

## ***Structure et minéralisation des écailles de quelques Characiformes de Guyane (Osteichthyes, Teleostei)***

François J. MEUNIER (1) (2)

### RÉSUMÉ

Les écailles de cinq espèces de Characiformes (*Leporinus friderici*, *Anastomidae*; *Triportheus rotundatus*, *Characidae*; *Curimata cyprinoides*, *Curimatidae*; *Hoplias aimara*, *Erythrinidae*; *Myleus romboldalis*, *Serrasalminidae*) ont été étudiées à l'aide de la microscopie électronique à balayage (écailles entières) et de la microscopie photonique (lames minces de matériel non décalcifié). Dans toutes les espèces étudiées, la couche osseuse superficielle est acellulaire. Chez *Leporinus friderici*, *Curimata cyprinoides*, *Hoplias aimara*, des cellules, les élastomocytes, sont présentes, sous la couche superficielle, dans les deux premières strates déposées de la plaque basale. Celle-ci est toujours constituée de nombreuses couches de fibres de collagène qui forment un « double contre-plaqué torsadé » incomplètement minéralisé. De plus la minéralisation progresse dans la plaque basale grâce à la présence de corpuscules de Mandl et est sans doute facilitée par la probable présence de fibres transversales dites « fibres TC ».

L'organisation des écailles des Characiformes étudiés montre de nombreux traits généraux caractérisant les écailles élastomoides. Elles présentent également des caractères particuliers (les élastomocytes) et en partagent certains (les fibres TC) avec des Cyprinidae. Les écailles des Characiformes apparaissent, prises dans leur ensemble, plus plésiomorphes que celles des Cyprinidae.

MOTS CLÉS : Écailles — Characiformes — Anostomidae — Characidae — Curimatidae — Erythrinidae — Serrasalminidae — Histologie — Morphologie — Minéralisation — Structure.

### ABSTRACT

#### STRUCTURE AND MINERALIZATION OF THE SCALES IN SOME CHARACIFORMES (OSTEICHTHYES, TELEOSTEI) FROM FRENCH GUIANA

Morphology and histology of the scales belonging to five species of Characiformes (*Leporinus friderici*, *Anastomidae*; *Triportheus rotundatus*, *Characidae*; *Curimata cyprinoides*, *Curimatidae*; *Hoplias aimara*, *Erythrinidae*; *Myleus romboldalis*, *Serrasalminidae*) have been studied using scanning electron microscopy (whole scales) and light microscopy (ground sections). In all studied species the superficial layer of the scales is acellular. In *Leporinus friderici*, *Curimata cyprinoides* and *Hoplias aimara* cells (elasmocytes) are present, under the superficial layer, in

(1) Laboratoire d'Ichtyologie générale et appliquée, Muséum national d'histoire naturelle, 43, rue Cuvier, 75231 Paris cedex 05, France.

(2) Équipe de Recherche « Formations squelettiques », URA CNRS 1137, Laboratoire d'Anatomie comparée, Université Paris 7, 75251 Paris cedex 05, France.

the two first deposited collagenous layers of the basal plate. The basal plate is always composed of superimposed layers of collagen fibers that form a "double-twisted plywood" which is incompletely mineralized. Moreover, mineralization progresses within the basal plate by means of Mandl's corpuscles and it is facilitated by the likely presence of transversal fibers, the so-called "TC fibers".

The organization of scales in the Characiformes studied here, shows numerous features characterizing them as elasmoid scales. They also present some peculiarities (like the elasmocytes of the basal plate) or share common characters with some Cyprinidae (the TC fibers). The scales of these Characiformes in whole, appear to be more plesiomorphic than the scales of the Cypriniformes represented by the Cyprinidae.

KEYWORDS : Scales — Characiformes — Anostomidae — Characidae — Curimatidae — Erythrinidae — Serrasalminidae — Histology — Morphology — Mineralization — Structure.

## INTRODUCTION

Les Characiformes sont des Téléostéens du super-ordre des Ostariophyses (GREENWOOD *et al.*, 1966; NELSON, 1984, 1994). Dans ce groupe de poissons caractérisés par la présence d'un appareil de Weber, les Characiformes sont en général considérés comme les plus primitifs du sous-ensemble des Otophysi (FINK et FINK, 1981; GAYET, 1986). Les caractères systématiques utilisés ne font référence ni à la morphologie des écailles, ni à leur structure. Or, après les travaux précurseurs de KOBAYASHI (1951, 1952, 1953a,b, 1954, 1955), différentes études récentes ont montré que les écailles, dans certains groupes de Téléostéens (Osteoglossiformes, Mormyriiformes, Cichlidae, Platicephalidae...), pouvaient présenter des caractères morphologiques et anatomiques ayant un intérêt systématique certain (DELAMATER *et al.*, 1972; HUGHES, 1981; MEUNIER, 1983, 1984a, b; LIPPITSCH, 1992, 1993, 1995).

Parmi les Ostariophyses, seules les écailles de quelques Cypriniformes (Cyprinidae) ont fait l'objet d'études structurales (BAUDELLOT, 1873; WALLIN, 1956; YAMADA, 1961; MAEKAWA et YAMADA, 1972; MEUNIER *et al.*, 1974) et ultrastructurales (WATERMAN, 1970; ONOZATO et WATABE, 1979; ZYLBERBERG et MEUNIER, 1981; ZYLBERBERG et NICOLAS, 1982) précises. La structure du revêtement dermique des Siluriformes, important groupe d'Ostariophyses, est connue par les travaux déjà anciens de HERTWIG (1876) et de BHATTI (1938), accessoirement ceux de ØRVIG (1957) et, plus récemment, par ceux de SIRE (1993), SIRE et MEUNIER (1993) et SIRE *et al.* (1993). Quant aux écailles des Characiformes, autre groupe abondant d'Ostariophyses, il n'existe, dans la littérature scientifique, que quelques rares données éparses et anciennes, relatives soit à leur morphologie (GILL, 1895; COCKEREL, 1910, 1914), soit à leur structure (KÖLLIKER, 1859; MEUNIER, 1987-88). C'est pour combler partiellement cette lacune qu'a été entreprise l'étude des écailles de quelques characoïdes

(capturés lors de deux missions en Guyane, sur le fleuve Sinnamary), dans l'espoir de mettre en évidence des caractères susceptibles d'être utilisés en systématique mais surtout pour une meilleure compréhension de la phylogénèse des écailles élasmoïdes chez les Ostariophyses, d'une part, chez les Téléostéens, d'autre part. La présente note apporte les résultats obtenus à partir d'observations effectuées en microscopie électronique à balayage sur des écailles entières et en microscopie photonique (lumière naturelle et polarisée) sur des lames minces de matériel non décalcifié.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### Matériel

Les écailles ont été prélevées sur le flanc gauche à l'aplomb de la nageoire dorsale, légèrement au dessus de la ligne latérale. Cinq espèces représentant cinq familles ont été échantillonnées :

— Anostomidae : *Leporinus friderici* (Bloch, 1794) : 3 exemplaires de 17,5, 26 et 35 cm de longueur standard (LS);

— Characidae : *Triportheus rotundatus* (Schomburgk in Jardine, 1841) : 2 exemplaires de 21 et 26,5 cm (LS);

— Curimatidae : *Curimata cyprinoides* L., 1766 : 1 exemplaire de 22,7 cm (LS);

— Erythrinidae : *Hoplias aimara* (Val., 1846) : 2 exemplaires de 21,5 et 35 cm (LS);

— Serrasalminidae : *Myleus romboldalis* (Cuv., 1817) : 2 exemplaires de 23 et 34,6 cm (LS).

Les quatre premières espèces ont des écailles de grande taille alors qu'elles sont petites chez la dernière. Les écailles ont été fixées dans l'alcool 70° pour éviter toute décalcification préalablement aux traitements histologiques.

## Microscopie électronique à balayage

Des écailles entières de chaque espèce sont immergées environ 5 minutes dans l'eau de Javel (hypochlorite de sodium) à 6 % pour nettoyer leur surface. D'autres sont maintenues au moins 20 à 30 minutes dans de l'eau de Javel à 12 %, à la température du laboratoire pour détruire la matrice extracellulaire non minéralisée ce qui permet de dévoiler le front de minéralisation dans la plaque basale (SCHÖNBÖRNER *et al.*, 1981). Toutes les écailles sont lavées, déshydratées et séchées.

Des écailles ont, par ailleurs, été incinérées dans un four à moufle; toute la matière organique est ainsi détruite, découvrant le front de minéralisation que l'on peut alors étudier.

Tous ces échantillons sont ensuite recouverts d'une fine pellicule d'or et observés dans un microscope électronique à balayage JEOL-SEM-35.

## Techniques histologiques

Les observations histologiques ont été faites sur des lames minces d'écailles non décalcifiées. Après déshydratation, les écailles ont été incluses dans du méthacrylate de méthyle (MEUNIER et BOVIN, 1974). Débitées en tranches (coupes longitudinales et transversales) de 150 à 200  $\mu\text{m}$  d'épaisseur, elles ont été microradiographiées pour sélectionner les préparations les plus intéressantes. Celles-ci sont alors amincies, par usure progressive sur des abrasifs de grain décroissant, jusqu'à une épaisseur finale de 50 à 85  $\mu\text{m}$ , avant un polissage terminal sur velours imprégné de poudre d'alumine. Les lames minces ont été à nouveau microradiographiées puis observées au microscope en lumière transmise normale ou polarisée.

## Microradiographies

Les tranches et les lames minces sont microradiographiées sur film haute résolution SO 643 avec un générateur à rayons X (CGR Sigma 2060, équipé d'un tube à anode de cuivre filtré nickel), sous une tension de 20 à 25 KV pour une intensité de 7 à 8 mA; la durée de l'exposition est fonction de l'épaisseur des échantillons et de leur distance par rapport à la source. Les résultats des microradiographies de lames minces sont comparés aux données obtenues au microscope en lumière naturelle et polarisée selon une démarche explicitée ailleurs (voir fig. 1 in MEUNIER, 1983).

## RÉSULTATS

### Morphologie de la couche superficielle

Imbriquées comme la plupart des écailles des Téléostéens, on pourra définir, dans tous les cas sur celles des Characiformes étudiés, un champ antérieur, un champ postérieur et deux champs latéraux ces derniers plus ou moins faciles à discerner (fig. 1). Le champ antérieur est enfoncé dans le derme alors que le champ postérieur est situé en partie sous l'épiderme.

