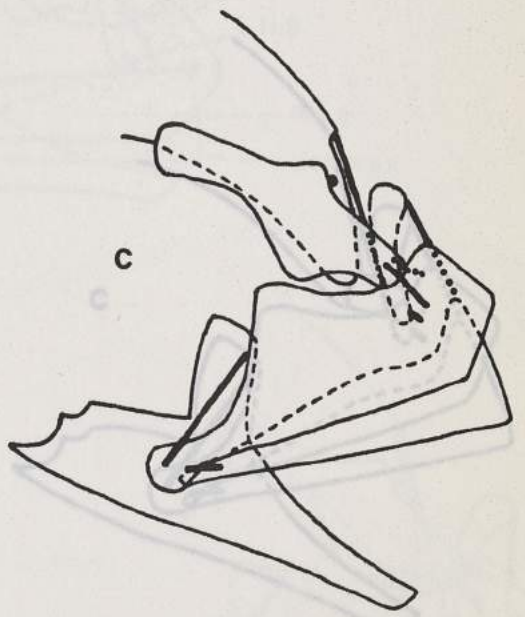
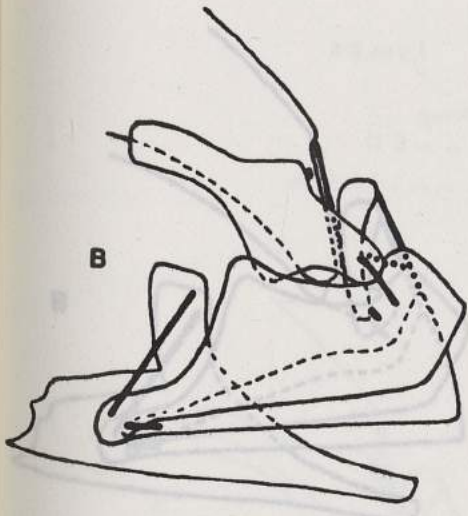
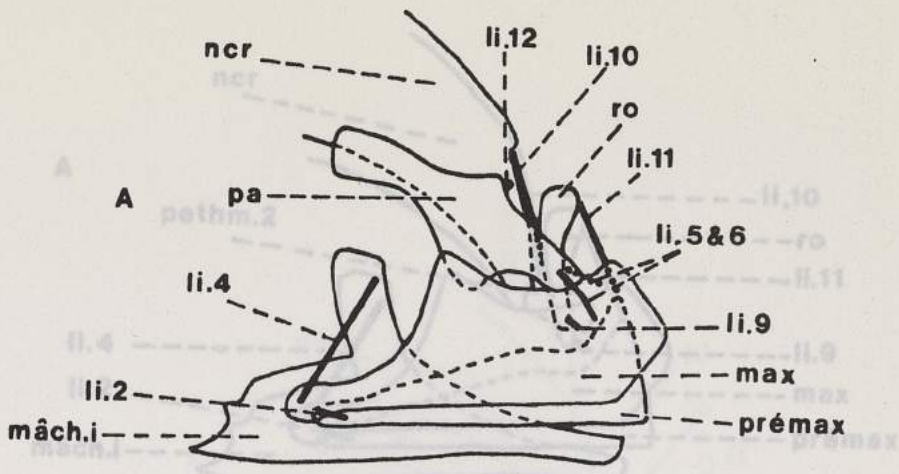


Figure 62 - *Gobio gobio* : vues latérales de l'avant du neurocrâne, du palatin et des pièces buccales qui illustrent l'ouverture et le déploiement de la bouche.

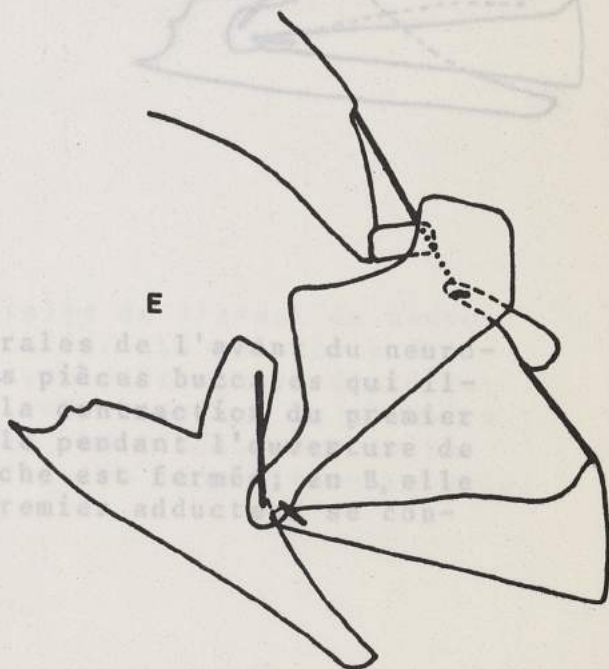
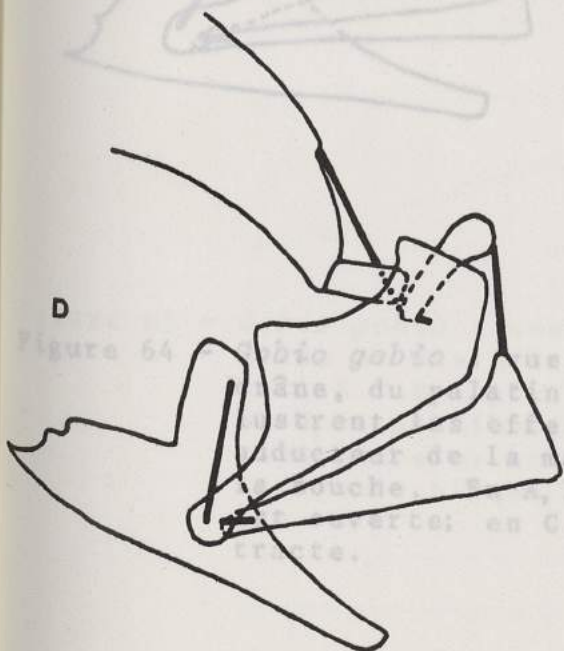
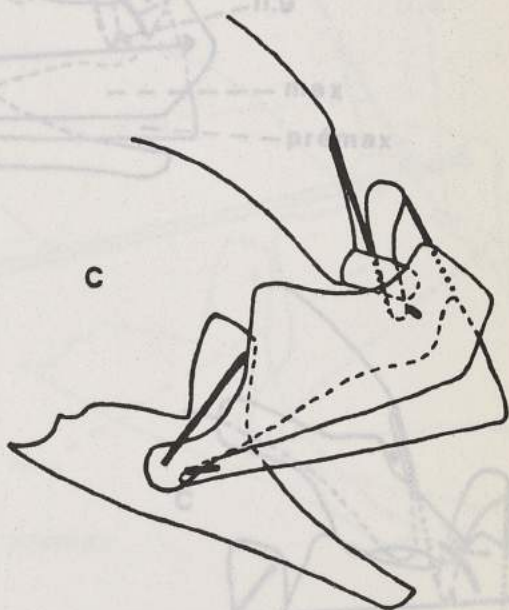
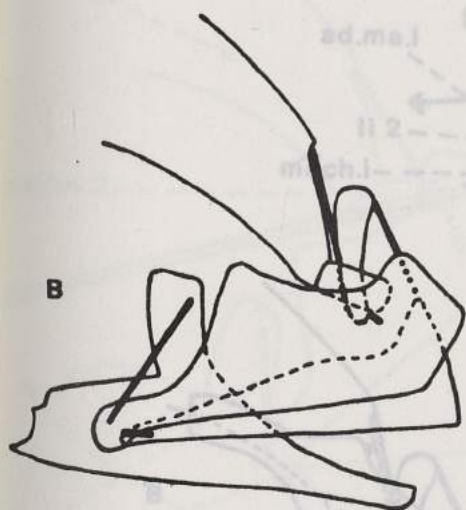
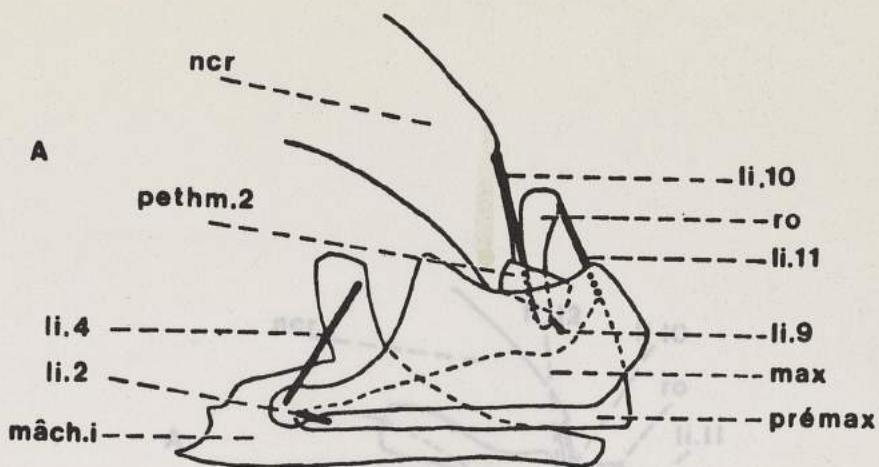


Figure 63 - *Gobio gobio* : mêmes dessins que ceux de la figure 62, mais le palatin a été retiré.

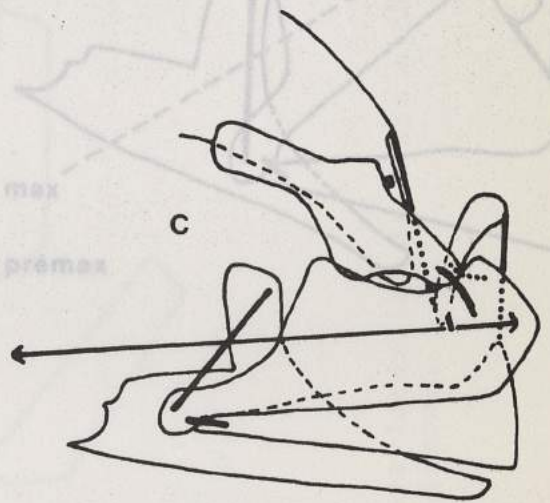
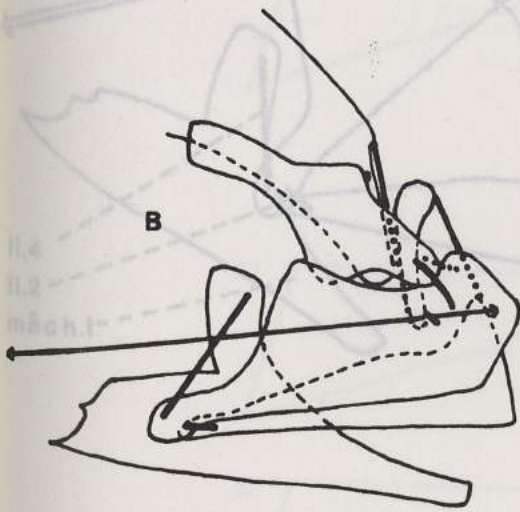
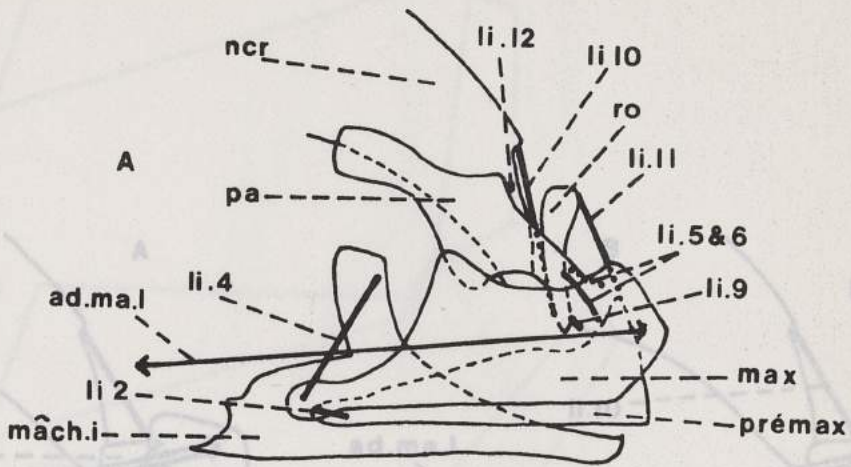


Figure 65 - *Gobio gobio* : vues latérales de l'avant du neurocrâne, du palatin et des pièces buccales qui illustrent les effets de la contraction du premier adducteur de la mandibule pendant l'ouverture de la bouche. En A, la bouche est fermée; en B, elle est ouverte; en C, le premier adducteur se contracte.

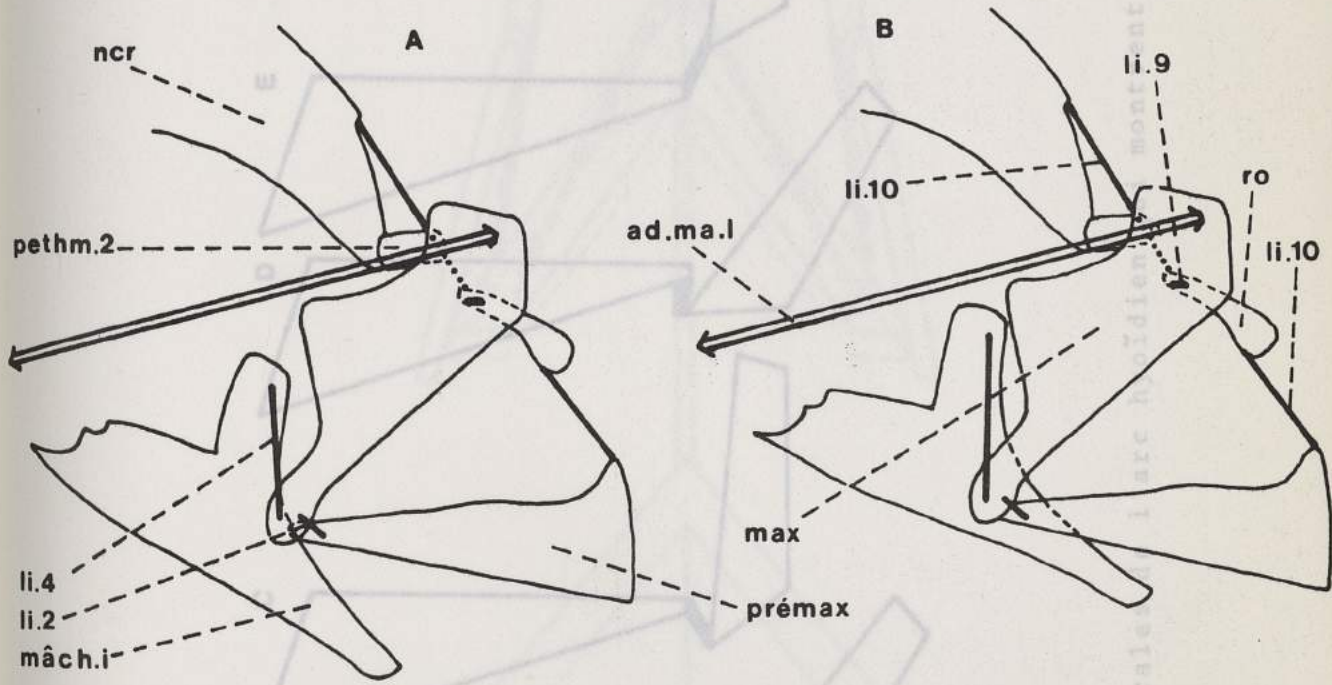


Figure 65 - *Gobio gobio* : vues latérales de l'avant du neurocrâne et des pièces buccales. Le palatin a été retiré. En A, la bouche est entièrement déployée; en B, la mandibule est élevée sans que la mâchoire supérieure ne se déplace, car l'adducteur de la mandibule bloque le maxillaire en position relevée.

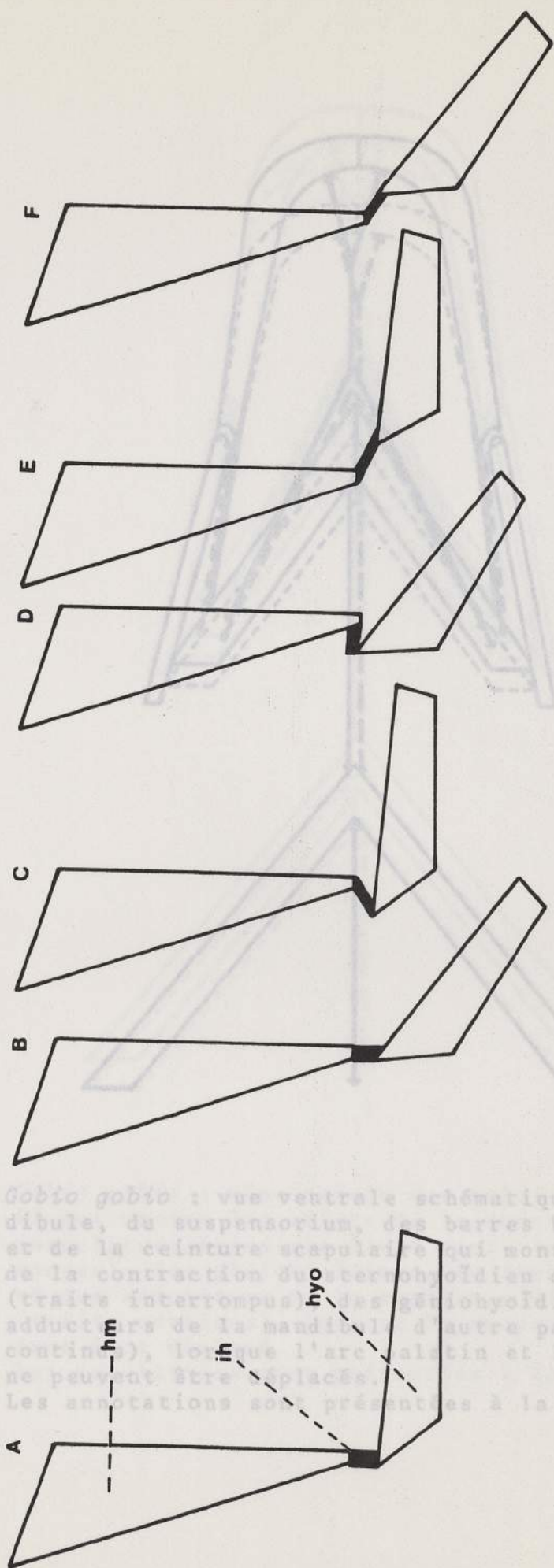


Figure 66 - *Gobio gobio* : vues latérales de l'arc hyoïdien qui montrent différentes positions de la barre hyoïdienne.

Figure 67 - *Gobio gobio* : vue ventrale schématique de la mandibule, du suspensorium, des barres hyoïdienne et de la ceinture scapulaire qui montre les effets de la contraction du sternohyoïdien d'une part (traits interrompus) des gélohyoïdiens et des adducteurs de la mandibule d'autre part (trait continu), lorsque l'arc hyoïdien et la ceinture ne peuvent être déplacés. Les annotations sont présentes à la figure 72.

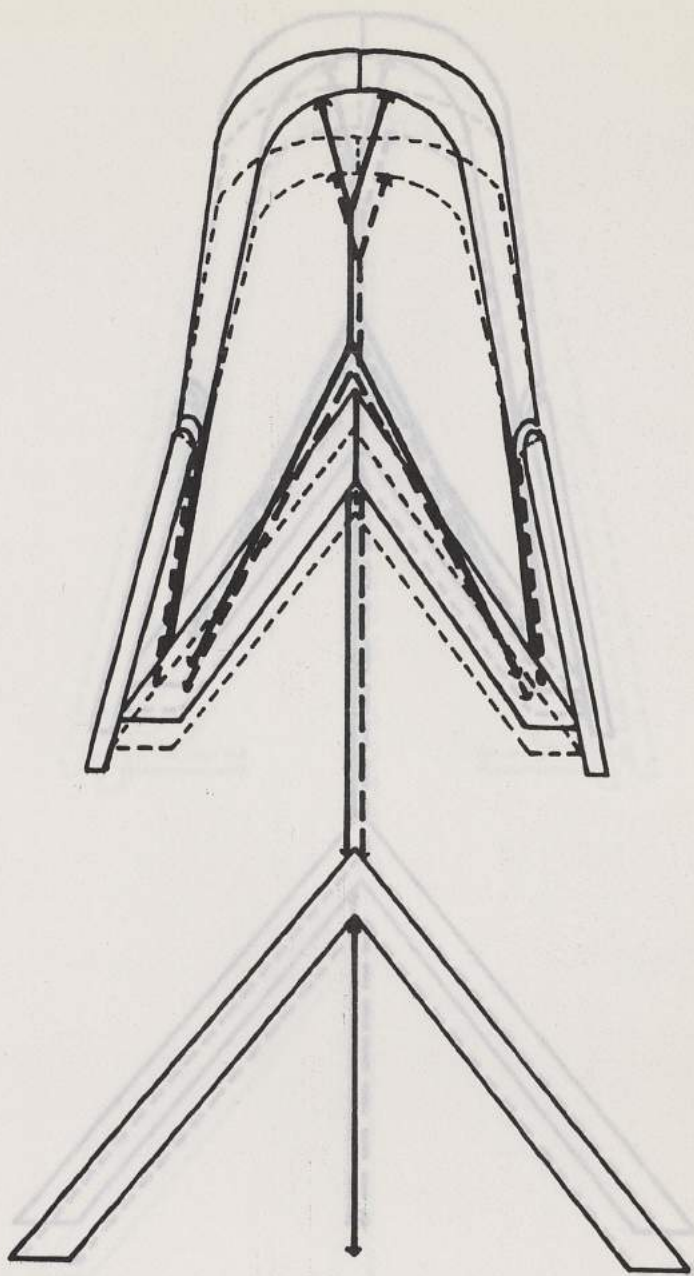


Figure 67 - *Gobio gobio* : vue ventrale schématique de la mandibule, du suspensorium, des barres hyoïdiennes et de la ceinture scapulaire qui montre les effets de la contraction du sternohyoïdien d'une part (traits interrompus), des géniohyoïdiens et des adducteurs de la mandibule d'autre part (traits continus), lorsque l'arc palatin et la ceinture ne peuvent être déplacés. Les annotations sont présentées à la figure 72.

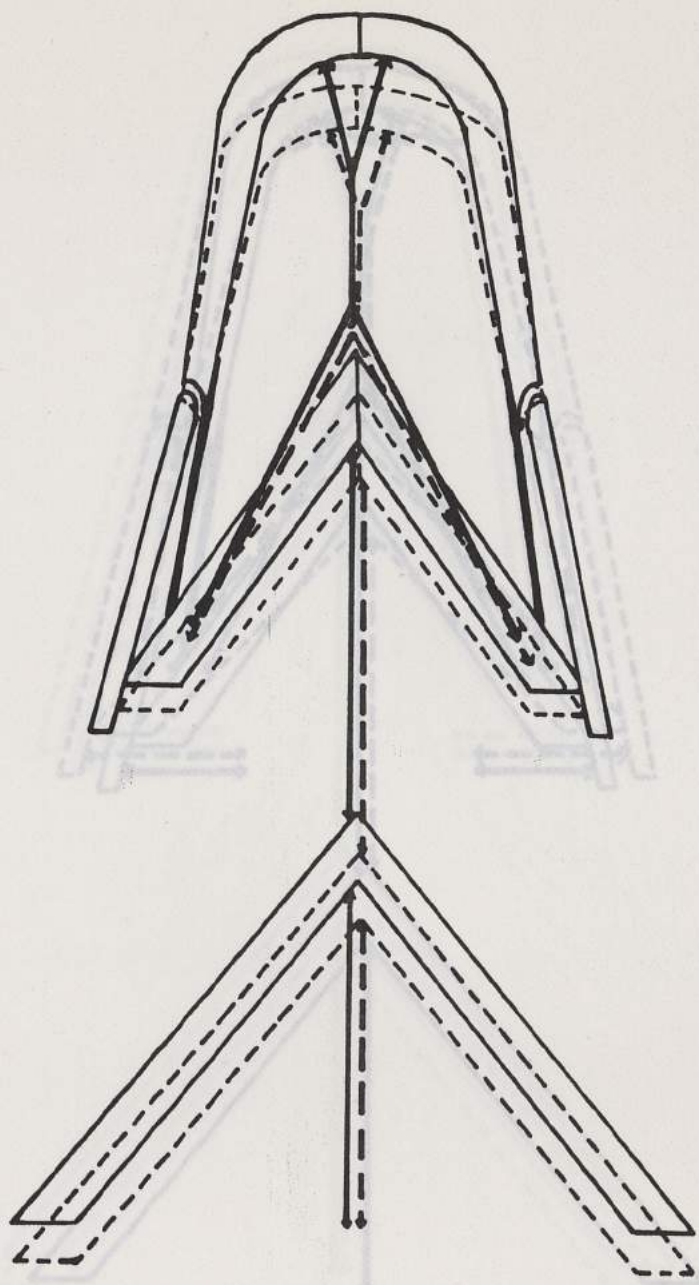


Figure 68 - *Gobio gobio* : même dessin que celui de la figure 67 qui montre les effets de la contraction de la musculature hypaxiale d'une part (traits interrompus), des géniohyoïdiens, du sternohyoïdien et des adducteurs de la mandibule d'autre part (traits continus), lorsque le suspensorium ne peut être déplacé. Les annotations sont présentées à la figure 72.

