

BULLETIN

DU

Musée royal d'Histoire  
naturelle de Belgique

Tome XVIII, n° 35.

Bruxelles, juillet 1942.

MEDEDEELINGEN

VAN HET

Koninklijk Natuurhistorisch  
Museum van België

Deel XVIII, n° 35.

Brussel, Juli 1942.

CONTRIBUTION

A L'ÉTUDE DES ORGANES RESPIRATOIRES  
CHEZ LES TÉLÉOSTÉENS PLECTOGNATHES.

1<sup>re</sup> Partie : LES BALISTIDÉS,

par Victor WILLEM (Gand) (1).

Ayant eu l'occasion d'observer en aquarium, pendant quelques heures, les allures d'un petit *Balistes aculeatus* L. et d'un *Ostracion cornutus* L., et de disséquer ensuite ces exemplaires morts par accident, j'ai publié une courte note préliminaire (2) signalant une caractéristique curieuse et inédite du mécanisme de l'irrigation branchiale : les oscillations de l'opercule, réduit, et de l'appareil branchiostège, par contre très développé, s'accomplissent, indépendamment de la carapace cutanée, dans un espace lymphatique sous-cutané plus ou moins développé.

Cette constatation inattendue m'a inspiré le désir d'étudier les caractères de ce mécanisme chez d'autres Plectognathes et d'en rechercher les origines chez des formes moins évoluées. La pénurie de matériel convenable, les difficultés actuelles des recherches scientifiques, me déterminent à publier fragmentairement le résultat de mes observations et à exposer dès à présent ce que j'ai pu voir chez des Balistidés (*Triacanthus*, *Balistes*,

(1) Travail du Laboratoire de Zoologie générale et de Physiologie animale (Prof. A. DE WAELE).

(2) WILLEM, V., 1941, *Le mode respiratoire de Balistes et d'Ostracion*. (Bulletins de l'Académie royale de Belgique (Sciences)).

*Monacanthus*) et chez deux types plus primitifs : *Teuthys* et *Acanthurus*.

Comme matériel d'étude, j'ai disposé de trois espèces de *Balistes*, d'un *Triacanthus*, d'un *Monacanthus*, d'un exemplaire de *Teuthis* et d'un *Acanthurus*, la plupart provenant du Musée royal d'Histoire naturelle. Ce matériel, d'une conservation plus ou moins avantageuse, a été disséqué sous le microscope binoculaire, aux grossissements de 3.5, quelquefois de 7.

### 1. Genre *Balistes* (1).

La figure 1 ci-contre, concernant *B. undulatus*, va me permettre d'exposer les caractères principaux de l'appareil assurant l'irrigation des chambres branchiales.

#### A. LE SYSTÈME DU PRÉOPERCULAIRE.

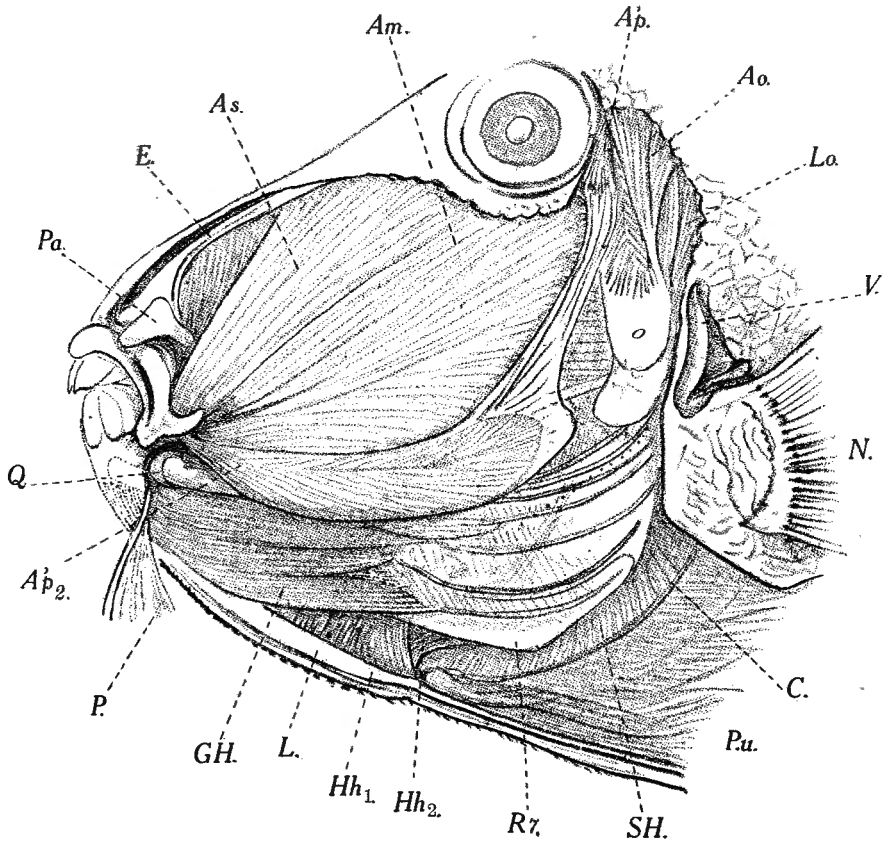
La pièce préoperculaire, dont la branche dorsale est soudée à l'hyomandibulaire et l'extrémité rostrale au carré, n'est pas immobile par rapport au crâne, comme semble l'affirmer HOLLARD (1853, p. 110) (2) : il existe un m. levator arcus palatini ( $A^1p$ ) et, dans la voûte du palais, un m. adductor hyomandibularis, d'ailleurs moins développés que chez les formes ordinaires que j'avais disséquées antérieurement. Chez mon exemplaire de *B. capriscus*, par exemple, dont les tissus sont restés flexibles, l'angle de la pièce pouvait se soulever d'un millimètre environ, abduction relativement faible pour un Téléostéen de cette taille.

Mais, à ce propos, mon attention a été attirée sur un muscle particulier à *Balistes*, que je n'ai rencontré chez aucun autre Téléostéen. Il a été décrit par P. A. DIETZ (1914, Anhang, p. 158) comme portion du m. adductor mandibulae : les fibres d'une partie ventrale de ce muscle complexe s'attachent, en lamelle plus ou moins bipennée (fig. 1 ci-jointe,  $A^1p^2$ ), sur la face externe de la branche horizontale du préopercule. Le tendon de ce muscle s'insérant sur la mandibule plus dorsalement que l'ar-

(1) J'ai disposé, pour mes dissections, d'un petit *B. undulatus* (long. 5 1/2 centimètres), exemplaire que j'avais pu observer vivant, d'un très ancien exemplaire de *B. capriscus* (13 cm. de long.), du Laboratoire de zoologie de l'Université de Gand, que j'avais déjà utilisé en 1920, d'un exemplaire de *B. frenatus* et d'un squelette sec de *B. niger* (15 cm.) prêtés par le Musée royal d'Histoire naturelle de Bruxelles.

(2) Beaucoup de données anatomiques de ce mémoire sont inutilisables.

ticulation de cette pièce osseuse avec le carré, le muscle peut évidemment fonctionner comme élévateur de la mâchoire inférieure. Mais, d'autre part, je remarque que le même muscle, par le fait qu'il croise le carré du côté externe, serait capable, en raison de sa courbure sur le carré qu'il contourne, d'exercer un effort d'abduction sur le préoperculaire, dans le cas où la mandibule se trouverait fixée par le tonus des autres portions du m. releveur de la mâchoire : éventualité qui se réalise chez les Téléostéens ordinaires, quand ils respirent bouche constamment ouverte. En est-il ainsi en réalité ? Il faudrait le contrôler sur le sujet vivant ; dans l'affirmative, cette disposition musculaire propre à *Balistes* serait en rapport avec l'effort, plus considérable, à vaincre dans la manœuvre inspiratoire, qui se



1. — *Balistes undulatus* ( $\times 4.4$ ).  
Vue latérale de la tête après enlèvement de la peau.

trouve contrariée, comme nous le verrons plus loin. Cette disposition se rangerait alors à côté des autres spécialisations que nous allons rencontrer.

