

(Communication présentée le 17 décembre 1966.)

**RECONNAISSANCE
D'UN GROUPE NATUREL DE SIX FAMILLES
DE SILURIFORMES SUD-AMÉRICAINS
GRACE A L'ÉTUDE ANATOMIQUE
DE L'APPAREIL DE WEBER AU SENS LARGE**

par Michel CHARDON,

Institut de Zoologie, Université de Liège.

Résumé. — La morphologie et le fonctionnement de l'appareil de Weber sont rappelés. L'évolution adaptative du squelette de la région antérieure chez les Silures benthiques est décrite en insistant sur ses conséquences sur l'appareil de Weber au sens large. Quoique adaptatifs, les caractères de cette région peuvent être utilisés en systématique à condition de s'attacher aux détails de réalisation et non aux niveaux évolutifs, et de les confronter avec les autres données systématiques disponibles.

Dans l'ordre des Siluriformes, six familles sud-américaines, les Bunocephalidae, les Aspredinidae, les Trichomycteridae, les Astroblepidae, les Loricariidae et les Callichthyidae, se distinguent clairement par une particularité. Les processus mésiaux ventraux des exoccipitaux, qui chez les Ostariophysi normaux séparent le sinus impair du cerveau, manquent, tandis que la pars inferior du labyrinthe présente des modifications. Les six familles possèdent quelques autres caractères communs qui ne leur sont pas strictement particuliers; elles montrent aussi clairement des tendances communes qui se réalisent tantôt chez l'une, tantôt chez l'autre.

Quelques problèmes concernant les relations à l'intérieur du groupe et son origine sont discutés.

(English summary at the end of the paper.)

Liste des abréviations utilisées dans l'explication des dessins.

aig.	: aigillon
amp.	: ampoule
ap.ven.	: apophyse ventrale
ar.po.	: toile arachnoidienne postérieure
art.cle.	: surface articulaire du cleithrum
a.s.i.	: atrium sinus imparis
bd.v.3	: basidorsal de la 3e vertèbre
boc.	: basioccipital
bou.	: bouclier de la nageoire dorsale
c.ant.	: canal semi-circulaire antérieur
c.c.tr.	: canalis communicans transversus
c.hor.	: canal semi-circulaire horizontal
c.neur.	: canal neural
c.po.	: canal semi-circulaire postérieur
c.sensor.	: canal sensoriel
c.sens.	: canal sensoriel
c.v.1; c.v.5	: corps de la 1re, de la 5e vertèbre
c.v.c.	: corps de la vertèbre complexe
c.u.s.	: canal utriculo-sacculaire
cap.	: capsule
car.	: cartilage
cav.utr.	: cavité de l'utricule
cl.	: claustrum
cle.	: cleithrum
cô.v.6	: côte de la 6e vertèbre
cr.soc.	: crête du supraoccipital
cvl.	: cervelet
éc.	: écaille latérale (capsule)
épot.	: épilotique
exoc.	: exoccipital
exoc.més.	: processus ventraux mésiaux des exoccipitaux
exoc.po.	: processus postérieur de l'exoccipital
for.	: fontanelle
for.n.10; for.n.11	: foramen du nerf 10, 11
fov.sac.	: fovea sacculi
fr.	: frontal
ga.m.ep.	: gaine de la moelle épinière
hém.	: hémisphères cérébraux
i.cap.	: introitus capsulae
intc.	: intercalaire
interos.	: ligament interossiculaire

l.op.	: lobes optiques
l.va.	: lobe du vague
lag.	: lagena
lig.lv.	: ligament intervertébral
m.al.	: moelle allongée
m.ép.	: moelle épinière
n.	: nerf
n.8, n.10, n.11	: nerfs 8, 10, 11
nag.pect.	: nageoire pectorale
nép.v.4	: neurépine de la 4e vertèbre
nép.v.c.	: neurépine de la vertèbre complexe
paravert.	: saccus paravertebrales
pasph.	: parasphénoïde
potp.	: posttemporal
potp.inf.	: branche inférieure du posttemporal
poz.v.5	: postzygapophyse de la 5e vertèbre
pr.art.intc.	: processus articulaire de l'intercalaire
pr.art.sc.	: processus articulaire du scaphium
pr.art.tri.	: processus articulaire du tripus
pr.asc.intc.	: processus ascendant de l'intercalaire
pr.bi.	: processus bijugus
pr.tr.ant.v.4;	: branche antérieure, postérieure, de la parapophyse de
pr.tr.po.v.4	la 4e vertèbre
pr.tr.v.4; pr.tr.v.5	: parapophyse de la 4e, de la 5e vertèbre
pr.ven.	: processus ventraux prolongeant les ossifications superficielles ventrales des vertèbre*
sac.	: saccule
sc.	: scaphium
s.e.w.	: sinus endolymphaticus weberianus
s.i.p.	: sinus impar perilymphaticus («sinus impair»)
soc.	: supraoccipital
sphot.	: sphénotique
t.olf.	: tubercules olfactifs
trf.	: transformateur du tripus
tri.	: tripus
trou.c.tr.	: trou du canal transverse qui joint les bulles
tun.card.	: tunnel des cardinales
utr.	: utricule
v.1; v.5	: 1re, 5e vertèbre
ves.	: vessie natatoire

A. — INTRODUCTION.

Dans le cadre d'une étude générale de l'anatomie comparée de l'appareil de Weber et des organes adjacents chez toutes les familles de Siluriformes, nous avons tenté de définir, à l'intérieur de cet ordre, des groupes naturels qui pourraient prendre le rang de sous-ordres. Le besoin s'en fait sentir dans la classification actuelle, ainsi qu'en témoigne cette opinion toute récente de P. GREENWOOD, D. ROSEN, S. WEITZMAN et G. MYERS : « En dépit de nombreux articles récents sur la morphologie des poissons-chats, aucun arrangement satisfaisant des familles n'est actuellement possible ».

L'appareil de Weber caractérise les *Ostariophysi*, *Cypriniformes* et *Siluriformes*. Les travaux anatomiques les plus importants qui lui furent consacrés sont ceux de T. BRIDGE et A. HADDON (1894), N. CHRANILOV (1927 et 1929) et R. ALEXANDER (1964, 1966). R. TILAK (1964) a montré son intérêt en systématique. Sa fonction auditive après avoir été longtemps controversée a été clairement mise en évidence par K. VON FRISCH et H. STETTER (1932), T. WOHLFAHRT (1939 et 1950) et D. POGGENDORF (1952). C'est une double chaîne d'osselets qui transmettent mécaniquement les vibrations ressenties par la vessie natatoire aux labyrinthes de l'oreille interne. En adaptation à ce rôle supplémentaire, la vessie natatoire présente une chambre antérieure bilobée dont les parois latérales affleurent souvent sous la peau des flancs et réalisent ainsi deux sortes de tympanes. A l'autre extrémité de la chaîne, les labyrinthes gauche et droit s'unissent par un canal transversal du milieu duquel part vers l'arrière un court diverticule médian aveugle à paroi mince et élastique, le *sinus endolymphaticus*, rempli, naturellement, d'endolymphe. Le sinus endolymphatique lui-même baigne, sur toute sa longueur, dans un sac lymphatique médian à paroi fibreuse épaisse situé sous la moelle allongée, le sinus impair; celui-ci présente deux fenêtres latérales symétriques, les *atria sinus imparis*. La chaîne se compose de trois osselets articulés entre eux par l'intermédiaire de courts ligaments, et articulés en principe aux vertèbres antérieures par des processus osseux; cette observation est l'un des arguments qui montrent que les osselets de Weber sont des pièces détachées des vertèbres antérieures. Les osselets antérieurs, les scaphiums, s'appuient sur le sinus impair au niveau des atria, tandis que les postérieurs, les tripus s'attachent par un mince processus, le transformator, à la paroi antérieure de la vessie. De cette manière, une variation de pression du milieu extérieur provoque une diminution de volume

de la vessie et donc un déplacement vers la ligne médiane des points d'attache des transformateurs et du mouvement des tripus tout entiers, autour de leur point fixe d'articulation; ce mouvement est transmis par la chaîne aux scaphiums qui appuyent sur le *sinus impar*; la pression ainsi créée est ressentie également par le *sinus endolymphaticus* dont le volume diminue; ceci crée un mouvement de l'endolymphe qui impressionne les papilles sensorielles de l'oreille interne.