À longueur standard similaire, *Leporinus friderici*, *Hoplias aimara*, *Curimata cyprinoides* et *Triporthus*

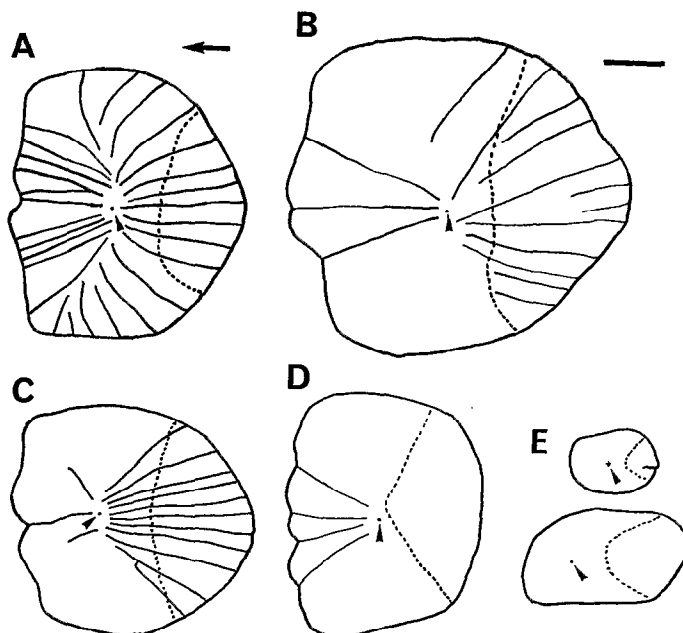


FIG. 1. — Dessins d'écailles montrant leur morphologie et, s'ils sont présents, la disposition des radii dans les différents champs : A. *Hoplias aimara* (21,5 cm LS); B. *Triporthus rotundatus* (21 cm LS); C. *Leporinus friderici* (26 cm LS); D. *Curimata cyprinoides* (22,7 cm LS); E. *Myleus rhomboidalis* (deux écailles du même poisson, 23 cm LS); la flèche indique l'avant des écailles, les têtes de flèches le foyer et le pointillé délimite la couverture épidermique du champ postérieur (échelle = 2,5 mm).

*Drawings showing morphology of scales and the arrangement of radii when present in various areas : A. Hoplias aimara (21,5 cm SL); B. Triporthus rotundatus (21 cm SL); C. Leporinus friderici (26 cm SL); D. Curimata cyprinoides (22,7 cm SL); E. Myleus rhomboidalis (two scales of the same fish, 23 cm SL); arrows point the anterior part of the scales, arrowheads the focus and the dotted line demarcates the epidermal covering of the posterior area (bar = 2,5 mm).*

*rotundatus* ont des écailles de taille relativement grande (petit nombre d'écailles le long de la ligne latérale) comparées à celles de *Myleus rhomboidalis* (grand nombre d'écailles le long de la ligne latérale) (fig. 1). Chez toutes les espèces étudiées la surface des écailles porte des circuli; en revanche, des radii ne sont présents en très grand nombre que chez les espèces à grandes écailles alors que celles de *Myleus rhomboidalis* en ont peu ou pas du tout.

#### DESCRIPTION DES RADII (fig. 1)

Les radii sont des sillons de la face superficielle qui sont issus, pour la plupart, de la région centrale de l'écaille, le foyer; ils se dirigent vers la périphérie. Limités au champ antérieur sur les écailles de *Curimata cyprinoides* (fig. 1D), ils sont également présents, en plus grand nombre, sur le champ postérieur chez *Hoplias aimara*, *Triportheus rotundatus* et *Leporinus friderici* (fig. 1A à C). Chez *H. aimara*, des radii sont bien développés aussi sur les champs latéraux (fig. 1A). Chez cette espèce ils ont une nette tendance à s'incurver.

Pour les cinq espèces, lorsque l'écaille a régénéré, la surface du régénérat montre un réseau plus ou moins complexe de sillons, caractéristique de toute écaille macrocentrique. Les véritables radii ne

prennent alors naissance qu'à la périphérie du régénérat.

#### DESCRIPTION DES CIRCULI ET AUTRES ORNEMENTATIONS

Les écailles de *M. rhomboidalis* ont des circuli concentriques très réguliers qui fusionnent plus ou moins entre eux dans le champ postérieur (fig. 2, 3). Ils sont dépourvus de «denticules», élévations pointues de la couche ornementée superficielle, à leur sommet (fig. 3). Les ornements du champ postérieur ont des formes variées: crêtes plus ou moins longues (fig. 3) ou festonnées (fig. 4).

Chez *Leporinus friderici* les champs antérieur et latéraux sont ornés de circuli (fig. 6) au sommet arrondi et dépourvus de denticules (fig. 7, 9). Sur le champ postérieur, les ornements sont constituées de crêtes (fig. 8) plus ou moins allongées, séparées par de gros tubercules d'aspect verruqueux (fig. 10, 11) et par de petites granulations sphériques (fig. 11). La transition entre les circuli latéraux et les crêtes du champ postérieur est progressive (fig. 9).

Chez *Hoplias aimara*, des circuli sont présents sur les champs antérieur et latéraux (fig. 14); ils débordent largement sur le champ postérieur. Les circuli portent des denticules pointus à base massive

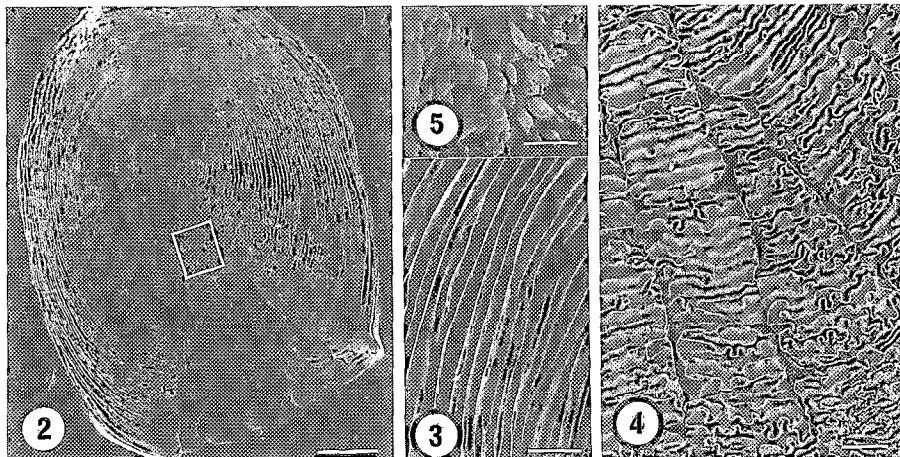
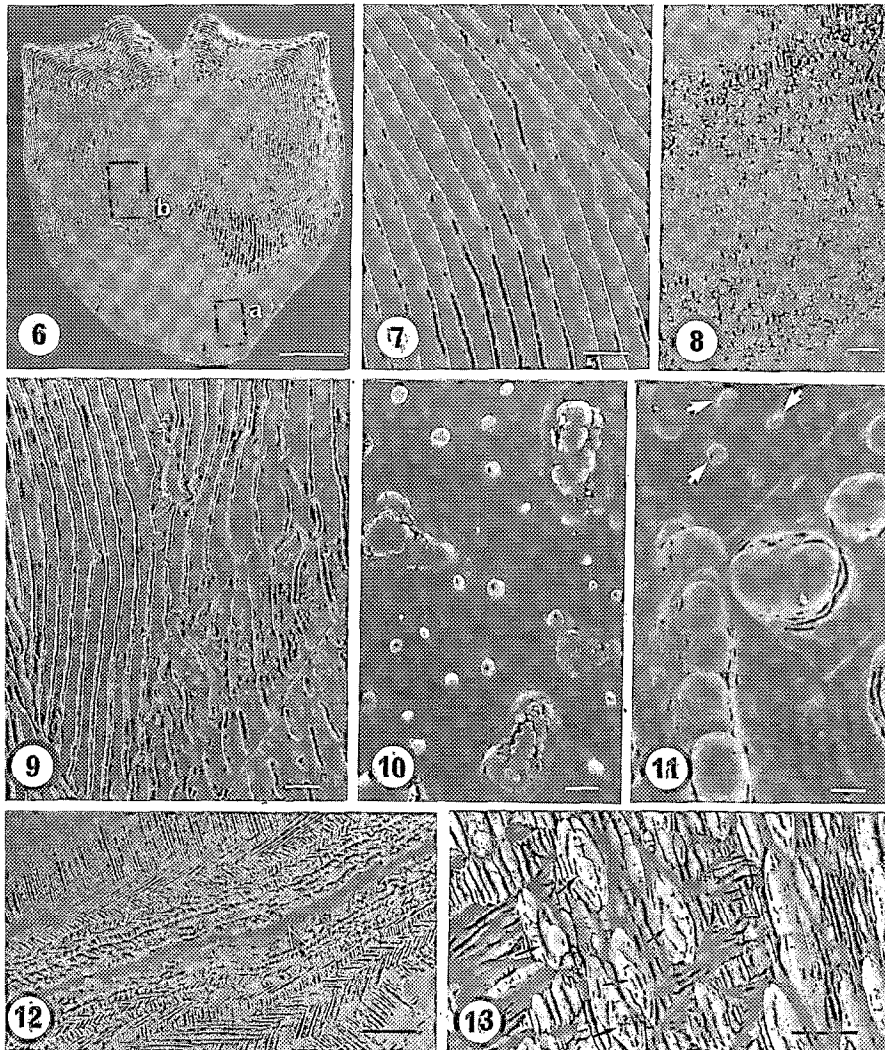