#### B. RÉDUCTION DE L'OPERCULE.

Le système de l'opercule est fortement réduit, en hauteur et surtout en largeur; plus indépendant que d'ordinaire de la branche verticale du préoperculaire (auquel il n'est réuni que par une large membrane, mince et au travers de laquelle transparaissent les bords de lamelles branchiales); il est muni de muscles abducteurs et élévateurs relativement bien développés, il me paraît susceptible d'effectuer des balancements plus étendus que ceux du préopercule.

La pièce operculaire (*o.*) est très mince; à elle est soudé ventralement un très mince suboperculaire réniforme, qui soutient, comme c'est la règle, la valvule de l'orifice expiratoire (*V.*). Mais la réduction de ce suboperculaire présente un aspect différent des cas de ce genre que j'ai rencontrés chez les autres Téléostéens (*V. WILLEM, 1931*): tels les Syngnâthes, les Labres, les Gobiidés, les Blenniidés, *Callionymus*, les Pleuronectides...; chez ceux-ci, la pièce suboperculaire, tout en s'étendant, souvent en forme de bec, jusqu'à la région dorsale de l'opercule, conserve dans la région ventrale du volet un territoire souvent important. Je soupçonne donc que la réduction en hauteur du sous-opercule a une autre cause que la formation d'un siphon dorsal expiratoire; nous reprendrons plus loin l'examen de ce problème.

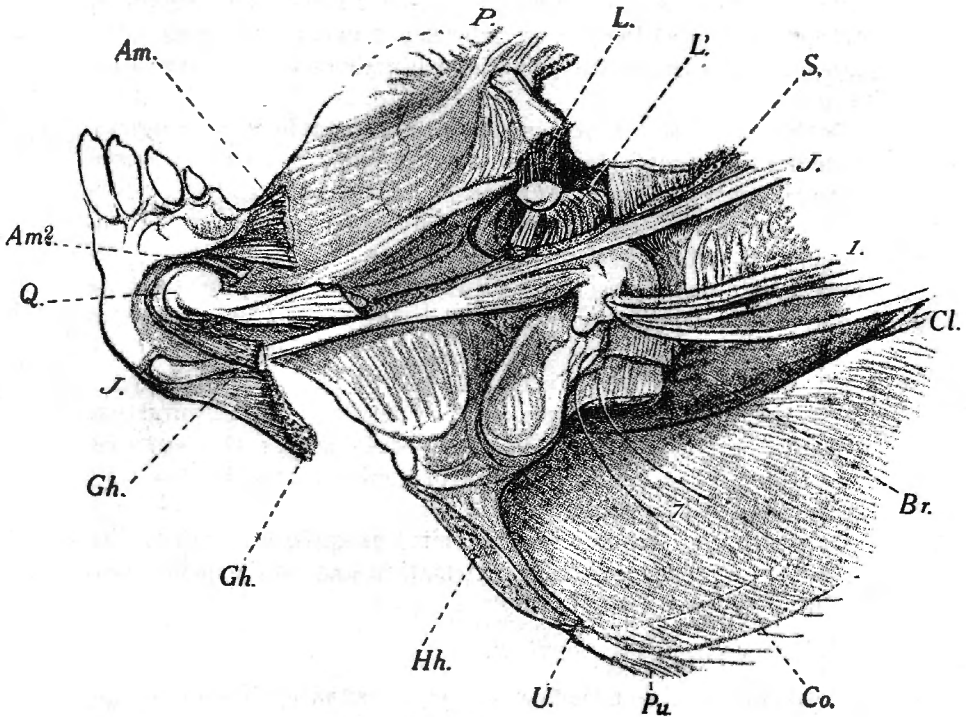
#### C. RÉDUCTION DE L'INTEROPERCULAIRE.

L'interoperculaire a subi une évolution curieuse: il perd toute participation à la formation de l'opercule, et se réduit à une bandelette ligamenteuse et osseuse, étroite et très mince, dont l'extrémité caudale est soudée à la face interne du suboperculaire et dont la terminaison rostrale, arrondie, va s'articuler, en *J*, sur la face latérale de la mandibule, sous le tendon plat du muscle peaucier dont il sera question plus loin.

La figure 2, à plus grande échelle, représente la moitié rostrale du trajet de cette bandelette osseuse, mise à découvert par la résection de la branche horizontale de la pièce préoperculaire. On voit qu'elle passe, dans une sorte de coulisse, entre le stylohyal et la face interne du préoperculaire enlevé. Détail à noter en passant: un peu au delà de cette coulisse, la bandelette osseuse s'élargit et donne insertion à un ligament fusiforme qui

va s'insérer, d'autre part, sur l'hyoïde, établissant ainsi une liaison particulière entre le coude du cératohyal et la mandibule. Car la bandelette élargie, qui passe sous des muscles dont il sera question plus loin, va s'insérer (en *J*) sur le menton de la mandibule.

Je désire m'arrêter un instant sur la signification fonctionnelle de cette pièce interoperculaire, trop sobrement décrite par les quelques anatomistes qui l'ont signalée. En somme, après la réduction extraordinaire qu'elle a subie, elle a conservé uniquement la valeur d'une liaison inextensible entre l'opercule et la mandibule : ce caractère illustre de façon curieuse un fait que nous sommes autrefois évertués à établir, chez les Téléostéens ordinaires, par la voie anatomique, fait qui était nié par nombre de physiologistes purs, se fondant sur des inscriptions graphiques mal établies (V. et L. WILLEM, 1927).



2. — *Balistes frenatus*.

Partie de la région latérale gauche de la tête, après enlèvement des muscles masticateurs, du muscle génio-hyoïdien, du muscle hyohyoideus et résection du préoperculaire et d'une partie de l'appareil branchiostège.

HOLMQVIST le premier (1910), en établissant que les muscles génio-hyoïdiens ne sont pas, comme on l'admettait immédiatement pour des raisons morphologiques plausibles, des abaisseurs de la mandibule, mais des protracteurs de l'arc hyoïdien, avait montré que l'abaissement de la mâchoire inférieure est dû, en grande partie, à l'action des muscles sterno-hyoïdiens, dont la contraction se transmet à la mandibule par les parties molles interposées (y compris les m. génio-hyoïdiens non contractés, qui jouent alors le rôle, passif, de ligaments). Mais d'autres facteurs interviennent, qui suffisent pour abaisser la mandibule en l'absence des actions précédentes, et qui produisent le début de cet abaissement avant que les contractions ci-dessus la renforcent. C'est ainsi, dit HOLMQVIST, que tous les muscles inspireurs : éleveurs et abducteurs de l'opercule doivent être considérés comme des abaisseurs de la mandibule : l'angle postérieur de celle-ci est relié par un ligament à l'interoperculaire, de sorte que toute abduction ou relèvement de l'opercule entraîne passivement, par un jeu compliqué d'articulations, l'ouverture de la bouche.

Nous-mêmes, déjà à une époque où nous n'avions pas connaissance du mémoire de HOLMQVIST, nous avons fait sur *Gasterosteus aculeatus* et *Syngnathus acus* (1927, p. 24-28 et 1931, p. 42-43), des constatations qui concordaient entièrement avec les conclusions du naturaliste scandinave. Notre but était alors de démontrer par des vivisections, en évitant l'emploi d'instruments enregistreurs gênants ou inutilisables, le rôle des divers muscles inspireurs, et de prouver que l'abaissement de la mandibule est intimement lié à l'abduction de la paroi latérale des cavités respiratoires, et par là même établir que l'instant de l'ouverture de la bouche, tant discuté par les physiologistes (1), coïncide exactement, chez les Téléostéens ordinaires, avec le début de l'abduction de l'opercule.