Notre étude s'étend de plus aux organes adjacents de l'appareil de Weber au sens strict, principalement à l'arrière du crâne, aux vertèbres antérieures, à la ceinture scapulaire, à la base de la nageoire dorsale, et à la *pars inferior* des labyrinthes.

Evolution adaptative de l'appareil de Weber des Silures benthiques.

Dans l'état le plus primitif où nous le connaissons, chez les *Diplomystidae*, l'appareil de Weber des Silures apparaît nettement plus évolué que celui des Cypriniformes primitifs : la chaîne proprement dite comprend trois osselets au lieu de quatre; les vertèbres de la seconde à la quatrième sont complètement fusionnées en une « vertèbre complexe », les « parapophyses » qui sont en réalité les hémopophyses des vertèbres antérieures placées singulièrement haut sur les corps vertébraux, et dirigées horizontalement, forment un toit encore incomplet, il est vrai, au-dessus de la chambre antérieure de la vessie natatoire.

Chez la plupart des Silures, le squelette de la région antérieure du corps se renforce et la rend rigide; la ceinture scapulaire, les vertèbres antérieures et les ptérygophores de la dorsale se soudent au crâne en un seul bloc; il en résulte, d'une part, un appui stable et solide pour les aiguillons, bloquables en érection, des pectorales et de la dorsale, et, d'autre part, une immobilisation l'une par rapport à l'autre des deux extrémités de l'appareil de Weber, la vessie fortement attachée aux vertèbres antérieures, et les labyrinthes. Cette seconde conséquence permet souvent la réduction et bientôt la disparition de l'osselet médian de la chaîne, qui en augmentait la souplesse; elle autorise également la perte des processus d'articulation des osselets antérieurs aux vertèbres.

Beaucoup de lignées de ces Silures alourdis tendent à une vie de plus en plus benthique, et, parallèlement, leur vessie natatoire se réduit de plus en plus; sa partie postérieure, à fonction hydrostatique, peut même disparaître; mais la chambre antérieure sensorielle, la *camera aerea weberiana*, subsiste toujours, quoique souvent réduite en volume; dans certains cas, ses deux lobes se

séparent, complètement ou non, en deux « bulles » de volume réduit qui s'accollent latéralement au corps de la vertèbre complexe. La plupart du temps, tout en se réduisant, la chambre antérieure garde ses attaches avec les parapophyses qui la surplombent, et entraîne ces dernières vers le bas; elles sont amenées de la sorte à s'enrouler autour des bulles (cette « réduction » apparente est due évidemment à un ralentissement de croissance en cours d'ontogenèse qui fait paraître la vessie de plus en plus petite à côté des autres organes); parfois, cet enroulement s'accompagne de l'ossification du feuillet splanchnopleural autour de la bulle, il se forme alors autour de celle-ci une capsule plus ou moins complète, ouverte seulement latéralement sous la peau pour la réception des variations de pression du milieu, et en avant pour le passage de la chaîne des osselets.

Cette évolution s'achève par le raccourcissement des vertèbres antérieures et leur télescopage avec le crâne, ce qui amène les capsules à se souder à celui-ci et à s'y incorporer; l'appareil de Weber, ainsi amélioré et miniaturisé devient un organe sensoriel céphalique.

Comme ces transformations essentiellement adaptatives s'effectuent parallèlement dans plusieurs lignées, elles distinguent des niveaux évolutifs, mais ne constituent pas nécessairement à elles seules un critère systématique et phylétique suffisant. Nous pourrions cependant distinguer les lignées, les groupes naturels, à des détails dans la réalisation des structures adaptatives; nous comparerons ces données à celles que fournit la littérature pour l'anatomie tant interne qu'externe.

B. — DÉFINITION DU GROUPE NATUREL DES BUNOCEPHALIDAE,
ASPREDINIDAE, TRICHOMYCTERIDAE, ASTROBLEPIDAE,
LORICARIIDAE ET CALlichthyidae.

Un de ces groupes naturels comporte six familles sud-américaines qui ne sont pas arrivées toutes au même niveau évolutif : les *Bunocephalidae*, les *Aspredinidae*, les *Trichomycteridae*, les *Astroblepidae*, les *Loricariidae* et les *Callichthyidae*; les deux dernières sont cuirassées. Certains auteurs avaient pressenti la possibilité d'une parenté étroite entre plusieurs de ces familles, ils leur en adjoignaient d'ailleurs éventuellement d'autres; nous avons pu mettre en évidence entre elles un caractère anatomique commun fondamental, que ne présente aucun autre Silure. Ce caractère avait été entrevu par T. BRIDGE et A. HADDON (1894) qui citent pour le « Loricaroid type », la fermeture incomplète des recessus des saccules et du sinus impair.

Chez *tous* les autres Silures une partie du *sinus impar* et les lagenas sont recouverts dorsalement par deux processus ventraux symétriques des exoccipitaux qui se soudent sur la ligne médiane, tandis que les saccules présentent une pointe antérieure qui s'enfonce dans le plancher du crâne entre les prootiques et le parasphénoïde.