PLANCHE I

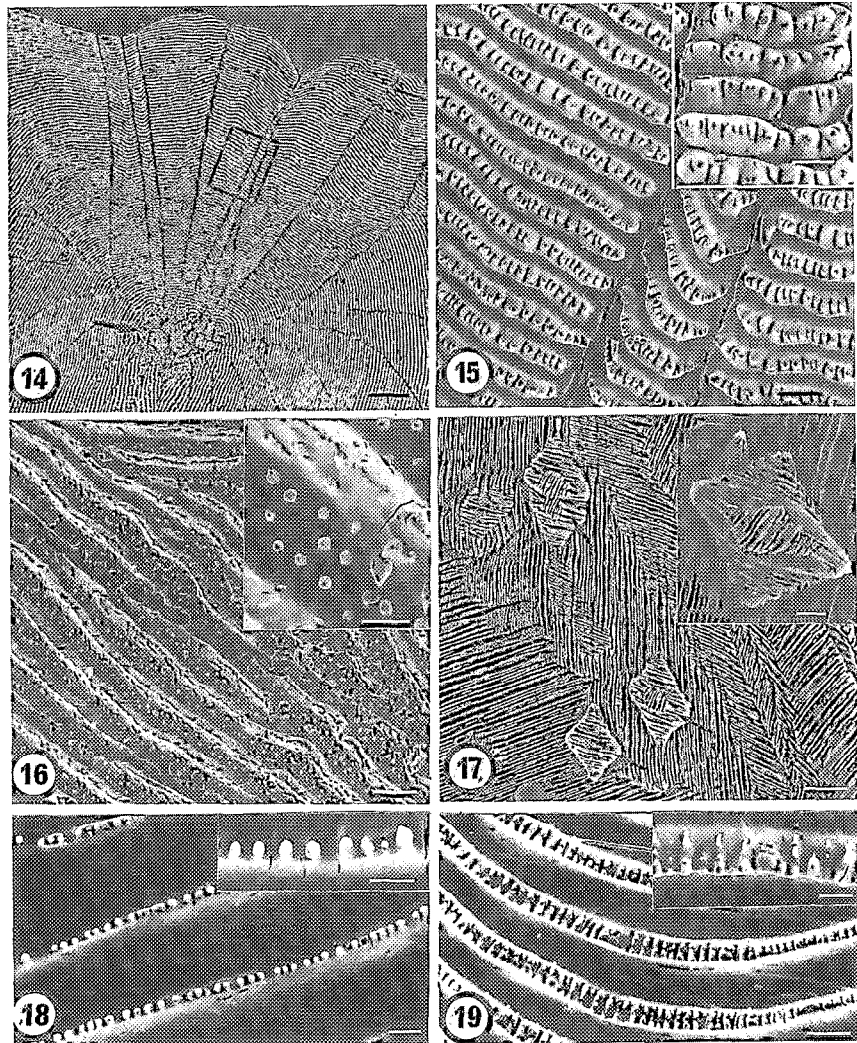
FIG. 2 à 5. — *Myleus rhomboidalis*. 2. vue d'ensemble d'une écaille, le champ postérieur étant en bas; le rectangle localise la figure 4 (échelle = 1 mm); 3. circuli réguliers du champ antérieur (échelle = 100  $\mu$ m); 4. ornements du champ postérieur (échelle = 250  $\mu$ m); 5. détail du front de minéralisation de la plaque basale montrant quelques corpuscules de Mandl (échelle = 20  $\mu$ m).  
*Myleus rhomboidalis*. 2. view of a scale, the posterior area being at the bottom; the square localizes figure 4 (bar = 1 mm); 3. regular circuli of anterior area (bar = 100  $\mu$ m); 4. ornements of posterior area (bar = 250  $\mu$ m); 5. detail of the mineralization front of the basal plate showing some Mandl's corpuscles. (bar = 20  $\mu$ m).



## PLANCHE II

FIG. 6 à 13. — *Leporinus friderici*. 6. vue d'ensemble d'une écaïlle, les champs antérieur et postérieur sont respectivement en haut et en bas ; les rectangles a et b correspondent aux figures 8 et 9 (échelle = 2 mm) ; 7. circuli du champ antérieur dépourvus de denticules (échelle = 150  $\mu$ m) ; 8. vue d'ensemble du champ postérieur montrant un grand nombre de tubercules de formes variées (échelle = 0,5 mm) ; 9. détail de la zone limite entre champ postérieur (en bas à droite) et champ antérieur (en haut à gauche) : des crêtes font progressivement place à des tubercules polymorphes (échelle = 100  $\mu$ m) ; 10. vue de quelques tubercules du champ postérieur, près du foyer de l'écaïlle (échelle = 10  $\mu$ m) ; 11. détail d'un secteur plus marginal montrant les tubercules et quelques granules (flèches) (échelle = 10  $\mu$ m) ; 12. vue du front de minéralisation de la plaque basale (après attaque à l'eau de javel) au niveau d'un radius (flèche). On notera les différentes directions fibrillaires du collagène dans les strates successives de la plaque basale (échelle = 100  $\mu$ m) ; 13. détail du front de minéralisation montrant son aspect irrégulier constitué de nombreuses crêtes. On notera également la présence de corpuscules de Mandl (flèches) (échelle = 20  $\mu$ m).

*Leporinus friderici*. 6. general view of a scale. Anterior and posterior areas are respectively at the top and at the bottom ; squares a and b localize respectively figures 8 and 9 (bar = 2 mm) ; 7. circuli of anterior area do not show denticles (bar = 150  $\mu$ m) ; 8. general view of posterior area showing a high number of tubercles with various shapes (bar = 0,5 mm) ; 9. detail of intermediate zone between posterior area (right bottom) and anterior area (top left) : polymorphic tubercles replace progressively ridges (bar = 100  $\mu$ m) ; 10. some tubercles of posterior area near the focus of scale (bar = 10  $\mu$ m) ; 11. detail of a more marginal area showing tubercles and some granules (arrows) (bar = 10  $\mu$ m) ; 12. front of mineralization of basal plate (after hypochlorite action) at the level of a radius (arrow). The different directions of collagenous fibers in successive strata of basal plate are visible (bar = 100  $\mu$ m) ; 13. detail of mineralization front showing its irregular aspect ; it is constituted of numerous ridges. Mandl's corpuscles (arrows) (bar = 20  $\mu$ m).



## PLANCHE III

FIG. 14 à 17. — *Hoplias aimara*. 14. vue d'ensemble du foyer (flèche) et du champ antérieur d'une écaille; le rectangle localise la figure 15. Noter les circuli et les nombreux radii (échelle = 1 mm); 15. détail des circuli du champ antérieur, à proximité du foyer (échelle = 100  $\mu$ m); dans l'encadré, détail de circuli proches du foyer (échelle = 50  $\mu$ m); 16. circuli et reliefs variés du champ postérieur, juste en arrière du foyer (échelle = 200  $\mu$ m); dans l'encadré, détail montrant les nombreux tubercules du champ postérieur (échelle = 50  $\mu$ m); 17. front de minéralisation (après destruction, à l'eau de javel, de la matrice extracellulaire non minéralisée). Le front de minéralisation n'est pas une surface lisse mais un ensemble de fines crêtes; le minéral a « moulé » les différentes directions fibrillaires des couches successives de la plaque basale et l'on observe quelques corpuscules de Mandl (flèches) (échelle = 50  $\mu$ m). Dans l'encadré, détail d'un corpuscule de Mandl (échelle = 10  $\mu$ m).

*Hoplias aimara*. 14. general view of focus (arrow) and anterior area of a scale; square localizes figure 15. Circuli and numerous radii are visible (bar = 1 mm); 15. detail of circuli in anterior area, at the vicinity of focus (bar = 100  $\mu$ m); in the square, detail of circuli in the vicinity of focus (bar = 50  $\mu$ m); 16. circuli and various reliefs in posterior area near focus (bar = 200  $\mu$ m); in the square, detail showing the numerous tubercles of posterior area (bar = 50  $\mu$ m); 17. mineralization front (after destruction of unmineralized extracellular matrix with hypochlorite). The mineralization front is not a smooth surface but a group of thin ridges; mineral has moulded the different fibrillar directions in the successive layers of basal plate; one can show some Mandl's corpuscles (arrows) (bar = 50  $\mu$ m). In the square, detail of a Mandl's corpuscule. (bar = 10  $\mu$ m).

FIG. 18 et 19. — *Curimata cyprinoides*. 18. circuli denticulés venant d'être déposés en bordure du champ antérieur (échelle = 10  $\mu$ m); dans l'encadré, détail des denticules (échelle = 10  $\mu$ m); 19. circuli d'une région plus ancienne du champ antérieur (échelle = 50  $\mu$ m); dans l'encadré, détail des divers reliefs des circuli (échelle = 10  $\mu$ m).

*Curimata cyprinoides*. 18. denticulated circuli recently deposited at the margin of anterior area (bar = 10  $\mu$ m); in the square, detail of denticles (bar = 10  $\mu$ m); 19. circuli in an older region of anterior area (bar = 50  $\mu$ m); in the square, detail of various reliefs at the top of circuli (bar = 10  $\mu$ m).

(fig. 15). Près du foyer, circuli et denticules s'épaississent (fig. 15). Sur le champ postérieur les circuli servent de support à des tubercules aux sommets émoussés et sont séparés par de nombreux petits granules plus ou moins sphériques (fig. 16). La région plus périphérique, non recouverte, du champ postérieur est plus lisse comme si les crêtes et leurs intervalles avaient été comblés secondairement par un matériel minéralisé ne présentant que de rares reliefs (fig. 20).

Les circuli de *Curimata cyprinoides* portent, sur leur sommet, de nombreux denticules bien individualisés sur les champs antérieur et latéraux (fig. 18). Ils ont une longueur de 2 à 8  $\mu\text{m}$ . Dans les parties les plus anciennes de l'écaille, le sommet du circulus se transforme en une sorte de gorge où sont localisés des reliefs plus complexes que les denticules (fig. 19).

Chez *Triportheus rotundatus*, les denticules de très petite taille (moins de 3  $\mu\text{m}$ ), sur les circuli marginaux du champ antérieur (fig. 22, 23) s'épaississent notablement au fur et à mesure que l'on se rapproche du foyer de l'écaille pour prendre un aspect massif (fig. 24). Près du foyer, les circuli se morcellent en petites crêtes ou amas plus ou moins oblongs formant un réseau irrégulier (fig. 25).

### Morphologie du front de minéralisation

Le front de minéralisation de la plaque basale est irrégulier et précédé par des concrétions minérales, plus ou moins nombreuses selon les espèces, les corpuscules de Mandl (fig. 5, 13, 17, 21, 26, 27). Les corpuscules de Mandl sont plutôt ovoïdes chez *M. rhomboidalis* et *L. friderici* (fig. 5 et 13) et franchement polyédriques chez les autres espèces (fig. 17, 21 et 27). Chez *L. friderici*, la surface des corpuscules (fig. 13), comme celle d'ailleurs du front de minéralisation (fig. 12), est très irrégulière; elle présente des reliefs en crêtes caractéristiques. On observe une organisation similaire chez *H. aimara* (fig. 17), *T. rotundatus* (fig. 26) et *C. cyprinoides*.

### Histologie

Toutes les écailles observées sont constituées de deux parties: une couche superficielle ornée qui repose sur une plaque basale stratifiée.

#### LA COUCHE SUPERFICIELLE

Chez toutes les espèces observées, la couche superficielle des écailles est dépourvue d'ostéocytes. La lumière polarisée montre que la base de cette couche est constituée d'un enchevêtrement de fibres caractéristique d'un os de type « fibreux » ou à « fibres entremêlées » (voir définitions dans FRANCILLON-VIEILLOT

et al., 1990 ou RICQLÈS et al., 1991); il s'agit de la couche externe. Au-dessus de cette dernière, les lumières naturelle et polarisée révèlent une matrice biréfringente montrant de très fines stries soit au sommet des circuli du champ antérieur, soit sur les formations plus massives du champ postérieur. Cette matrice correspond à la limitante externe objet d'un processus d'épaississement progressif chez *Myleus rhomboidalis* (fig. 29) comme chez les autres espèces à grandes écailles (fig. 30).