Or, voilà que *Balistes* vient, comme exemple pour ainsi dire hors série, d'apporter à notre affirmation une confirmation inattendue.

#### D. APPAREIL BRANCHIOSTÈGE.

Comme le montrent les figures 1 et 2, l'appareil branchiostège, contrairement à l'opercule, est très développé. Le squelette en est constitué par sept rayons, dont les six premiers ont la forme

(1) Voir l'historique de cette question dans V. W. et DE B., 1927.

de baguettes minces, courbes; tandis que le septième, le plus ventral, élargi par une lame mince et plate, a la forme d'un cimeterre, chez beaucoup d'espèces (chez *B. undulatus*, le rayon ventral présente en outre une aile plate du côté dorsal de son axe). Caractère particulier : les quatre rayons dorsaux, serrés en un faisceau, constituent un groupe à part. Nous verrons que cette disposition correspond à une particularité de la chambre branchiale.

A ce squelette est annexée une musculature fort développée, comportant :

1. Un fort m. geniohyoïdeus, divisé en faisceaux parallèles, distincts surtout dans leurs régions distales (fig. 1) :

a) une portion dorsale allant s'insérer sur la surface de l'hyoïde à la base des rayons 2, 3, 4, puis 5 ;

b) une bande plus considérable, formant la masse principale du Gh., qui se termine par trois chefs : le premier sur  $R_6$ ; les deux autres sur les deux ailes de  $R_7$ .

Cet ensemble de chefs musculaires fonctionne évidemment comme muscle protracteur de l'hyoïde; mais aussi, ce me semble surtout pour la partie b, comme extenseur des rayons branchiostèges.

2. Un m. hyohyoïdeus (fig. 1 et 2), dont la portion ventrale, très développée, est divisée en deux masses plates très distinctes :

a) l'une ( $Hh^1$ ) passe sous le  $R_7$ , pour aller s'attacher au  $R_6$ ;

b) l'autre ( $Hh^2$ ) plus profonde, s'attache au bord tranchant de  $R_7$ ;

c) en plus, on distingue, sur la face externe de la membrane branchiostège, des systèmes très délicats de fibres obliques, qui jouent le rôle de constricteurs de la membrane. Du côté interne de cette membrane (je ne leur consacre pas une figure spéciale), on observe des bandes obliques de fibres reliant l'hyoïde aux  $R_7$  et  $R_6$  et des bandes minces de fibres verticales réunissant les quatre premiers rayons, puis leur système au bord ventral de l'opercule : aussi des constricteurs de la membrane.

Ce développement considérable de l'appareil branchiostège contraste nettement avec la réduction de l'opercule et traduit, pour le point de vue fonctionnel, la prédominance des variations verticales des cavités branchiales sur le jeu transversal de leurs parois.

Cette importance relative se précisera davantage par la considération de la figure 3, représentant une coupe transversale de

l'appareil respiratoire de *Balistes*. On y remarque un fait curieux : la chambre branchiale représentée ne s'étend ventralement que jusqu'au système des quatre rayons branchiostèges supérieurs, la région médiane du plancher bucco-pharyngien se trouvant fortement relevée par le grand développement des muscles sterno-hyoïdiens (voir figure 1, *SH.*).

Il s'ensuit qu'à la manœuvre inspiratoire, la contraction des muscles sterno-hyoïdiens, d'une part, qui entraîne l'arc hyoïdien dans la direction caudale et abaisse le plancher bucco-pharyngien, est un facteur relativement important de l'expansion des cavités respiratoires. D'autre part, l'extension des rayons branchiostèges agit sur les régions latérales, et cela d'une façon très spéciale : le système des rayons branchiostèges ventraux, les plus importants, tire les sillons latéraux du pharynx dans une cavité lymphatique où ils se meuvent eux-mêmes.

La singularité de cette structure des chambres branchiales ressortira mieux, pour le lecteur, de la comparaison de cette figure 3 avec une figure analogue se rapportant à *Blennius* (fig. 4), un Téléostéen à qui je vois, avec une structure de la bouche très différente, un développement analogue de l'appareil masticateur et des muscles sterno-hyoïdiens, ainsi que des orifices expiratoires, réduits pratiquement à des siphons dorsaux (1). La différence ressortant des deux figures serait-elle en rapport directement avec l'aplatissement général du corps chez *Balistes* ?

#### E. ESPACES LYMPHATIQUES SOUS-CUTANÉS.

J'arrive à la description des espaces lymphatiques, si caractéristiques de *Balistes* et d'*Ostracion*, dont il a été déjà question plus haut, à propos du balancement de l'appareil branchiostège : les parois latérales de la tête, en dessous de l'œil et en avant de la nageoire pectorale, c'est-à-dire les muscles des mâchoires, l'arc du préoperculaire et de la mâchoire inférieure, l'appareil operculaire et l'ensemble de l'appareil branchiostège, sont séparés de la peau écailleuse par une couche plus ou moins épaisse de cavités lymphatiques, où j'ai pu distinguer, chez un bon exemplaire de *Balistes frenatus* :

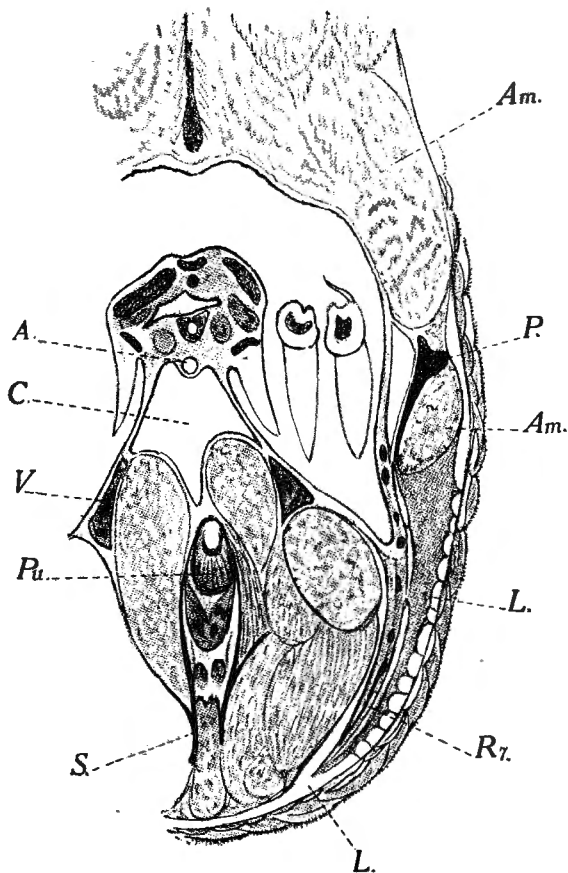
a) un espace mince couvrant la surface des muscles masticateurs et la face externe du préopercule; du bord courbe de ce

(1) Le bord de la membrane branchiostège est encore, ventralement, libre, mais appliqué sur la peau (V. WILLEM, 1931, p. 83).



préopercule part une cloison conjonctive, mince à son bord caudal libre, s'épaississant progressivement jusqu'au menton, en se soudant à la peau pour former le toit du sinus suivant :

b) couvrant, à partir du contour caudal du préopercule, l'appareil operculaire et tout l'appareil branchiostège; il commu-