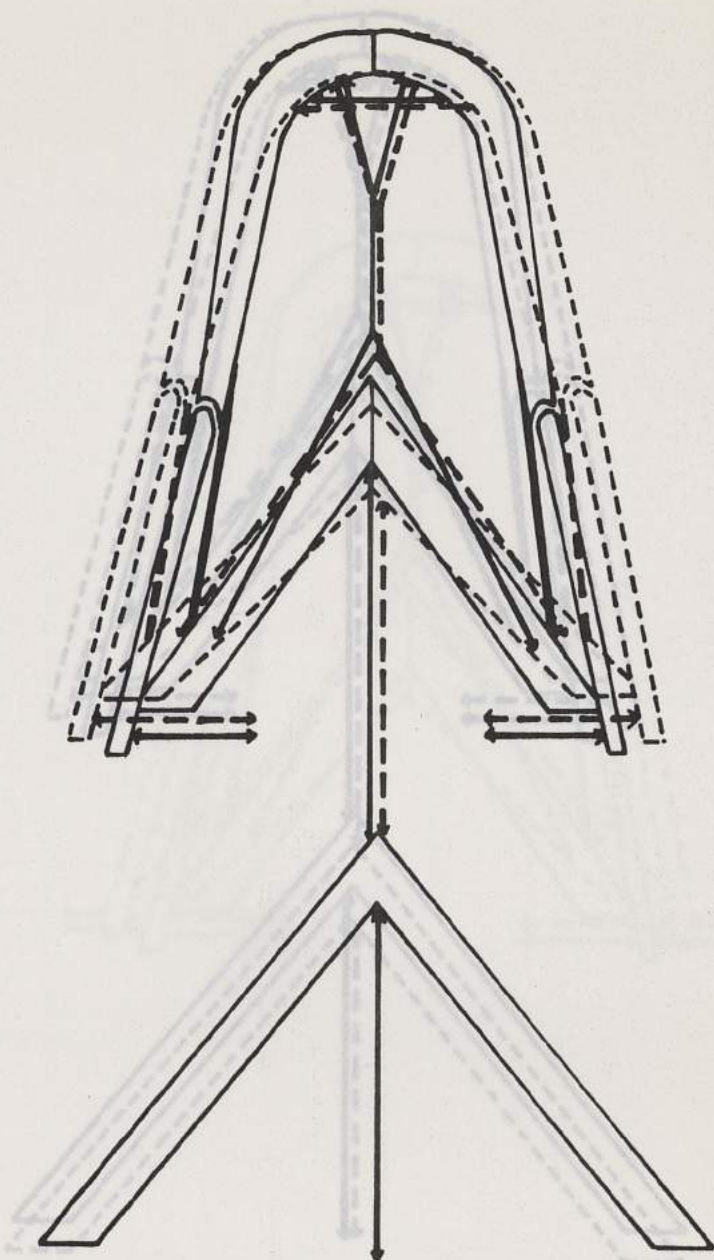


Figure 69 - *Gobio gobio* : même dessin que celui de la figure 67 qui montre les effets de la contraction du sternohyoïdien d'une part (traits interrompus), des géniohyoïdiens et de l'adducteur de l'arc palatin et de l'hyomandibulaire d'autre part (traits continus), lorsque la mandibule et la ceinture scapulaire ne peuvent être déplacées. Les annotations sont présentées à la figure 72.

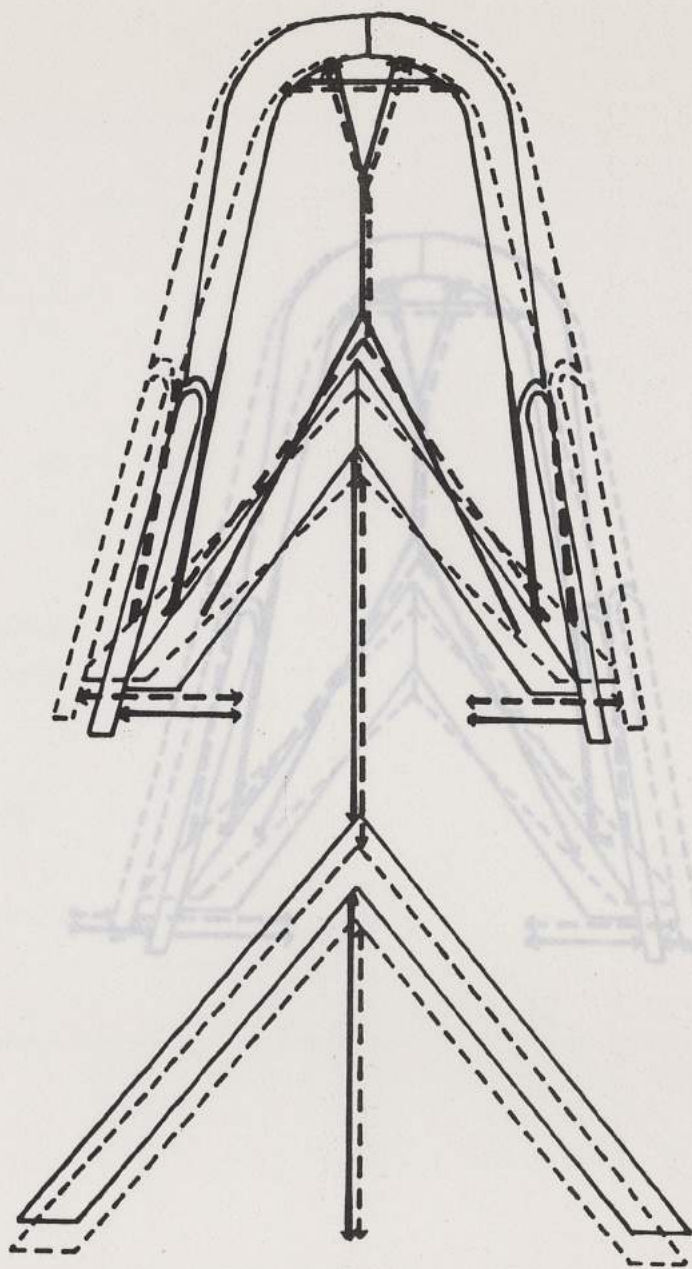


Figure 70 - *Gobio gobio* : même dessin que celui de la figure 67 qui montre les effets de la contraction de la musculature hypaxiale d'une part (traits interrompus), des géniohyoïdiens et de l'adducteur de l'arc palatin et de l'hyomandibulaire d'autre part (traits continus), lorsque la mandibule ne peut être déplacée. Les annotations sont présentées à la figure 72.

Les annotations sont présentées à la figure 72.

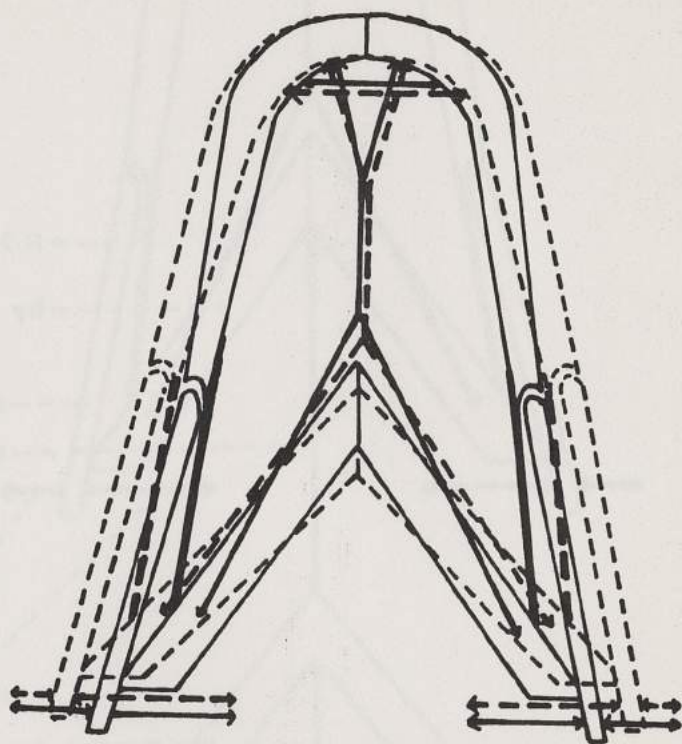


Figure 71 - *Gobio gobio* : vue ventrale schématique de la mandibule, du suspensorium et des barres hyoïdiennes qui montre les effets de la contraction de l'éleveur de l'arc palatin et de l'hyomandibulaire d'une part (traits interrompus), de l'adducteur de l'arc palatin et de l'hyomandibulaire et des géniohyoïdiens d'autre part (traits continus), lorsque la mandibule ne peut être déplacée. Les annotations sont présentées à la figure 72.

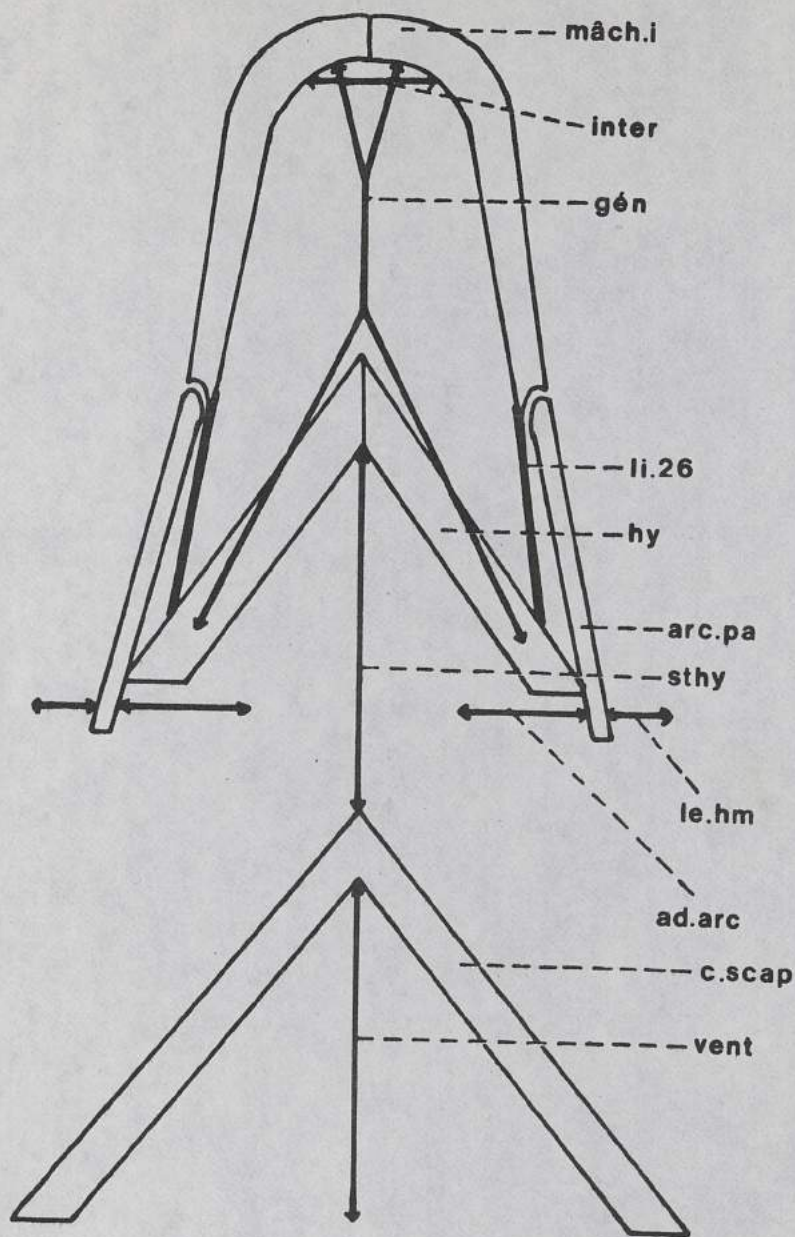


Figure 72 - *Gobio gobio* : même dessin que celui de la figure 67 où sont présentées les annotations des figures 67, 68, 69, 70 et 71.

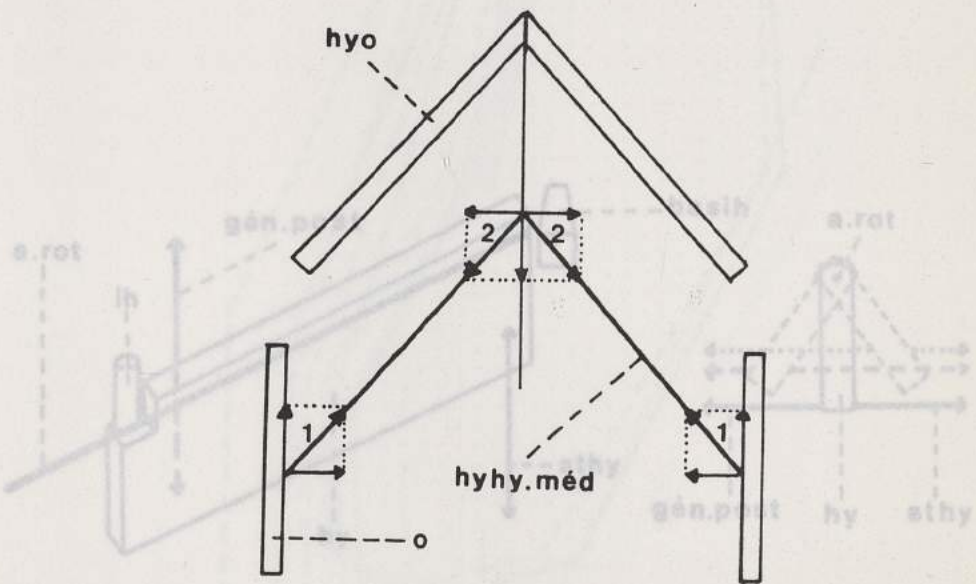


Figure 73 - *Gobio gobio* : vue ventrale schématique des barres hyoïdiennes, des opercules et des hyohyoïdiens médians qui représente la direction des forces exercées par ce dernier, lorsqu'il se contracte: en 1, quand les opercules peuvent être déplacés vers l'intérieur et que les barres hyoïdiennes sont fixes et en 2, quand les opercules sont fixes et que les barres hyoïdiennes peuvent être déplacées vers l'arrière.

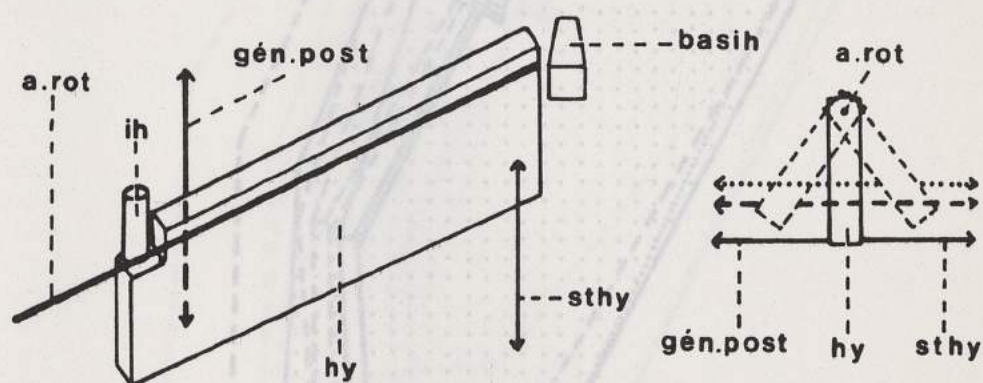


Figure 74 - *Gobio gobio* : vues schématiques, postérieure à gauche et d'une section transversale à droite, d'une barre hyoïdienne qui illustre la rotation de la barre autour d'un axe longitudinal.

Figure 75 - *Gobio gobio* : vues schématiques, postérieure à gauche et d'une section transversale à droite, d'une barre hyoïdienne qui illustre la rotation de la barre autour d'un axe longitudinal. En traits continus et en pointillé, le suspensorium en état d'adduction; en traits interrompus, le suspensorium en état d'abduction. Les annotations sont présentées à la figure 77.

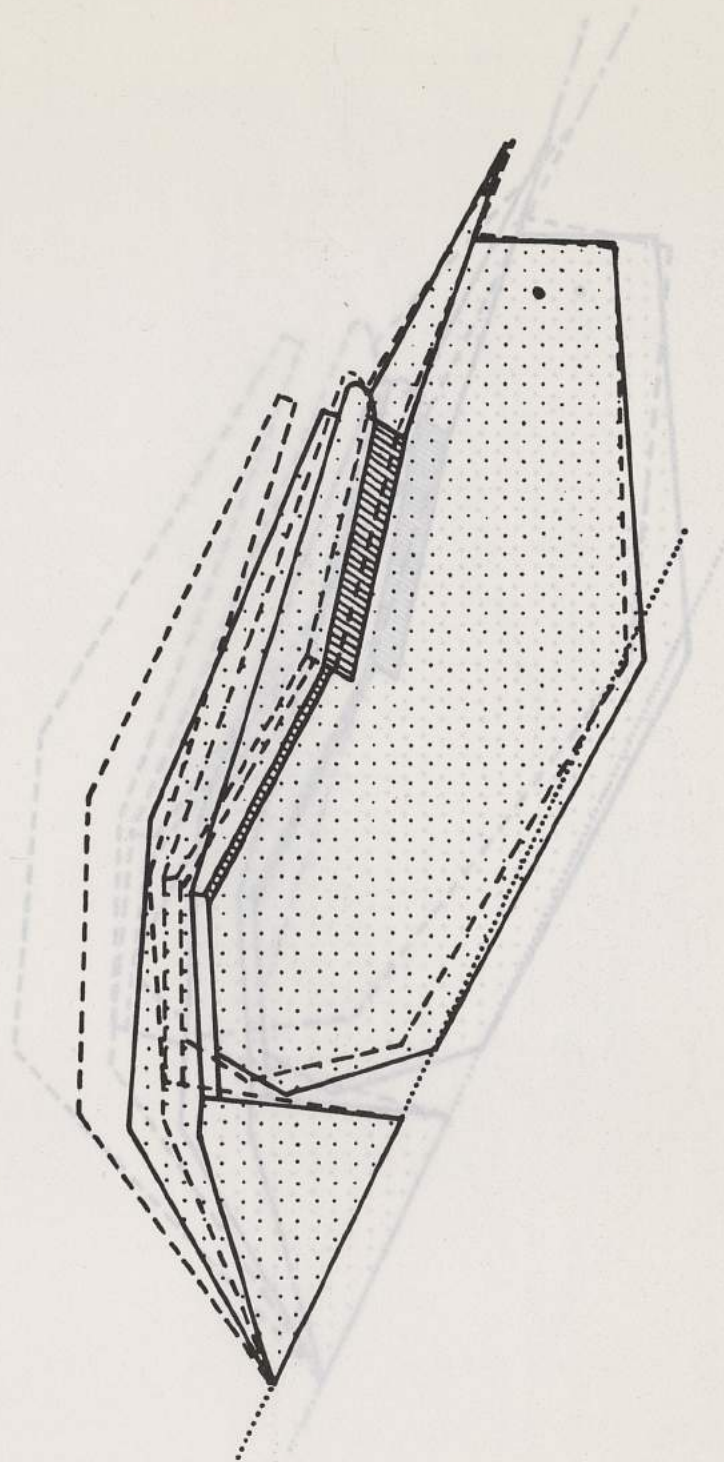


Figure 75 - *Gobio gobio* : vue schématique dorsale de l'unité mécanique squelettique suspensorium. En traits continus et en pointillé, le suspensorium en état d'adduction; en traits interrompus, le suspensorium en état d'abduction. Les annotations sont présentées à la figure 77.

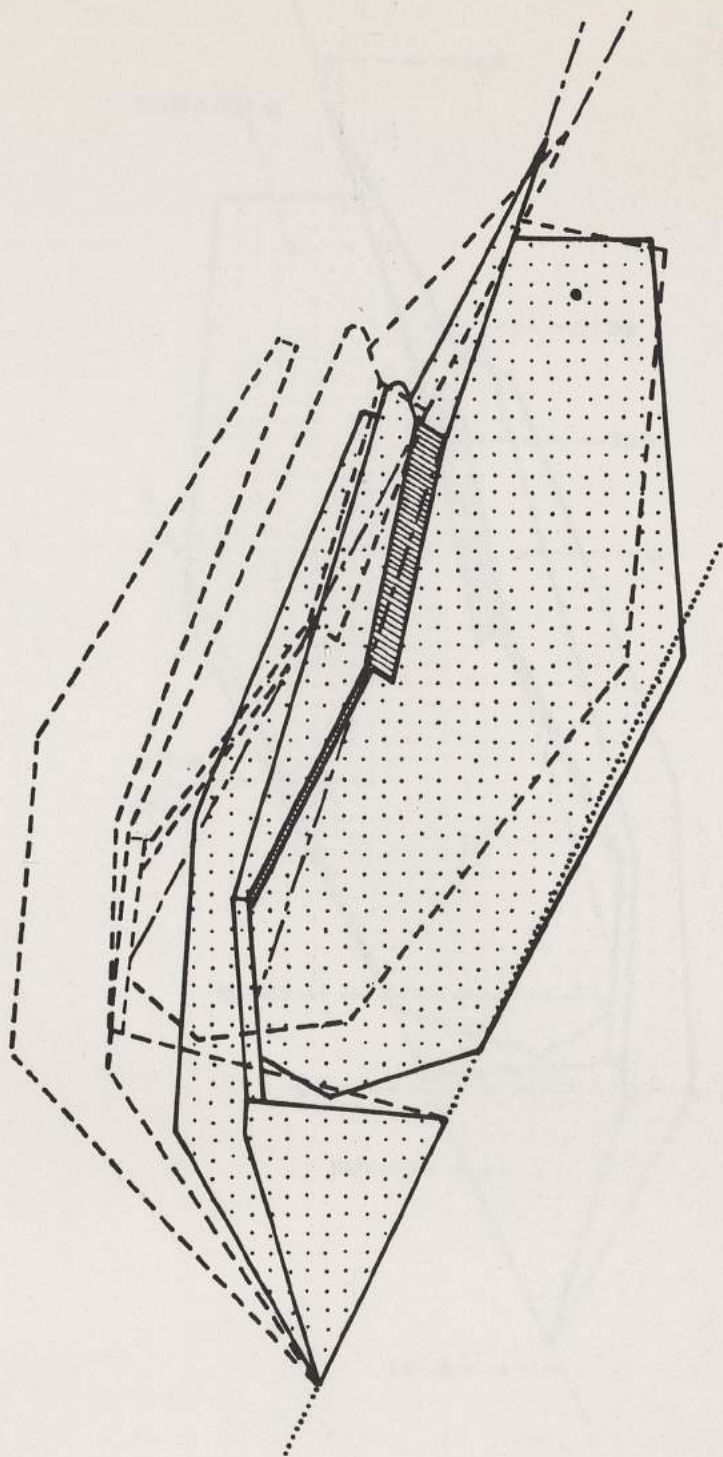


Figure 76 - *Gobio gobio* : même dessin que celui de la figure 75, mais l'abduction du suspensorium est plus importante.
Les annotations sont présentées à la figure 77.

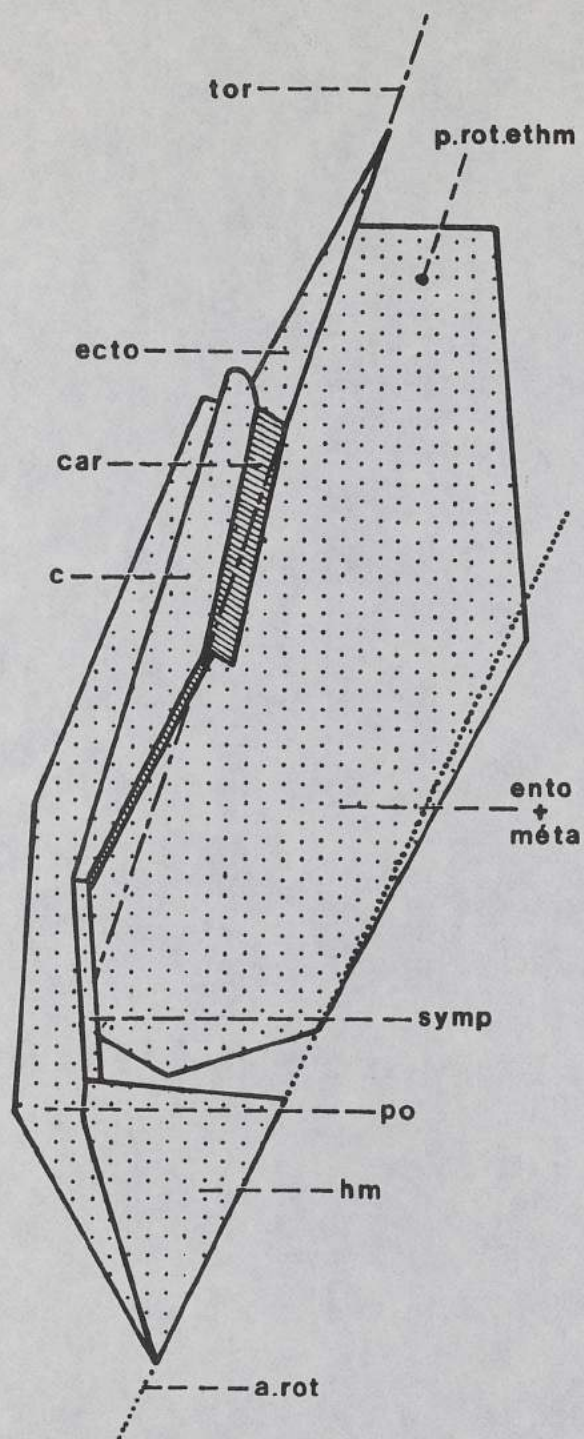


Figure 77 - *Gobio gobio* : vue schématique dorsale de l'unité mécanique squelettique suspensorium où sont présentées les annotations des figures 75 et 76.