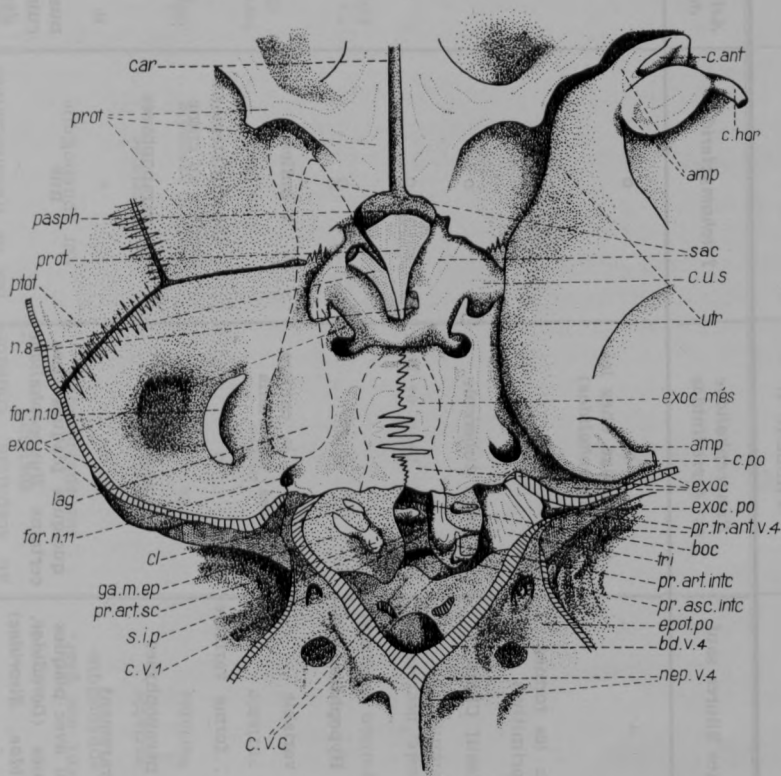


FIG. 1. — *Genidens genidens* (Ariidae) : Vue dorsale du plancher de l'arrière du crâne, des labyrinthes et de la région antérieure de la colonne vertébrale. Le plafond du crâne, le cerveau, la moelle épinière, la partie supérieure du labyrinthe gauche, les canaux semi-circulaires droits et les basidorsaux de la troisième vertèbre sont enlevés. La gaine de la moelle épinière est fendue longitudinalement; les limites de la première vertèbre sont découvertes. Les labyrinthes de *Genidens* présentent la structure normale chez les Silures; la lagena et le sinus impair (en pointillé) sont couverts par des processus mésiaux des exoccipitaux soudés en dents de scie sur la ligne médiane; les pointes antérieures des saccules (en pointillé) s'enfoncent dans le plancher du crâne sous les prootiques. Les processus au complet de l'intercalaire et du scaphium sont visibles dans la gaine de la moelle épinière. Remarquer le développement exagéré, propre aux Ariidae et aux Plotosidae, des utricules.

TABLEAU I.

42

	Tous les Silures sauf	<i>Bunocephalidae</i> et <i>Aspredinidae</i>	<i>Trichomycteridae</i>	<i>Astroblepidae</i> , <i>Loricariidae</i> et <i>Callichthyidae</i>
pont osseux des exoccipitaux au-dessus du sinus impair	+	o (un vestige chez les <i>Bunocephalidae</i>)	o	o
sinus impair distinct du sin. end.	chez les formes primitives	non	non	non
pointe ant. des saccules	+ (sauf Chaca)	petit tubercule	o	o
pointe post. des prootiques	+	+	o	o
1re vertèbre distincte	+(sauf <i>Hypophthalmus</i>)	+	o	o
vessie natatoire	variable	réduite à la camera aerea weberiana	2 bulles	2 bulles
capsules	o ou +, forme variable	o	+, incomplètement soudées au crâne	+, complètement soudées au crâne
côtes	sur parapophyses	sessiles	sur parapophyses	sessiles
muscles sur le crâne	rarement	o	+	o, sauf <i>Astroblepidae</i>
peau	nue ou avec plaques dermiques (<i>Doradidae</i> , <i>Amphiliidae</i> , <i>Sisoridae</i>)	quelques plaques chez certains <i>Bunocephalidae</i>	nue	nue chez <i>Astroblepidae</i> cuirasse chez <i>Loricariidae</i> et <i>Callichthyidae</i>
posttemporal	variable, ne forme pas d'anneau autour du cleithrum sauf chez <i>Callophysus</i>	plaque horizontale librement articulée, sans anneau autour du cleithrum; branche inf.	plaque horizontale soudée au crâne et à la capsule, anneau; pas de branche inf.	comme <i>Trichomycteridae</i>
palatins	bâtonnets habituellement	bâtonnets	os larges	bâtonnets
osselets	variables	4, processus articulaire au scaphium; transformateur	2 pas de transformateur	2 pas de transformateur
articulation hyomandibulaire	souvent sur pter. et sphénotique	sur sphénotique	sur sphénotique	sur sphénotique
forme de la tête	variable	très déprimée	déprimée	déprimée
forme du corps	variable	très déprimée	section arrondie	déprimée sauf chez les <i>Callichthyidae</i>
bouche	variable	infère	terminale	terminale; en ventouse chez les <i>Loric.</i> et les <i>Astr.</i>
adipeuse	souvent +, avec aiguillon rarement	o	o	+, avec aiguillon chez <i>Loric.</i> et certains <i>Astr.</i>
aiguillons aux nageoires	+ : dorsale, pectorales o : pelviennes	+ : dors., pect. et pelv.	o	+ : dors., pect. et pelv.

M. CHARDON

APPAREIL DE WEBER DES SILURES

43

Chez les poissons du groupe que nous considérons, ces processus ventraux des occipitaux font défaut et le sinus impair et les lagenas ne sont séparés du cerveau que par des membranes; d'autre part, les saccules n'ont pas de pointe antérieure si ce n'est un vestige chez les *Bunocephalidae* et les *Aspredinidae*. L'importance d'une modification de ces structures se mesure à leur constance dans le reste de l'ordre; il est bon de rappeler aussi que les rapports des prootiques avec les organes sensoriels sont considérés en anatomie comparée des Téléostéens comme remarquablement stables (fig. 1).

Les membres du groupe présentent par ailleurs d'autres caractères communs, qu'ils partagent cependant souvent tantôt avec l'une, tantôt avec l'autre famille étrangère (voir tableau I).

C. — CARACTÈRES PARTICULIERS DES SIX FAMILLES.

Le premier tableau présente les différences entre les six familles étudiées ici; les caractères systématiques externes sont repris principalement des articles de C. T. REGAN (1911), L. SCHULTZ (1944) et J. VAN DER STICHEL (1947); les caractères anatomiques internes sont tirés principalement des études de T. BRIDGE et A. HADDON (1894), N. CHRANILOV (1927) et R. ALEXANDER (1964), nous y ajoutons nos propres observations qui sont ici déterminantes.

L'ordre de présentation des familles n'a pas grande valeur car les caractères primitifs sont répartis entre elles; toutefois, les *Bunocephalidae* et les *Aspredinidae* apparaissent moins évolués que les autres.

1° *Aspredinidae* (fig. 2 et 3).

Ils sont nus et extrêmement déprimés. La peau colle étroitement au crâne dont elle épouse le relief dorsal; les fontanelles sont larges, le supraoccipital et le ptérotique présentent une zone restée cartilagineuse, la crête occipitale est en continuité avec les neurépine de la vertèbre complexe, mais non avec le bouclier de la dorsale. Le posttemporal (qui reste librement articulé) et le cleithrum exceptionnellement grand s'étalent dans un plan quasi horizontal et élargissent la région antérieure.

Les chambres postérieures de la vessie natatoire sont quasi perdues; seule la *camera aerea weberiana* subsiste, fort bien développée sous forme de deux grosses bulles largement confluentes en communication avec l'œsophage par le canal pneumatique; elle n'est que très partiellement couverte par les parapophyses des vertèbres antérieures qui ne constituent pas même l'amorce d'une capsule.