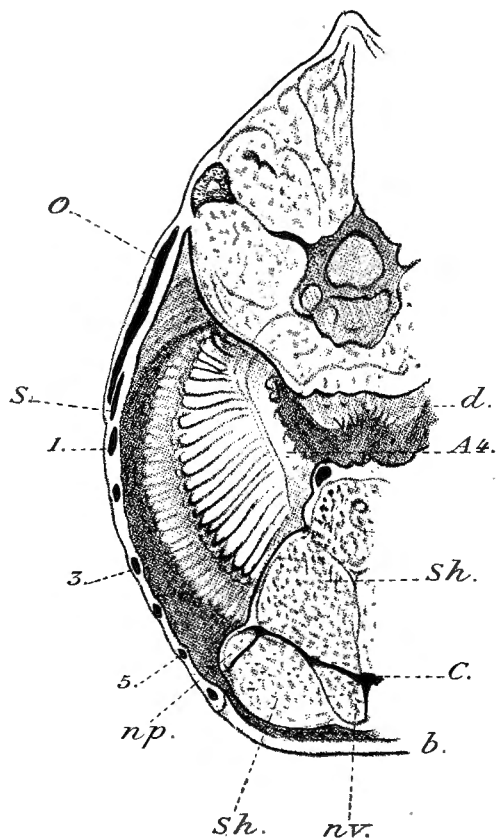
3. — *Balistes capriscus* ( $\times 3 \frac{1}{2}$ ).  
Coupe à peu près transversale de la tête  
au niveau de l'arc de l'œil et de l'articulation  
de la tige pubienne, vue antérieure.

nique largement, à la hauteur d'une ligne verticale partant du milieu de la courbe ventrale du rayon branchiostège 7, avec :

c) une troisième cavité lymphatique, qui passe sous la lame des rayons branchiostèges ventraux, pour couvrir et les muscles

sterno-hyoïdiens et la base de la nageoire pectorale, et plus en arrière, les muscles abdominaux.

Les cavités *b* et *c* communiquent ventralement avec leurs correspondantes de l'autre côté.

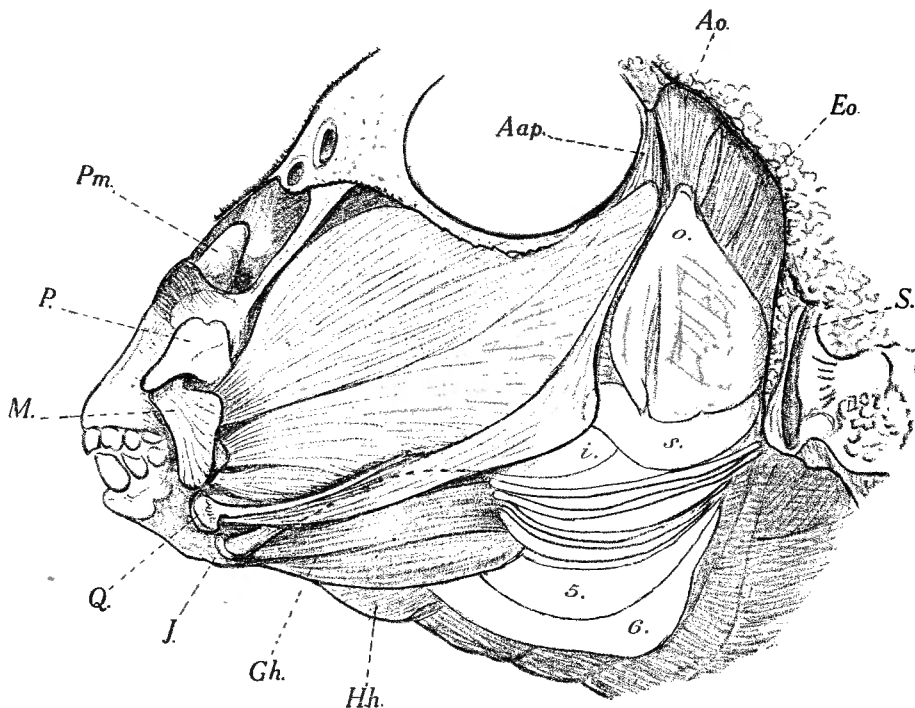


4. — *Blennius pholis*.

Coupe transversale de la tête, au niveau du bord postérieur (*b*) de la membrane branchiostège (vue de derrière).

La conservation imparfaite de mon matériel ne me permet pas d'affirmer que cette description, constatée nettement par dissection, soit entièrement valable pour les autres espèces; sur la coupe de la fig. 3, l'espace *b* apparaît partiellement occupé par du tissu conjonctif plus ou moins vacuolaire, dont la zone

médiale plus dense le divise en deux parties plus fluides. L'important, au point de vue fonctionnel, est que les manœuvres respiratoires s'effectuent indépendamment de déformations notables de la peau, grâce à l'interposition d'espaces lymphatiques plus ou moins spacieux entre les organes mobiles et les téguments à peu près rigides.



5. — *Triacanthus biaculeatus* ( $\times 3$ ).  
Dissection de l'appareil respiratoire, côté gauche.

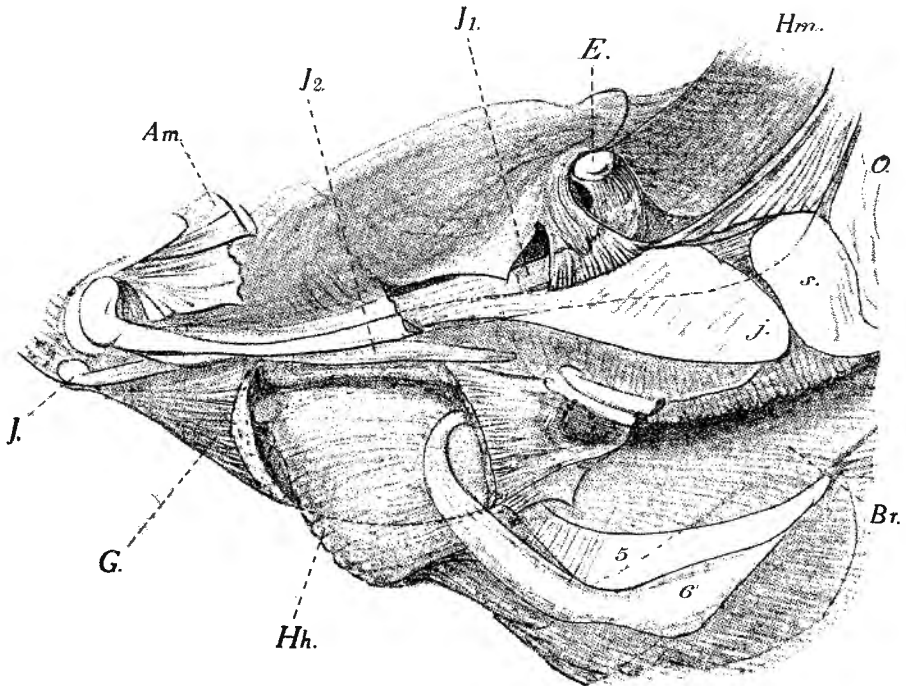
## 2. Genre *Triacanthus* (1).

La fig. 5, une vue latérale de l'appareil respiratoire, fait apparaître immédiatement, par comparaison avec la fig. 1 qui concerne *Balistes*, une régression moins prononcée de l'appareil operculaire. L'operculaire proprement dit (*o.*) et le subopercu-

(1) J'ai disposé d'un exemplaire de *Triacanthus biaculeatus* (BLOCH), long de 14 cm., que m'a confié le Musée royal d'Hist. nat. de Bruxelles.

laire (s.) sont beaucoup plus grands, moins détachés aussi du préoperculaire.

L'interoperculaire (i.), encore élevé dans sa région caudale, fait partie opérante du volet de la chambre branchiale. Mais, comme le montre surtout la fig. 6, sa région operculaire va se



6. — *Triacanthus biaculeatus* (3 1/).