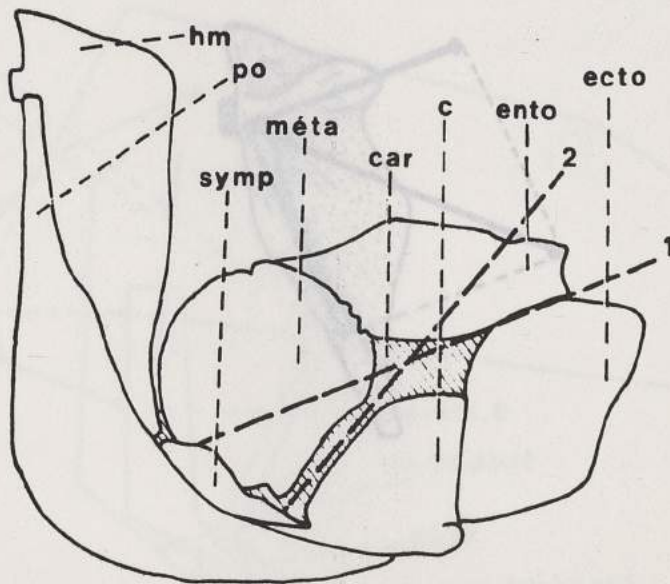


Figure 79 - *Gobio gobio* : vue latérale de l'hyomandibulaire. La force exercée par le deuxième adducteur de la mandibule peut, comme le montrent les flèches, se décomposer en deux forces qui sont orientées suivant les épaississements de l'os.

Figure 78 - *Gobio gobio* : vue latérale du suspensorium. Les zones hachurées représentent le cartilage. Les chiffres 1 et 2 désignent les axes suivant lesquels le suspensorium pourrait plier.

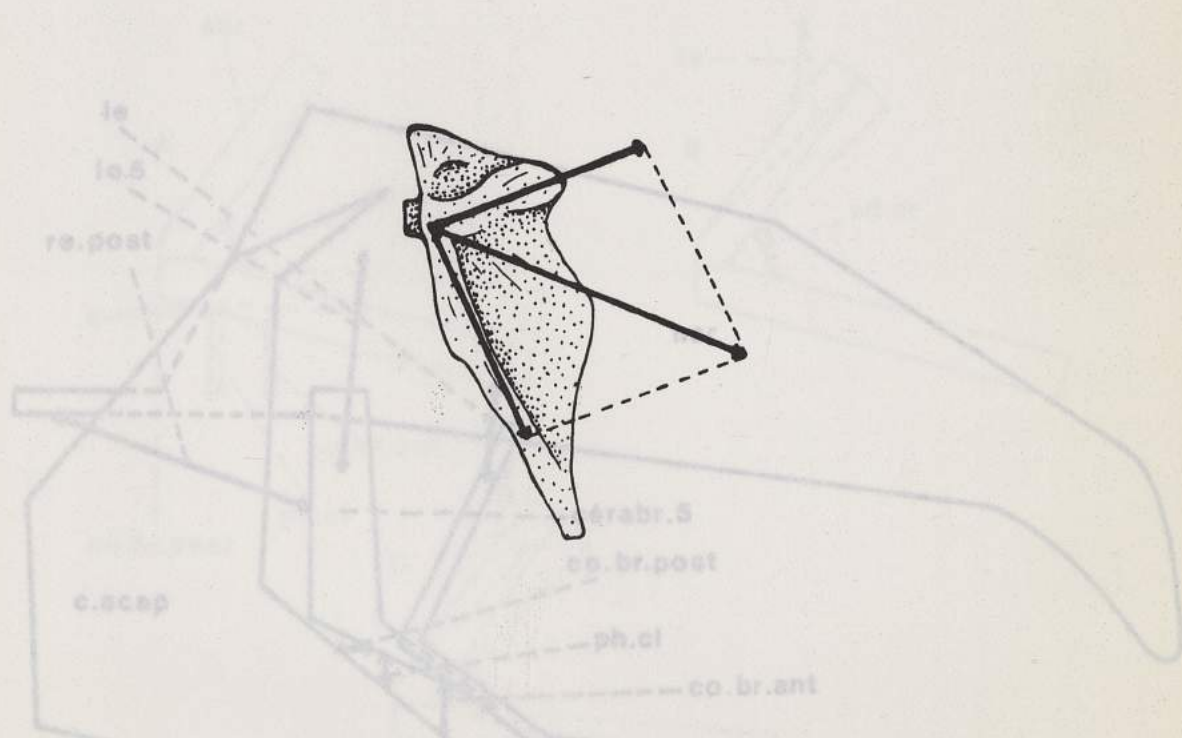


Figure 79 - *Gobio gobio* : vue latérale de l'hyomandibulaire. La force exercée par le deuxième adducteur de la mandibule peut, comme le montrent les flèches, se décomposer en deux forces qui sont orientées suivant les épaisissements de l'os.

Figure 80 - *Gobio gobio* : vue latérale schématique du neurocrâne, de la ceinture scapulaire, de la corbeille branchiale et de la barre hyoïdienne, ainsi que des muscles qui peuvent déplacer la corbeille vers le haut, le bas, l'avant ou l'arrière.

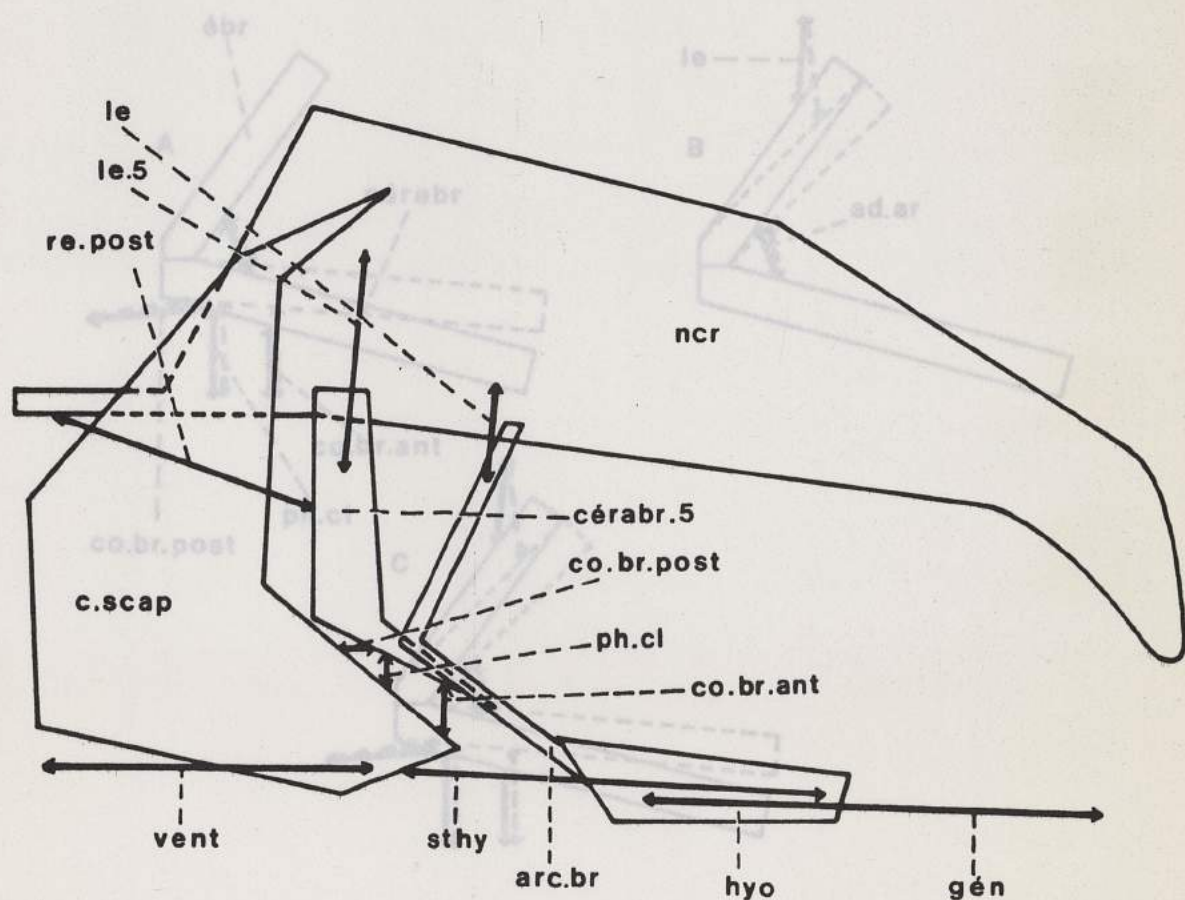


Figure 80 - *Gobio gobio* : vue latérale schématique du neurocrâne, de la ceinture scapulaire, de la corbeille branchiale et de la barre hyoïdienne, ainsi que des muscles qui peuvent déplacer la corbeille vers le haut, le bas, l'avant ou l'arrière.

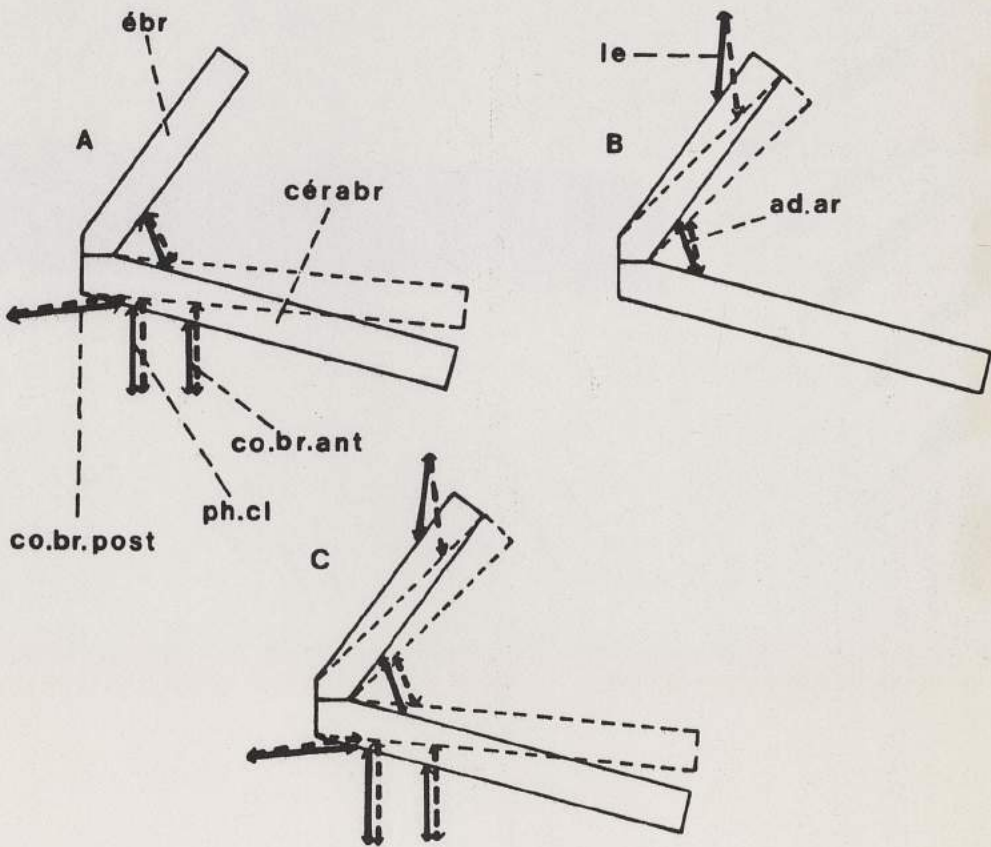


Figure 82 : Vue de l'ensemble du matériel électronique, cinématographique et d'aquariologie.
1 : aquarium expérimental; 2: système de raccord des électrodes à l'appareillage électronique; 3: type de Xaradex; 4 : câbles qui relient les

Figure 81 - *Gobio gobio* : vues latérales schématiques d'un cératobranchial et d'un épibranchial qui montre les effets, dans certaines circonstances, de la contraction d'un adducteur d'un arc branchial sur les pièces auxquelles il est inséré. synchronisation des films et des enregistrements électromyographiques.

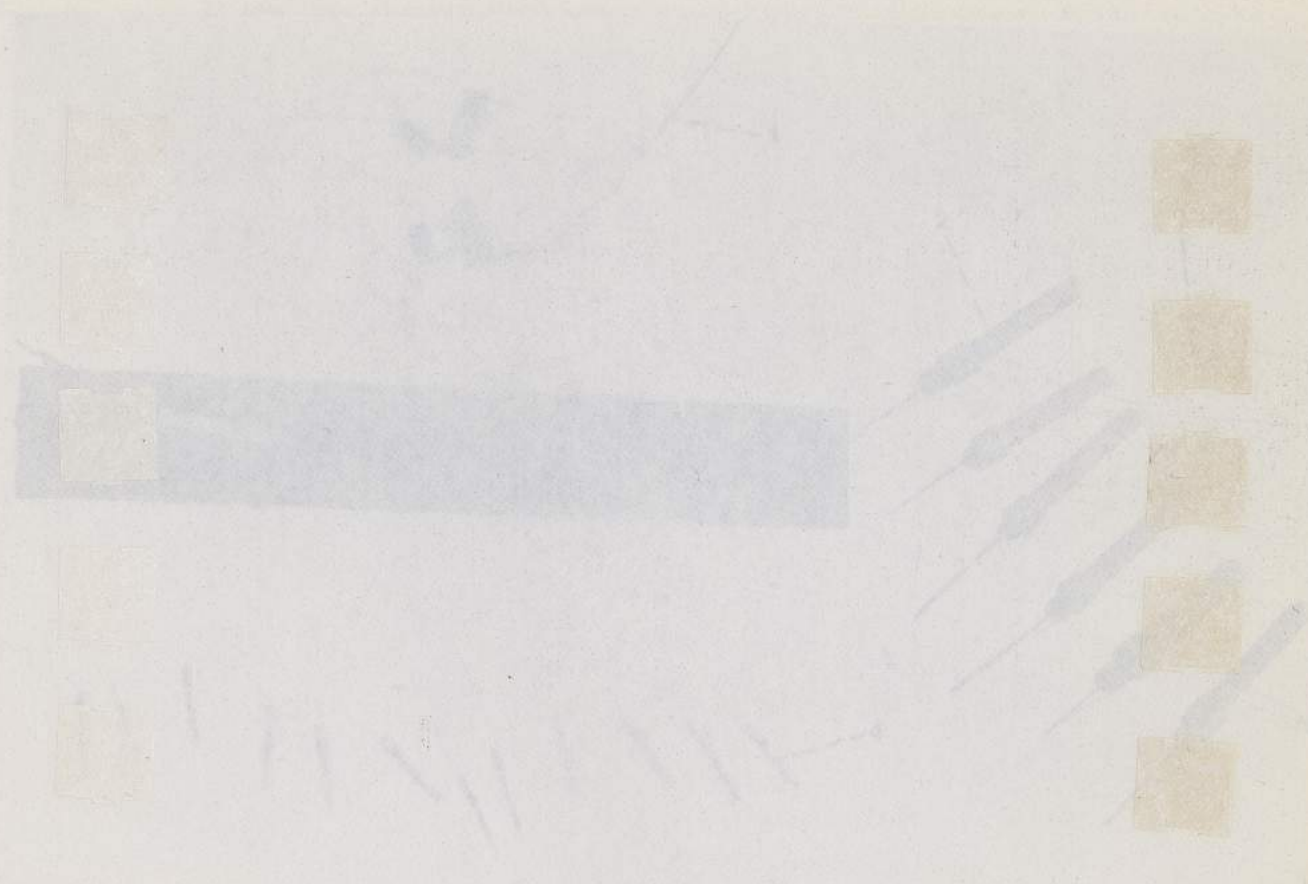


Figure 82 : Vue de l'ensemble du matériel électronique, cinématographique et d'aquariologie.
1 : aquarium expérimental; 2: système de raccord des électrodes à l'appareillage électronique;
3 : cage de Faraday; 4 : câbles qui relient les électrodes aux préamplificateurs; 5 : préamplificateurs; 6 : oscilloscope; 7 : amplificateurs; 8 : papier d'enregistrement; 9 : appareil de synchronisation; 10 : caméra; 11 : système de refroidissement; 12 : câbles de synchronisation des films et des enregistrements électromyographiques.

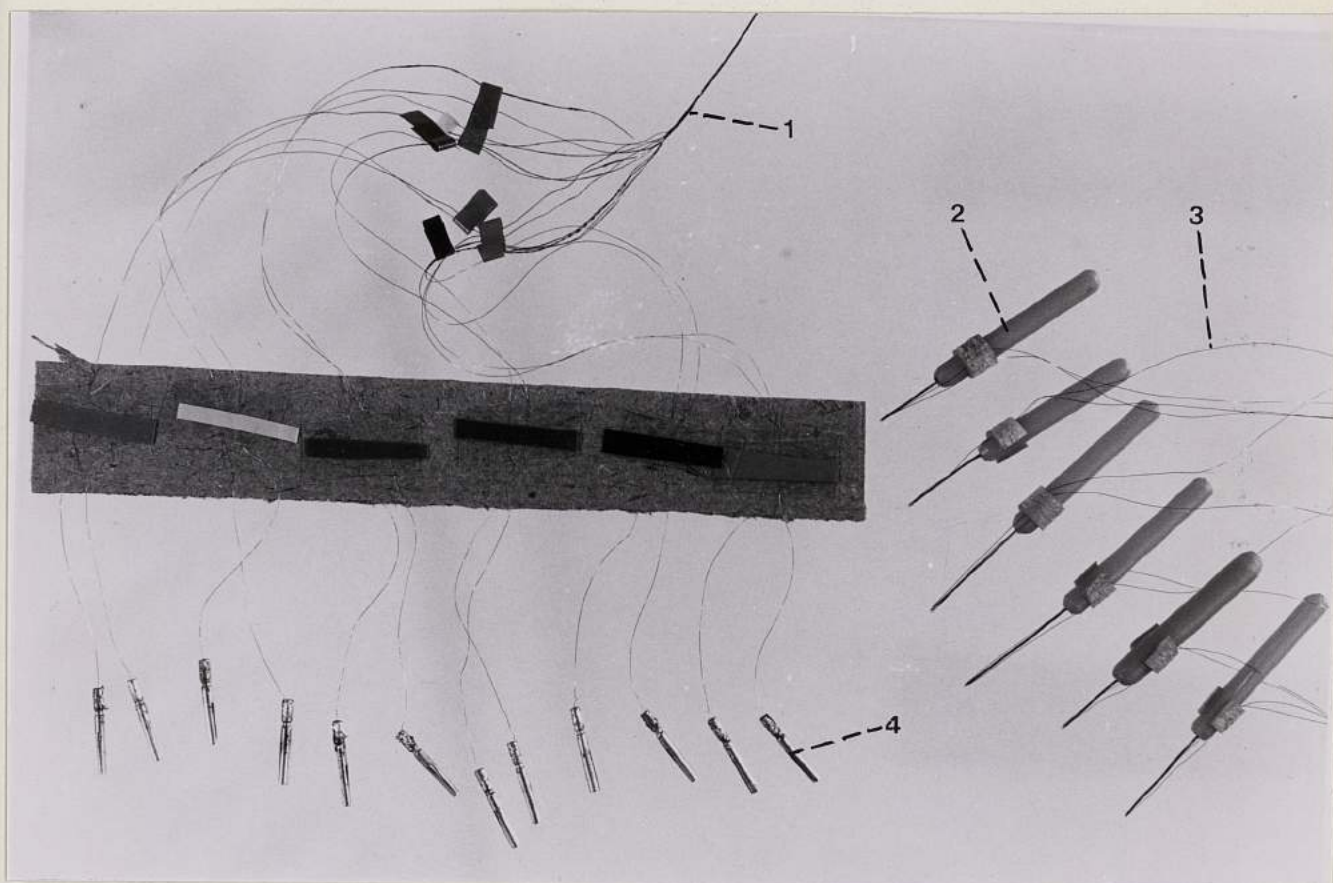


Figure 83 : Vues des extrémités du câble des électrodes.
 1 : câble constitué par tous les fils des électrodes collés les uns aux autres;
 2 : porte-électrodes;
 3 : fil d'une électrode;
 4 : fiche de raccord aux appareils électroniques.



Figure 85 : Schéma qui illustre le jeu de miroirs mis au point à l'Université de Leiden pour filmer simultanément la vue latérale et la vue ventrale d'un poisson en utilisant la plus grande surface possible de pellicule.

Figure 84 - *Leuciscus leuciscus* : radiographie qui permet le contrôle de l'implantation des électrodes. Les deux premiers chiffres représentent le numéro d'ordre du poisson, les suivants la date.

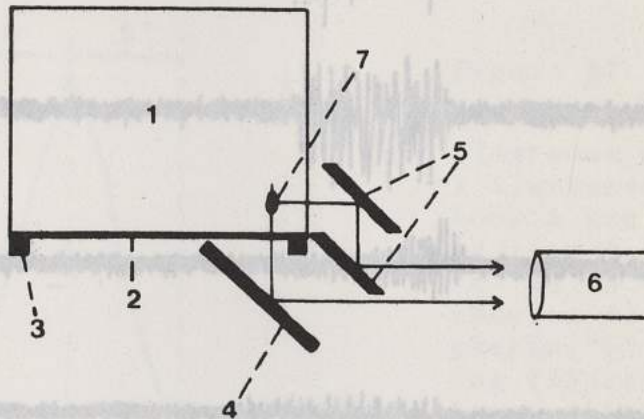


Figure 85 : Schéma qui illustre le jeu de miroirs mis au point à l'Université de Leiden pour filmer simultanément la vue latérale et la vue ventrale d'un poisson en utilisant la plus grande surface possible de pellicule.

1 : aquarium; 2 : fond de l'aquarium; 3 : support de l'aquarium; 4 : grand miroir ventral; 5 : miroirs qui rapprochent la vue latérale de la vue ventrale; 6 : caméra; 7 : poisson.

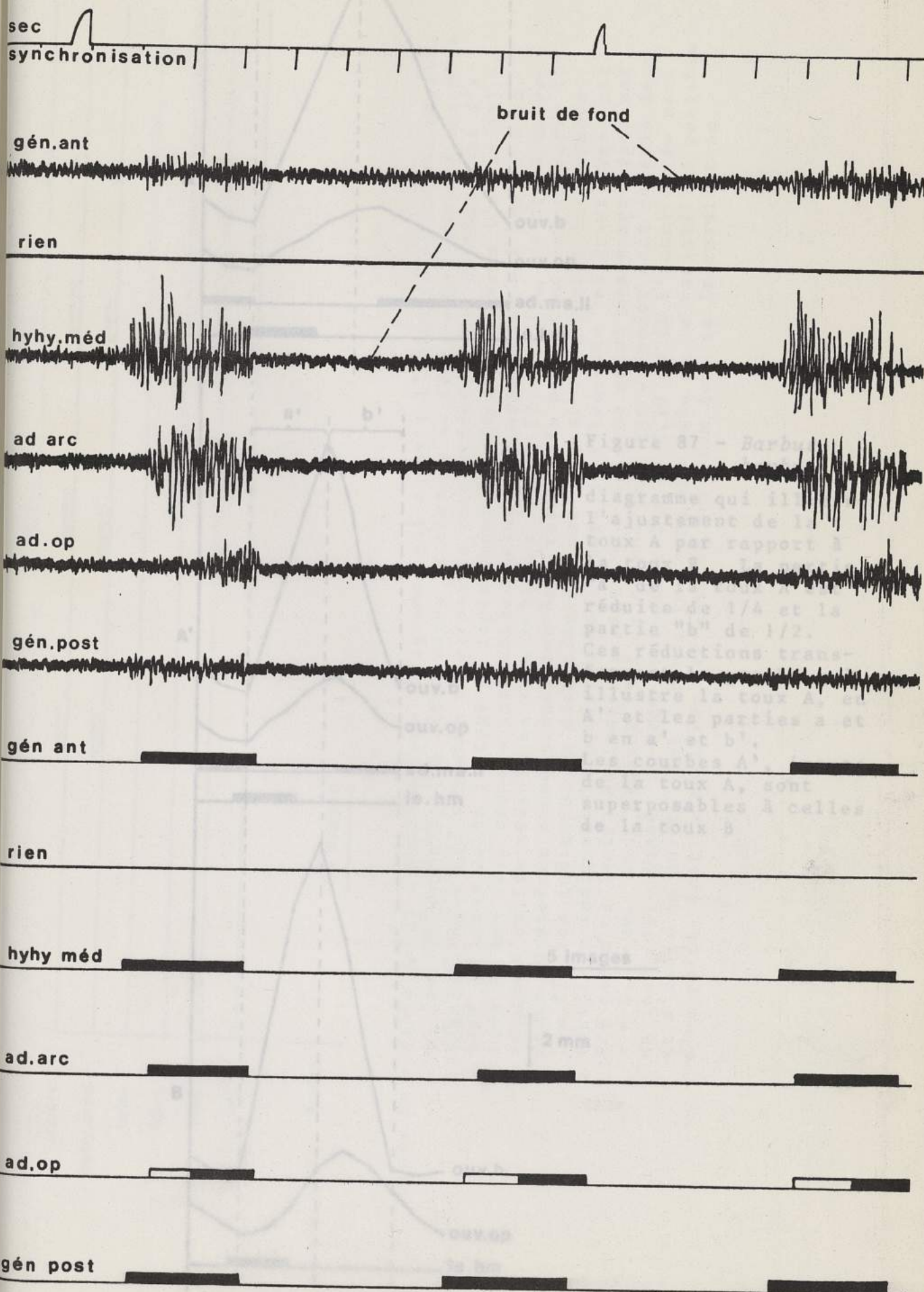


Figure 86 - *Barbus barbus* : diagramme qui montre, en haut, un enregistrement électromyographique et, en bas, la représentation schématique de l'activité des muscles enregistrés.