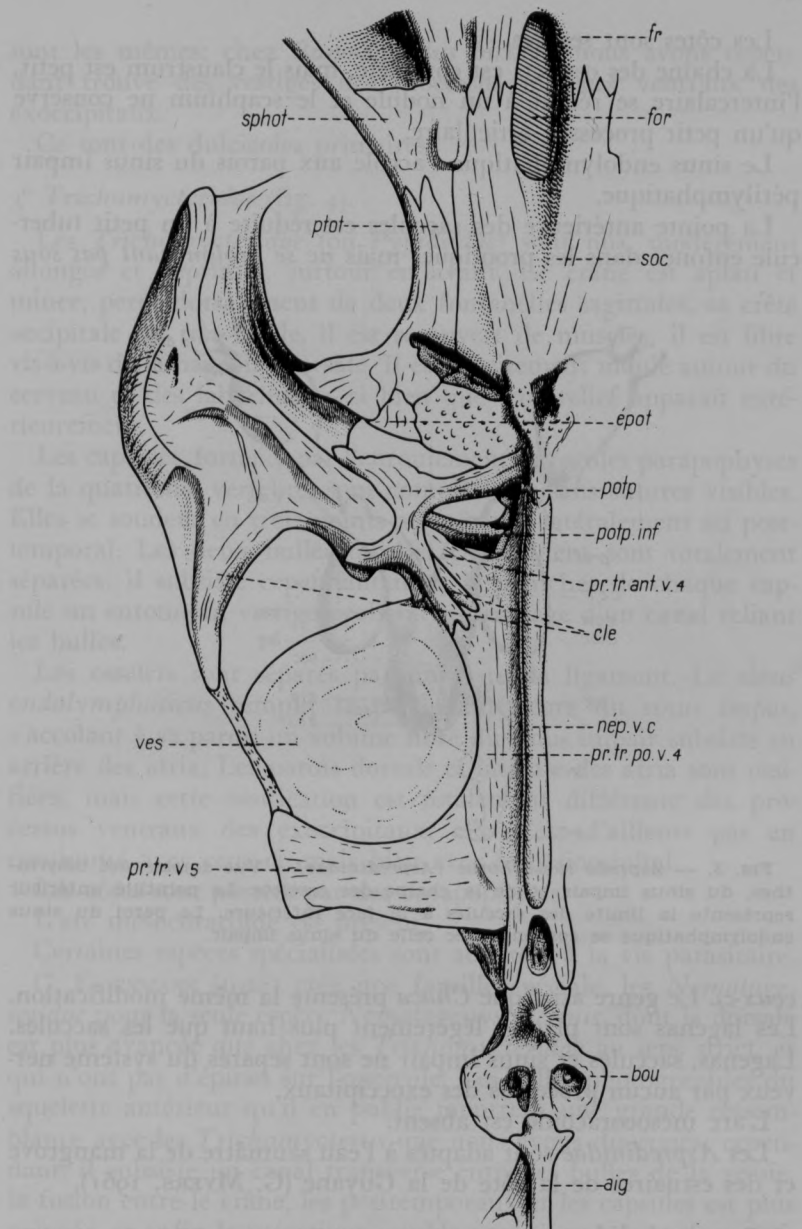


FIG. 2. — *Aspredo sicuephorus* (Aspredinidae) : Vue dorsale de la vessie natatoire et du squelette de l'arrière du crâne, de la ceinture scapulaire, des vertèbres antérieures et de la base de la nageoire dorsale. Remarquer l'étalement latéral de la ceinture, et surtout le très grand cleithrum, et le faible développement des parapophyses au-dessus de la vessie natatoire.

(La pointe latéropostérieure du ptérotique n'est pas dans le même plan que la ceinture qu'elle ne touche pas).

Les côtes sont sessiles.

La chaîne des osselets est complète, mais le claustrum est petit, l'intercalaire se réduit à un nodule et le scaphium ne conserve qu'un petit processus articulaire.

Le sinus endolymphatique s'accolé aux parois du sinus impair périlymphatique.

La pointe antérieure des saccules est réduite à un petit tubercule enfoncé dans les prootiques mais *ne se prolongeant pas sous*

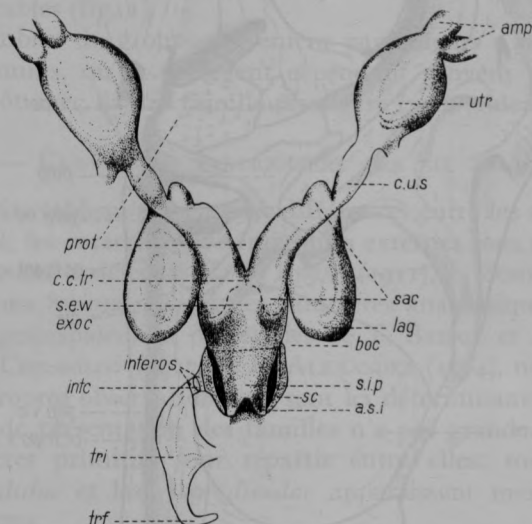


FIG. 3. — *Aspredo sicuephorus* (Aspredinidae) : Vue dorsale des labyrinthes, du sinus impair et de la chaîne des osselets. Le pointillé antérieur représente la limite des saccules à la face inférieure. La paroi du sinus endolymphatique se confond avec celle du sinus impair.

ceux-ci. Le genre asiatique *Chaca* présente la même modification. Les lagenas sont placées légèrement plus haut que les saccules. Lagenas, saccules et sinus impair ne sont séparés du système nerveux par aucun processus des exococcipitaux.

L'arc mésocoracoïde est absent.

Les *Aspredinidae* sont adaptés à l'eau saumâtre de la mangrove et des estuaires de la côte de la Guyane (G. MYERS, 1961).

2° *Bunocephalidae*.

Ils ressemblent très fort aux *Aspredinidae*, mais ont la queue beaucoup moins allongée; quelques écussons osseux apparaissent dans la peau de certaines espèces. Les caractères des labyrinthes

sont les mêmes; chez *Bunocephalus bicolor*, nous avons cependant trouvé des vestiges des processus mésiaux ventraux des exoccipitaux.

Ce sont des dulcicoles primaires.

3° *Trichomycteridae* (fig. 4).

Les *Trichomycteridae* (ou *Pygidiidae*) sont nus, modérément allongés et déprimés, surtout en avant. Le crâne est aplati et mince, percé dorsalement de deux fontanelles sagittales, sa crête occipitale est très faible, il est recouvert de muscles; il est libre vis-à-vis de la nageoire dorsale. Il est étroitement moulé autour du cerveau et des labyrinthes, si bien que leur relief apparaît extérieurement.

Les capsules, formées par l'enroulement des seules parapophyses de la quatrième vertèbre, sont complètes et sans sutures visibles. Elles se soudent en trois points au crâne et latéralement au posttemporal. Les deux bulles qu'elles contiennent sont totalement séparées; il subsiste cependant dans le plancher de chaque capsule un entonnoir, vestige probable du passage d'un canal reliant les bulles.

Les osselets sont séparés par un reste de ligament. Le *sinus endolymphaticus* remplit la partie antérieure du *sinus impar*, s'accolant à sa paroi; un volume libre du sinus impair subsiste en arrière des atria. Les parois dorsale et latérale des atria sont ossifiées; mais cette ossification est totalement différente des processus ventraux des exoccipitaux, elle n'est d'ailleurs pas en continuité avec ceux-ci, mais bien avec le basioccipital.

Les côtes sont portées par des parapophyses.

L'arc mésocoracoïde est présent.

Certaines espèces spécialisées sont adaptées à la vie parasitaire.