Partie de la région latérale gauche, après enlèvement des muscles masticateurs, du m. génio-hyoïde et résection d'une partie du préoperculaire et d'une partie de l'appareil branchiostège, et du métaptérygoïde.

rétrécissant dans le sens rostral, rapidement avant d'atteindre son articulation avec la mandibule (J) (2). Cet interoperculaire est réuni à l'hyoïde par deux ligaments :

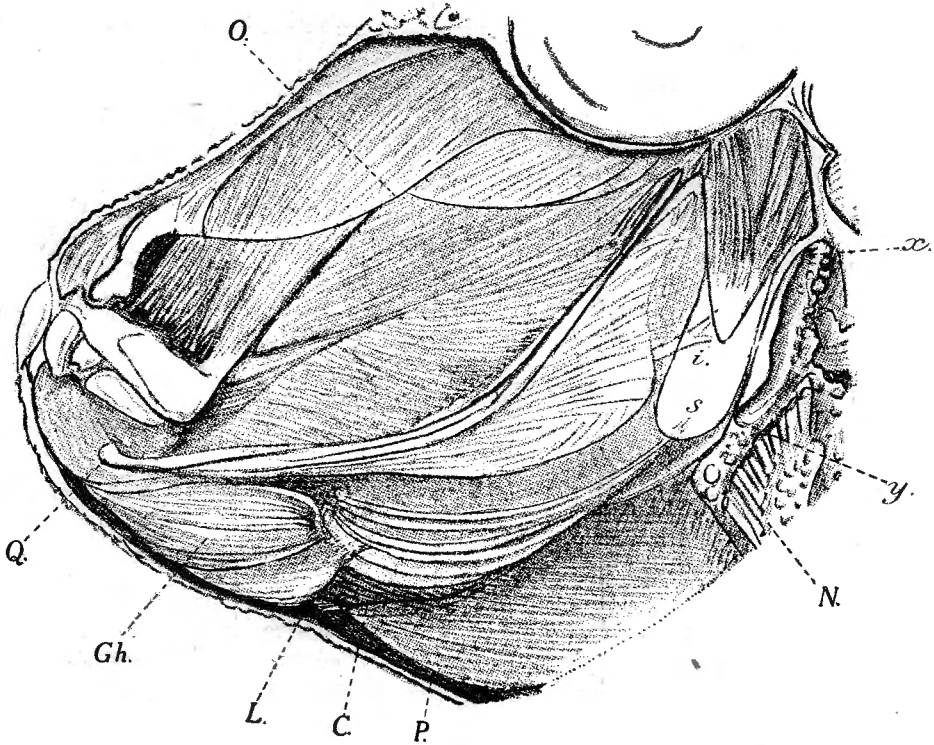
l'un ( $J_1$ ), une bandelette plate, qui s'insère sur une dent de la lame osseuse, passe sous la membrane obturant la partie non

(2) La région médiale de cet interoperculaire est rendue visible par la résection d'une partie du préoperculaire, l'enlèvement d'une portion du métaptérygoïde, et d'une membrane comblant une lacune entre ces deux pièces osseuses.

ossifiée du métaptérygoïde, pour se terminer sous l'expansion plate, en éventail, mi-osseuse mi-ligamentaire, qui unit le dit métaptérygoïde avec le préoperculaire ;

l'autre ( $J_2$ ) en fuseau allongé, réunit la région rostrale de l'interoperculaire, à la région du cératohyal voisine de l'insertion des premiers rayons branchiostèges.

L'appareil branchiostège comporte six rayons, dont les quatre proximaux, soutenant la paroi de la cavité branchiale, sont des



7. — *Monacanthus setifer* ( $\times 3$ ).

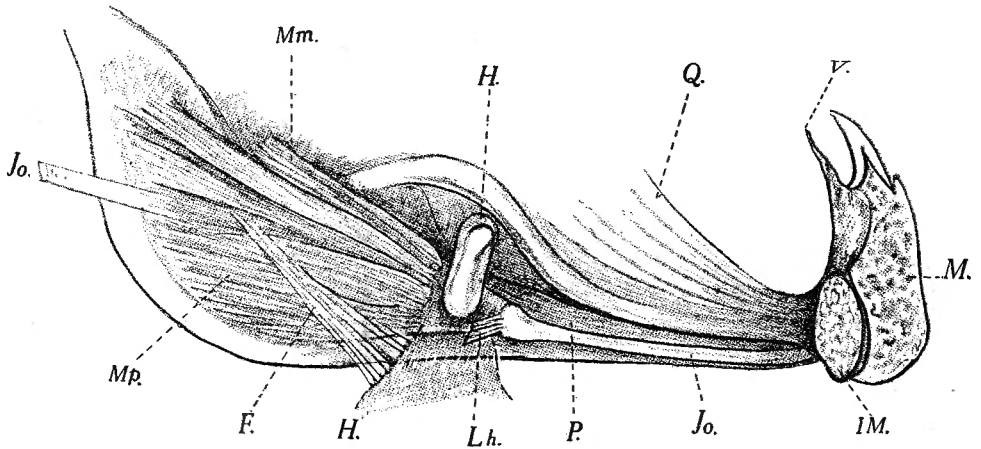
Vue latérale de la joue gauche, après enlèvement de la peau.

baguettes cylindriques courbes, dont la courbure augmente avec leur rang plus ventral. Les deux rayons inférieurs ont la forme de larges lames minces, courbes ; ils sont compris dans la lame, partiellement musculaire, qui, comme chez les Balistes, joue verticalement dans l'espace lymphatique compris entre la peau et les muscles sterno-hyoïdiens.

La musculature de cet appareil branchiostège m'a paru très analogue à celle que j'ai décrite chez *Balistes*, moins développée cependant.

La cavité branchiale (*Br.*) paraît, si l'on prend comme point de repère précis la base de la nageoire pectorale, s'étendre plus dans la direction ventrale que chez les *Balistes*, et, en concordance avec ce fait, la masse des muscles sterno-hyoïdiens a une hauteur relativement moindre.

L'espace lymphatique où manœuvrent les éléments du volet bucco-branchial est beaucoup moins développé que chez les Ba-



8. — *Monacanthus setifer* ( $\times 3,5$ ).

Vue de la face interne de l'interoperculaire, après excision du cératohyal.

listes. La peau recouvrant le volet operculaire et les muscles masticateurs doit se disséquer au scalpel, en raison de son adhérence avec ses organes. Mais le tissu conjonctif sous-cutané devient trabéculaire et très lâche à partir du rayon branchiostège 5 ; et il existe superficiellement un espace lymphatique ventral sur la face latérale du rayon branchiostège 6, sur le muscle sterno-hyoïdien et la musculature abdominale, jusqu'à la base de la nageoire pectorale. Elle se continue, plus profondément, sous les derniers rayons branchiostèges.

Je n'ai pas trouvé, chez *Triacanthus*, de muscle peaucier mentionné.

Comme conclusion de ce qui précède : les éléments de l'appareil respiratoire que je viens de décrire se montrent moins évolués que ceux des *Balistes*.

### 3. Genre *Monacanthus*.

J'ai pu disséquer un échantillon de *Monacanthus setifer* (long. : 16 cm.).

La figure 7 ci-jointe représente une dissection analogue à celles de *Balistes* et de *Triacanthus* qui précèdent.

#### A. SYSTÈME OPERCULAIRE.

Comme chez *Balistes*, l'operculaire, plus ou moins réniforme, est extrêmement mince, transparent; très mince aussi est le suboperculaire (*s.*) dont une partie remontante soutient la valvule de la fente expiratoire (*xy.*).

L'interoperculaire, bande fibreuse et délicate, plus encore que chez les formes précédentes, part du suboperculaire pour aller rejoindre une lame osseuse, sensiblement plus épaisse (*Io*, fig. 8), qui court tout contre la face interne de la branche horizontale du préoperculaire et va avec celui-ci s'attacher à la surface externe de la mandibule.