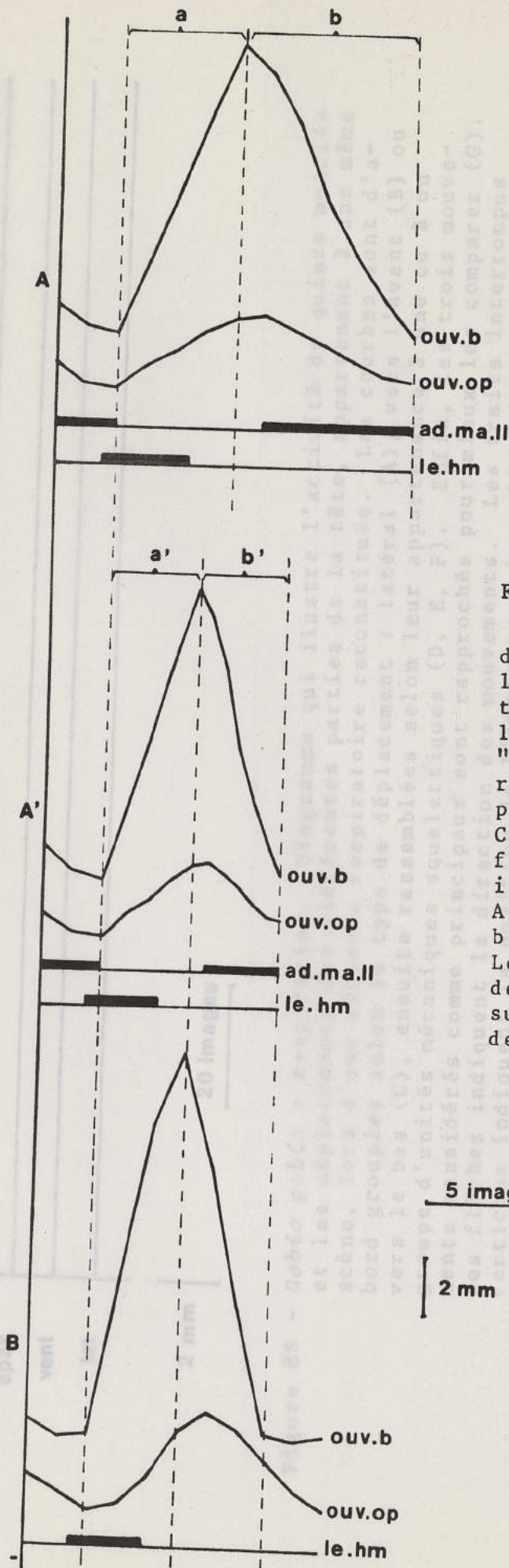
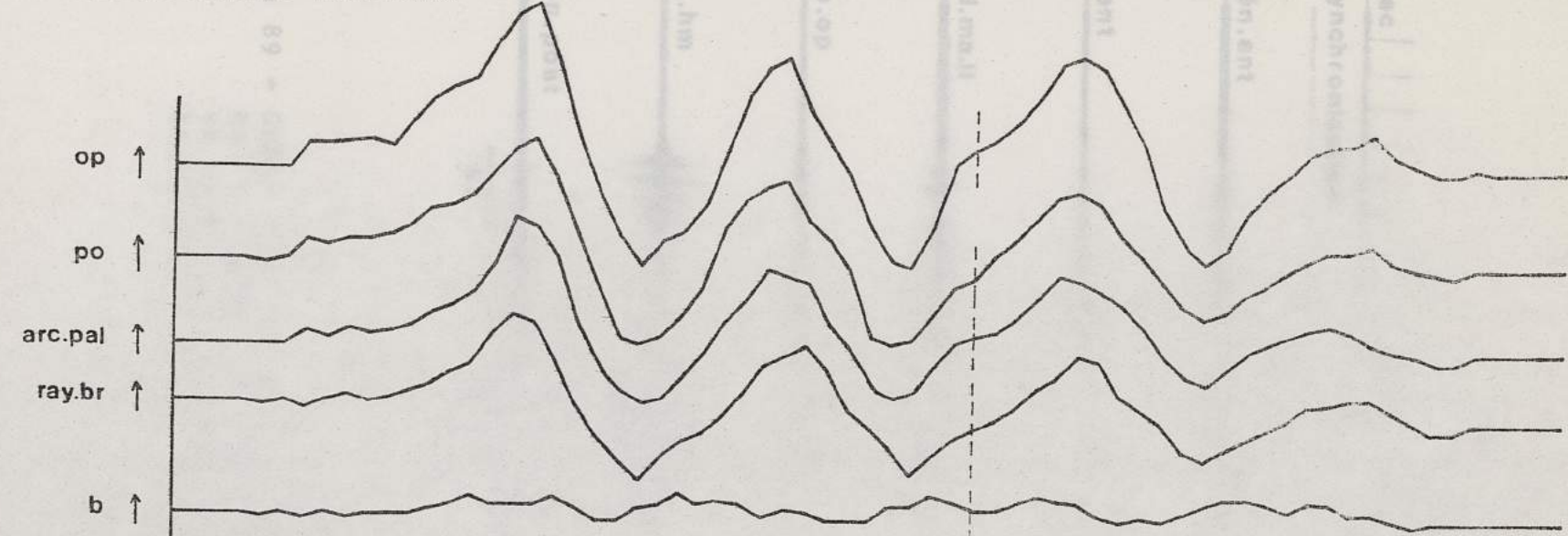


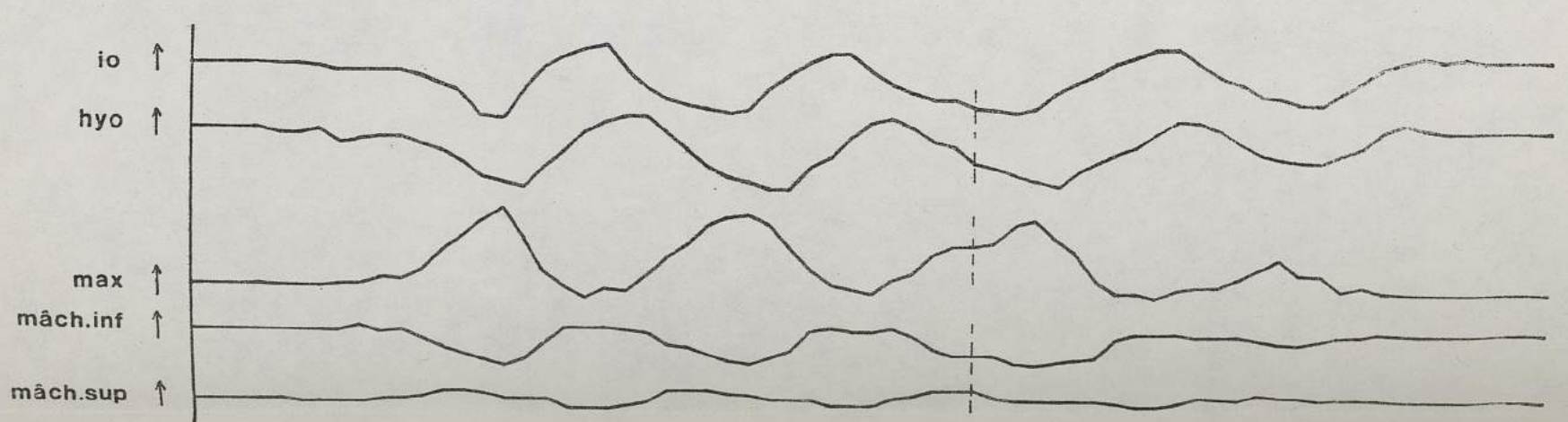
Figure 87 - *Barbus barbus* :

diagramme qui illustre l'ajustement de la toux A par rapport à la toux B. La partie "a" de la toux A est réduite de 1/4 et la partie "b" de 1/2. Ces réductions transforment le graphe qui illustre la toux A, en A' et les parties a et b en a' et b'. Les courbes A', issues de la toux A, sont superposables à celles de la toux B

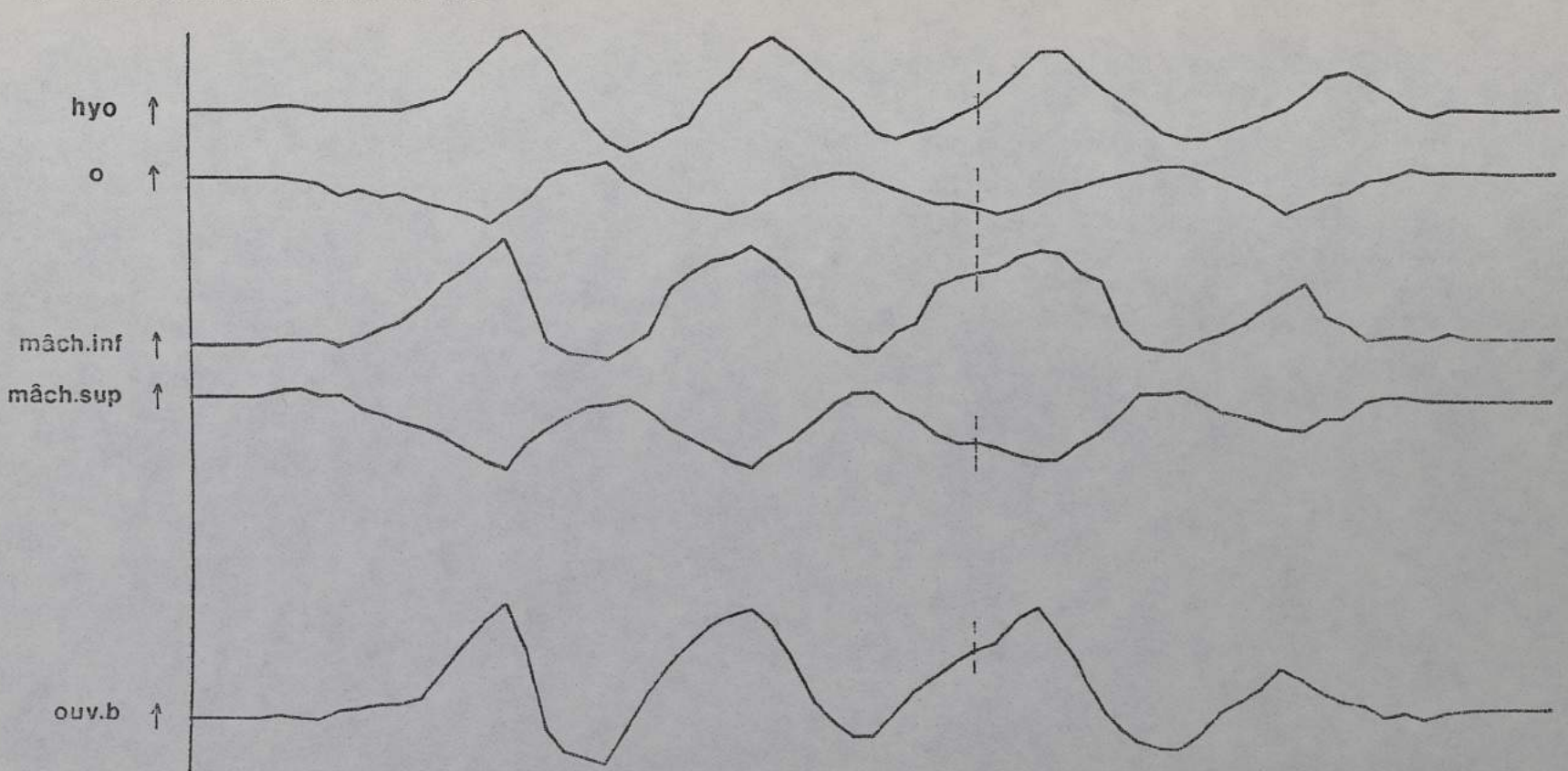
A DEPLACEMENTS LATERAUX



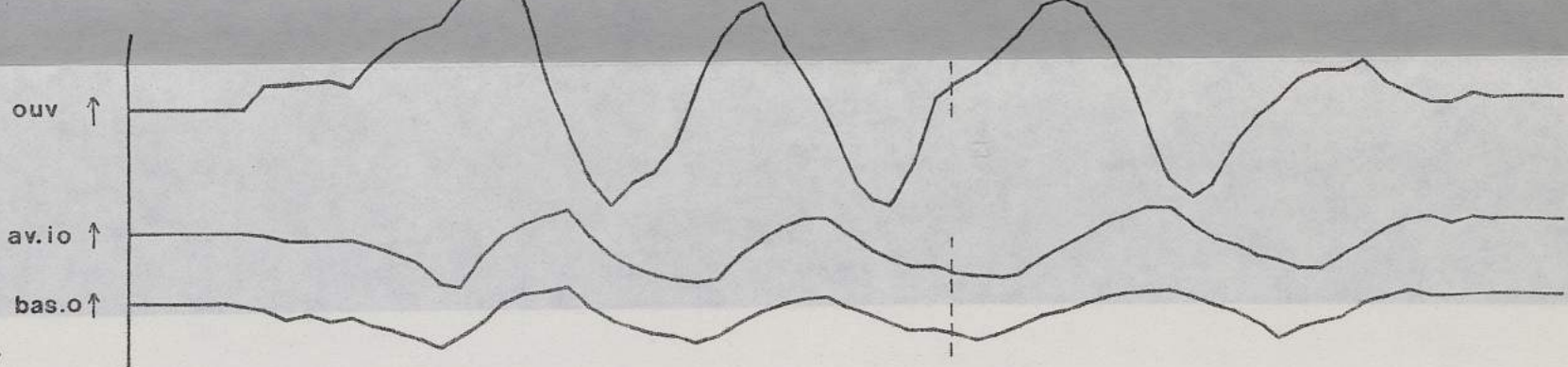
B DEPLACEMENTS VERS L'AVANT



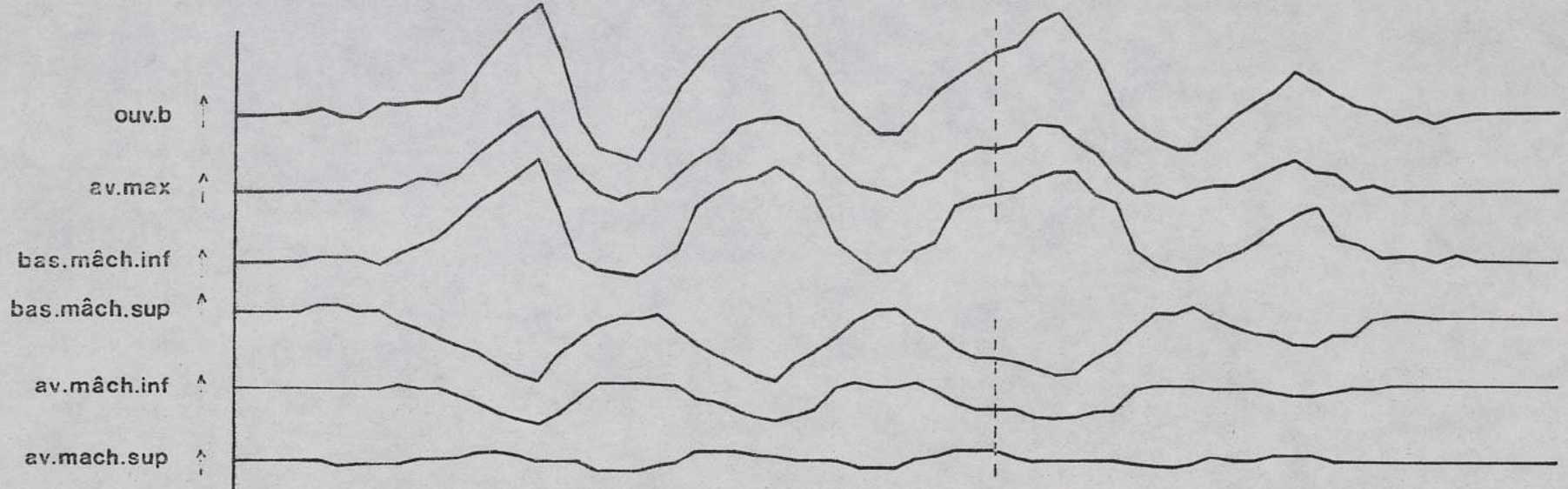
C DEPLACEMENTS VERS LE BAS



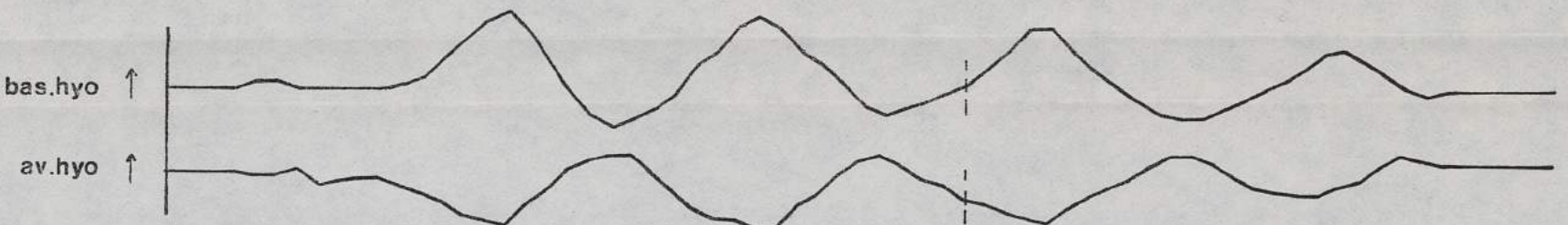
D DEPLACEMENTS DE L'OPERCULE



E DEPLACEMENTS DES MACHOIRES



F DEPLACEMENTS DE L'ARC HYOIDIEN



G PRINCIPAUX DEPLACEMENTS

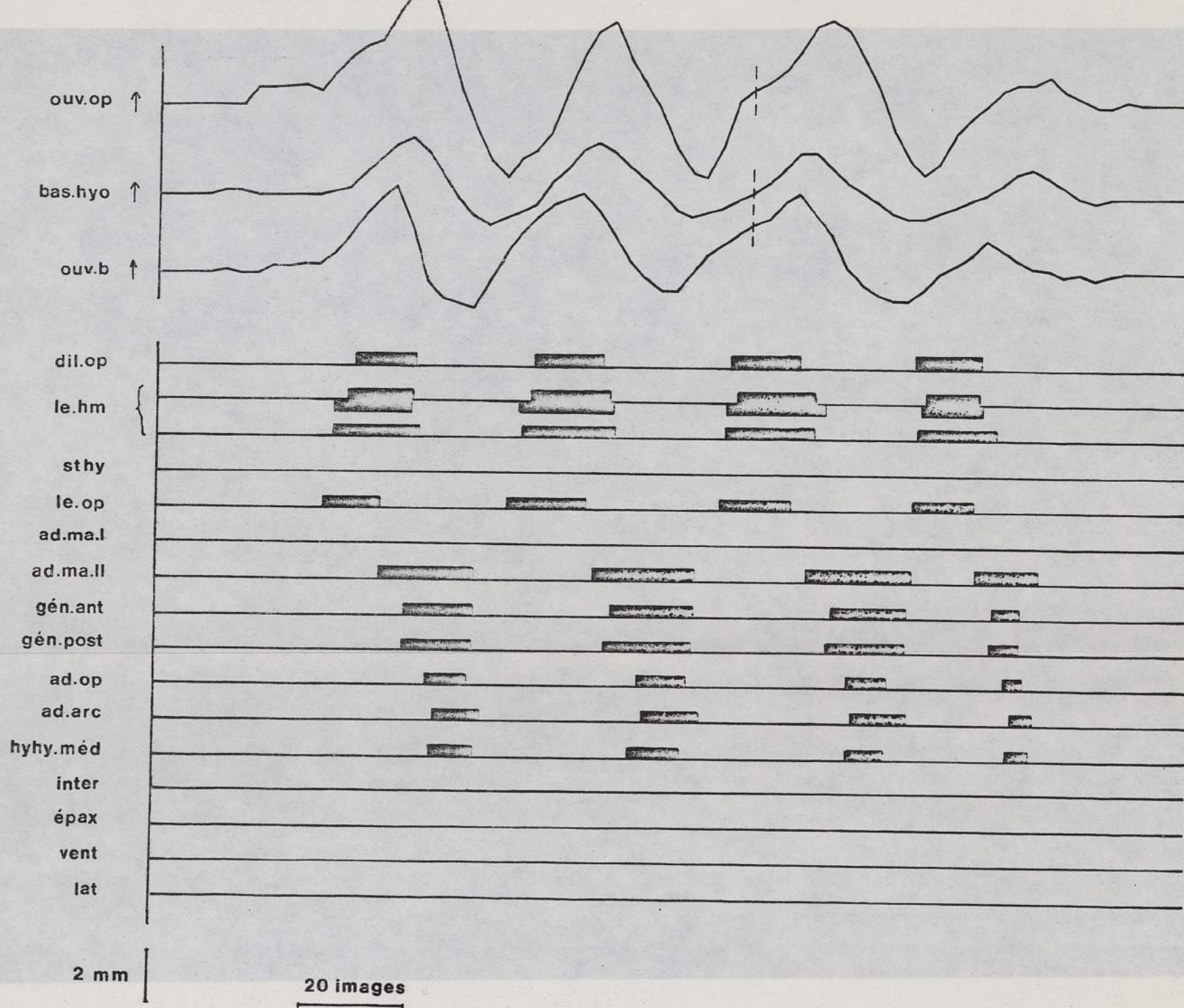


Figure 88 - *Gobio gobio* : respiration. Diagramme qui illustre l'activité de quinze muscles et les déplacements des différentes parties de la tête, appartenant à une même scène, lors d'une séquence respiratoire reconstituée. Les courbes sont d'abord groupées selon le type de déplacement : latéral (A), vers l'avant (B) ou vers le bas (C), ensuite rassemblées selon leur appartenance à une ou à un groupe d'unités mécaniques squelettiques (D, E, F). Enfin, les trois mouvements considérés comme principaux sont rapprochés pour mieux les comparer (G). Les flèches indiquent la direction des mouvements. Les traits interrompus verticaux indiquent la position de l'image pour laquelle les écart-types ont été calculés (voir fascicule 1, page 104). Le plus grand des écart-types est $\sigma = 0,14$ mm. Pour obtenir 95 % de chance pour que un point soit compris dans un intervalle donné, il faut considérer 2σ ou 0,28 mm (à l'échelle) de part et d'autre du point. Cet intervalle donne une idée de la variabilité possible d'un point, dont la position est mesurée sur film lors de la respiration.

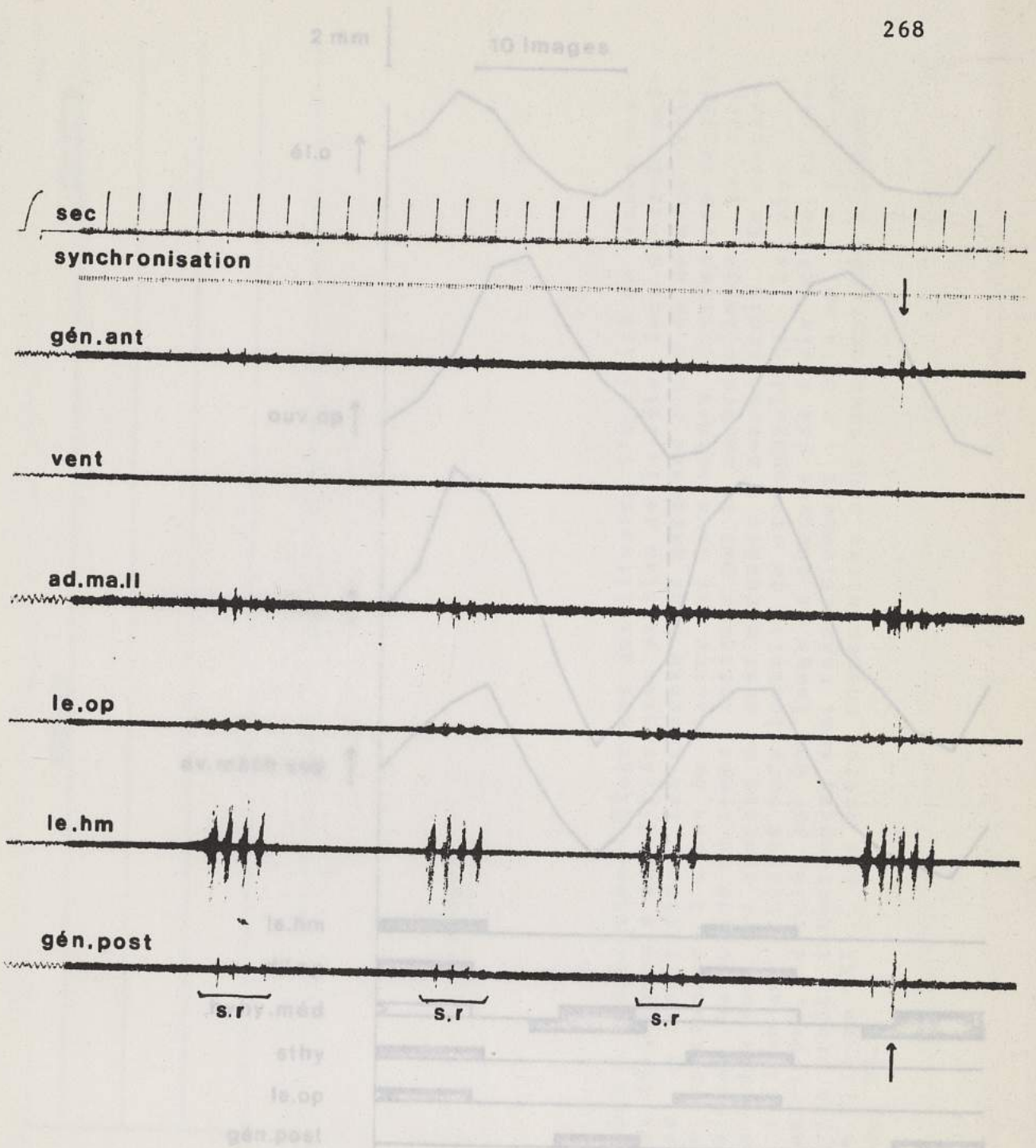


Figure 89 - *Gobio gobio* : Enregistrement électromyographique qui illustre la succession des périodes d'activité respiratoire et d'inactivité de six muscles. Les flèches indiquent une toux.