#### LA PLAQUE BASALE

##### Les élastomocytes

Chez *H. aimara*, *L. friderici* et *C. cyprinoides*, des cellules, appelées élastomocytes (MEUNIER, 1987) et issues des élastoblastes de l'hyposquamme qui tapisse la face profonde de l'écaille, sont incorporées dans la trame fibrillaire de la plaque basale (fig. 31, 36). Ces élastomocytes sont répartis dans toute l'écaille mais uniquement dans la région supérieure de la plaque basale, sur une épaisseur ne dépassant pas celle de deux strates; certaines semblent déborder sur la couche externe. Au-delà de ces deux strates sous-jacentes à la couche ornée il n'y a pas d'élastomocytes.

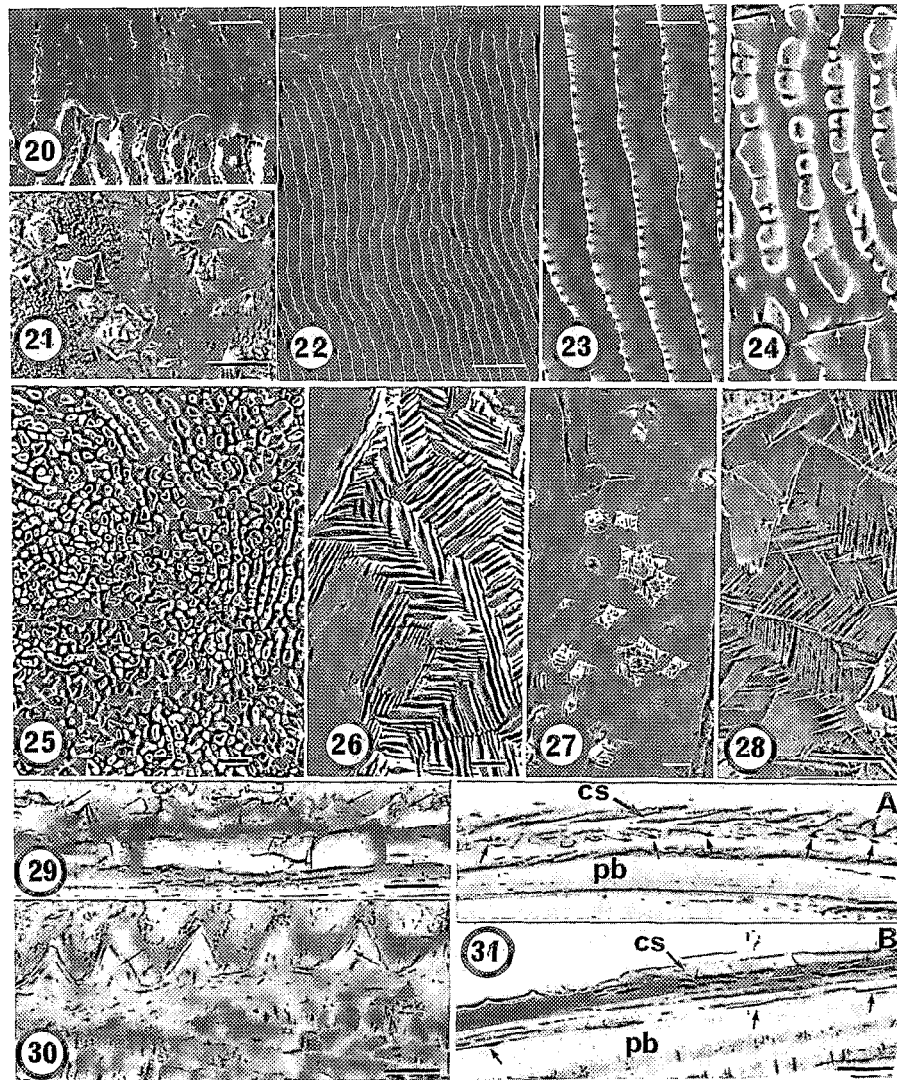
Les élastomocytes ont une forme lenticulaire et leurs prolongements cytoplasmiques sont en majorité parallèles aux couches de fibrilles de collagène; certains prolongements, plus courts et peu nombreux, se dirigent vers la couche superficielle.

Chez *T. rotundatus*, comme chez *M. rhomboidalis*, aucune cellule n'est visible dans la plaque basale; les élastoblastes reculent devant le front de synthèse des fibrilles de collagène. L'acellularisation de l'écaille est donc totale pour ces deux espèces.

##### La trame fibrillaire

La plaque basale est constituée de strates successives de fibrilles de collagène. L'épaisseur de ces strates varie de 2,8 à 6  $\mu\text{m}$  pour *M. rhomboidalis* et *Curimata*; elle atteint en moyenne près de 9  $\mu\text{m}$  chez *Triportheus* et 10 à 12  $\mu\text{m}$  chez *Leporinus* et *Hoplias*. Chez ces deux dernières espèces, les variations d'épaisseurs sont assez importantes puisque les deux ou trois premières strates, donc les plus anciennement déposées, sont nettement plus épaisses (15 à 20  $\mu\text{m}$ ) et que les plus fines (5 à 8  $\mu\text{m}$ ) sont souvent les plus récentes.

Les directions des fibres de collagène changent régulièrement d'une strate à la suivante comme le montrent les observations en lumière polarisée. Certaines strates sont illuminées (la lumière passe), d'autres sont sombres (la lumière est arrêtée), beaucoup sont grises (seule une partie de la lumière passe) (fig. 32B, 35A). Ce résultat permet de suspecter un



## PLANCHE IV

FIG. 20. — *Hoplias aimara*. Champ postérieur de l'écaille montrant la disparition des crêtes sous une couche d'aspect relativement lisse (échelle = 200  $\mu\text{m}$ ).

*Hoplias aimara*. Posterior area showing ridges progressively covered by a relatively smooth layer (bar = 200  $\mu\text{m}$ ).

FIG. 21. — *Curimata cyprinoides*. Front de minéralisation montrant des corpuscules de Mandl polyédriques (échelle = 200  $\mu\text{m}$ ).

*Curimata cyprinoides*. Mineralization front showing polyedric Mandl's corpuscles (bar = 200  $\mu\text{m}$ ).

FIG. 22 à 28. — *Triportheus rotundatus*. 22. Circuli venant d'être formés en bordure du champ antérieur (échelle = 200  $\mu\text{m}$ ); 23. détail des circuli de la figure précédente (échelle = 50  $\mu\text{m}$ ); 24. Détail des circuli d'une région ancienne du champ antérieur (échelle = 50  $\mu\text{m}$ ); 25. Champ postérieur à proximité du foyer. L'ornementation est composée principalement de tubercules plus ou moins allongés (échelle = 100  $\mu\text{m}$ ); 26. Front de minéralisation. Sa surface est constituée de crêtes indiquant les directions variées des fibres de collagène (échelle = 20  $\mu\text{m}$ ); 27. Autre secteur avec des corpuscules de Mandl (échelle = 100  $\mu\text{m}$ ); 28. Écaille cassée dans l'azote liquide : l'orientation des fibres de collagène dans les couches successives est typique d'un double contre-plaqué torsadé sénestre (échelle = 250  $\mu\text{m}$ ).

*Triportheus rotundatus*. 22. Circuli just deposited at the margin of anterior area (bar = 200  $\mu\text{m}$ ); 23. detail of circuli of figure 22 (bar = 50  $\mu\text{m}$ ); 24. Detail of circuli in an older region of anterior area (bar = 50  $\mu\text{m}$ ); 25. Posterior area near focus. The ornamentation is especially composed of more or less elongated tubercles (bar = 100  $\mu\text{m}$ ); 26. Mineralization front. Its surface is constituted of ridges that



arrangement spatial complexe de ces fibres, de type «double contre-plaqué hélicoïdal». Cette hypothèse est renforcée par l'observation d'écailles cassées dans l'azote liquide (fig. 28) ou du front de minéralisation de la plaque basale après action de l'eau de javel (fig. 12, 17, 26). Dans les deux cas, il existe un grand nombre de directions fibrillaires, ce qui est incompatible avec une organisation du collagène en un contre-plaqué orthogonal qui n'en présente que deux dominantes. En outre, la rotation des directions fibrillaires est sénestre. Ces différentes observations sur l'arrangement spatial fibrillaire de la plaque basale ont été confirmées par des mesures publiées ailleurs (MEUNIER, 1987-88); cette partie du travail ne fera donc pas l'objet d'une description plus détaillée. La plaque basale des écailles, chez les cinq espèces est donc typiquement constituée d'isopéidine.

Chez *Leporinus friderici*, *Hoplias aimara*, *Triporthus rotundatus* et *Curimata cyprinoides*, certaines strates de la plaque basale montrent de fines stries transversales sur les coupes observées en lumière naturelle (fig. 31B, 35A, 36); elles apparaissent légèrement hypominéralisées sur les microradiographies (fig. 34). Ces stries divisent les strates en amas d'épaisseurs et de formes variables. Ces formations sont des fibres TC dont l'ultrastructure est décrite ailleurs (ZYLBERBERG et MEUNIER, 1995).

#### LA PHASE MINÉRALE

La couche superficielle est entièrement minéralisée sauf au niveau des radii. En revanche, la plaque basale chez les différentes espèces, n'est minéralisée que sur la moitié de son épaisseur environ (fig. 32, 33). Il existe donc un important retard à la minéralisation. La minéralisation fait également défaut à l'aplomb des radii (fig. 32, 34).

À remarquer toutefois que chez *Hoplias aimara*, la minéralisation de la plaque basale est parfois plus avancée près des radii que dans les zones interradiaires (fig. 32, 34). On note également que le degré de minéralisation de la plaque basale est nettement inférieur à celui de la couche superficielle (fig. 32 à 35).

#### DISCUSSION

La structure générale des écailles des Characiiformes étudiés est typiquement celle des écailles de type élasmoïde (voir BERTIN, 1944; MEUNIER, 1983, 1984b; SIRE, 1987; ZYLBERBERG *et al.*, 1992; SCHULTZE, 1996) :

(1) une couche superficielle bien minéralisée présentant des ornements variés. Cette couche, ici acellulaire, semble s'épaissir quelque peu au cours de la croissance de l'écaille. Si la présence éventuelle de fibres d'attache (ZYLBERBERG et MEUNIER, 1981; SIRE, 1985) dont telle ou telle structure en relief des champs postérieurs pourrait représenter la base minéralisée, est fort probable, elle ne peut toutefois pas être affirmée ou infirmée, les techniques utilisées ne permettant pas de les mettre en évidence;

(2) une plaque basale d'isopéidine, c'est-à-dire pluristratifiée, constituée de strates de fibres de collagène formant un double contre-plaqué torsadé (voir MEUNIER, 1987; FRANCILLON *et al.*, 1990); elle est incomplètement minéralisée par suite d'un important retard des processus de minéralisation relativement au dépôt des nouvelles couches de fibres de collagène (SIRE et MEUNIER, 1981; ZYLBERBERG *et al.*, 1992). En outre, la minéralisation fait largement

---

show the various directions of collagenous fibers (bar = 20  $\mu\text{m}$ ); 27. Another region with Mandl's corpuscles (bar = 100  $\mu\text{m}$ ); 28. Scale which has been broken in liquid nitrogen : orientation of collagenous fibers in the successive layers is that of a left-turning double twisted plywood (bar = 250  $\mu\text{m}$ ).