C. EIGENMANN (1928) crée une famille spéciale, les *Nematogenyidae* pour la seule espèce *Nematogenys inermis*, dont la dorsale est plus avancée que chez les *Trichomycteridae* au sens strict, et qui n'ont pas d'épines sur l'opercule. Les belles photographies du squelette antérieur qu'il en publie montrent une grande ressemblance avec les *Trichomycterus* que nous avons disséqués; cependant, il subsiste un canal transverse entre les bulles de la vessie, la fusion entre le crâne, les posttemporaux et les capsules est plus poussée, et enfin le ptérotique semble participer à la surface articulaire de l'hyomandibulaire. *N. inermis* se place sans doute, comme l'écrit C. EIGENMANN, plus près de l'ancêtre des *Trichomycteridae* qu'aucune autre espèce; il serait souhaitable de connaître la morphologie de la partie antérieure de l'appareil de Weber pour

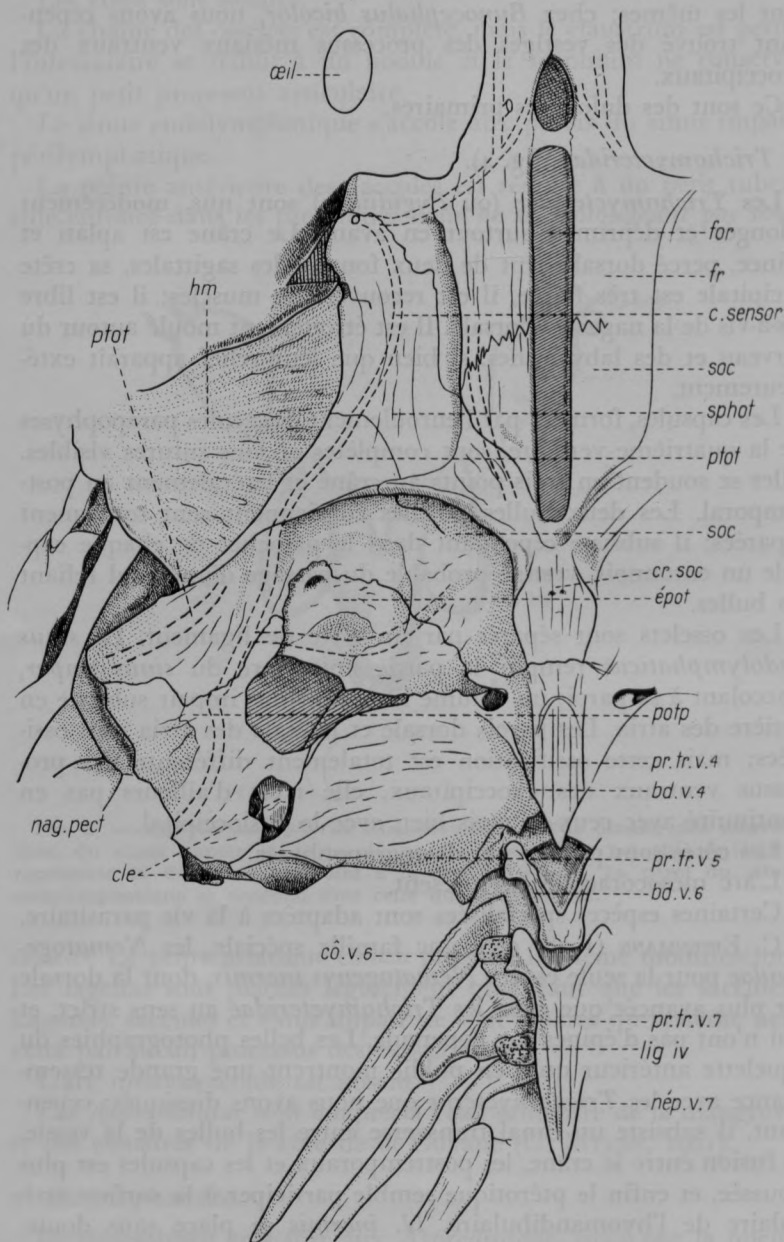


FIG. 4. — *Trichomycterus taenia* (Trichomycteridae) : Vue dorsale de la partie postérieure du crâne, des capsules et des vertèbres antérieures. Remarquer la soudure incomplète du crâne, du posttemporal et de la capsule, et les parapophyses des vertèbres.

pouvoir apprécier son degré de parenté avec ceux-ci; dans l'état actuel de nos connaissances, les *Nematogenyinae* peuvent être placés en tête des sous-familles des *Trichomycteridae*, comme fait W. GOSLINE (1945).

Phreatobius cisternarum considéré par ce dernier auteur comme

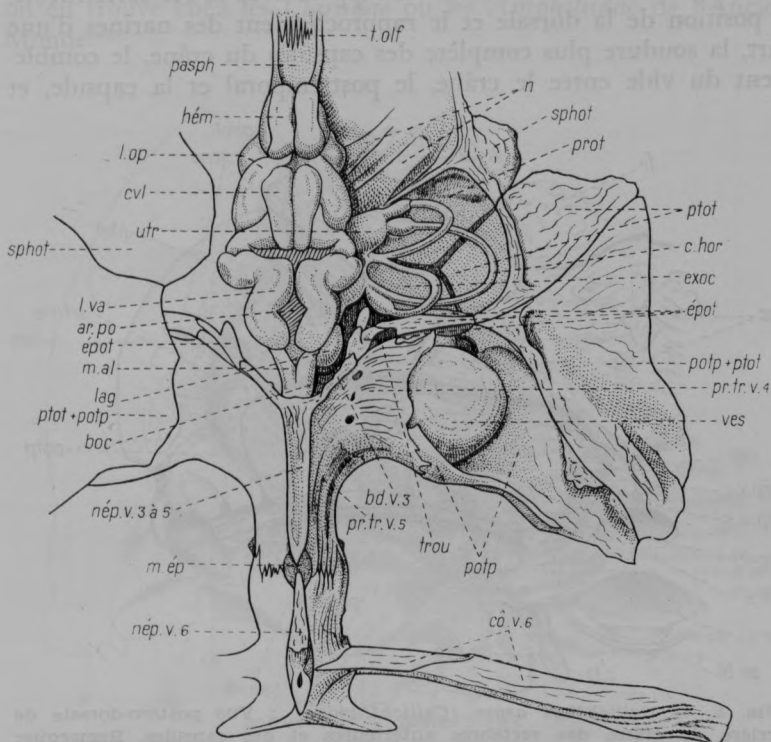


FIG. 5. — *Loricaria nudiventris* (Loricariidae) : Vue dorsale du cerveau, du labyrinthe droit, du plancher du crâne, de la capsule droite avec sa bulle et des vertèbres antérieures. Le plafond du crâne et la partie du post-temporal qui couvrait la vessie sont enlevés; le labyrinthe apparaît sous le cerveau; du côté gauche sont tracées les limites des os du plafond crânien. Remarquer l'absence de cloison osseuse entre le cerveau et le sinus impair, la distinction entre les parois du crâne et de la capsule, les côtes sessiles.

un *Trichomycteridae* n'en présente pas les caractères, c'est un *Pimelodidae* adapté à la vie cavernicole.

Les *Cetopsidae* inclus par L. BERG également dans les *Trichomycteridae* s'en écartent radicalement par la structure des labyrinthes, la présence d'une première vertèbre distincte, la liberté de l'articulation au crâne du posttemporal et par de nombreux autres caractères.

4° *Astroblepidae*.