Mais cet interoperculaire présente sur son trajet des particularités nouvelles bien singulières. Tout d'abord, il s'ajoute au système décrit précédemment chez *Balistes* et *Monacanthus*, un muscle, dont les faisceaux rayonnants s'insèrent, comme l'indique la figure 8 (qui représente le système vu du côté interne) sur la face interne du coude du préoperculaire et, pour une petite part, sur le métaptérygoïde : tous ces faisceaux convergent, dans le sens rostral, vers un tendon plat et très mince, de forme trapézoïdale, qui se situe verticalement entre le préoperculaire et le stylohyal, et qui se soude avec l'origine arrondie de la portion osseuse de la lame considérée. En plus, cette extrémité arrondie de l'interoperculaire osseux est réunie par un ligament très court (*Lh.*), horizontal, à la face externe du cératohyal (excisé dans la préparation, et représenté partiellement en contour par un trait interrompu).

D'autre part, une formation fibreuse, étrange, relie le système de l'interoperculaire à l'hyoïde : du squelette fibreux de l'éventail musculaire, part une lame triangulaire de fibres fines, d'aspect nacré, qui s'épanouissent pour s'insérer isolément sur l'arête verticale postérieur du cératohyal.

En résumé, nous retrouvons chez *Monacanthus* un système interoperculaire, établissant des liaisons entre le suboperculaire et la mandibule, analogue à celui de *Balistes* et de *Triacanthus*;

mais il se montre compliqué par l'adjonction d'un faisceau fibreux allant au cératohyal et d'un muscle « préoperculaire » inattendu. Provisoirement — jusqu'à vérification éventuelle sur le vivant — il est permis d'attribuer à ce muscle la fonction de renforcer la traction exercée par le suboperculaire sur la mandibule, tout au début de l'abduction de l'opercule et de la phase inspiratoire. Et cette action explique, à mon sens, la délicatesse si frappante de la partie fibreuse initiale de l'interoperculaire : sa flexibilité permet le raccourcissement du segment prémusculaire, lorsque la contraction du muscle tire dans le sens caudal la portion plus rostrale du système. Il doit y avoir là une coordination bien curieuse de manœuvres concourant à la solidarité de l'opercule et de la mandibule dans la manœuvre inspiratoire.

#### B. APPAREIL BRANCHIOSTÈGE.

Je distingue six branchiostégites : en partant du côté dorsal, direction de l'articulation de l'arc hyoïdien au crâne, deux groupes de deux rayons en baguettes courbes, dont le premier est notablement plus long que les suivants, se prolongeant sous le préoperculaire ; puis un cinquième en baguette grêle et enfin un sixième, le plus court de tous, mais s'élargissant par une expansion tranchante.

De la musculature, je n'ai repéré qu'un fort m. *hyohyoideus inferior* à fibres presque verticales, qui se trouve caché sous le m. *genio-hyoideus* (*Gh.*) représenté sur la figure.

Cet appareil branchiostège est donc, proportionnellement à celui de l'opercule, beaucoup moins développé que celui de *Balistes* et même de *Triacanthus*. Et cette proportion est parallèle, comme le montrent les figures analogues, à celle du développement des muscles sterno-hyoïdiens.

La cavité branchiale s'étend, dans le sens ventral, jusqu'au cinquième branchiostégite.

#### C. LACUNES LYMPHATIQUES.

Un tissu celluleux lâche couvre l'appareil operculaire et le préoperculaire, tout en s'attachant particulièrement au bord de la branche horizontale de celui-ci. Une lacune lymphatique, limitée caudalement par le bord interne concave du préoperculaire, s'observe sous la peau de la joue et sous les trois plaques suboculaires (1).

(1) Lesquelles sont minces au point d'être transparentes et faciles à méconnaître.



Du tissu conjonctif lâche sous-cutané recouvre la majeure partie de l'appareil branchiostège, et passe ventralement à une cavité lacunaire (*L.*).

Avant de passer aux conclusions théoriques de mon travail, il convient de considérer les types auxquels les classificateurs récents rattachent les genres que j'ai considérés, c'est-à-dire des formes comme *Teuthis*, *Acanthurus*, que E. S. GOODRICH range même parmi les Plectognathes.

#### 4. Genre *Teuthis* (1).

La figure ci-jointe (fig. 9) marque immédiatement de fortes différences avec celles qui concernent les Balistidés.

A. Le système operculaire est fort développé. L'operculaire (*o.*) est une plaque haute, à peu près de la même hauteur que la branche verticale du préoperculaire; elle est large aussi, au point que son bord rostral se glisse quelque peu sous le bord caudal du préoperculaire.

Le suboperculaire (*S*) descend jusqu'au niveau du bord ventral du préoperculaire, et monte, d'autre part, très haut, pour soutenir la valvule (*V.*), dépassant là quelque peu la bordure caudale de l'operculaire.

L'interoperculaire (*i*) est une plaque osseuse large d'allure normale, allant buter par une terminaison étroite entre deux saillies de la mandibule, pour être réunie par un ligament à la plus dorsale d'entre elles.

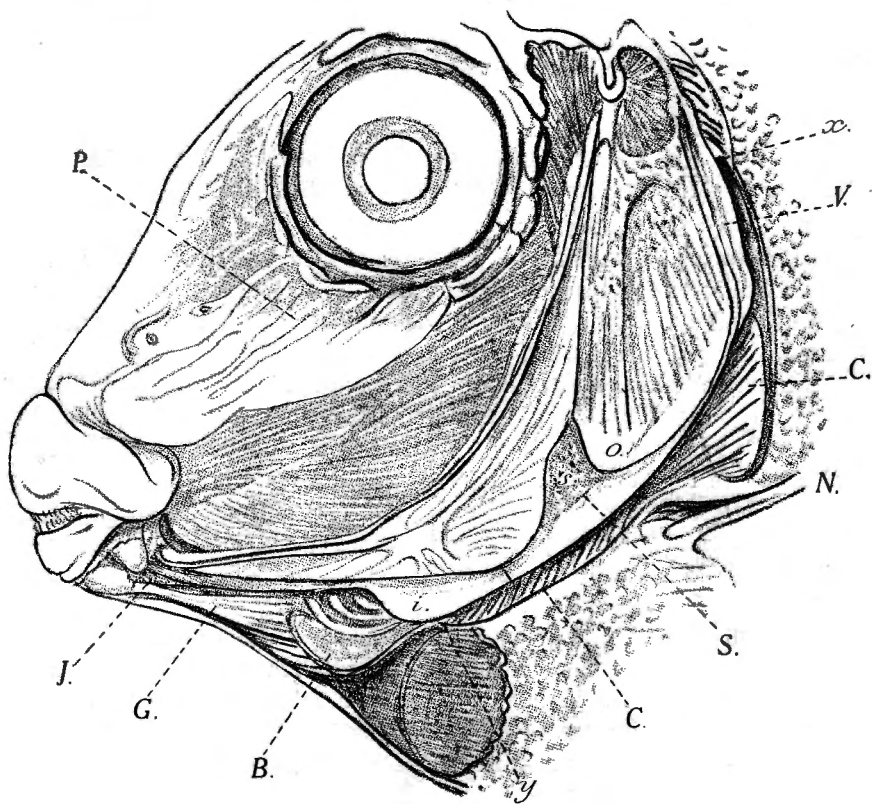
La fente branchiale (*x-y*) est très élevée : sur cette hauteur, elle est fermée, à l'inspiration, par la valvule plane visible sur le dessin (*V.*), et à l'expiration, par un mince repli récurrent, que soutiennent en partie les branchiostégites (2). Ces valvules glissent sur la surface inclinée de la clavicule, que marquent de forts dessins rayonnants (*C.*).

B. L'appareil branchiostège se montre proportionnellement peu développé. Je compte cinq branchiostégites, relativement courts : quatre en forme de baguettes courbes, de longueur décroissante (le premier, complètement caché par l'interopercu-

(1) J'ai disposé d'un exemplaire de *T. guttata* (17 centimètres), provenant du Musée royal d'Histoire naturelle de Bruxelles.