FIG. 29. — *Myleus rhomboidalis*. Coupe transversale d'écaille (lame mince de 65  $\mu\text{m}$ ) montrant les fines stries d'accroissement (flèches) sur les reliefs de la couche superficielle du champ postérieur (échelle = 30  $\mu\text{m}$ ).

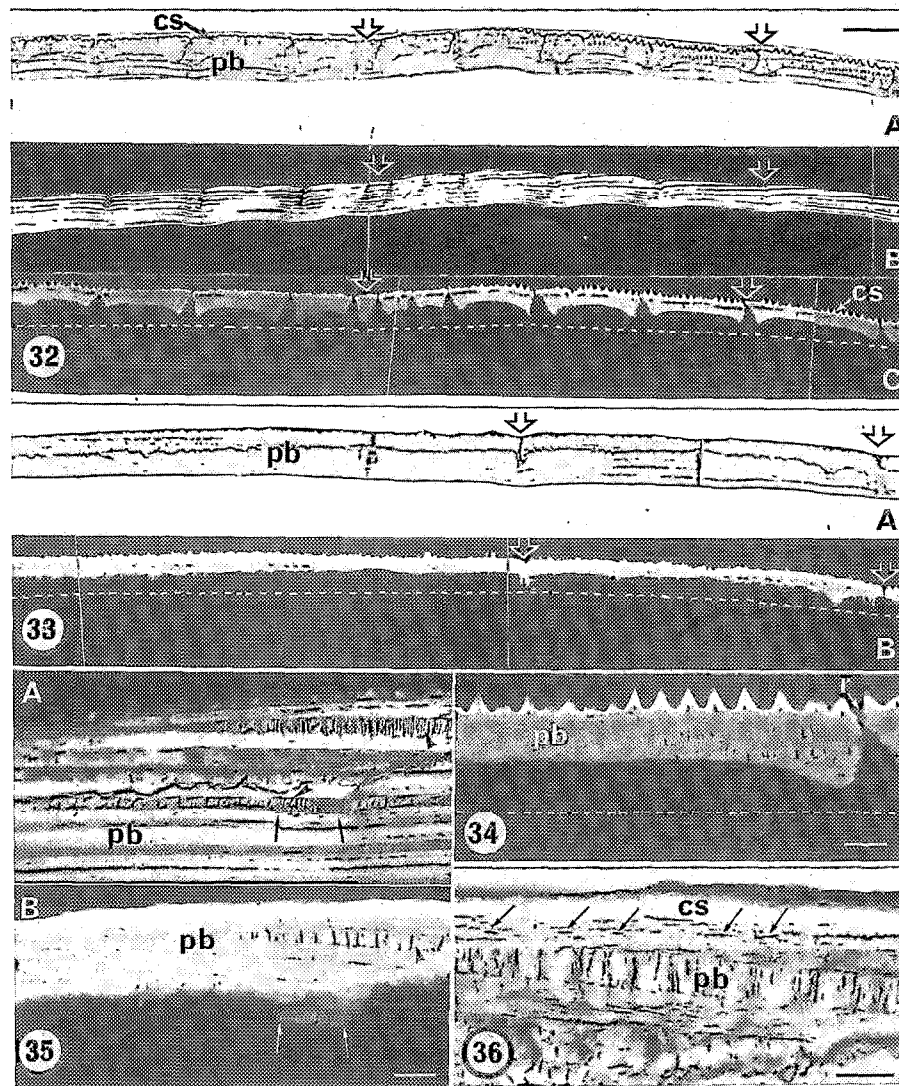
*Myleus rhomboidalis*. Cross-section of a scale (ground section, 65  $\mu\text{m}$  thick) showing thin increments (arrows) on reliefs of the superficial layer in posterior area (bar = 30  $\mu\text{m}$ ).

FIG. 30. — *Hoplias aimara*. Coupe transversale d'écaille (lame mince de 80  $\mu\text{m}$ ) montrant les fines stries d'accroissement (flèches) sur les circuli du champ antérieur, à proximité du foyer (échelle = 30  $\mu\text{m}$ ).

*Hoplias aimara*. Cross-section of a scale (ground section, 80  $\mu\text{m}$  thick) showing thin increments (arrows) on reliefs of the superficial layer in anterior area near focus (bar = 30  $\mu\text{m}$ ).

FIG. 31. — *Curimata cyprinoides*. Coupe longitudinale d'une écaille (lame mince de 75  $\mu\text{m}$ ) montrant des élasmoïtes (flèches); A. région marginale du champ antérieur (échelle = 30  $\mu\text{m}$ ); B. champ postérieur; (cs = couche superficielle ornementée, pb = plaque basale) (échelle = 30  $\mu\text{m}$ ).

*Curimata cyprinoides*. Longitudinal section of a scale (ground section; 75  $\mu\text{m}$  thick) showing elasmocytes (arrows); A. marginal region of anterior area (bar = 30  $\mu\text{m}$ ); B. posterior area; (cs = ornamented superficial layer; pb = basal plate) (bar = 30  $\mu\text{m}$ ).



## PLANCHE V

FIG. 32. — *Hoplias aimara*. Coupe transversale d'une écaille (lame mince de 50  $\mu\text{m}$ ) : A. lumière transmise normale ; B. lumière polarisée ; C. microradiographie. Les flèches creuses servent de repère pour superposer les différents modes d'observation de la même coupe. Le front de minéralisation de la plaque basale (**pb**) est très en retrait par rapport à la dernière strate déposée de collagène (pointillé blanc). Sous les radii, eux-mêmes non minéralisés, la plaque basale est dépourvue de sels minéraux. La couche superficielle ornementée (**cs**) apparaît légèrement plus minéralisée que la plaque basale (échelle = 500  $\mu\text{m}$ ).

*Hoplias aimara*. Cross-section of a scale (ground section, 50  $\mu\text{m}$  thick) : A. normal transmitted light ; B. polarized light ; C. microradiography. Empty arrows allow superposition of the three methods of observation for the same section. Mineralization front of basal plate (**pb**) is far from the last deposited collagenous layer (white dotted line). Under unmineralized radii, the basal plate is deprived of mineral crystalites. The superficial ornamented layer (**cs**) looks a lot more mineralized than basal plate (bar = 500  $\mu\text{m}$ ).

FIG. 33. — *Leporinus friderici*. Coupe transversale d'une écaille (lame mince de 65  $\mu\text{m}$ ) : A. lumière transmise normale ; B. microradiographie. Voir les commentaires de la fig. 32 (échelle = 500  $\mu\text{m}$ ).

*Leporinus friderici*. Cross-section of a scale (ground section, 65  $\mu\text{m}$  thick) : A. normal transmitted light ; B. microradiography. See explanations of fig. 32 (bar = 500  $\mu\text{m}$ ).

FIG. 34. — Détail de la fig. 32C montrant les différences de minéralisation entre couche superficielle et plaque basale (**pb**). Dans cette dernière, la minéralisation des strates de collagène est nettement hétérogène. Au niveau des radii (**r**), la couche superficielle et la plaque basale (limitée par le pointillé blanc) ne sont pas minéralisées (échelle = 100  $\mu\text{m}$ ).

intervenir les corpuscules de Mandl et, semble-t-il, des fibres TC au moins chez les espèces à grandes écailles. Enfin, des élastoblastes se trouvent incorporés dans la plaque basale, juste sous la couche ornementée, pour devenir des élastocytes mais uniquement chez trois espèces : *Hoplias aimara*, *Leporinus friderici* et *Curimata cyprinoides*. Chez *L. friderici*, l'intégration des élastoblastes à la plaque basale entraîne l'incorporation de mélanocytes dans l'hyposquamme (ZYLBERBERG et MEUNIER, 1995).

### Les ornementsations de la couche superficielle

Cette couche montre un certain nombre de caractéristiques qui peuvent avoir un intérêt systématique. Il semble bien que la disposition des radii, fréquemment abondants en dehors du seul champ antérieur, se retrouve chez divers Characiformes (COCKERELL, 1910, 1914). De plus, les radii peuvent s'incurver progressivement comme chez *Hoplias aimara*, alors que chez de nombreux téléostéens ils sont plutôt rectilignes (BAUDELLOT, 1873; KOBAYASHI, 1953a; BERTIN, 1958).

Les reliefs des différents champs sont variés et semblent pour certains d'entre eux originaux. Toutefois pour une utilisation diagnostique il est indispensable d'avoir beaucoup d'autres observations sur des espèces différentes, compte tenu de la grande richesse spécifique de cet ordre de poissons (voir GÉRY, 1978). Des séries de croissance sont également nécessaires pour apprécier l'importance de la variabilité des ornementsations au cours des différentes étapes de la vie des animaux (voir par exemple le cas des cteni chez les Mullidae : BURDAK, 1979).

Ces ornementsations de la couche superficielle assurent probablement différents types de fonctions

comme chez d'autres Téléostéens (voir BURDAK, 1979). Parmi elles on peut relever les fonctions d'accrochage de l'écaille dans le derme, très certainement assurées par les circuli du champ antérieur et les reliefs plus ou moins épineux qu'ils soient ou non insérés au sommet des circuli (LANZING et HIGGINBOTHAM, 1974; ZYLBERBERG et MEUNIER, 1981; SIRE, 1986). De même des fibres d'accrochage issues de la couche superficielle et insérées sur le champ postérieur (ZYLBERBERG et MEUNIER, 1981; SIRE, 1985) au niveau de tel ou tel relief, existent très probablement. En effet, certains tubercules ayant une surface irrégulière ressemblent beaucoup à ceux qui ont été décrits chez les Cichlidés où ils correspondent à des bases d'insertion de fibres d'accrochage (SIRE, 1985). Mais une approche ultrastructurale s'avère indispensable pour en être sûr. Enfin, il faut remarquer que la morphologie de la couche superficielle peut se modifier tout au long de la croissance puisqu'elle s'épaissit progressivement.