Les *Astroblepidae* ne se distinguent des précédents que par peu de caractères : la lèvre inférieure réfléchie qui forme avec la supérieure un disque adhésif et la division en orifices inhalant et exhalant de la fente des ouïes en rapport avec la vie torrenticole, la position de la dorsale et le rapprochement des narines d'une part, la soudure plus complète des capsules du crâne, le comblement du vide entre le crâne, le posttemporal et la capsule, et

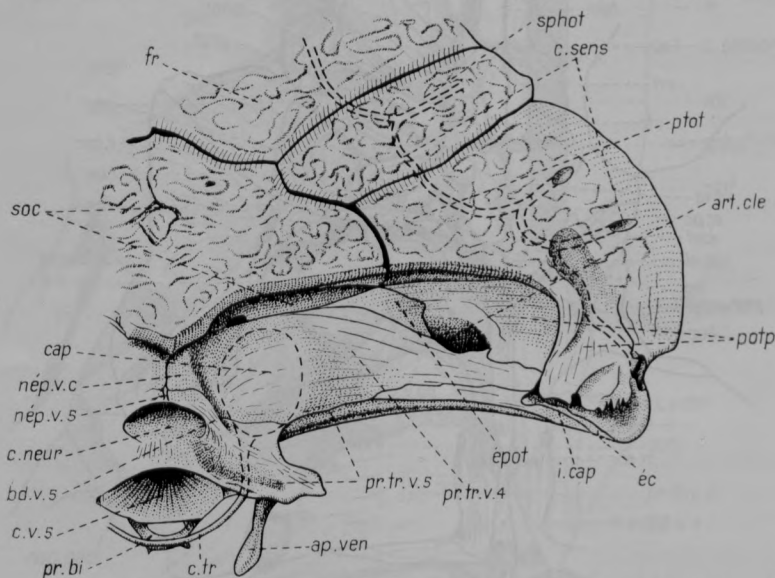


FIG. 6. — *Callichthys asper* (*Callichthyidae*) : Vue postéro-dorsale de l'arrière du crâne, des vertèbres antérieures et des capsules. Remarquer le canal transverse qui joint les bulles de la vessie et que soutient le *processus bijugus*.

l'absence d'ossification autour du sinus impair, d'autre part. Chez une espèce, *Astroblepus pholeter*, la paroi des « bulles » s'ossifie latéralement (M. CHARDON, 1966).

Les côtes sont sessiles.

L'épiderme ne contient pas de cellules caliciformes (H. BHATTI, 1938).

5° *Loricariidae* (fig. 5).

Les *Loricariidae* sont très voisins des *Astroblepidae*, au point de leur être réunis en une seule famille par beaucoup d'auteurs. Ils s'en distinguent essentiellement par la possession d'une cuirasse

presque complète d'écussons osseux dermiques imbriqués et par l'absence de muscles au-dessus du crâne : accessoirement, la suture des capsules au crâne est un peu plus complète, et il subsiste parallèlement à la face interne de leur plancher un processus distinct issu de la base du corps de la vertèbre complexe comme on en trouve chez les *Clariidae* ou les *Amphiliidae* de l'Ancien Monde.

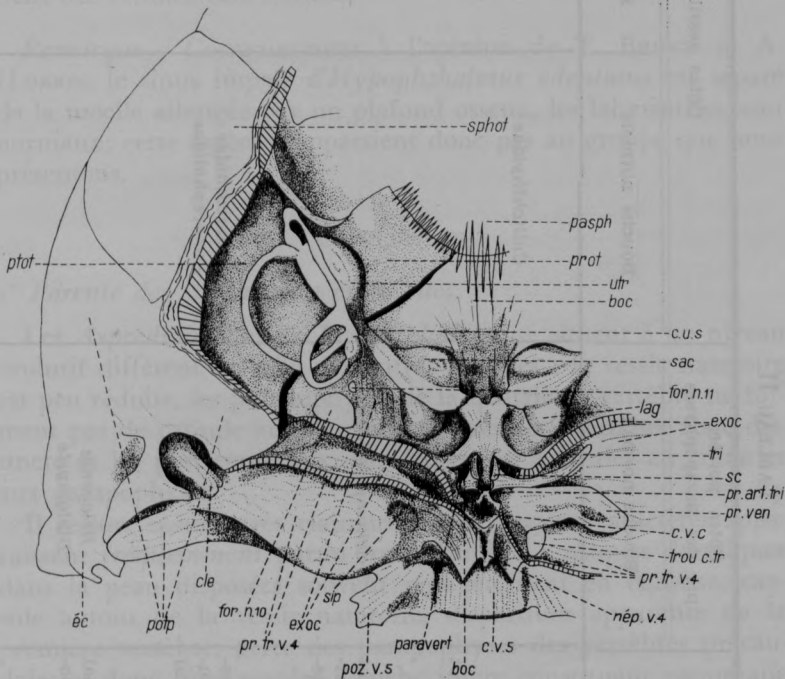


FIG. 7. — *Callichthys asper* (*Callichthyidae*) : Vue dorsale du plancher du crâne, des labyrinthes, des osselets, des capsules et des vertèbres antérieures. Le plafond du crâne, le cerveau, le plafond de la capsule droite et sa bulle sont enlevés. Remarquer dans la capsule de droite la paroi antérieure de la capsule formée par l'exoccipital, le processus ventral accolé à la paroi et le tripus recourbé vers l'avant.

6° *Callichthyidae* (fig. 6 et 7).

Les *Callichthyidae* sont également cuirassés, plus incomplètement et quelque peu différemment cependant. Leurs capsules offrent la particularité, unique chez les Silures, d'être fermées en avant non par une paroi propre, mais par la face postérieure du crâne; elles contiennent, comme chez les *Loricariidae* un processus ventral distinct. Les bulles gauche et droite restent en rela-

TABLEAU II.

Niveaux évolutifs	Côtes portées par des parapophyses	Côtes sessiles	
	Bouche normale	Bouche normale	Bouche en ventouse
cuirasse		<i>Callichthyidae</i>	<i>Loricariidae</i>
capsule complètement soudée au crâne et au posttemporal; trou disparu			<i>Astroblepidae</i>
bulles dans les capsules incomplètement soudées au crâne, trou entre capsule, post- temporal et crâne; perte des pointes anté- rieures des saccules	<i>Trichomycteridae</i>		
grande chambre antérieure, chambre pos- térieure de la vessie vestigiales; tubercu- les antérieurs aux saccules; posttemporal mobile par rapport au crâne		<i>Aspredinidae</i> <i>Bunocephalidae</i>	
vessie natatoire libre, labyrinthe normal et appareil de Weber primitif; posttempo- ral mobile par rapport au crâne	<i>Helogenes</i> <i>Diplomyste</i>		

tion par un mince canal, transverse, que soutient une mince arche ventrale sous-vertébrale, le *processus bijugus*, (que l'on retrouve d'ailleurs moins bien développée chez les *Loricariidae* qui n'ont pas de canal transverse). Le sinus impair est ossifié comme chez les *Trichomycteridae*. Les côtes sont sessiles à l'exception de celles de la sixième vertèbre.

L'épiderme, à l'inverse des *Astroblepidae* et *Loricariidae*, contient des cellules caliciformes.

Remarque : Contrairement à l'opinion de T. BRIDGE et A. HADDON, le sinus impair d'*Hypophthalmus edentatus* est séparé de la moelle allongée par un plafond osseux, les labyrinthes sont normaux; cette espèce n'appartient donc pas au groupe que nous présentons.

CONCLUSIONS

1° Parenté des six familles entre elles.