(2) On peut trouver des représentations de semblables replis dans mon travail de 1931 : *Ammodytes*, p. 71 et *Pleuronectides*, p. 109 et 115, où ils sont particulièrement développés.

laire, s'étendant un peu plus haut que la limite ventrale du suboperculaire) et un cinquième, très haut, de forme plus ou moins triangulaire. La musculature est aussi médiocrement développée; je n'en ai dessiné que le m. génio-hyoïdien et le m. hyoïdeus inferior, négligeant provisoirement l'analyse des autres constituants.



9. — *Teuthis guttata* (× 3).  
 Vue latérale de la face gauche de la tête.

C. LACUNE LYMPHATIQUE SOUS-CUTANÉE.

Je ne trouve de semblables espaces, bien marqués, ni sur l'appareil operculaire, ni même sur l'appareil branchiostège : en ce qui concerne cette dernière région, je constate sur mon exem-

plaire que le rapprochement des branchiostégites a déterminé dans la peau des plis parallèles aux baguettes osseuses (1).

#### EVOLUTION DES SCLÉRODERMES.

Il ressort de la description de l'appareil respiratoire des trois Balistidés étudiés, que *Balistes* serait le plus évolué au point de vue de la structure de l'appareil operculaire et de l'appareil branchiostège; que l'opercule de *Triacanthus* a une allure plus archaïque que celui de *Monacanthus*; par contre, ce dernier possède un appareil branchiostège moins développé, plus archaïque semble-t-il, que *Triacanthus*; et chez *Monacanthus*, le développement plus faible des muscles sterno-hyoïdiens a moins réduit la hauteur de la chambre branchiale. Il en résulte donc que les orthogénèses que l'on distingue de la sorte dans l'évolution de l'appareil respiratoire ne se superposent pas exactement à la sériation classique, basée sur le squelette buccal, les nageoires, la réduction du bassin. Cela n'est pas surprenant: les arbres généalogiques se compliquent d'autant plus que l'on connaît mieux l'anatomie du groupe considéré.

Etant admis que *Balistes* est, au point de vue de l'appareil respiratoire, la plus évoluée des formes que j'ai considérées, comment est-il permis de concevoir actuellement l'évolution qui, d'une forme *Teuthis*, a abouti à un *Balistes*? Voici comment s'est progressivement édifiée mon opinion.

Au début de mon étude des Plectognathes, je cherchais, au cours de la dissection de *Balistes*, à me rendre compte du jeu des pièces du volet branchial; je constatais que l'angle externe du préoperculaire ne pouvait se soulever que d'un millimètre environ; et, d'autre part, je voyais que ses deux branches, après leur séparation par une section transversale du coude de la pièce, pouvaient se soulever bien davantage; la branche verticale tournant autour d'un axe longitudinal, la branche horizontale pivotant autour d'un axe oblique faisant avec l'autre un angle sérieux: contrairement à ce qui se passe chez les Téléostéens ordinaires, où la coïncidence des deux axes (WILLEM, 1940, p. 27) permet une abduction considérable de la joue, favorisée d'ailleurs par l'ouverture de l'angle formé par les deux moitiés des mâchoires.

Semblable réduction de l'abduction, chez *Balistes*, me parais-

(1) Je signalerai cependant que chez *Acanthurus* la déformation de la peau est moins régulière: c'est un gros repli ondulé, qui suppose un certain jeu de la peau sur les branchiostégites.

sait alors tenir au déplacement, dans le sens ventral, de l'articulation rostrale de l'articulation au crâne du ptérygo-palatin, à la réduction du cadre de la bouche et à la solidification des mâchoires. L'étude de *Teuthis* m'a montré que cette première hypothèse n'est pas exacte; car semblable évolution est déjà réalisée chez ce type, sans entraîner la réduction de l'abduction de la paroi latérale du bucco-pharynx.

Chez *Teuthis*, en effet, et de même chez *Acanthurus*, je vois l'ensemble de la joue, pivotant autour d'un axe passant par l'articulation crânienne de l'hyomandibulaire et celle du carré avec la mandibule, permettre un soulèvement de l'angle postérieur du préoperculaire d'environ 1/2 millimètre chez *Acanthurus*, et beaucoup plus chez mon exemplaire de *Teuthys*, de taille plus grande. Et de plus le volet operculaire, à son tour, tournant autour d'un axe parallèle à la ligne *xy*, peut s'écarter de la clavicule de plus de trois millimètres.

Mais la structure de l'appareil operculaire de ces dernières formes, où la fente des ouïes se trouve réduite par un repli cutané courant le long du bord caudal du couvercle de la cavité branchiale, et où l'expiration, en respiration tranquille, s'effectue uniquement par un siphon dorsal, me rappelle un stade observé notamment chez *Labrus*, Percidé à nage lourde, se tenant souvent posé sur le fond. Par comparaison avec *Percá*, poisson qui nage constamment, cette disposition apparaît marquer une évolution vers un régime plus sessile; je l'ai observée aussi pour *Spinachia*, comparé à *Gasterosteus*.

Et, dans le même ordre d'idées, les Balistidés, hôtes ordinaires, comme les Teuthidés et les Acanthuridés, des récifs coralliaires, paraissent devoir être des formes plus sessiles encore que les Teuthidés, et à comparer avec d'autres que j'ai eu l'occasion d'étudier à l'état vivant: Lophobranches, Muraenides, *Callionymus*, *Lepadogaster* (WILLEM, 1931, p. 120), chez lesquelles la soudure de la membrane branchiostège à la peau de la région claviculaire réduit la fente operculaire à un orifice expiratoire dorsal. Provisoirement, je me figure donc que c'est une évolution analogue, liée à des facteurs éthologiques, qui a donné à l'opercule des Balistidés la structure observée.

J'estime en outre que le jeu latéral de la paroi du bucco-pharynx, déjà gêné par la soudure partielle de son bord caudal avec le revêtement de la région claviculaire, s'est trouvé réduit encore par la rigidité croissante que lui donnait le développement d'écailles calcaires. Et, étendant encore le domaine des hypo-

thèses de travail, je me suggère que ce dernier facteur est le résultat d'une alimentation comportant un excès de calcaire, qui s'éliminerait par dépôt dans des formations dermiques: on dit que les Balistidés, hôtes des récifs coralliaires, se nourrissent, partiellement tout au moins, de mollusques à coquilles et broutent les extrémités des coraux. Nous verrons plus tard si cette hypothèse se confirme par la considération d'autres Sclérodermes.

## INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

- DARESTE, C., 1850, *Recherches sur la classification des poissons de l'ordre des Plectognathes*. (Annales des Sciences naturelles (Zoologie), 3<sup>e</sup> série, t. XIV.)
- HOLLARD, M., 1853, *Monographie de la famille des Balistides*. (Annales des Sciences naturelles (Zoologie), 3<sup>e</sup> série, t. XX.)
- TATE REGAN, C., 1902, *On the classification of the Suborder Plectognathi*. (Proceedings of the Zool. Society of London, II.)
- GOODRICH, E. S., 1909, *Vertebrata craniata (Cyclostomes and Fishes)*. (Treatise on Zoology, Ray Lankester, 1909.)
- HOLMQVIST, 1910, *Der musculus protractor hyoidei und der Senkungsmechanismus des Unterkiefers bei den Knochenfischen*. (Lunds Universitets Arsskrift. N. F., Bd. VI.)
- KASCHKAROFF, D. N., 1914, *Materialen zur vergleichenden Morphologie der Fische. Vergleichendes Studium der Organisation von Plectognathi*. (Bulletin de la Société impériale des naturalistes de Moscou, t. XXVII.)
- DIETZ, P. A., 1918, *Beiträge zur Kenntnis der Kiefer- und Kiemenbogenmuskulatur der Teleostier*. (Mitteilungen aus der zoologischen Station zu Neapel, Bd. 22.)
- WILLEM, V. et DE BERSAQUES, L., 1927, *Les types de mouvements respiratoires chez les Téléostéens*. (Mémoires in-8<sup>o</sup> de l'Académie royale de Belgique (Sciences), t. IX.)
- WILLEM, V., 1931, *Les manœuvres respiratoires chez les Poissons et les Amphibiens*. (Mémoires in-4<sup>o</sup> de la Classe des Sciences de l'Acad. royale de Belgique, 2<sup>e</sup> série, t. X.)
- 1940, *Nouvelles observations sur les manœuvres respiratoires des Téléostéens*. (Bulletin de l'Académie royale de Belgique (Sciences), t. XXVI.)