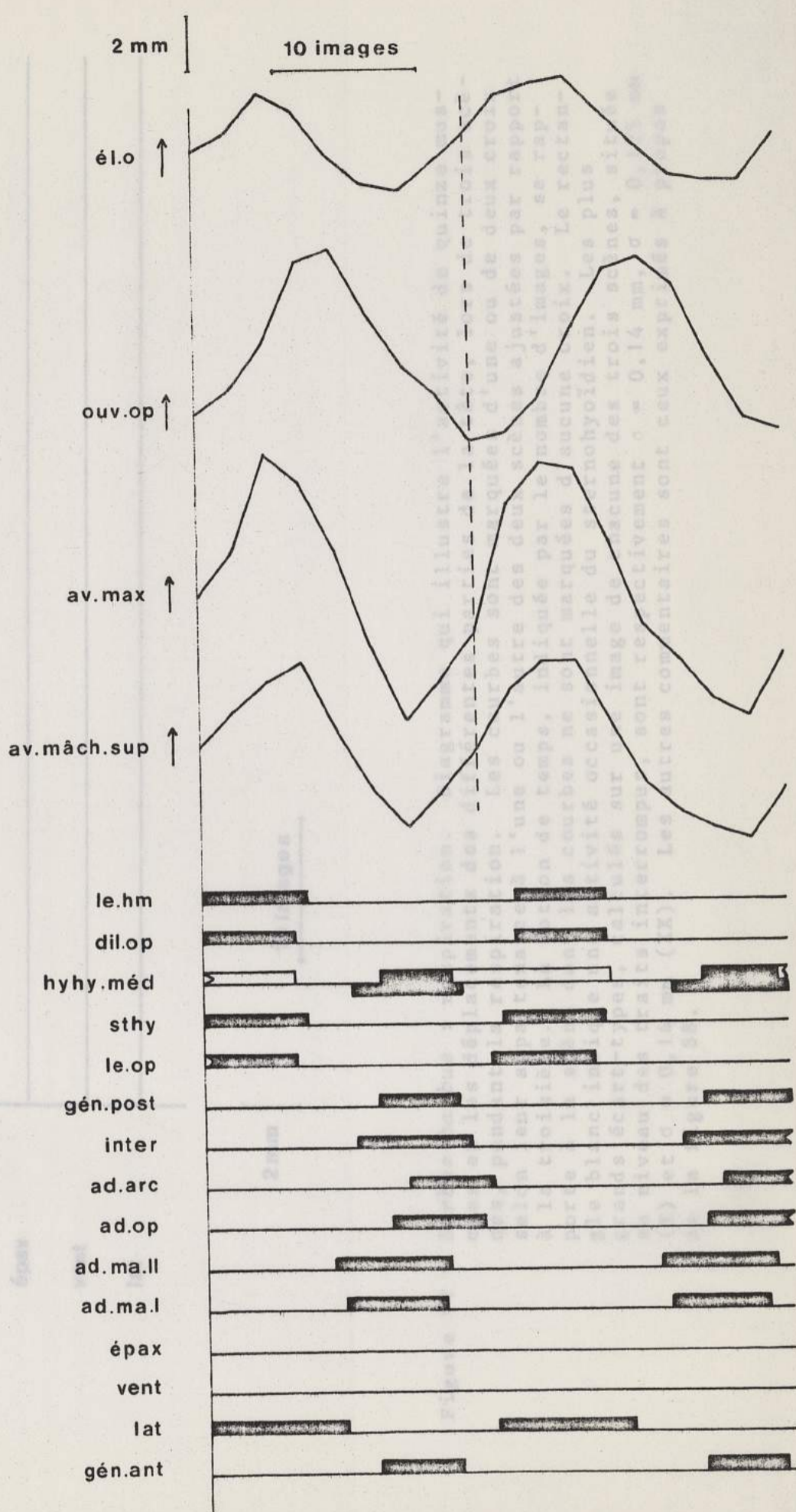
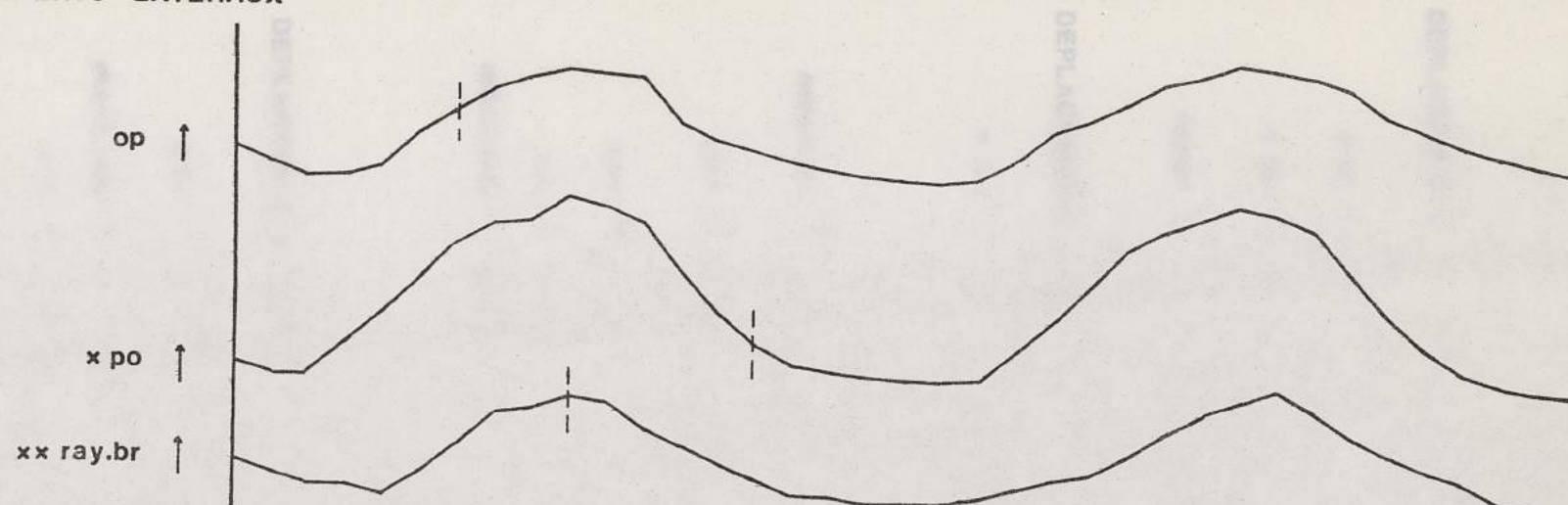
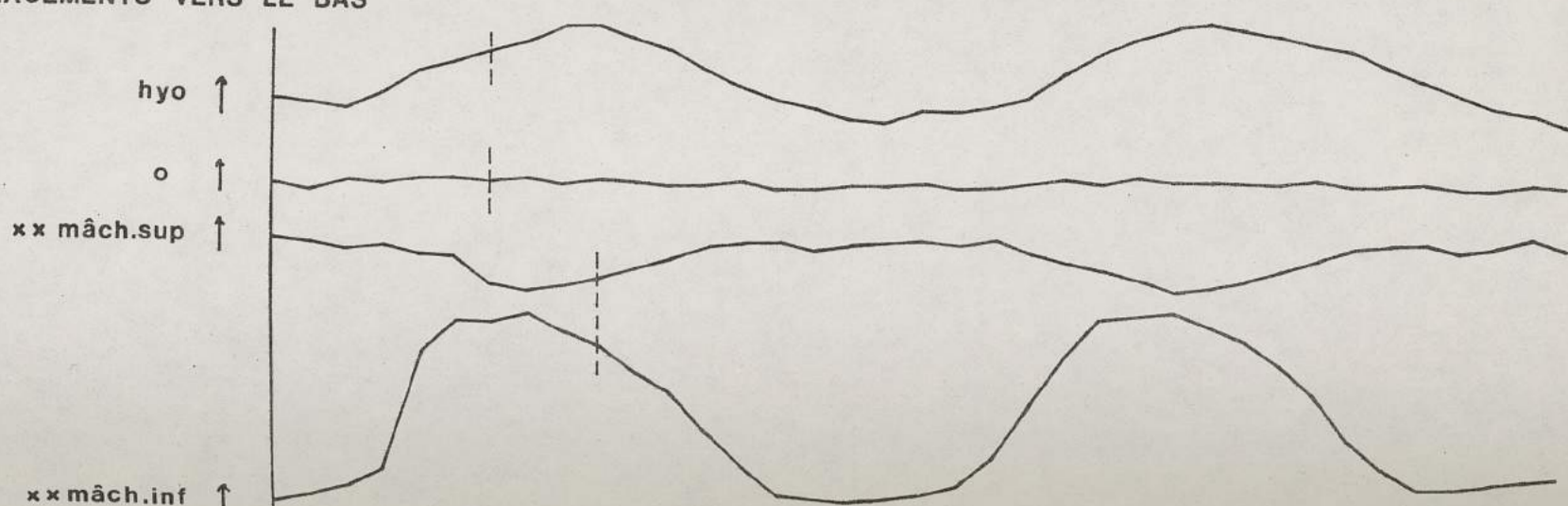


Figure 90 - *Gobio gobio* : respiration (CO_2).
 Diagramme qui illustre l'activité de quinze muscles et quelques déplacements de parties de la tête, pendant la respiration en milieu à taux élevé de CO_2 . Les rectangles blancs indiquent une activité occasionnelle du muscle hyoïdien médian. Le plus grand écart-type, pour une image choisie, est $\sigma = 0,14$ mm (voir commentaires de la figure 88).

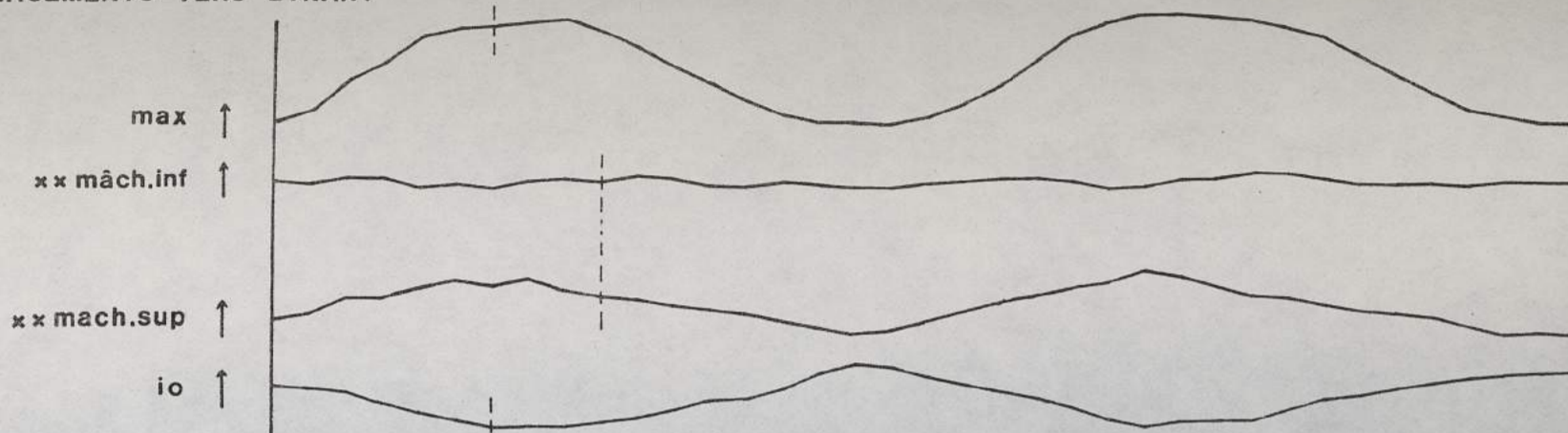
A DEPLACEMENTS LATERAUX



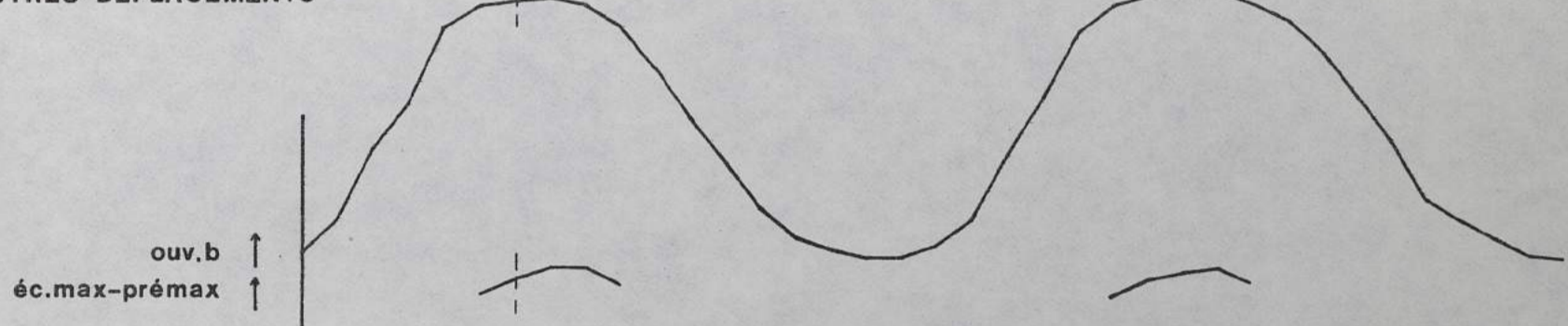
B DEPLACEMENTS VERS LE BAS



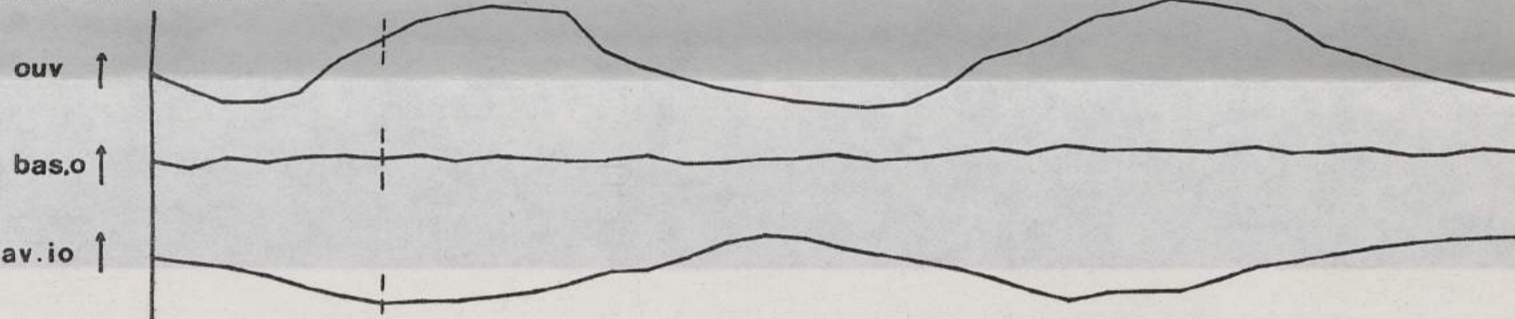
C DEPLACEMENTS VERS L'AVANT



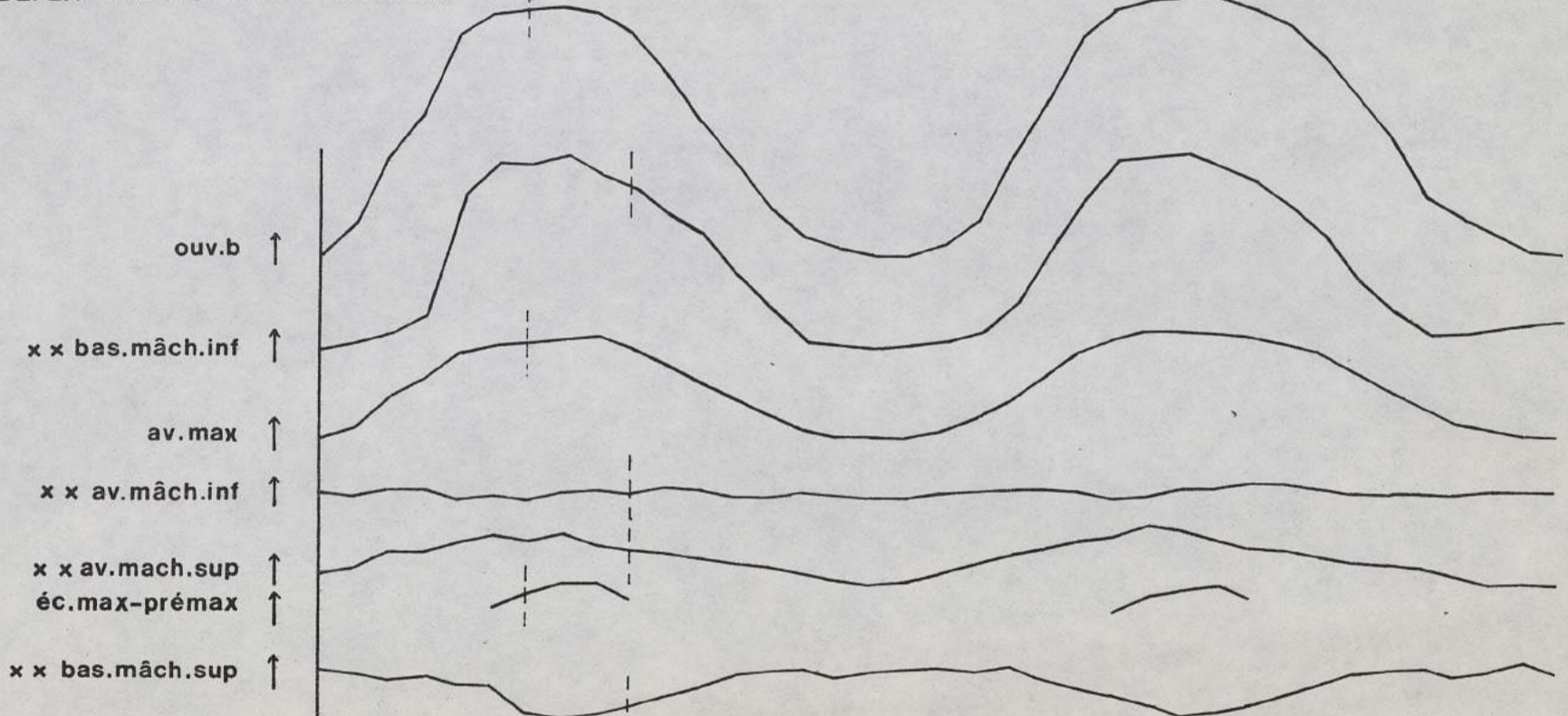
D AUTRES DEPLACEMENTS



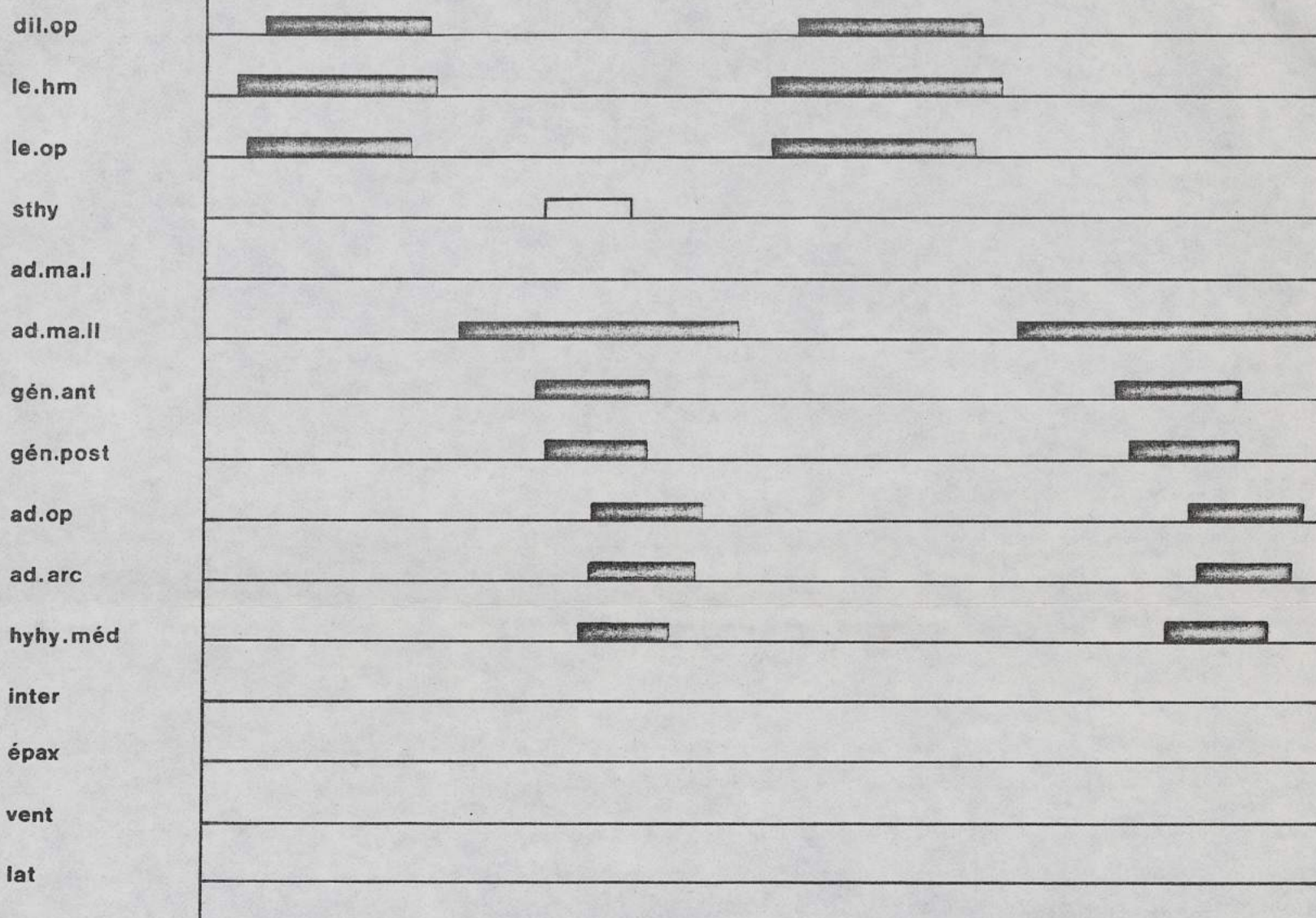
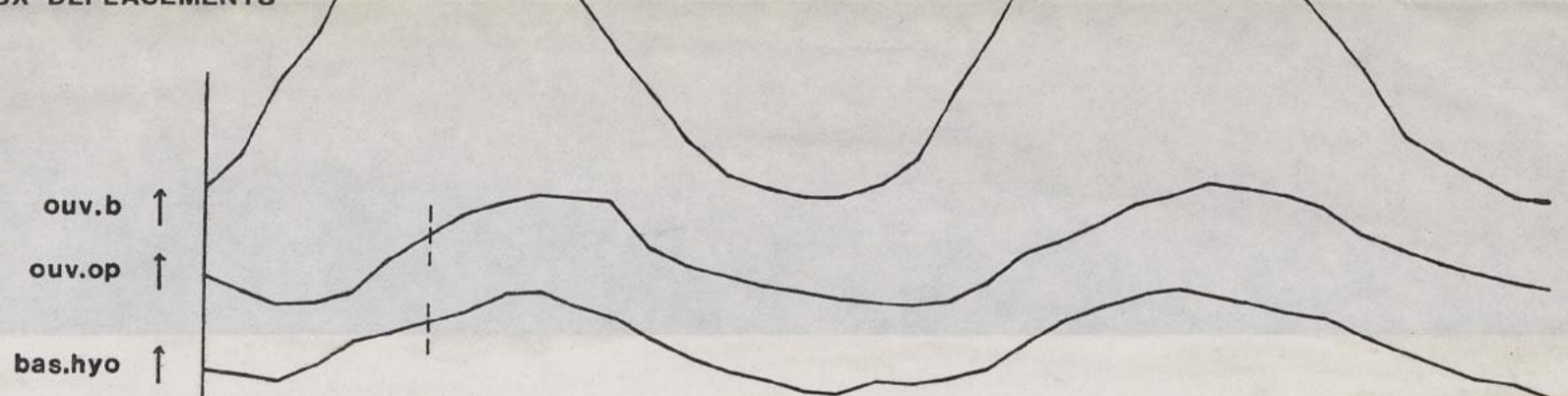
E DEPLACEMENTS DE L'OPERCULE