La présence d'une limitante externe est plus que probable puisqu'il y a épaississement progressif comme le montre la présence de fines stries d'accroissement. En effet, lorsque la couche superficielle des écailles s'épaissit cela est dû à l'adjonction de nouvelles couches sur la limitante externe (SIRE, 1985). Mais il n'est pas possible d'en donner une composition structurale précise, notamment sur la présence ou non de fibrilles de collagène, en l'absence d'observations ultrastructurales.

Il est indispensable de signaler également l'absence de toute structure de type cteni sur le champ postérieur des écailles de toutes les espèces étudiées. Certains auteurs ont signalé que certains Characiformes peuvent présenter des écailles ctenoïdes, caractère très abondant chez les Percormorphes.

Detail of fig. 32C showing different mineralization rates between the superficial layer and the basal plate (**pb**). In the basal plate, mineralization of collagenous strata is heterogenous. At the level of radii (**r**), superficial layer and basal plate (limited with white dotted line) are not mineralized (bar = 100  $\mu$ m).

FIG. 35. — *Leporinus friderici*. Détail d'une coupe longitudinale (lame mince de 85  $\mu$ m) : A. lumière polarisée ; B. microradiographie. Noter, dans la plaque basale (**pb**), les stries transversales (têtes de flèches) dans certaines couches de fibrilles de collagène et qui correspondent à une minéralisation plus faible. Remarquer le retard de minéralisation (flèches) de la plaque basale (échelle = 100  $\mu$ m).

*Leporinus friderici*. Detail of a longitudinal section (ground section, 85  $\mu$ m thick) : A. polarized light ; B. microradiography. One can note, in basal plate (**pb**), transversal striations (arrowheads) in some layers of collagenous fibers ; they correspond to a weaker mineralization. Arrows point on delayed mineralization in basal plate (bar = 100  $\mu$ m).

FIG. 36. — *Leporinus friderici*. Coupe longitudinale d'une écaille (lame mince de 65  $\mu$ m) montrant des élastocytes (flèches) dans la plaque basale (**pb**) juste sous la couche superficielle ornementée (**cs**) ; noter l'organisation apparente en paquets des strates de collagène (échelle = 50  $\mu$ m).

*Leporinus friderici*. Longitudinal section of a scale (ground section, 65  $\mu$ m thick) showing elasmocytes (arrows) in basal plate (**pb**) just under the ornamented superficial layer (**cs**) ; strata seem organized as collagenous bundles (bar = 50  $\mu$ m).

## Les élastomocytes de la plaque basale

La présence de cellules incorporées dans l'isopéline de la plaque basale chez trois des espèces étudiées confirme les observations de KÖLLIKER (1859) qui avait signalé de telles cellules dans les écailles de divers Characiformes et notamment chez des Erythrinidae et des Anostomidae. L'incorporation d'élastomocytes dans la plaque basale des écailles est un fait évolutif important. Indépendamment des problèmes d'hétérochronie de développement du processus d'acellularisation des tissus osseux et dérivés chez les Characiformes, et plus généralement chez les Téléostéens, discutés ailleurs (MEUNIER, 1987; MEUNIER et HUYSSSEUNE, 1992), il faut considérer la présence d'élastomocytes dans la plaque basale comme la persistance d'un caractère primitif. En effet, des cellules incorporées dans la matrice organique (ostéocytes dans la couche superficielle et élastomocytes dans la plaque basale) ne sont décrites chez des téléostéens ayant des écailles typiquement élastomoides, que chez des groupes considérés comme les moins évolués : Ostéoglossiformes (MEUNIER, 1984a), Elopomorphes (MEUNIER, 1983). Parmi les Actinoptérygiens, les formes proches et/ou à l'origine des premiers téléostéens (comme les Amiidae, Caturidae, Pholidophoridae...) possèdent des écailles de type élastomoides qui ont aussi des cellules incorporées dans les différents tissus des écailles (KERR, 1952; MEUNIER, 1981 et MEUNIER et POPLIN, 1995 pour *Amia*; SCHULTZE, 1966 pour les formes fossiles). Donc nous interprétons la présence d'élastomocytes dans la plaque basale des écailles d'*Hoplias*, de *Leporinus* et de *Curimata* comme une synplésiomorphie. Toutefois, compte tenu de la localisation restreinte des élastomocytes dans l'épaisseur des deux premières strates de collagène, sous la couche superficielle ornée et leur absence au-delà, il faut admettre qu'il s'agit d'un début de processus d'acellularisation. En effet, seuls les élastomoblastes marginaux sont incorporés au moment où les strates d'isopéline se mettent en place sous la couche externe, pendant la croissance de l'écaille; mais ceux qui sont plus centraux, donc éloignés des marges de l'écaille, ne sont pas incorporés et reculent au fur et à mesure du dépôt des nouvelles fibrilles de collagène lors de l'épaississement de la plaque basale. En revanche, les élastomocytes manquent dans les plaques basales des écailles du Characidae *Triporthus* et du Serrasalmidae *Myleus*, comme chez le genre *Serrasalmus* (KÖLLIKER, 1859) appartenant à la même famille. Nous sommes en présence d'un phénomène d'acellularisation complète chez les représentants de ces deux familles; cette absence d'élastomocytes peut être considérée comme une synapomorphie des Characidae et des Serrasalmidae. Pour ce qui concerne les

Cypriniformes, aucune cellule n'a été décrite dans les tissus constituant leurs écailles. Le processus d'acellularisation y est total, tout au moins pour les écailles (MEUNIER, 1987; MEUNIER et HUYSSSEUNE, 1992); ce caractère peut être alors considéré comme plus dérivé que chez les Characiformes si on se situe au niveau des ordres.

## Assemblages tridimensionnels des fibres de la plaque basale

La stratification des fibres de collagène dans la plaque basale est une caractéristique générale de l'isopéline des écailles élastomoides. L'épaisseur des strates des Characiformes est variée et relativement élevée: de 2 à 20  $\mu\text{m}$ . Si les faibles valeurs de *M. rhomboidalis* et de *C. cyprinoides* (2 à 6  $\mu\text{m}$ ) sont du même ordre que les épaisseurs mesurées chez divers téléostéens appartenant aux Salmonidae et aux Cyprinidae (1 à 4  $\mu\text{m}$ ), les valeurs maximales observées chez *L. friderici* et *H. aimara* rappellent plutôt celles des écailles de Dipneustes (20 à 30  $\mu\text{m}$ ) (voir tabl. IV in MEUNIER, 1983). Parmi les actinoptérygiens plus primitifs, les plus grandes épaisseurs sont celles qui ont été mesurées chez l'Holostéen *Amia calva* avec 6-7  $\mu\text{m}$  (MEUNIER et al., 1978) et l'Ostéoglossidae *Osteoglossum bicirrhosum* (Téléostéen) avec 5  $\mu\text{m}$  (MEUNIER, 1984a). Bien que les données sur les épaisseurs des strates de l'isopéline ne soient pas nombreuses chez les Téléostéens, les écailles des Characiformes se distinguent nettement des autres groupes et notamment des Cyprinidae. Ces résultats mériteraient d'être confirmés par des études extensives parmi les espèces les plus représentatives du groupe des Téléostéens.

L'organisation en double contre-plaqué torsadé des fibres de collagène avec une rotation sénestre des directions fibrillaires chez les cinq espèces étudiées est un caractère partagé avec beaucoup d'autres Téléostéens parmi les moins évolués comme les Ostéoglossiformes, les Elopiformes et également de nombreux Cyprinidae (MEUNIER et CASTANET, 1982; MEUNIER, 1987-88). Bien qu'un contre-plaqué de type orthogonal ait été décrit entre la dentine et la plaque basale osseuse des écailles ganoïdes des Polypteridae actuels (SIRE, 1989, 1990) et fossiles (GAYET et MEUNIER, 1991, 1992; MEUNIER et GAYET, 1995), nous admettons que, ces poissons n'étant pas des ancêtres directs des Téléostéens (ROSEN, 1982, 1985; LAUDER et LIEM, 1983; GARDINER et SCHAEFFER, 1989), le double contre-plaqué torsadé sénestre des characoïdes étudiés pourrait être un caractère plésiomorphe. Dans l'état actuel des connaissances, cette hypothèse paraît être la plus solide dans la mesure où les écailles de type élastomoides des Amiidae, plus proches des Téléostéens que

les Polypteridae (LAUDER et LIEM, 1983), ont aussi un double contre-plaqué torsadé sénestre (MEUNIER, 1981).

Les fines striations transversales qui délimitent de petits amas irréguliers le long des strates rappellent un peu les paquets de fibres décrits chez les Sarcoptérygiens *Latimeria* (CASTANET *et al.*, 1975; MEUNIER, 1980) et *Neoceratodus* (MEUNIER et FRANÇOIS, 1980). Toutefois chez ces deux espèces, les paquets fibreux sont très réguliers car bien structurés. Ces striations, chez les Characiformes, pourraient simplement indiquer que les fibres de collagène constituant l'isopéchine de la plaque basale sont séparées, par des systèmes de fibres transversales, en amas ou paquets plus ou moins irréguliers comme chez les Cyprinidae où des ensembles fibrillaires, les fibres TC, issues de la face inférieure de la plaque basale et orthogonales aux strates traversent ces dernières (ONOZATO et WATABE, 1979; ZYLBERBERG et NICOLAS, 1982). C'est ce que confirment des travaux ultrastructuraux récents (ZYLBERBERG et MEUNIER, 1995).

### Minéralisation des écailles

Même en l'absence de mesures précises au moyen de la microradiographie quantitative (voir MEUNIER, 1984c; BOIVIN et BAUD, 1984), le taux de minéralisation de la couche superficielle apparaît normal. La plaque basale qui est plus grise sur les microradiographies serait légèrement moins minéralisée. Ce résultat a aussi été trouvé chez d'autres téléostéens (SCHÖNBÖRNER, 1977; MEUNIER, 1983) et représente très probablement une spécificité de la plaque basale des écailles élasmoïdes, probablement en liaison avec la grande taille des fibrilles de collagène (ZYLBERBERG et NICOLAS, 1982).

La minéralisation de la plaque basale est incomplète comme chez beaucoup d'autres Téléostéens (ZYLBERBERG *et al.*, 1992). Le front de minéralisation, très irrégulier, est éloigné du front de synthèse de la trame organique. Il y a donc retard à la minéralisation. La progression plus rapide du minéral près des radii dans certains secteurs des écailles d'*Hoplias* rappelle les processus de minéralisation de la plaque basale des écailles de divers Osteoglossomorphes (GAYET et MEUNIER, 1983; MEUNIER, 1984a) et est différente de ce qui a été observé ailleurs, notamment chez les Cichlidés (SIRE et MEUNIER, 1981). Toutefois ici, le phénomène n'a pas la même ampleur quant à son développement et à sa morphologie. Il n'y a pas lieu d'établir de rapprochement étroit entre les écailles de ces deux grands groupes de Téléostéens (Osteoglossomorphes et Characiformes), dans la mesure où leur organisation générale est, par ailleurs, très différente. Chez les premiers, le réseau de sillons de la couche superficielle divise l'écaille en

de nombreux squamules alors que chez les seconds les radii séparent des secteurs. De plus, chez les premiers il y a absence totale de corpuscules de Mandl (MEUNIER, 1984a) alors qu'ils sont abondants chez les seconds.