Les *Aspredinidae* et les *Bunocephalidae* se situent à un niveau évolutif différent de celui des autres familles : la vessie natatoire est peu réduite, les parapophyses de la quatrième vertèbre ne forment pas de capsule autour d'elle, la première vertèbre reste distincte et les posttemporaux sont librement articulés au crâne et aux parapophyses.

Il ressort ensuite très clairement que certains caractères apparaissent *fréquemment* parmi les 6 familles : plaques dermiques dans la peau disposées souvent régulièrement en cuirasse, capsule autour de la vessie natatoire, disparition apparente de la première vertèbre, perte des parapophyses des vertèbres précaudales et donc côtes sessiles, bouche infère constituant un organe adhésif, muscles sur la face dorsale du crâne. Cependant, il est impossible d'établir des groupes logiques de familles possédant en commun l'ensemble ou seulement même la plupart de ces caractères, tant la répartition de ceux-ci est irrégulière. Aussi est-il permis de supposer qu'il s'agit de *convergences* dans plusieurs cas au moins, et que l'acquisition polyphylétique de ces caractères résulterait de *tendances évolutives propres au groupe*. Il pourrait en être ainsi notamment des côtes sessiles et, comme nous le verrons, de la cuirasse de plaques dermiques.

Dans de telles conditions et en l'absence de fossiles suffisamment anciens et différents des espèces actuelles, il est impossible d'établir aucune hypothèse phylétique tout à fait satisfaisante. Tout au plus peut-on remarquer les affinités des *Astroblepidae*,

des *Loricariidae* et des *Callichthyidae*, et celles des *Aspredinidae* et des *Bunocephalidae*. Le second tableau présente un essai de répartition des familles par niveaux évolutifs.

2° Problème de la capsule des *Callichthyidae*.

Le cas unique de la capsule des *Callichthyidae* à laquelle la face postérieure du crâne sert de paroi antérieure, mais qui est par ailleurs tout à fait pareille à celle des *Loricariidae* et des *Astroblepidae*, est assez troublant. Il résulte peut-être d'une modification des vitesses de réalisation de deux processus embryologiques : le rapprochement de la bulle et du crâne (par ralentissement ou arrêt de l'allongement du corps des premières vertèbres et gonflement en toutes directions de la bulle) et l'enroulement de la quatrième parapophyse autour de la bulle; si le premier processus se termine avant que le second soit bien en train, la parapophyse viendra buter contre le crâne (et s'y souder) et ne pourra donc couvrir la bulle en avant.

3° Problème de la cuirasse.

Les cuirasse des *Loricariidae* et des *Callichthyidae* présentent de grandes similitudes, au point de vue de l'aspect des plaques et de leur histologie (H. BHATTI, 1938); mais leur disposition sur le corps est tout à fait différente, les *Callichthyidae* sont notamment dépourvus de plaques dorsales impaires. Les deux familles présentent suffisamment de caractères communs pour qu'il semble raisonnable de considérer qu'elles descendent d'un même ancêtre cuirassé dont les plaques se seraient ensuite ordonnées selon deux plans différents.

Cependant, cette hypothèse entraîne une difficulté. Les *Astroblepidae*, qui sont indiscutablement très voisins des *Loricariidae*, et beaucoup moins des *Callichthyidae*, apparaissent plus aisément détachés de la souche des *Loricariidae* avant l'apparition de la cuirasse, qu'issus, comme le pense C.T. REGAN, de ceux-ci en perdant cette dernière. Ce serait un cas bien inattendu d'évolution régressive de la cuirasse, au moment où une famille s'adapte à la vie torrenticole; en effet, les *Amphiliidae*, torrenticoles africains, et les *Sisoridae*, torrenticoles asiatiques, acquièrent au contraire des plaques dermiques. De plus, *Astroblepus* apparaît plus primitif que les *Loricariidae* par le grand nombre de rayons de ses pectorales, la structure de la ceinture pelvienne, la position de la nageoire anale, la forme de la première côte et le faible allongement de l'intestin (la plupart de ces détails sont empruntés à W. GOSLINE, 1948).

Or, dans l'hypothèse envisagée, suivant laquelle l'acquisition de la cuirasse est monophylétique, on est amené à considérer que les *Astroblepidae* sont des *Loricariidae* ayant perdu leurs plaques dermiques, sinon les *Callichthyidae* devraient présenter les caractères communs aux *Astroblepidae* et aux *Loricariidae*.

La cuirasse est donc *peut-être* apparue indépendamment dans ces deux familles voisines.

4° Position des *Trichomycteridae*.

Par la morphologie du crâne, du posttemporal, des vertèbres antérieures, de la capsule et des labyrinthes, les *Trichomycteridae* sont indiscutablement proches des *Loricariidae*, *Astroblepidae* et *Callichthyidae*; ils en diffèrent cependant par les côtes portées sur des parapophyses et quelques caractères primitifs du crâne.

Les *Trichomycteridae* appartiennent donc à un niveau évolutif légèrement inférieur, à partir duquel ils ont acquis leurs spécialisations particulières.

5° Origine du groupe.

Les *Bunocephalidae* et les *Aspredinidae* sont les plus primitifs, ils présentent des vertèbres antérieures normales, des posttemporaux non soudés au crâne, des vestiges des chambres postérieures de la vessie natatoire, une chaîne d'osselets complète, et des points antérieures rudimentaires aux saccules; ils apparaissent, par la mobilité des posttemporaux, un peu plus primitifs que les *Pimelodidae*, il n'est pas possible de les faire dériver de cette souche. (La ressemblance de la forme générale, de l'attache de la ceinture scapulaire et des labyrinthes des *Bunocephalidae* et *Aspredinidae* avec ceux de *Chaca* n'est guère confirmée par les autres organes et résulte sans doute d'une convergence.)

L'origine du groupe doit être cherchée au niveau des Silures à région antérieure peu ankylosée qui ne sont représentés (actuellement) en Amérique du Sud que par une espèce assez spécialisée, *Helogenes marmoratus*.

6° Conclusion systématique.

Les *Bunocephalinae*, sous-famille des *Aspredinidae* ont été élevés par D. JORDAN (1923) au rang de familles; G. MYERS (1961) après une étude systématique et écologique préfère les laisser dans la famille des *Aspredinidae* en attendant une comparaison anatomique; notre travail ne montre aucune différence anatomique importante, mais plutôt une remarquable ressemblance entre les *Bunocephalinae* et les *Aspredinidae*; nous estimons donc que les

Bunocephalinae doivent, contrairement à l'avis de D. JORDAN, rester une sous-famille des *Aspredinidae*.

Les *Astroblepidae* sont suffisamment distincts des *Loricariidae* pour rester une famille distincte.

Dans la classification de l'ordre des Siluriformes que nous proposerons en conclusion du travail général que nous terminons actuellement, le groupe étudié ici prendra rang de sous-ordre et comprendra trois superfamilles. Dans la première, nous placerons les *Aspredinidae*, dans la seconde les *Trichomycteridae* et dans la dernière, les *Astroblepidae*, les *Loricariidae* et les *Callichthyidae*.

REMERCIEMENTS.

Nous exprimons notre vive gratitude au Professeur M. Poll, Directeur du Laboratoire de Zoologie systématique de l'Université Libre de Bruxelles, dont les judicieux conseils nous ont beaucoup aidé au cours de notre travail.