## EXPLICATION DES FIGURES.

Fig. 1. — *Balistes undulatus*. Vue latérale de la tête après enlèvement de la peau ( $\times 4.4$ ).

- Am.*, m. adductor mandibulae;  
*Am.*<sub>2</sub>, portion du même muscle, s'insérant sur le préoperculaire;  
*Ao.*, m. abductor operculi;  
*A'p.*, m. abductor arcus palatini;  
*As.*, m. releveur de la mâchoire supérieure;  
*C.*, arête latérale du coracoïde;  
*GH.*, m. geniohyoïdeus; *Hh*<sup>1</sup> et *Hh*<sub>2</sub>, deux parties du m. hyohyoïdeus;  
*L.*, lacune lymphatique ventrale;  
*Lo.*, m. levatores operculi;  
*N.*, nageoire pectorale;  
*O.*, opercule;  
*P.*, muscle peaucier, abaisseur de la mandibule; *Pa.*, os palatin;  
*Pu.*, masse du pubis et de ses muscles;  
*Q.*, articulation du carré et de la mandibule;  
*R.*<sub>7</sub>, le rayon branchiostège ventral;  
*SH.*, m. sterno-hyoïdiens;  
*V.*, valvule de l'orifice expiratoire.

Fig. 2. — *Balistes frenatus*. Partie de la région latérale gauche de la tête, après enlèvement des muscles masticateurs, du muscle génio-hyoïdien, du m. hyohyoïdeus et résection du préoperculaire et d'une partie de l'appareil branchiostège.

- Am.*, tendon du m. adductor mandibulae;  
*Am*<sup>2</sup>, tendon de la portion de *Am.* qui s'insère sur la face latérale du préoperculaire;  
*Br.*, chambre branchiale;  
*Cl.*, émergence de l'arête de la clavicule et début de la musculature de la nageoire pectorale;  
*C'o.*, arête du coracoïde;  
*Gh.*, deux portions du m. geniohyoïdeus;  
*Hh.*, section sagittale du m. hyohyoïdeus inferior;  
*J.*, interoperculaire;  
*L.*, ligament reliant l'extrémité de l'épihyal au ptérygoïde;  
*L'*, ligaments unissant l'hyoïde au préoperculaire;  
*P.*, métaptérygoïde;  
*Pu.*, système du pubis;  
*Q.*, articulation du carré sur la mandibule;  
*S.*, section des tissus attachés au préoperculaire;  
*V.*, pointe caudale de l'urohyal;  
1, 7, rayons branchiostèges.

Fig. 3. — *Balistes capriscus*. Coupe à peu près transversale de la tête, au niveau de l'axe de l'œil et de l'articulation de la tige pupillaire, vue antérieure ( $\times 3\ 1/2$ ).

- A.*, origine de l'aorte ventrale;  
*Ab.*, appareil branchiostège gauche, avec la coupe des 7 rayons branchiostèges;

- Am.*, m. adductor mandibulae;  
*C.*, cavité péricardique;  
*L.*, tissu lymphatique presque homogène, dans la lacune sous-cutanée;  
*P.*, préoperculaire;  
*Pu.*, extrémité céphalique de la tige pubienne;  
*S.*, ceinture scapulaire;  
*V.*, veine cardinale antérieure.

Fig. 4. — *Blennius pholis*. Coupe transversale de la tête, au niveau du bord postérieur (b) de la membrane branchiostège (vue de derrière).

- A.*, quatrième arc branchial;  
*C.*, ceinture scapulaire;  
*d.*, dents épipharyngiennes;  
*np.*, muscle du système de la nageoire pectorale;  
*nv.*, muscle du système de la nageoire ventrale;  
*O.*, operculaire;  
*S.*, suboperculaire;  
 1, 3, 5, rayons branchiostèges.

Fig. 5. — *Triacanthus biaculeatus*. Dissection de l'appareil respiratoire, côté gauche ( $\times 3$ ).

- Aap.*, m. abductor arcus palatini;  
*Ao.*, m. abductor operculi;  
*Eo.*, m. elevator operculi;  
*Gh.*, m. geniohyoideus;  
*Hh.*, m. hyohyoideus;  
*J.*, articulation, avec la mandibule, de l'interoperculaire ( $\delta$ );  
*M.*, maxillaire;  
*O.*, operculaire;  
*P.*, os palatin;  
*Pm.*, prémaxillaire;  
*Q.*, articulation de l'os carré et de la mandibule;  
*S.*, fente expiratoire;  
*s.*, suboperculaire;  
 5, 6, rayons branchiostèges ventraux.

Fig. 6. — *Triacanthus biaculeatus* ( $\times 3 \frac{1}{2}$ ). Partie de la région latérale gauche, après enlèvement des muscles masticateurs, du m. géniohyoïde et résection d'une portion du préoperculaire et d'une partie de l'appareil branchiostège, et du métapterygoïde.

- Am.*, tendons du m. adductor mandibulae;  
*Br.*, chambre branchiale, partiellement découverte;  
*E.*, extrémité de l'épihyal;  
*G.*, m. geniohyoideus;  
*Hh.*, m. hyohyoideus;  
*Hm.*, hyomandibulaire;  
*J.*, interoperculaire;  
*J<sub>1</sub>, J<sub>2</sub>*, ligaments allant de l'interoperculaire à l'hyoïde;  
*N.*, muscles de la nageoire pectorale;  
*O.*, operculaire;



s., suboperculaire;  
5., 6., rayons branchiostèges ventraux.

Fig. 7. — *Monacanthus setifer* ( $\times 3$ ). Vue latérale de la joue gauche, après enlèvement de la peau.

C., arête externe de la clavicule;  
Gh., m. geniohyoïdeus;  
i., insertion de l'interoperculaire sur le suboperculaire;  
L., espace lymphatique ventral;  
N., extrémité de la nageoire pectorale, fléchie dans la direction rostrale (les rayons sont amputés);  
O., bord caudal de la première plaque suboculaire (transparente);  
P., pubis;  
Q., articulation du carré et de la mandibule;  
s., suboperculaire;  
xy., extrémités de l'orifice expiratoire.

Fig. 8. — *Monacanthus setifer* ( $\times 3.5$ ). Vue de la face interne de l'interoperculaire, après excision du cératohyal.

F., faisceau tendineux unissant la bande Io au cératohyal;  
H., Hyoïde, le cératohyal excisé n'étant représenté, partiellement, que par son contour, en trait interrompu;  
Lh., ligament unissant la tige osseuse Io au cératohyal;  
Io., les deux segments de l'interoperculaire;  
IM., m. intermandibularis;  
M., coupe transversale de la mandibule;  
Mm., faisceau du m. préoperculaire inséré sur le métaptérygoïde;  
Mp., faisceaux du m. préoperculaire inséré sur le préoperculaire;  
Q., os quadratum;  
v., valvule buccale.

Fig. 9. — *Teuthis guttata* ( $\times 3$ ). Vue latérale de la face gauche de la tête.

B., sixième branchiostégite;  
C., arête de la clavicule;  
G., m. geniohyoïdeus;  
i., interoperculaire;  
J., extrémité rostrale de l'interoperculaire;  
N., premier rayon de la nageoire pectorale;  
O., operculaire;  
P., plaque suboculaire;  
S., limite dorsale des m. sternohyoïdiens, vue par transparence;  
s., suboperculaire;  
V., valvule de l'orifice expiratoire;  
x., y., extrémités de la fente branchiale.