Les processus de minéralisation de la plaque basale, chez la grande majorité des Téléostéens, font intervenir des structures particulières : les corpuscules de Mandl (BAUDELLOT, 1873; SCHÖNBÖRNER *et al.*, 1981; SIRE et MEUNIER, 1981; MEUNIER, 1984b; ZYLBERBERG *et al.*, 1992). Ils sont effectivement présents sur les écailles étudiées. Leur forme, le plus souvent polyédrique, est largement liée au type de contre-plaqué, ici double torsadé, comme chez les autres espèces (MEUNIER, 1984b; ZYLBERBERG *et al.*, 1992).

Chez les Cyprinidae, la progression de la minéralisation de la plaque basale fait intervenir un réseau transversal de fibres de collagène, les fibres «TC» (ONOZATO et WATABE, 1979; ZYLBERBERG et NICOLAS, 1982). Le front de minéralisation, sur ces écailles n'est pas lisse mais constitué de nombreuses crêtes (ZYLBERBERG *et al.*, 1992). Les images caractéristiques du front de minéralisation très hétérogène, d'une part, et l'aspect strié des strates de collagène sur les lames minces, d'autre part, sont des arguments en faveur de la présence de fibres TC dans la plaque basale. La présence de telles fibres chez les espèces étudiées ici a été confirmée pour *L. friderici* avec le microscope électronique à transmission (ZYLBERBERG et MEUNIER, 1995). Elle expliquerait l'aspect strié des strates sur lames minces qui aurait comme origine la délimitation d'amas de fibres de collagène par les fibres TC, fibres qui, de direction orthogonale à la face inférieure de l'écaille, traversent les strates successives pour participer à la minéralisation de la plaque basale. La présence de fibres TC, si elle se confirme chez les autres espèces étudiées dans ce travail, serait ainsi une synapomorphie des Characiformes et des Cyprinidae.

### REMERCIEMENTS

Ce travail a bénéficié d'une aide financière de l'Inra pour deux missions de l'auteur à Kourou (Guyane) : N° 81-GG-83 (juin 1983) et N° 76-LB-84 (juin 1984). Ces deux missions doivent également beaucoup à Ricardo Rojas-Beltran qui a assuré leur bon déroulement sur le terrain; qu'il en soit sincèrement remercié. Les observations au M.E.B. ont été faites avec l'aide de M<sup>me</sup> F. Meury (Équipe de Biologie du Développement, université D. Diderot, Paris).

Je remercie L. Zylberberg et J.Y. Sire pour leurs suggestions et critiques lors de la rédaction du manuscrit et P. Ritchie pour les corrections du résumé anglais.

*Manuscrit accepté par le Comité de rédaction le 3 février 1996*

## RÉFÉRENCES

- BAUDELLOT (M. E.), 1873. — Recherches sur la structure et le développement des écailles des Poissons osseux. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 2 : 87-244, 429-480.
- BERTIN (L.), 1944. — Modifications proposées dans la nomenclature des écailles et des nageoires. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 69 : 198-202.
- BERTIN (L.), 1958. — « Tissus squelettiques ». In : GRASSÉ (P. P.), éd. : *Traité de Zoologie*, 13. Paris, Masson : 532-550.
- BHATTI (H. K.), 1938. — The integument and dermal skeleton of Siluroidea. *Trans. Zool. Soc. Lond.*, 24 : 1-102.
- BOIVIN (G.), BAUD (C. A.), 1984. — « Microradiographic methods for calcified tissues ». In : DICKSON (G. R.), éd. : *Methods of calcified tissue preparation*, Amsterdam, Elsevier : 391-412.
- BURDAK (V.), 1979. — *Morphologie fonctionnelle du tégument écailleux des Poissons* (La Pensée Scientifique, Ed., Kiev) (en russe). Traduction française, Cybium, 1986, 10 (suppl.) : 1-147.
- CASTANET (J.), MEUNIER (F.), BERGOT (C.), FRANÇOIS (Y.), 1975. — « Données préliminaires sur les structures histologiques du squelette de *Latimeria chalumnae*. I - Dents, écailles, rayons de nageoires ». In : *Problèmes actuels de Paléontologie. Évolution des Vertébrés*, Coll. Inter. CNRS, Paris, 4-9 juin 1973 : 159-168.
- COCKERELL (T. D. A.), 1910. — The scales of the African characinid fishes. *Smith. Miscel. Collec.*, 56 : 1-10.
- COCKERELL (T. D. A.), 1914. — The scales of the South American characinid fishes. *Ann. Carnegie Mus.*, 9 : 92-113.
- DELAMATER (E. D.), COURTENAY (W. R. Jr.), WHITAKER (C.), 1972. — « Scanning electron microscopy of fish scales as an adjunctive aid in speciation ». In : ARCENEANS (C. J.), éd. : *Proc. 13th Ann. Meet. Elect. Microsc. Soc. Amer.* : 394-395.
- FINK (S. V.), FINK (W. L.), 1981. — Interrelationships of the ostariophysan fishes (Teleostei). *Zool. J. Linn. Soc.*, 72 : 297-353.
- FRANCILLON-VIEILLOT (H.), BUFFRÉNIL (V.) (de), CASTANET (J.), GÉRAUDIE (J.), MEUNIER (F. J.), SIRE (J.Y.), ZYLBERBERG (L.), RICQLÈS (A. DE), 1990. — « Microstructure and mineralization of Vertebrate skeletal tissues ». In : CARTER (J. G.), éd. : *Skeletal biomineralization : patterns, processes and evolutionary trends*, New York, Van Nostrand Reinhold, 1 : 471-530.
- GARDINER (B. G.), SCHAEFFER (B.), 1989. — Interrelationships of lower actinopterygian fishes. *Zool. J. Lin. Soc.*, 97 : 135-187.
- GAYET (M.), 1986. — *Ramallichthys* Gayet du Cénomanien inférieur marin de Ramallah (Judée), une introduction aux relations phylogénétiques des Ostariophys. *Mém. Mus. nat. Hist. nat.*, sér. C, 51 : 1-81.
- GAYET (M.), MEUNIER (F. J.), 1983. — Écailles actuelles et fossiles d'Osteoglossiformes (Pisces, Teleostei). *C. R. Acad. Sci.*, 297 : 539-542.
- GAYET (M.), MEUNIER (F. J.), 1991. — First discovery of Polypteridae (Pisces, Cladistia, Polypteriformes) outside of Africa. *Géobios*, 24 : 463-466.
- GAYET (M.), MEUNIER (F. J.), 1992. — Polyptérimorphes (Pisces, Cladistia) du Maastrichtien et du Paléocène de Bolivie. *Géobios, mém. sp.* 14 : 159-168.
- GÉRY (J.), 1978. — *Characoids of the World*. Tropical Fish Hobbyist Publications Inc., Neptune City, New-Jersey, USA, 672 p.
- GILL (T.), 1895. — Notes on characoid fishes with ctenoid scales, with a description of a new psectrogaster. *Proc. Unil. Stat. Nat. Mus.*, 18 : 199-203.
- GREENWOOD (P. H.), MYERS (G. S.), ROSEN (D. E.), WEITZMAN (S. H.), 1966. — Named main divisions of teleostean fishes. *Proc. Biol. Soc. Washington*, 80 : 227-228.
- HERTWIG (O.), 1876. — Ueber das Hautskelett der Fische. *Morph. Jahrb., Leipzig*, 2 : 328-396.
- HUGHES (D. R.), 1981. — Development and organization of the posterior field of ctenoid scales in the Platycephalidae. *Copeia*, (3) : 596-606.
- KERR (T.), 1952. — The scales of primitive living Actinopterygians. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 122 : 55-78.
- KOBAYASHI (H.), 1951. — On the value of the scale character considered as materials for the study of affinity in fishes. *Jap. J. Ichthyol.*, 1 (4) : 226-237.
- KOBAYASHI (H.), 1952. — Comparative studies of the scales in Japanese freshwater fishes, with special reference to phylogeny and evolution. I. Introduction, II. Table of fishes used in this study. *Jap. J. Ichthyol.*, 2 (4-5) : 183-191.
- KOBAYASHI (H.), 1953a. — Comparative studies of the scales in Japanese freshwater fishes, with special reference to phylogeny and evolution. III. General lepidology of freshwater fishes. *Jap. J. Ichthyol.*, 2 (6) : 246-260.