Nous avons disposé pour cette étude de spécimens très aimablement prêtés par le Dr. P. Greenwood, du British Museum, par le Dr. H. Travassos, du Museo Nacional de Rio de Janeiro, et par le Dr. P. Gosse, de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique; nous leur témoignons toute notre reconnaissance.

Nous avons également eu accès aux collections du Musée de l'Institut de Zoologie de l'Université de Liège et avons eu la chance de pouvoir observer vivantes plusieurs espèces sud-américaines à l'Aquarium de cet Institut.

Nos dessins ont été transcrits à l'encre de Chine avec beaucoup de goût par M^{lle} V. Hustinx et M. H. Dupond; nous les en remercions.

SUMMARY.

The morphology and the way of working of the Weberian apparatus are summed up. The adaptative evolution of the skeleton of the anterior part of the benthic catfishes is described and its consequences on the Weberian apparatus *sensu lato* are emphasized. The characteristics of that region, though adaptative, may be used for systematical purpose, if the way of realization, and not the evolutive level, is taken into consideration; they must be compared with the other available data concerning any external or internal features. Out of the order Siluriformes, six South-American families, the *Bunocephalidae*, *Aspredinidae*, *Trichomycteridae*, *Astroblepidae*, *Loricariidae* and *Callichthyidae* are clearly

distinguished by the following peculiarities : the lack of the mesial ventral processes of the exoccipitals lying between brain and sinus impar by all the other Ostariophysi, and some modifications in the pars inferior of the labyrinths. The six families have got some other features in common they share with foreign species; moreover they show obvious common tendencies.

Some questions about the relations inside the group and about its origin are discussed.

BIBLIOGRAPHIE.

- ALEXANDER, R. (1964). — The structure of Weberian apparatus in the Siluri. *Proc. Zool. Soc. London*, **142**, 3.
- BERG, L. (1940). — A Classification of fishes, both recent and fossil. *Travaux de l'Institut Zool. de l'Acad. Sci. U.R.S.S.*, **5**.
- BERTIN, L. et ARAMBOURG, C. (1958). — (in *Traité de Zoologie*, sous la dir. de P.P. Grassé, t. XIII, vol. 3). Superordre des Téléostéens.
- BHATTI, H.K. (1938). — The integument and dermal skeleton of Siluroidea. *Trans. Zool. Soc. London*, **24**, pt 1.
- BRIDGE, T. et HADDON, A. (1893). — The air bladder and the Weberian ossicles in Silurid fishes. *Phil. Trans. Roy. Soc., London*, **184**.
- CHARDON, M. (1966). — Spécialisation anatomique de l'appareil de Weber d'*Astroblepus pholeter*. *Bull. Classe Sci. Acad. Belg.*, 5e série, **52**.
- CHRANILOV, N. (1929). — Beiträge zur Kenntnis des Weber'schen Apparates des Ostariophysi; 2. Der Weber'sche Apparat bei Siluroidei. *Zool. Jahrb. Abt. und Ont.*, **51**.
- DOLLO, L. (1909). — La paléontologie éthologique. *Bull. Soc. Belge Géol. Pal. Hydr.*, Bruxelles, **28**.
- EIGENMANN, C. et EIGENMANN, R. (1891). — A catalogue of the freshwater fishes of South-America. *Proc. U.S. Nat. Mus.*, **14**.
- EIGENMANN, C. (1918). — The Pygidiidae, a family of South American catfishes. *Mem. Carnegie Mus.*, **7**.
- EIGENMANN, C. (1927). — The freshwater fishes of Chile. *Mem. Nat. Acad. Sci.*, Washington, **22**, 2.
- FROST, G. (1925). — A comparative study of the otoliths of the Neopterygian fishes (continued) II. Ostariophysi, B. Siluroidea. *Ann. & Mag. Nat. Hist. London*, **16**, 9e sér.
- GOSLINE, W. (1942). — Notes on South American catfishes (Nematognathi). *Copeia*, **1**.
- GOSLINE, W. (1945). — Catalogo dos Nematognatos de Agua-doce da America do Sul e Central. *Boletim de Museu Nacional*, Rio de Janeiro, nov., ser. n° 33.
- GOSLINE, W. (1948). — Contributions to the classification of the Loricariid fishes. *Arquivos de Museu Nacional, Rio de Janeiro*, **41**.
- GREENWOOD, P. ROSEN, A., WEITZMAN, H. et MYERS, G. (1966). — Phylogenetic studies of Teleostean fishes with a provisional classification of living forms. *Bull. Ann. Mus. Nat. Hist.*, **131**, 4.
- GUNTHER, A. (1894). — Catalogue of the fishes in the British Museum. Vol. 5.

- HOEDEMAN, J. (1960). — Studies on Callichthyid fishes, 4 et 5. *Bull. of Aquatic Biology*, 1, n°10 et 2, n° 13.
- HORA, S. (1930). — Ecology, Bionomics and Evolution of the Torrential Fauna, with special reference to the organs of attachment. *Phil. Trans. Roy. Soc., London*, (B), 218.
- JORDAN, D. (1923). — Classification of fishes.
- KINDRED, J. (1919). — The skull of *Amiurus*. *Illinois Biological Monographs*, 5, 1.
- MYERS, G. (1961). — The genera and ecological geography of the South American Banjo Catfishes, family *Aspredinidae*. *Stanford Ichth. Bull.*, 7, 4.
- POGGENDORF, D. (1952). — Die absoluten Hörschwellen der Zwergwelses (*Ameiurus nebulosus*) und Beiträge zur Physik. des Weber'schen Apparates der Ostariophysen. *Z. Vergleich. Physiol.*, 34.
- REGAN, C.T. (1904). — A monograph of the fishes of the family *Loricariidae*. *Trans. Zool. Soc. London*, 17, pt 3.
- REGAN, C.T. (1911). — The classification of the teleostean fishes of the order *Ostariophysi*. 2. *Siluroidea* *Ann. and Mag. Nat. Hist.*, 8, sér. 8.
- REICHEL, M. (1927). — Etude anatomique de *Phreatobius cisternarum* *Trichomycteridae*. *Rev. Suisse Zool.*, Genève, 34.
- SCHULTZ, L. (1944). — The catfishes of Venezuela, with description of thirty-eight new forms. *Proc. U.S. Nat. Mus.*, 94.
- SHELDEN, F. (1937). — Osteology, myology and probable evolution of the Nematognath pelvic girdle. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 37, 1.
- VAN DER STIGGHELE, J. (1947). — The South American Nematognathi of the Museums at Leyden and Amsterdam. *Zool. Mededeelingen, Leyden*, 27, 1.2.
- VONFRISCH, K. (1936). — Über den Gehörsinn der Fische. *Biol. Revs.*, 11.
- VON FRISCH, K. et STETTER, H. ((1932). — Untersuchungen über den Sitz des Gehörsinnes bei der Elritze. *Z. vergleich. Physiol.*, 17.
- WATSON, J. (1939). — The development of the Weberian ossicles and anterior vertebrae in the Goldfish. *Proc. Roy. Soc. London*, 127 B.
- WOHLFHART, T. (1939). — Untersuchungen über das Tonunterscheidungsvermögen der Elritze (*Phoxinus laevis*). *Z. vergleich. Physiol.*, 26.
- WOHLFHART, T. (1950). — Über die Beziehungen zwischen absoluten und relativen Tonunterscheidungsvermögen sowie über Intervallverschmelzung bei den Elritze (*Phoxinus laevis*). *Z. vergleich. physiol.*, 32.