F DEPLACEMENTS DES MACHOIRES

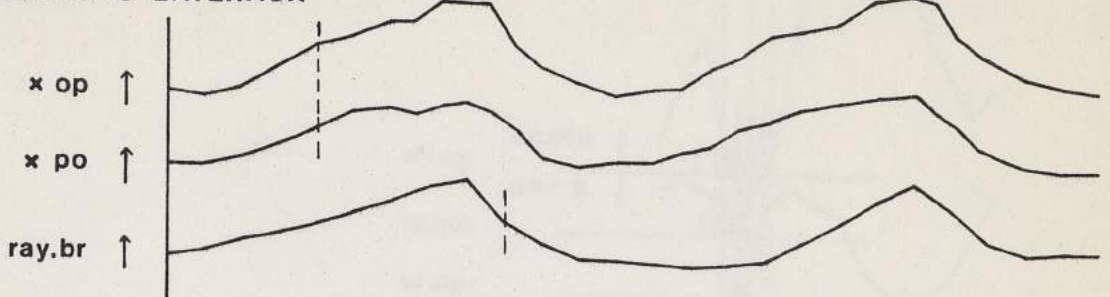
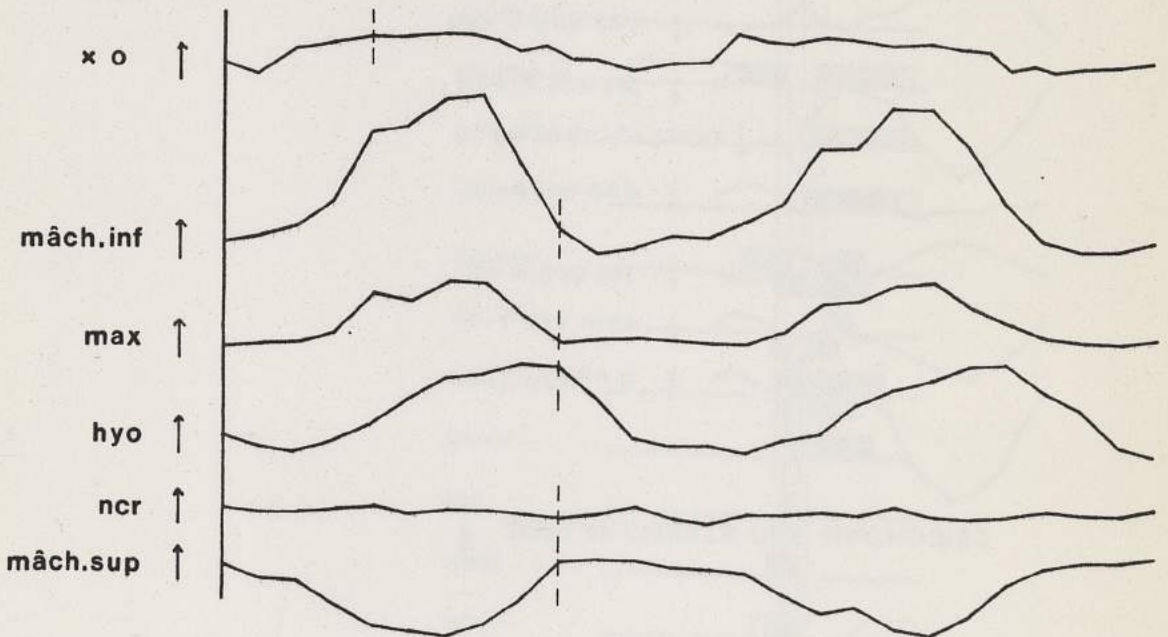
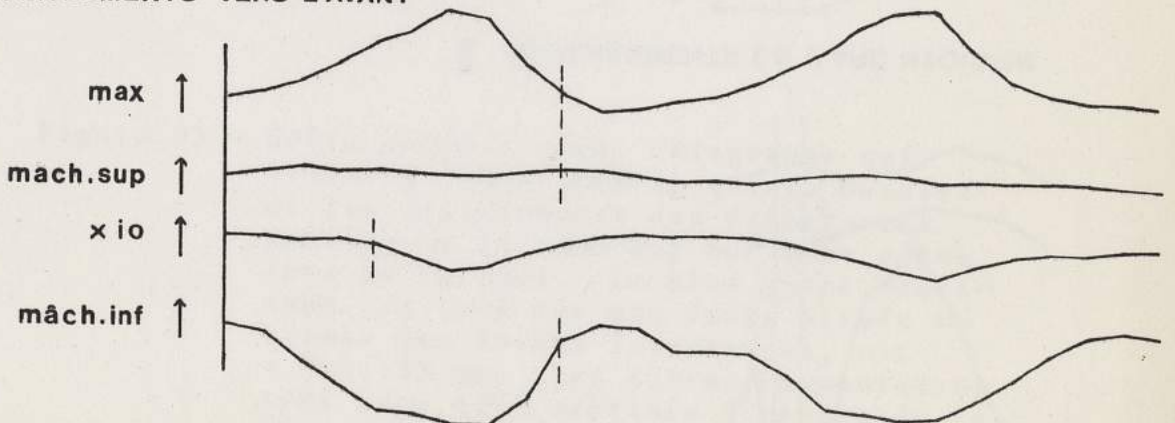


G PRINCIPAUX DEPLACEMENTS

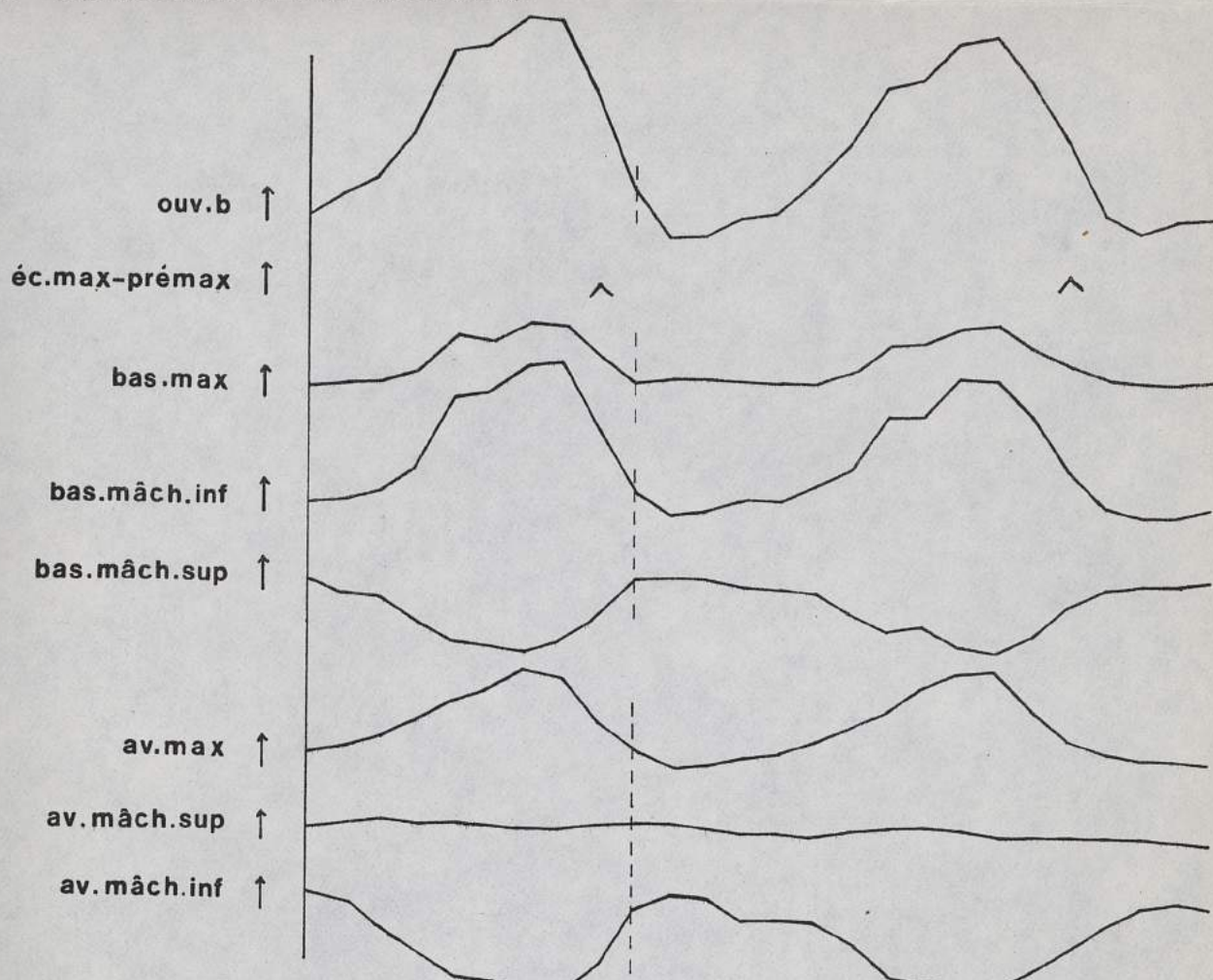


2mm | 10 images

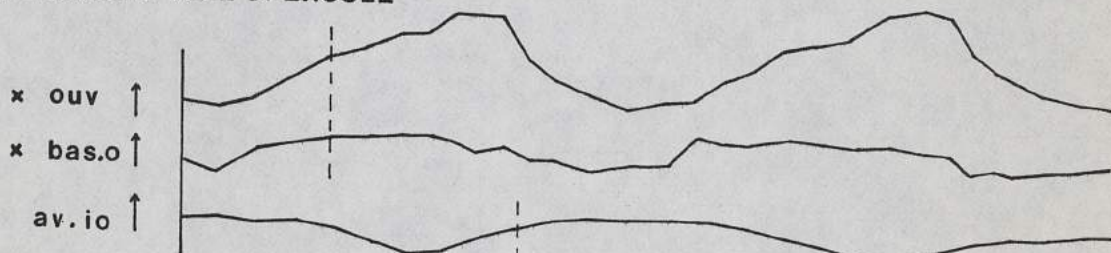
Figure 91 - *Barbus barbatus* : respiration. Diagramme qui illustre l'activité de quinze muscles et les déplacements des différentes parties de la tête, lors de trois scènes, pendant la respiration. Les courbes sont marquées d'une ou de deux croix selon leur appartenance à l'une ou l'autre des deux scènes ajustées par rapport à la troisième. La notion de temps, indiquée par le nombre d'images, se rapporte à la scène dont les courbes ne sont marquées d'aucune croix. Le rectangle blanc indique une activité occasionnelle du sternohyoïdien. Les plus grands écart-types, calculés sur une image de chacune des trois scènes, située au niveau des traits interrompus, sont respectivement $\sigma = 0,14$ mm, $\sigma = 0,125$ mm (X) et $\sigma = 0,14$ mm (XX). Les autres commentaires sont ceux exprimés à propos de la figure 88.

A DEPLACEMENTS LATERAUX**B DEPLACEMENTS VERS LE BAS****C DEPLACEMENTS VERS L'AVANT**

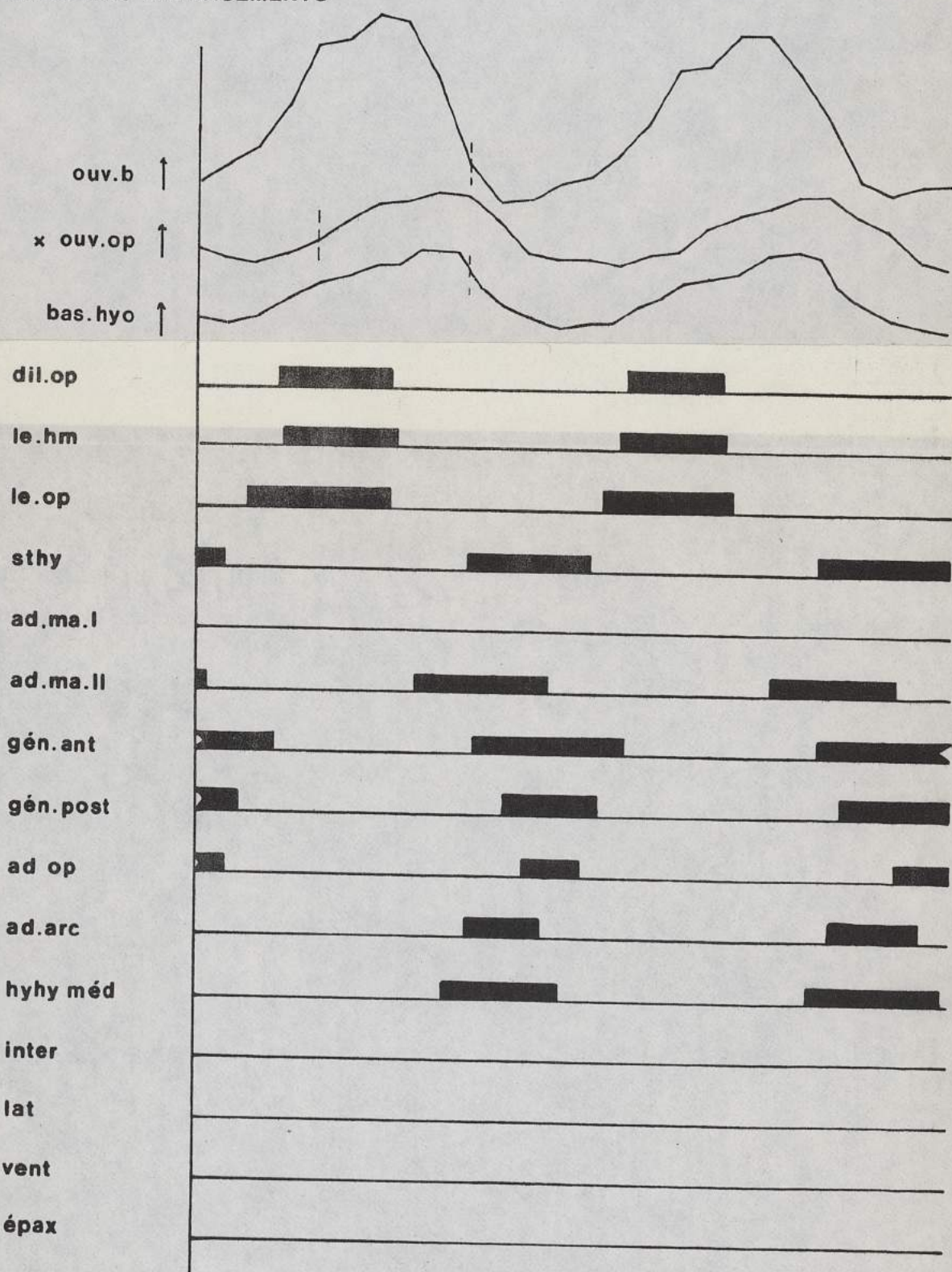
D DEPLACEMENTS DES MACHOIRES



E DEPLACEMENTS DE L'OPERCULE



F PRINCIPAUX DEPLACEMENTS

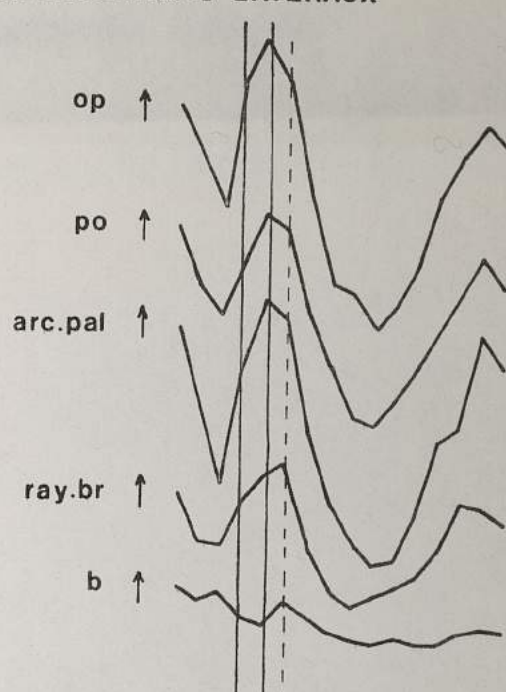


2 mm

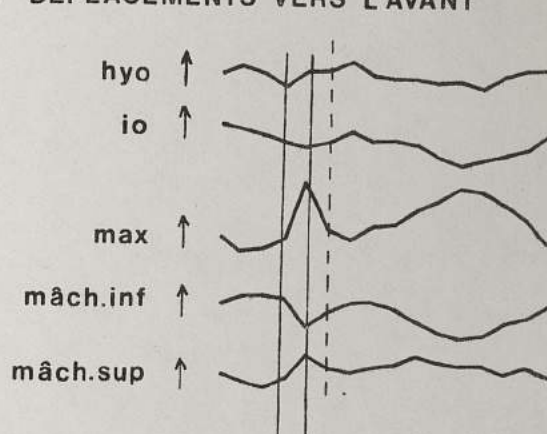
10 images

Figure 92 - *Leuciscus leuciscus* : respiration. Diagramme qui illustre l'activité de quinze muscles et les déplacements des différentes parties de la tête lors de deux scènes, pendant la respiration. Les courbes marquées d'une croix résultent de l'ajustement d'une scène par rapport à l'autre. La notion de temps, indiquée par le nombre d'images, se rapporte à la scène dont les courbes ne sont pas marquées d'une croix. Les écart-types les plus grands, calculés sur une image de chacune des deux scènes, située au niveau des traits interrompus, sont respectivement $\sigma = 0,17$ mm et $\sigma = 0,135$ mm (X). Les autres commentaires sont ceux déjà exprimés à propos de la figure 88.

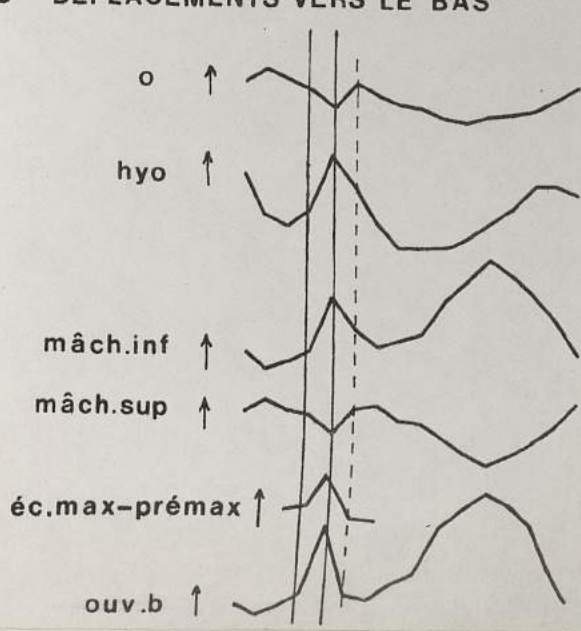
A DEPLACEMENTS LATERAUX



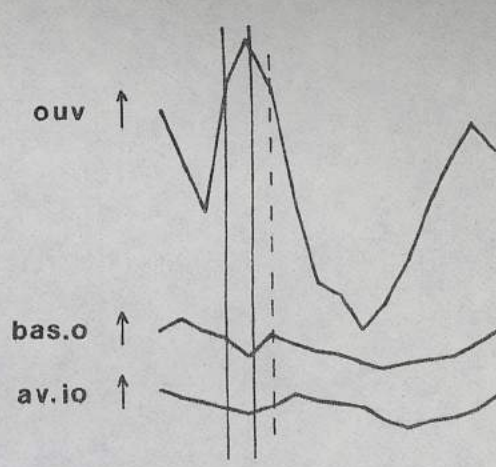
B DEPLACEMENTS VERS L'AVANT



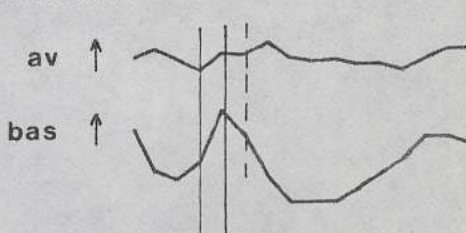
C DEPLACEMENTS VERS LE BAS



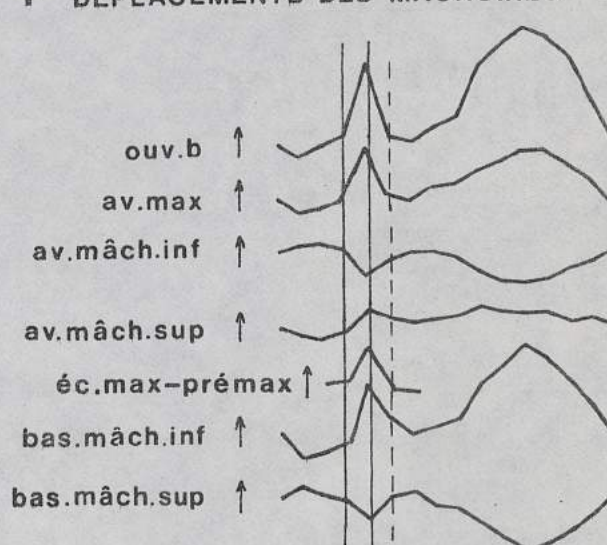
D DEPLACEMENTS DE L'OPERCULE



E DEPLACEMENTS DE L'ARC HYOIDIEN



F DEPLACEMENTS DES MACHOIRES



G PRINCIPAUX DEPLACEMENTS

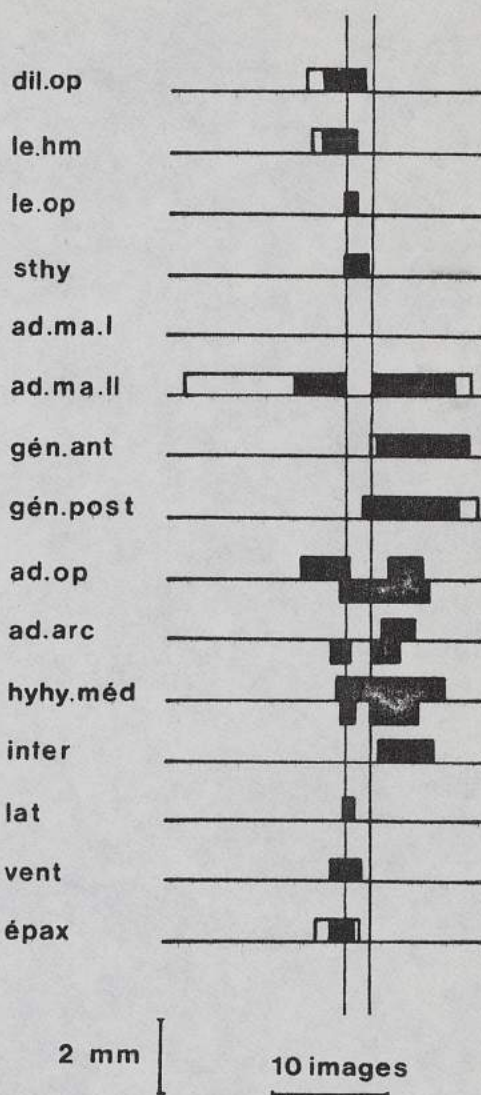
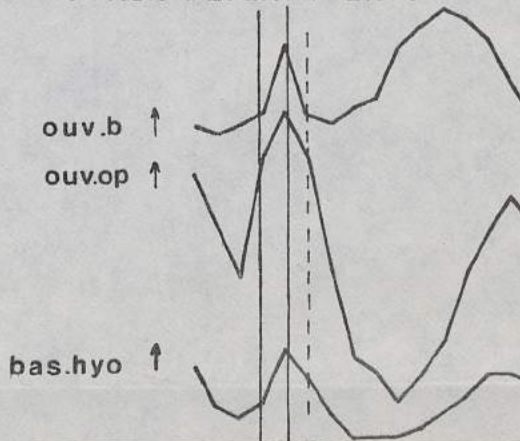
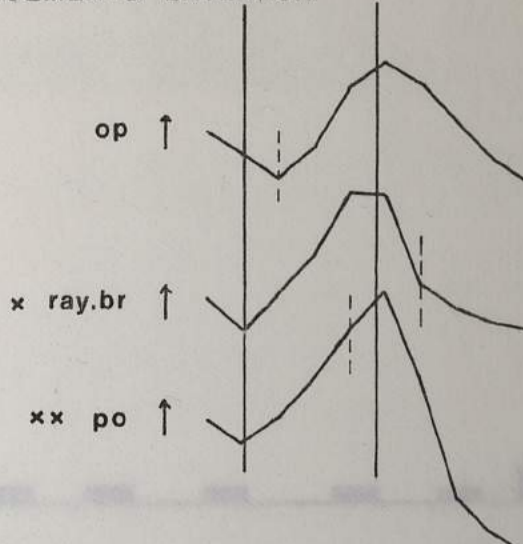
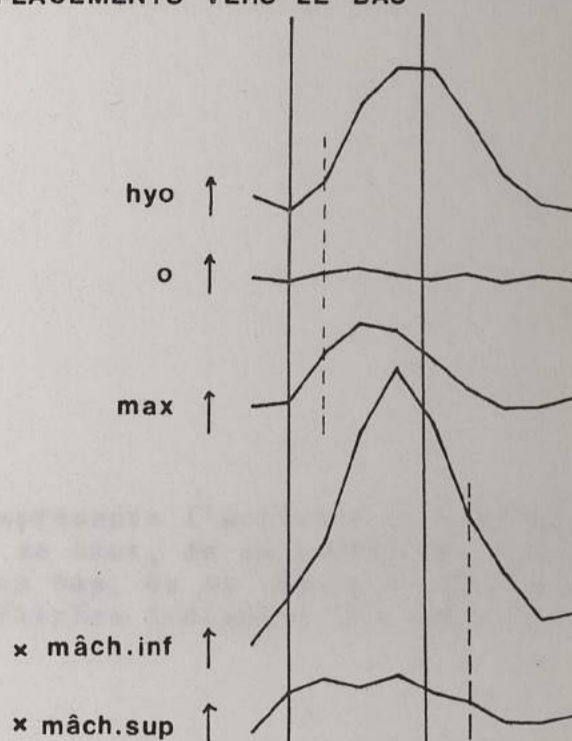


Figure 93 - *Gobio gobio* : toux. Diagramme qui illustre l'activité de quinze muscles et les déplacements des différentes parties de la tête sur une même scène, lors de la toux. Le plus grand écart-type, calculé sur une image située au niveau des traits interrompus, est $\sigma = 0,155$ mm. Les autres commentaires sont ceux déjà exprimés à propos de la figure 88.