- KOBAYASHI (H.), 1953b. — Studies on the scales of scorpaenoid fishes. I. On the cycloid scales found in Scorpaenidae. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 23 : 749-753.
- KOBAYASHI (H.), 1954. — Comparative studies of the scales in Japanese freshwater fishes, with special reference to phylogeny and evolution. IV. Particular lepidology of freshwater fishes. (1) Suborder Isospondyli. *Jap. J. Ichthyol.*, 3 (2) : 83-86 ; 203-208.
- KOBAYASHI (H.), 1955. — Comparative studies of the scales in Japanese freshwater fishes, with special reference to phylogeny and evolution. IV. Continued. *Jap. J. Ichthyol.*, 4 (1-2-3) : 64-75.
- KÖLLIKER (A.), 1859. — On the different types in the microscopic structure of the skeleton of osseous fish. *Proc. Roy. Soc. Lond.*, 9 : 656-688.
- LANZING (W. J. R.), HIGGINBOTHAM (D. R.), 1974. — Scanning microscopy of surface structure of *Tilapia mossambica* (Peters) scales. *J. Fish Biol.*, 6 : 307-310.
- LAUDER (G. V.), LIEM (K. F.), 1983. — The evolution and interrelationships of the actinopterygian fishes. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 150 : 95-197.
- LIPPITSCH (E.), 1992. — Squamation and scale character stability in cichlids, examined in *Sarotherodon galilaeus* (Linnaeus, 1758) (Perciformes, Cichlidae). *J. Fish Biol.*, 41 : 355-362.
- LIPPITSCH (E.), 1993. — A phyletic study on lacustrine haplochromine fishes (Perciformes, Cichlidae) of East Africa, based on scale and squamation characters. *J. Fish Biol.*, 42 : 903-946.
- LIPPITSCH (E.), 1995. — Scale and squamation character polarity and phyletic assessment in the family Cichlidae. *J. Fish Biol.*, 47 : 91-106.
- MAEKAWA (K.), YAMADA (J.), 1972. — Morphological identification and characterization of cells involved in the growth of the goldfish scale. *Jap. J. Ichthyol.*, 19 : 1-9.
- MEUNIER (F. J.), 1980. — Les relations isopédine-tissu osseux dans le post-temporal et les écailles de la ligne latérale de *Latimeria chalumnae* (Smith). *Zool. Scripta*, 9 : 307-317.
- MEUNIER (F. J.), 1981. — Twisted « plywood » structure and mineralisation in the basal plate of the scales of *Amia calva* L. (Osteichthyes, Actinopterygii, Holostei). *Tissue and cell*, 13 : 165-171.
- MEUNIER (F. J.), 1983. — *Les tissus osseux des Ostéichthyens. Structure, genèse, croissance et évolution.* Arch. Doc., Micro-Édition, Inst. Ethnol., Mus. nat. Hist. nat., Paris, SN82-600-328, 198 p.
- MEUNIER (F. J.), 1984a. — Structure et minéralisation des écailles de quelques Osteoglossidae (Ostéichthyens, Téléostéens). *Ann. Sci. Nat., Zool.*, 13<sup>e</sup> sér., 13 : 111-124.
- MEUNIER (F. J.), 1984b. — Spatial organization and mineralization of the basal plate of elasmoid scales in Osteichthyans. *Am. Zool.*, 24 : 953-964.
- MEUNIER (F. J.), 1984c. — Étude de la minéralisation de l'os chez les Téléostéens à l'aide de la microradiographie quantitative. Résultats préliminaires. *Cybium*, 8 (3) : 43-49.
- MEUNIER (F. J.), 1987. — Os cellulaire, os acellulaire et tissus dérivés chez les Ostéichthyens : les phénomènes de l'acellularisation et de la perte de minéralisation. *Ann. Biol.*, 26 : 201-233.
- MEUNIER (F. J.), 1987-88. — Nouvelles données sur l'organisation spatiale des fibres de collagène de la plaque basale des écailles des Téléostéens. *Ann. Sci. Nat., Zool.*, 13<sup>e</sup> sér., 9 : 113-121.
- MEUNIER (F.), BOIVIN (G.), 1974. — Divers aspects de la fixation du chlorhydrate de tétracycline sur les tissus squelettiques de quelques Téléostéens. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 99 : 495-504.
- MEUNIER (F. J.), CASTANET (J.), 1982. — Organisation spatiale des fibres de collagène de la plaque basale des écailles des Téléostéens. *Zool. Scripta*, 11 : 141-153.
- MEUNIER (F.), CASTANET (J.), FRANÇILLON (H.), FRANÇOIS (Y.), 1974. — Examen microradiographique des écailles de quelques Téléostéens. *Bull. Assoc. Anat.*, 58 (162) : 615-624.
- MEUNIER (F. J.), FRANÇOIS (Y.), 1980. — L'organisation spatiale des fibres collagènes et la minéralisation des écailles des Dipneustes actuels. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 105 : 215-226.
- MEUNIER (F.), FRANÇOIS (Y.), CASTANET (J.), 1978. — Étude histologique et microradiographique des écailles de quelques actinoptérygiens primitifs actuels. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 103 : 309-318.
- MEUNIER (F. J.), GAYET (M.), 1996. — « A new Polypteriforme from the Upper Cretaceous/Lower Paleocene of South America ». In : ARRATIA (G.) and VIOHL (G.), éd. : *Mesozoic fishes - Systematics and Paleocology*, München, Verlag Dr. F. Pfeil : 95-104.
- MEUNIER (F. J.), HUYSSSEUNE (A.), 1992. — The concept of bone tissue in Osteichthyes. *Nether. J. Zool.*, 42 (2-3) : 445-458.
- MEUNIER (F. J.), POPLIN (C.), 1995. — « Paleohistological study of the scales of *Amia robusta* Priem, 1901, Amiidae from the Thanetian (Paleocene) of Cernay (France) ». 8<sup>e</sup> réunion internationale, *Premiers Vertébrés - Vertébrés inférieurs*, Paris 4/9 septembre 1995, *Géobios*, M.S. 19 : 39-43.
- NELSON (J.), 1984. — *Fishes of the world*. 2<sup>nd</sup> ed., New York, J. Wiley and Son.
- NELSON (J.), 1994. — *Fishes of the world*. 3<sup>rd</sup> ed., New York, J. Wiley and Son.

- ONOZATO (H.), WATABE (N.), 1979. — Studies on fish scale formation and resorption. III. Fine structure and calcification of the fibrillary plates of the scales in *Carassius auratus* (Cypriniformes : Cyprinidae). *Cell Tissue Res.*, 201 : 409-422.
- ØRVIG (T.), 1957. — Paleohistological notes. 1 - On the structure of the bone tissue in the scales of certain Palaeonisciformes. *Ark. Zool.*, 10 : 481-490.
- ØRVIG (T.), 1977. — «A survey of odontodes ("dermal teeth") from developmental, structural, functional, and phyletic points of view». In : ANDREWS (S. M.), MILES (R. S.) and WALKER (A. D.), éd. : *Problems in Vertebrate Evolution*, Lin. Soc. Symp. Ser. 4 : 53-75.
- RICQLÈS (A. DE), MEUNIER (F. J.), CASTANET (J.), FRANCILLON-VIEILLOT (H.), 1991. — «Comparative microstructure of bone». In : HALL (B. K.), éd. : *Bone*, CRC Press, Boca Raton, USA, 3 : 1-77.
- ROSEN (D. E.), 1982. — Teleostean interrelationships, morphological function and evolutionary inference. *Amer. Zool.*, 22 : 261-273.
- ROSEN (D. E.), 1985. — An essay on Euteleostean classification. *Amer. Mus. Nov.*, 2827 : 1-57.
- SCHÖNBÖRNER (A. A.), 1977. — *La structure et la minéralisation de l'écaille de quelques poissons Téléostéens*. Thèse Doct. Sci., Genève, 109 p.
- SCHÖNBÖRNER (A. A.), MEUNIER (F. J.), CASTANET (J.), 1981. — The fine structure of calcified Mandl's corpuscles in teleost fish scales. *Tissue and Cell*, 13 : 589-597.
- SCHULTZE (H. P.), 1966. — Morphologische und histologische Untersuchungen an Schuppen mesozoischer Actinopterygier (Übergang von Ganoid - zu Rundschuppen). *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, 126 : 232-314.
- SCHULTZE (H. P.), 1977. — Ausgangsform und Entwicklung der rhombischen Schuppen der Osteichthyes (Pisces). *Paläont. Z.*, 51 : 152-168.
- SCHULTZE (H. P.), 1996. — «The scales of Mesozoic actinopterygians». In : ARRATIA (G.) and VIOHL (G.), éd. : *Mesozoic Fishes - Systematics and Palaeoecology*, München, Verlag Dr. F. Pfeil : 83-93.
- SIRE (J. Y.), 1985. — Fibres d'ancrage et couche limitante externe à la surface des écailles du Cichlidae *Hemichromis bimaculatus* (Téléostéen, Perciforme) : données ultrastructurales. *Ann. Sci. Nat., Zool.*, 13<sup>e</sup> sér., 7 : 163-180.
- SIRE (J. Y.), 1986. — Ontogenic development of surface ornamentation in the scales of *Hemichromis bimaculatus* (Cichlidae). *J. Fish Biol.*, 28 : 713-724.
- SIRE (J. Y.), 1987. — *Structure, formation et régénération des écailles d'un poisson téléostéen, Hemichromis bimaculatus (Perciforme, Cichlidé)*. Arch. Doc., Micro-Édition, Inst. Ethnol., Mus. nat. Hist. nat., SN87-600-449 : 262 p.
- SIRE (J. Y.), 1989. — Scales in young *Polypterus senegalus* are elasmoid : new phylogenetic implications. *Am. J. Anat.*, 186 : 315-323.
- SIRE (J. Y.), 1990. — From ganoid to elasmoid scales in the Actinopterygian fishes. *Nether. J. Zool.*, 40 : 75-92.
- SIRE (J. Y.), 1993. — Development and fine structure of the bony scutes in *Corydoras arcuatus* (Siluriformes, Callichthyidae). *J. Morph.*, 215 : 225-244.
- SIRE (J. Y.), MEUNIER (F. J.), 1981. — Structure et minéralisation de l'écaille d'*Hemichromis bimaculatus* (Téléostéen, Perciforme, Cichlidé). *Arch. Zool. exp. gén.*, 122 : 133-150.
- SIRE (J. Y.), MEUNIER (F. J.), 1993. — Ornamentation superficielle et structure des plaques osseuses dermiques de quelques Siluriformes cuirassés (Poissons Téléostéens). *Ann. Sci. Nat., Zool.*, 13<sup>e</sup> sér., 14 : 101-123.
- SIRE (J. Y.), MEUNIER (F. J.), BOUJARD (T.), 1993. — Étude de la croissance des plaques osseuses dermiques d'*Hoplosternum littorale* (Siluriformes, Callichthyidae) à l'aide du marquage vital. *Cybiurn*, 17 : 273-285.
- WALLIN (O.), 1956. — Mucopolysaccharides and the calcification of the scale of the roach (*Leuciscus rutilus*). *Quart. J. Microsc. Sci.*, 97 : 329-332.
- WATERMAN (R. E.), 1970. — Fine structure of scale development in the teleost *Brachydanio rerio*. *Anal. Rec.*, 168 : 361-380.
- YAMADA (J.), 1961. — Studies on the structure and growth of the scales in the goldfish. *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 9 : 181-226.
- ZYLBERBERG (L.), GÉRAUDIE (J.), MEUNIER (F. J.), SIRE (J. Y.), 1992. — «Biom mineralization in the integumental skeleton of the living lower Vertebrates». In : HALL (B. K.), éd. : *Bone*, CRC Press, Boca Raton, USA, 4 : 171-224.
- ZYLBERBERG (L.), MEUNIER (F. J.), 1981. — Evidence of denticles and attachment fibres in the superficial layer of scales in two fishes : *Carassius auratus* L. and *Cyprinus carpio* L. (Cyprinidae, Teleost). *J. Zool. Lond.*, 195 : 459-471.
- ZYLBERBERG (L.), MEUNIER (F. J.), 1995. — Ultrastructural data on the participation of melanophores to the formation of the cellular elasmoid scales in *Leporinus friderici* (Teleostei : Ostariophysi, Anostomidae). *J. Morph.*, 228 : 155-164.
- ZYLBERBERG (L.), NICOLAS (G.), 1982. — Ultrastructure of scales in a teleost (*Carassius auratus* L.) after use of rapid freeze-fixation and freeze-substitution. *Cell Tis. Res.*, 223 : 349-367.