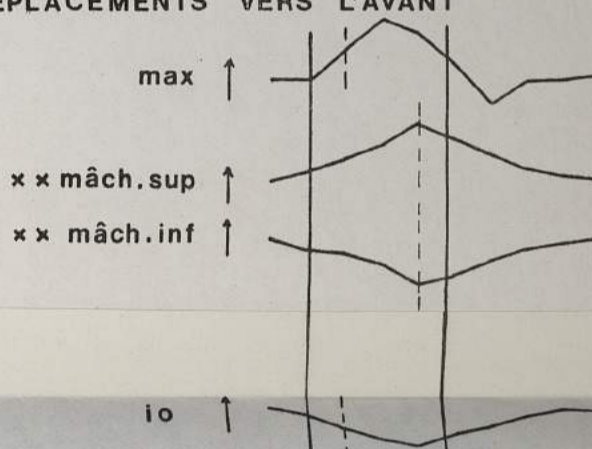
A DEPLACEMENTS LATERAUX



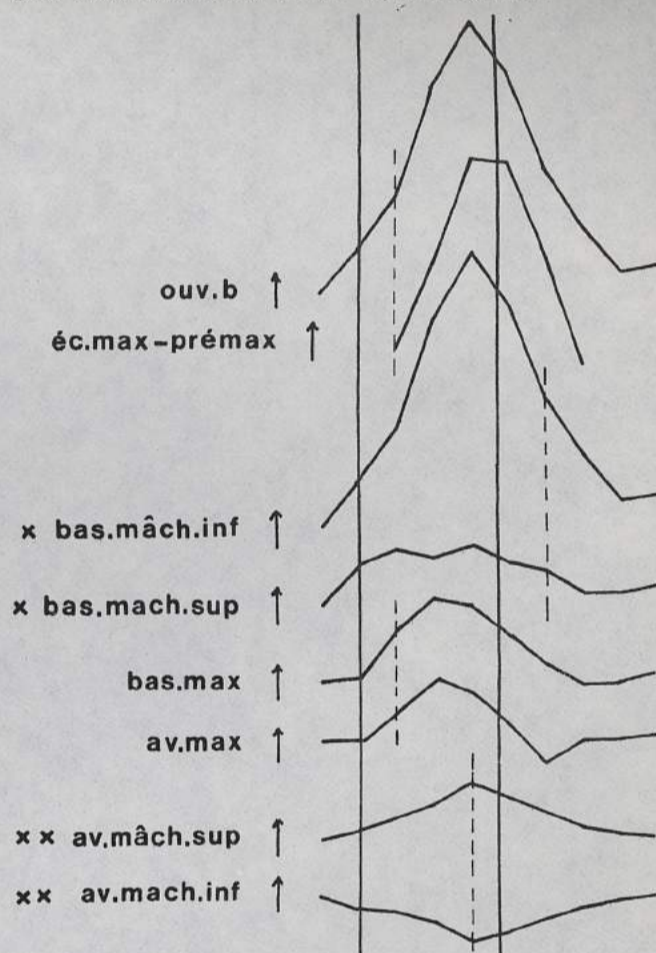
B DEPLACEMENTS VERS LE BAS



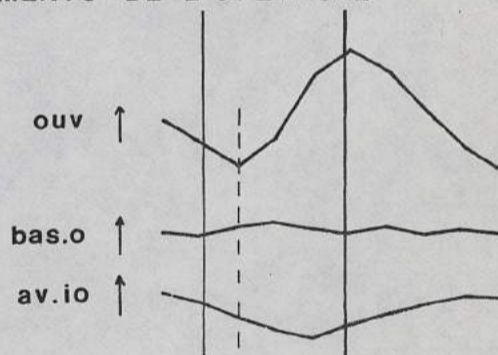
C DEPLACEMENTS VERS L'AVANT



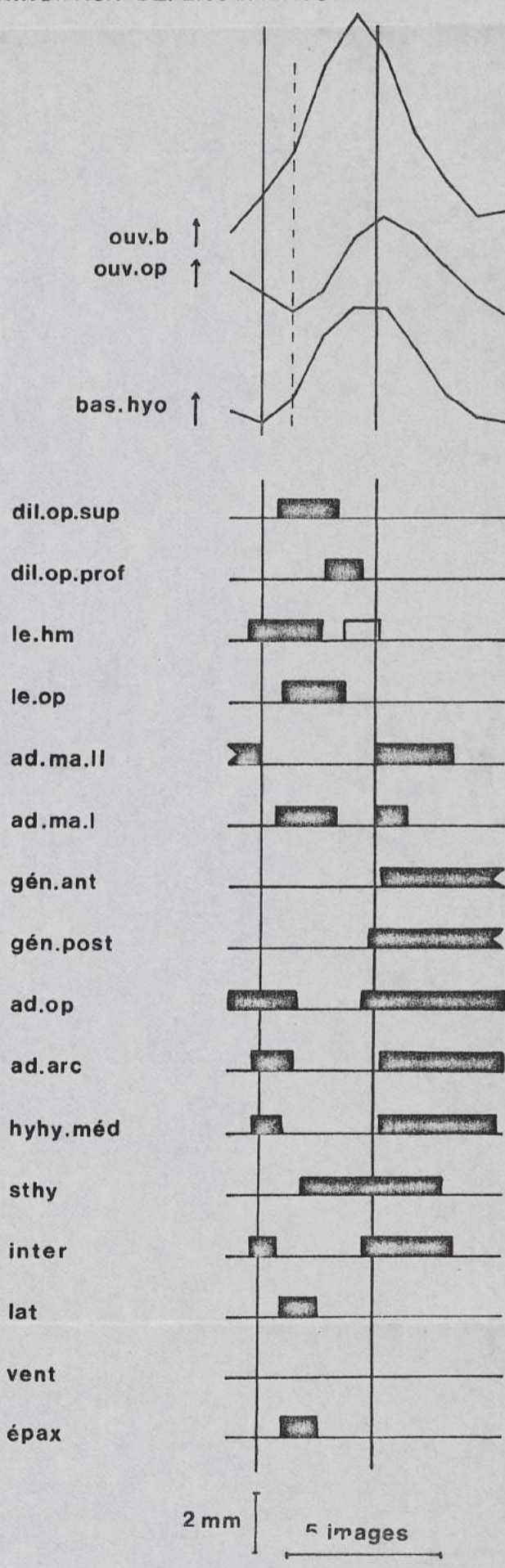
D DEPLACEMENTS DES MACHOIRES



E DEPLACEMENTS DE L'OPERCULE



F PRINCIPAUX DEPLACEMENTS



2 mm

5 images

Figure 94 - *Barbus barbus* : toux. Diagramme qui illustre l'activité de quinze muscles et les déplacements des différentes parties de la tête, mesurés sur trois scènes, lors de la toux. L'appartenance à l'une ou à l'autre des deux scènes ajustées par rapport à la troisième est indiquée par une ou deux croix. La notion de temps, exprimée par le nombre d'images, se rapporte à la scène dont les courbes ne sont marquées d'aucune croix. Les écart-types les plus grands, calculés sur une image de chacune des trois scènes, situées au niveau des traits interrompus, sont respectivement $\sigma = 0,16$ mm, $\sigma = 0,14$ mm (X) et $\sigma = 0,13$ mm (XX). Les autres commentaires sont ceux déjà exprimés à propos de la figure 88.

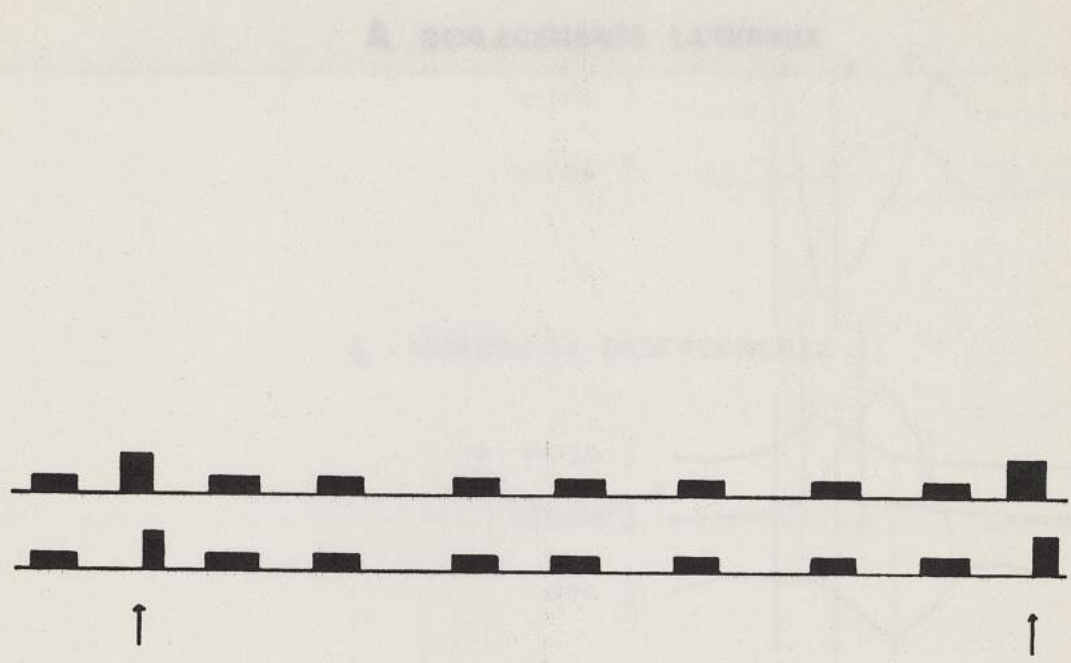
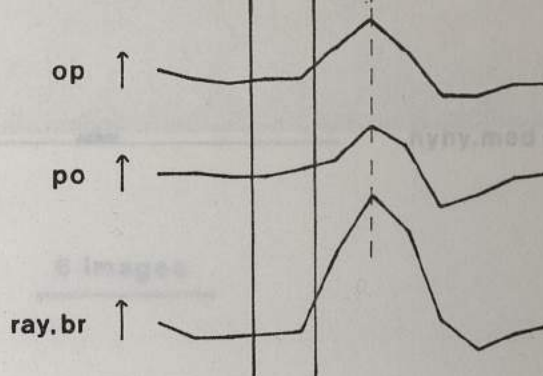
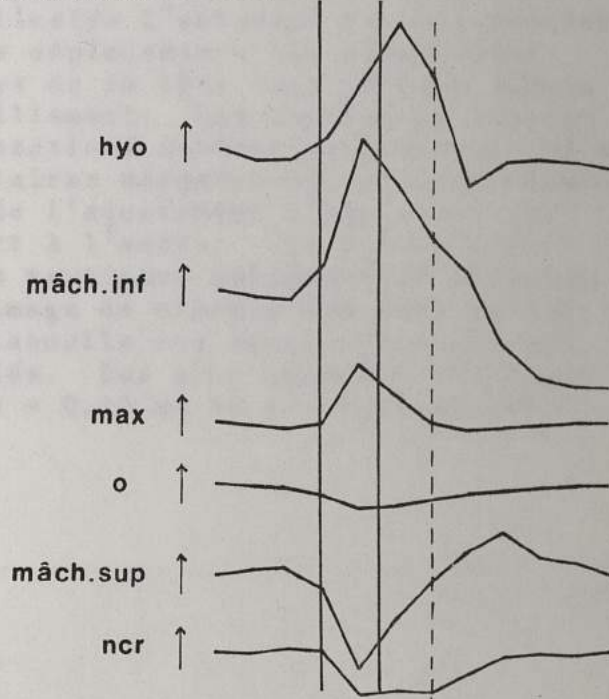


Figure 95 : Diagramme qui représente l'activité du dilatateur de l'opercule : en haut, de sa partie antérieure superficielle; en bas, de sa région postérieure profonde. Les flèches indiquent les toux.

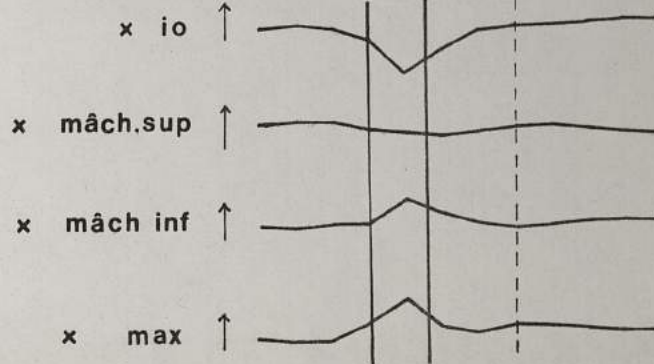
A DEPLACEMENTS LATERAUX



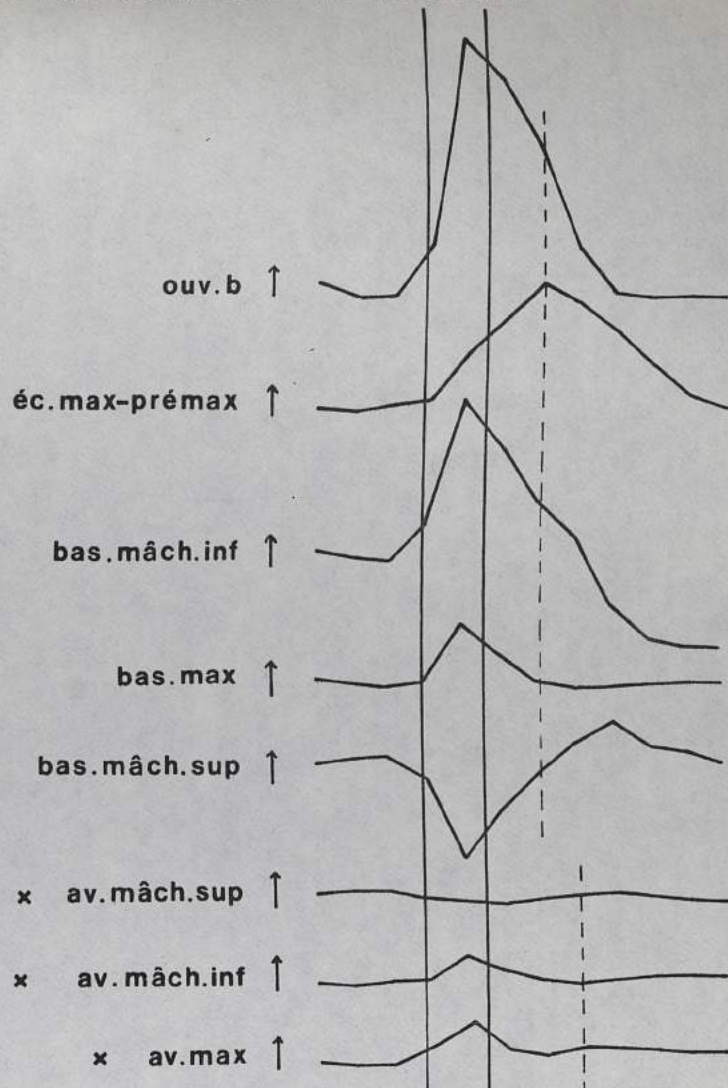
B DEPLACEMENTS VERS LE BAS



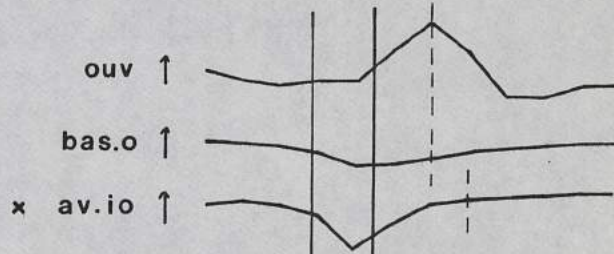
C DEPLACEMENTS VERS L'AVANT



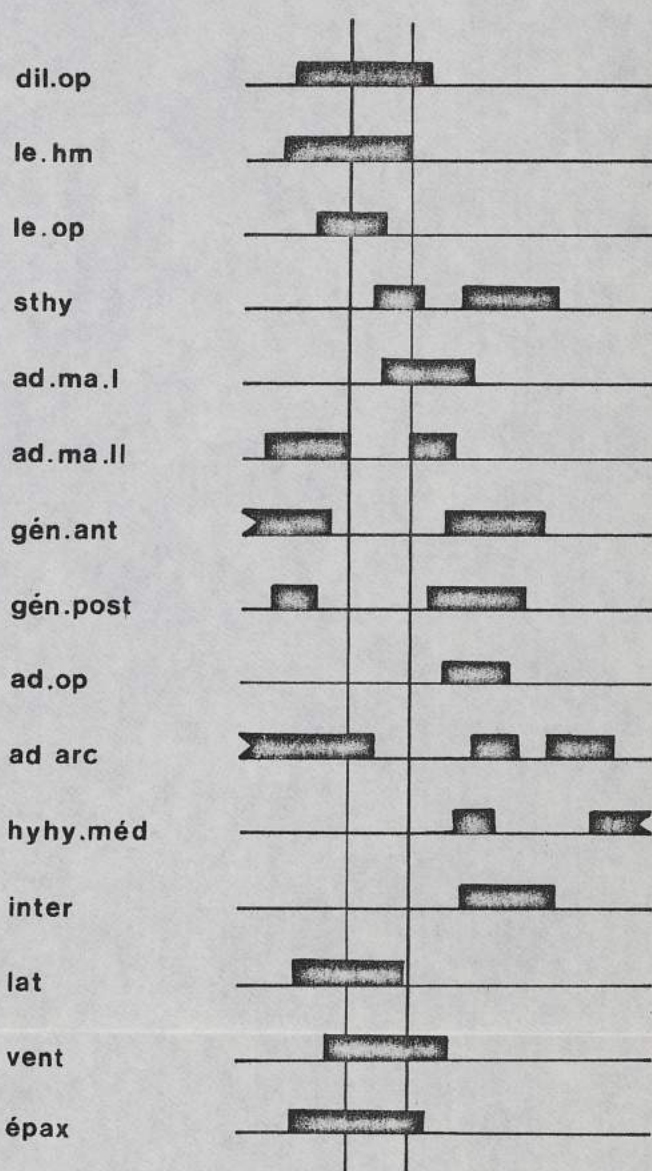
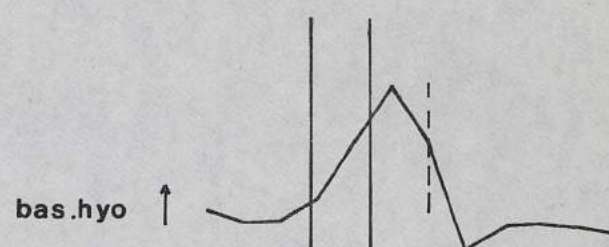
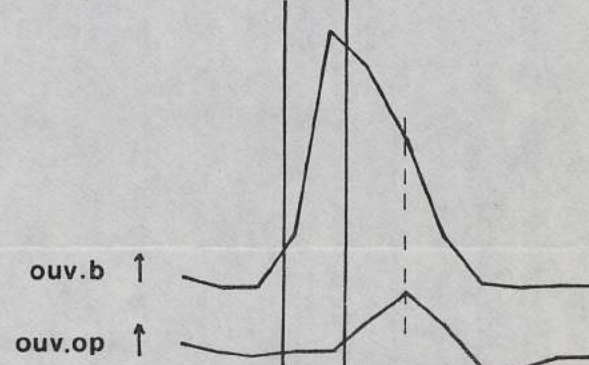
D DEPLACEMENTS DES MACHOIRES



E DEPLACEMENTS DE L'OPERCULE



F PRINCIPAUX DEPLACEMENTS



2 mm | 5 images

Figure 96 - *Leuciscus leuciscus* : toux. Diagramme qui illustre l'activité de quinze muscles et les déplacements des différentes parties de la tête mesurés sur deux scènes, lors de la toux. Les courbes marquées d'une croix résultent de l'ajustement d'une scène par rapport à l'autre. La notion de temps, indiquée par le nombre d'images, se rapporte à la scène dont les courbes ne sont marquées d'aucune croix. Les écart-types les plus grands, calculés sur une image de chaque scène, située au niveau des traits interrompus, sont respectivement $\sigma = 0,15$ mm et $\sigma = 0,14$ mm (X). Les autres commentaires sont ceux déjà exprimés à propos de la figure 88.

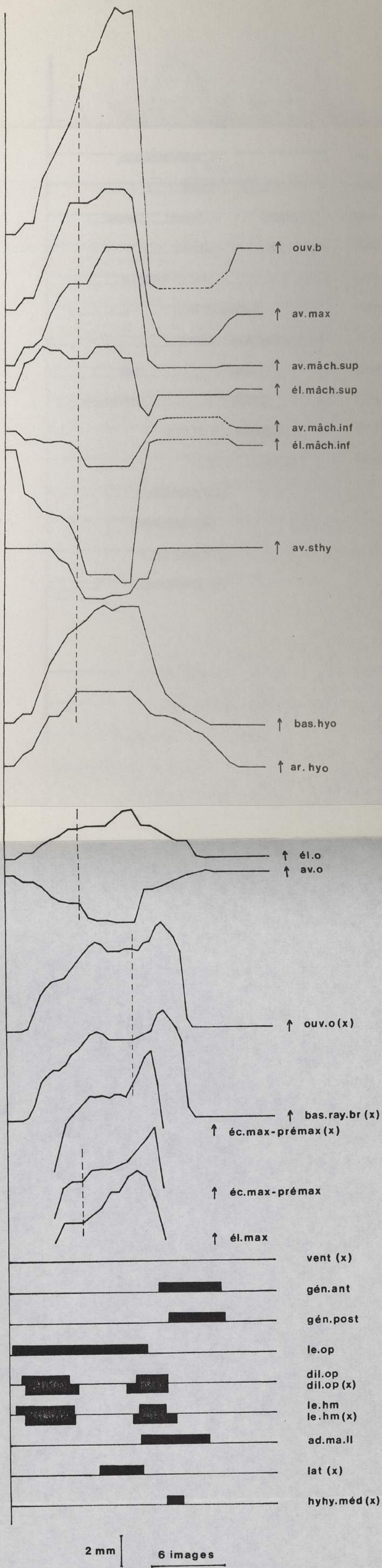


Figure 97 - *Gobio gobio* : bâillement. Diagramme qui illustre l'activité de huit muscles et les déplacements des différentes parties de la tête lors de deux scènes de bâillement. Les courbes et les représentations schématiques des activités musculaires marquées d'une croix résultent de l'ajustement d'une scène par rapport à l'autre. Les traits interrompus verticaux indiquent la position de l'image de chacune des deux scènes, pour laquelle les écart-types ont été calculés. Les plus grands d'entre eux sont $\sigma = 0,15$ mm et $\sigma = 0,16$ mm (X).

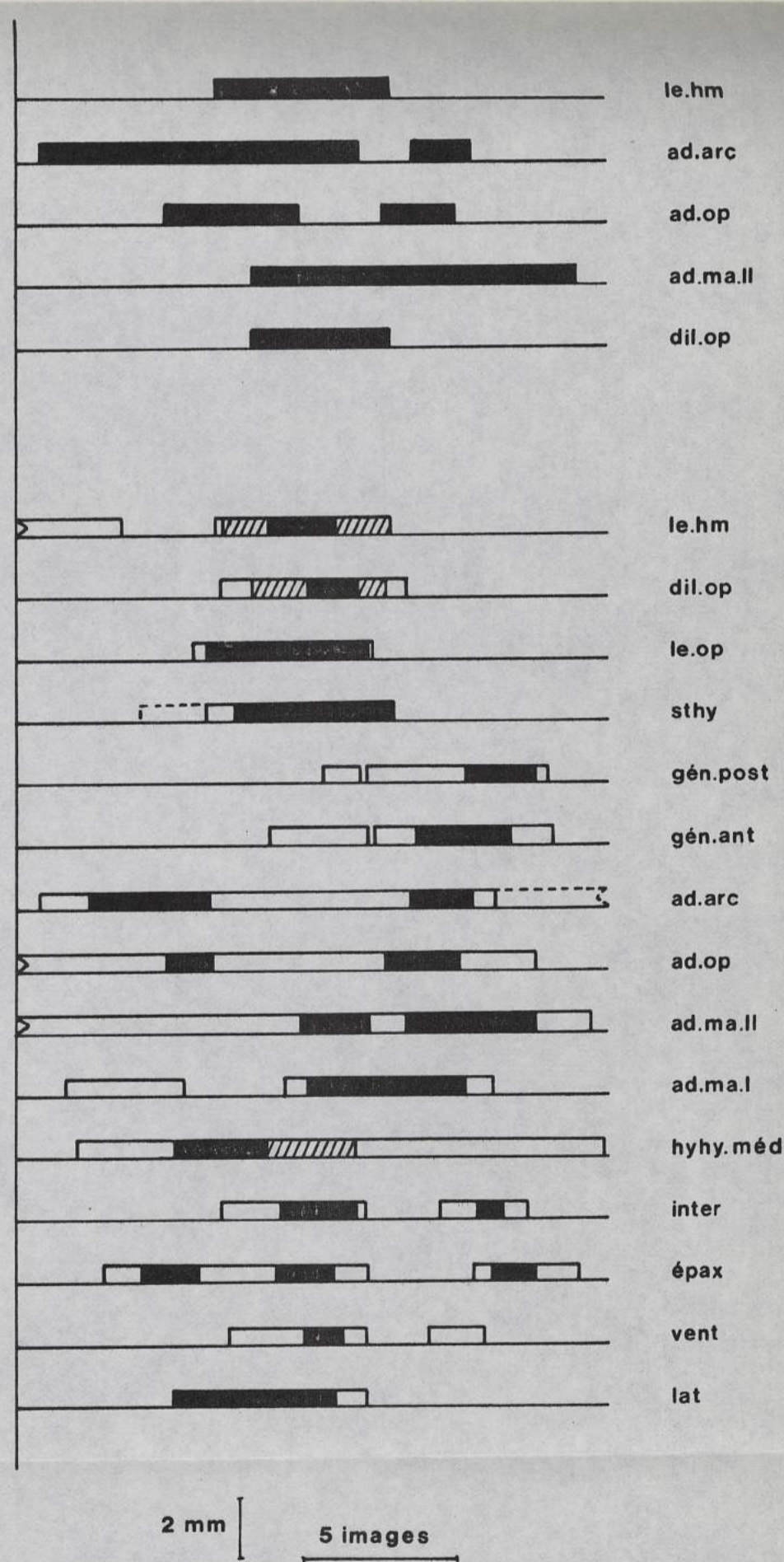
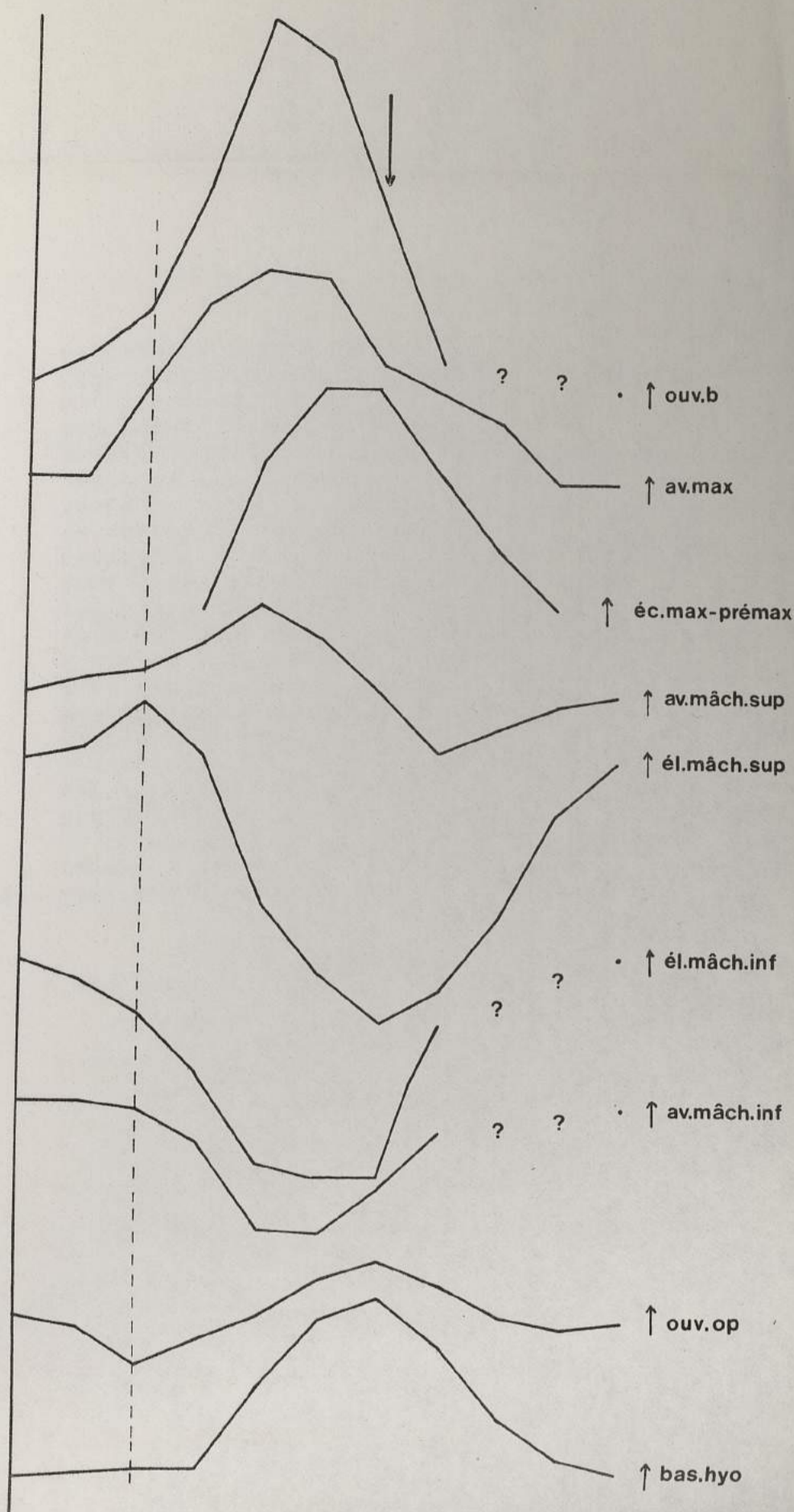


Figure 98 - *Gobio gobio* : prise de nourriture. Diagramme qui illustre l'activité de quinze muscles et les déplacements des différentes parties de la tête, lors de la prise de nourriture. Les points d'interrogation signifient que nous n'avons pas pu mesurer la position des pièces sur ces images. La grande flèche indique le moment où la nourriture entre dans la bouche. Les rectangles noirs représentent les périodes d'activité des muscles, communes à toutes les prises de nourriture étudiées. Les rectangles blancs indiquent la durée maximale observée de l'activité des muscles. Les zones hachurées représentent les périodes d'activité musculaire communes à au moins la moitié des scènes étudiées. Le plus grand écart-type, calculé sur une image située au niveau des traits interrompus, est $\sigma = 0,13$ mm. Les autres commentaires sont ceux exprimés à propos de la figure 88.

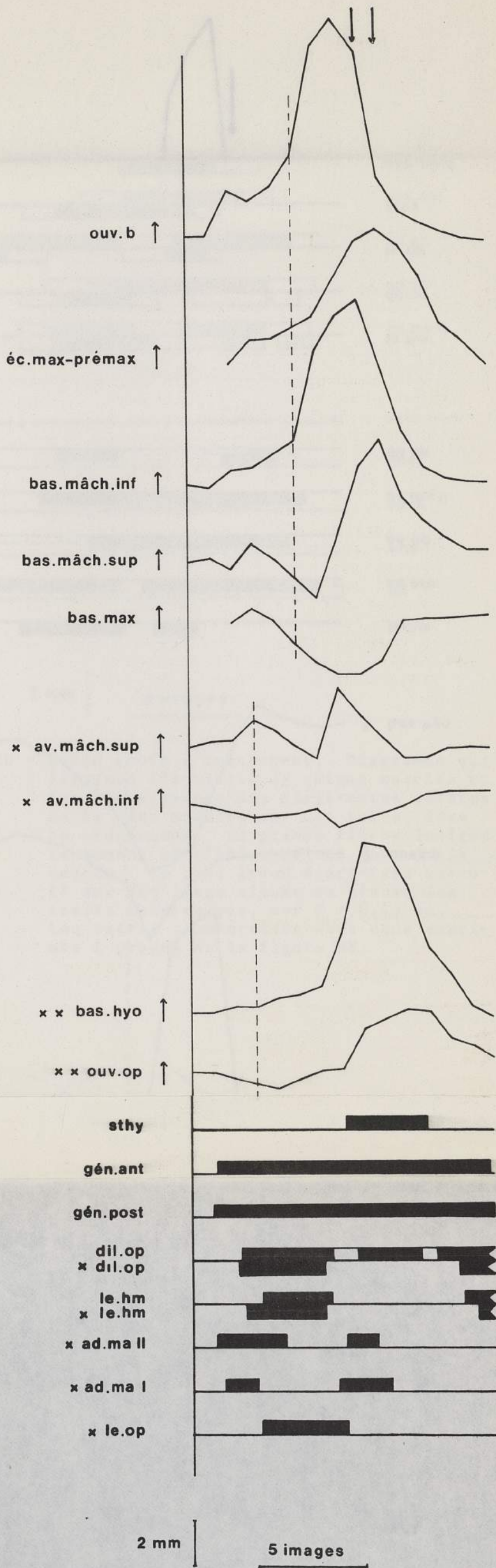


Figure 99 - *Leuciscus leuciscus* : prise de nourriture. Diagramme qui illustre l'activité de huit muscles et les déplacements des différentes parties de la tête, mesurés sur trois scènes, lors de la prise de nourriture. Les courbes et les représentations schématiques des activités musculaires sont marquées d'une ou de deux croix selon leur appartenance à l'une ou l'autre des deux scènes ajustées par rapport à la troisième. (les courbes marquées de deux croix proviennent d'une scène extraite d'un film-contrôle). Les grandes flèches indiquent le moment où la nourriture entre dans la bouche. Les écart-types les plus grands, calculés sur une image de chacune des scènes, située au niveau des traits interrompus, sont respectivement $\sigma = 0,12$ mm, $\sigma = 0,145$ mm (X) et $\sigma = 0,13$ mm (XX). Les autres commentaires sont ceux exprimés à propos de la figure 88.

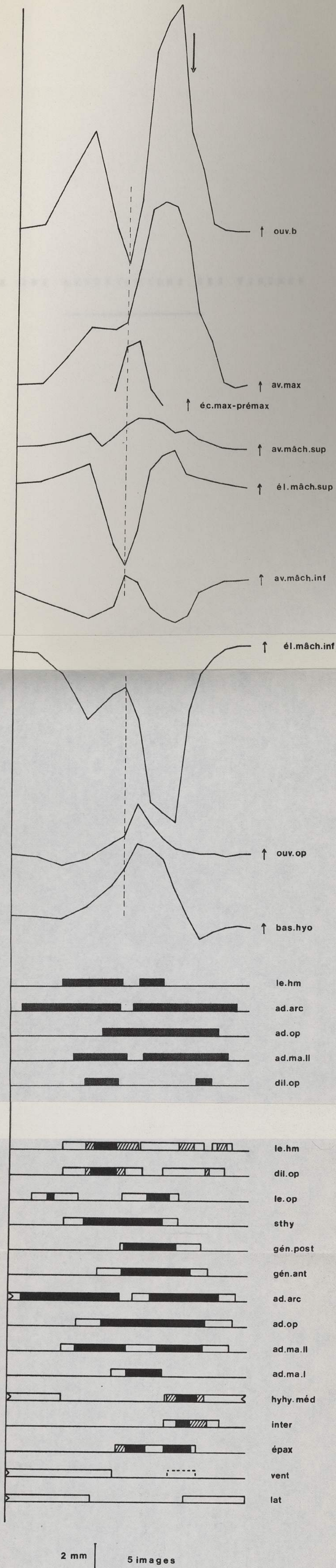


Figure 100 - *Gobio gobio* : crachement. Diagramme qui illustre l'activité de quinze muscles et les déplacements des différentes parties de la tête mesurés sur une scène, lors du crachement. La grande flèche indique le moment où l'objet rejeté sort de la bouche. Le plus grand écart-type calculé sur une image située au niveau des traits interrompus, est $\sigma = 0,13$ mm. Les autres commentaires sont ceux exprimés à propos de la figure 98.

L I S T E D E S A B R E V I A T I O N S D E S F I G U R E S

ad.1 : adducteur du premier arc branchial;
 ad.ar : adducteurs des arcs branchiaux;
 ad.arc : adducteur de l'arc palatin et de l'hyomandibulaire;
 ad.ma.I : premier adducteur de la mandibule;
 ad.ma.II : deuxième adducteur de la mandibule;
 ad.ma.III : troisième adducteur de la mandibule;
 ad.ma.II-III : deuxième et troisième adducteurs de la mandibule;
 ad.ma.ω : adducteur ω;
 ad.op : adducteur de l'opercule;
 a.ne.4 : quatrième arc neural;
 an : angulaire;
 arc.br : arcs branchiaux;
 arc.pa : arc palatin;
 arc.pal : arc palatin;
 ar.hyo : déplacement vers l'arrière des barres hyoïdiennes;
 a.rot : axe de rotation;
 art.1 : articulation du carré et de l'angulaire;
 art.2 : articulation de l'entoptérygoïde et de l'ethmoïde latéral;
 art.3 : articulation de l'entoptérygoïde et du palatin;
 art.4 : articulation de l'hyomandibulaire avec le sphénotique,
 le ptérotique et le prootique;
 av.io : déplacement vers l'avant de l'interoperculaire;
 av.mâch.inf : déplacement vers l'avant de la mandibule;
 av.mâch.sup : déplacement vers l'avant de la mâchoire supérieure;
 av.max : déplacement vers l'avant du maxillaire;
 av.sthy : déplacement vers l'avant d'un point situé sur la
 peau qui recouvre le sternohyoïdien;

b.VII : rameau buccal du nerf facial (VII);
 bas.hyo : déplacement vers le bas des barres hyoïdiennes;
 basibr.1 : premier basibranchial;
 basibr.2 : deuxième basibranchial;
 basibr.3 : troisième basibranchial;
 basih : basihyal;
 bas.mâch.inf : déplacement vers le bas de la mandibule;
 bas.mâch.sup : déplacement vers le bas de la mâchoire supérieure;
 bas.max : déplacement vers le bas du maxillaire;
 bas.o : déplacement vers le bas de l'operculaire;
 boc : basioccipital;

c : carré;
 ca.a : canal aortique;
 car : cartilage;
 car.meck : cartilage de Meckel;
 ca.spotp : canal supra-temporal;
 cav.lag : cavité de la lagéna;
 cav.sac : cavité qui abrite le saccule;
 cav.s.i : cavité qui abrite le sinus impar perilymphaticus;
 cérabr : cératobranchial;
 cérabr.1 : premier cératobranchial;
 cérabr.1-3 : premier, deuxième et troisième cératobranchiaux;
 cérabr.1-4 : premier, deuxième, troisième et quatrième cératobranchiaux;
 cérabr.1-5 : premier, deuxième, troisième, quatrième et
 cinquième cératobranchiaux;
 cérabr.2-4 : deuxième, troisième et quatrième cératobranchiaux;
 cérabr.3-4 : troisième et quatrième cératobranchiaux;
 cérab : cératohyal;
 c.i : carotide interne;
 c.l : commissure latérale;
 cle : cleithrum;
 co-br.ant : coraco-branchial antérieur;
 co-br.post : coraco-branchial postérieur;

cor : coracoïde;
 cor.meck : corono-meckélien;
 cō.v.5 : cinquième côte ventrale;
 cō.v.6 : sixième côte ventrale;
 c.scap : ceinture scapulaire;
 c.v : corps vertébral;
 c.v.2 : corps de la deuxième vertèbre;
 c.v.3 : corps de la troisième vertèbre;
 c.v.4 : corps de la quatrième vertèbre;
 c.v.6 : corps de la sixième vertèbre;
 c.v.7 : corps de la septième vertèbre;
 c.v.2-3 : corps des deuxième et troisième vertèbres;

de : dentaire;
 dil.op : dilatateur de l'opercule;
 d.ph : dents pharyngiennes;
 dr.1 : premier muscle droit;
 dr.2 : deuxième muscle droit;
 dr.3 : troisième muscle droit;
 dr.4 : quatrième muscle droit;
 dsphot : dermosphénotique;

ébr : épibranchial;
 ébr.1-4 : premier, deuxième, troisième et quatrième épibranchiaux;
 éc.max-prémax : écart entre le maxillaire et le prémaxillaire;
 ecto : ectoptérygoïde;
 éh : épihyal;
 él.mâch.inf : élévation de la mandibule;
 él.mâch.sup : élévation de la mâchoire supérieure;
 él.o : élévation de l'opercule;
 ento : entoptérygoïde;
 épax : musculature épaxiale;
 épot : épiotique;
 ethm.lat : ethmoïde latéral;
 exoc : exoccipital;
 exsc : extrascapulaire;

fe.exoc : fenêtre exoccipitale;
 for.IV : foramen du nerf pathétique (IV);
 for.III-VI : foramens des nerfs oculo-moteurs commun (III) et
 externe (VI);
 for.IX : foramen du nerf glosso-pharyngien (IX);
 for.X : foramen du nerf vague (X);
 for.ant.t.j : foramen antérieur de la chambre trigémino-
 for.a.t.f : faciale;
 for.ar.hy : foramen de l'artère hyale;
 for.c.i : foramen des carotides internes;
 for.magn : foramen magnum;
 for.oph.V-VII : foramen des rameaux ophtalmiques des nerfs
 trijumeau et facial;
 for.p.VII : foramen du rameau palatin du nerf facial;
 for.post.t.j : foramen postérieur de la chambre trigémino-
 for.p.t.f : faciale;
 for.s.i.p : foramen du sinus impar perilymphaticus;
 for.t.f : foramen de la chambre trigémino-faciale;
 fr : frontal;

gén : géniohyoïdien;
 gén.ant : géniohyoïdien antérieur;
 gén.post : géniohyoïdien postérieur;

h.VII : rameau hyoïdien du nerf facial (VII);
 hbr : hypobranchial;

hbr.1 : premier hypobranchial;
 hbr.2 : deuxième hypobranchial;
 hbr.3 : troisième hypobranchial;
 hbr.4 : quatrième hypobranchial;
 hethm : hypoethmoïde;
 hh.1 : premier hypohyal;
 hh.2 : second hypohyal;
 hm : hyomandibulaire;
 hy : barre hyoïdienne;
 hyhy.méd : hyohyoïdien médian;
 hyo : barre hyoïdienne;

iforb : série infra-orbitaire;
 ih : interhyal;
 intc : intercalaire (neurocrâne);
 intca : intercalaire (appareil de Weber);
 inter : intermandibulaire;
 intera.1 : premier interarchien;
 intera.2 : deuxième interarchien;
 intera.3 : troisième interarchien;
 io : interoperculaire;

la : lacrymal;
 l.a.VII : rameau latéral accessorius du nerf facial (VII);
 l.ad.ma.ω : limite de l'adducteur ω;
 l.ad.op : limite de l'adducteur de l'opercule;
 lat : musculature latérale;
 lat.X : rameau latéral du nerf vague (X);
 le : élévateur;
 le.3 : élévateur du troisième arc branchial;
 le.4 : élévateur du quatrième arc branchial;
 le.5 : élévateur du cinquième arc branchial;
 le.ext.1 : élévateur externe du premier arc branchial;
 le.ext.2 : élévateur externe du deuxième arc branchial;
 le.hm : élévateur de l'hyomandibulaire;
 le.int.1 : élévateur interne du premier arc branchial;
 le.int.2 : élévateur interne du deuxième arc branchial;
 le.op : élévateur de l'opercule;
 li (1 à 115) : ligament;

mâch.i : mandibule ou mâchoire inférieure;
 mâch.inf : mandibule ou mâchoire inférieure;
 mâch.sup : mâchoire supérieure;
 max : maxillaire;
 mb.br : membrane branchiostège;
 m.buc : muqueuse buccale;
 md.V : rameau mandibulaire du nerf trijumeau (V);
 md.VII : rameau mandibulaire du nerf facial (VII);
 méta : métaptérygoïde;
 methm : mésethmoïde;
 m.nas : muqueuse nasale;
 m.meck : mento-meckélien;
 mx.V : rameau maxillaire du nerf trijumeau;
 myo : myodome postérieur;

nas : nasal;
 ncr : neurocrâne;
 nép.v.3 : neurépine de la troisième vertèbre;
 nép.v.5 : neurépine de la cinquième vertèbre;
 nép.v.6 : neurépine de la sixième vertèbre;
 n.s : rameau du système nerveux sympathique;

o : operculaire;

ob.4 : obturateur de la quatrième fente branchiale;
 obl.dors.3 : oblique dorsal du troisième arc branchial;
 obl.dors.4 : oblique dorsal du quatrième arc branchial;
 obl.dors.3-4 : obliques dorsaux des troisième et quatrième
 arcs branchiaux;
 obl.ventr.1 : oblique ventral 1;
 obl.ventr.1' : oblique ventral 1';
 obl.ventr.2 : oblique ventral 2;
 obl.ventr.2' : oblique ventral 2';
 obl.ventr.3 : oblique ventral 3;
 obl.ventr.3' : oblique ventral 3';
 op : opercule;
 op.V : rameau operculaire du nerf trijumeau (V);
 op.VII : rameau operculaire du nerf facial (VII);
 oph.V : rameau ophtalmique du nerf trijumeau (V);
 oph.VII : rameau ophtalmique du nerf facial (VII);
 orbsp : orbitosphénoïde;
 ori.c.a : orifice du canal semi-circulaire antérieur;
 ori.c.h : orifice du canal semi-circulaire horizontal;
 ori.c.p : orifice du canal semi-circulaire postérieur;
 ori.ext.VII : orifice externe du conduit du rameau mandibu-
 laire du nerf facial (VII);
 ori.int.VII : orifice interne du conduit du rameau mandibu-
 laire du nerf facial (VII);
 ouv.b : ouverture de la bouche;

p.VII : rameau palatin du nerf facial (VII);
 pa : palatin;
 par : pariétal;
 pasph : parasphénoïde;
 pbr.1 : premier pharyngobranchial;
 pbr.1-3 : premier, deuxième et troisième pharyngobranchiaux;
 pbr.2-3 : deuxième et troisième pharyngobranchiaux;
 pe : postcleithrum;
 pethm : préethmoïde;
 pethm.2 : préethmoïde 2;
 ph.cl : pharyngo-claviculaire;
 ph.cl.ext : pharyngo-claviculaire externe;
 ph.cl.int : pharyngo-claviculaire interne;
 p.lat.v : processus latéral de la première vertèbre;
 p.lat.v.1 : processus latéral de la première vertèbre;
 p.lat.v.2 : processus latéral de la deuxième vertèbre;
 p.lat.v.4 : processus latéral de la quatrième vertèbre;
 plsph : pleurosphénoïde;
 po : préoperculaire;
 potp : posttemporal;
 p.p.boc : processus postérieur du basioccipital;
 pr.art.max : processus d'articulation du palatin sur le maxillaire;
 pr.art.pa : processus d'articulation du palatin sur le préethmoïde;
 pr.art.pethm.2 : processus d'articulation du maxillaire sur
 le préethmoïde 2;
 pr.art.prémax : processus d'articulation du maxillaire sur le
 prémaxillaire;
 pr.art.sethm : processus d'articulation du palatin sur le
 supraethmoïde;

prémax : prémaxillaire;
 prot : prootique;
 p.rot.v : point de rotation sur les vertèbres;
 p.rot.ethm : point de rotation de l'ethmoïde latéral sur le
 neurocrâne;
 p.rot.hm : point de rotation de l'opercule sur l'hyo-
 mandibulaire;
 ptot : ptérotique;

pvo : prévomer;

rad : radialis;
 rar : rétroarticulaire;
 ray.br : rayons branchiostèges;
 rec.com : rectus communis ou droit commun;
 re.post : rétracteur postérieur;
 rev.cut : revêtement cutané;
 ro : rostral;

sc : scaphium;
 sca : scapula;
 scap : ceinture scapulaire;
 scle : supracleithrum;
 sec : seconde;
 sethm : supraethmoïde;
 s.ne.1 : premier supraneural;
 s.ne.2 : deuxième supraneural;
 s.ne.3 : troisième supraneural;
 smax : supramaxillaire;
 so : sousoperculaire;
 soc : supraoccipital;
 sphot : sphénotique;
 sp.oe : sphincter de l'oesophage;
 sporb : supraorbitaire;
 s.r : séquence respiratoire;
 sthy : sternohyoïdien;
 subl : sublingual;
 susp : suspensorium;
 symp : symplectique;

te : tendon;
 tor : axe de torsion;
 tr : trapèze;
 tri : tripus;
 troc : muscle trochléaire;
 t.vent.5 : transverse ventral du cinquième arc;

uroh : urohyal;

vent : musculature ventrale ou hypaxiale;
 ves : vessie natatoire;
 v.j : veine jugulaire;

z.1 : zone où le préethmoïde 2 est articulé sur le préethmoïde;
 z.2 : zone où le palatin est articulé sur le préethmoïde;
 z.3 : zone où l'entoptérygoïde est articulé sur l'ethmoïde
 latéral;
 z.4 : zone où l'hyomandibulaire est articulé sur le neurocrâne;
 z.5 : zone où le premier pharyngobranchial est articulé sur
 le neurocrâne;

II : nerf optique;
 III : nerf oculo-moteur commun;
 IV : nerf pathétique;
 VI : nerf oculo-moteur externe;
 IX : nerf glosso-pharyngien;
 X : nerf vague.