

Développement du chondrocrâne et des arcs aortiques chez *Polypterus senegalus* Cuvier

par

J. DAGET, M.-L. et R. BAUGHOT et J. ARNOULT
(Laboratoire de Zoologie — Reptiles et Poissons —, Muséum National
d'Histoire Naturelle, Paris)

(Reçu le 9 Mars 1964)

Sommaire

Introduction	201
Méthodes d'étude	203
Mise en place et évolution histologique des ébauches cartilagi- neuses	204
Description du chondrocrâne	207
I. Néocrâne et paléocrâne	207
II. Splanchnocrâne	225
Système artériel	233
Conclusions	239
Résumé	241
Abréviations	242
Références	243

Les auteurs décrivent l'organogénèse du chondrocrâne et des arcs aortiques chez *Polypterus senegalus* aux stades compris entre 7 et 26 mm. Les particularités anatomiques connues chez l'adulte apparaissent d'emblée chez la larve, sans fournir de stades transitoires susceptibles d'éclaircir la phylogénèse des Brachioptérygiens.

Introduction

La première description du chondrocrâne juvénile de *Polypterus senegalus* fut publiée en 1902 par BUDGETT dans une étude consacrée à une larve de 30 mm de longueur qu'il avait récoltée lui-même au cours de sa seconde expédition en Gambie; le système artériel céphalique y est sommairement mentionné. Poursuivant l'année suivante ses recherches dans le delta du Niger, BUDGETT réussit à féconder artificiellement des oeufs de la même espèce, ce qui lui permit d'observer et de fixer divers stades jusqu'à 9,3 mm. Mais une mort prématurée, rançon des fatigues endurées au cours de ses prospections dans les zones marécageuses de l'Afrique

Acta Zoologica, 1964, Bd XLVI

O. R. S. T. O. M.

Collection de Référence

n° 10506

22 MARS 1966

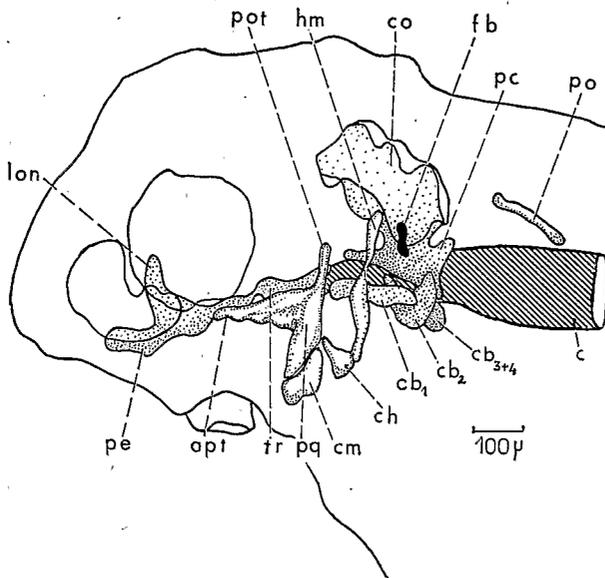


Fig. 1. Stade 7,1 mm.
Chondrocrâne: Reconstruction en vue latérale.

tropicale, l'empêcha de poursuivre l'étude de la reproduction et du développement des Polyptères. Quelques années plus tard, KERR entreprit l'examen de tout le matériel embryologique recueilli par BUDGETT et des remarquables figures que ce dernier avait tracées d'après nature. Dans un travail d'ensemble sur le développement de *Polypterus senegalus* (1907), quelques détails assez succincts sont donnés sur le chondrocrâne aux stades de 6,75, 8 et 9,3 mm, ainsi que sur le système artériel aux stades de 3,2 et 4 mm.

L'exceptionnelle rareté des embryons de Polyptères et l'importance des faits que ces premières études avaient laissé entrevoir, incitèrent MOY-THOMAS à reprendre en 1933 le matériel utilisé par BUDGETT et par KERR. Il en tira de nouvelles descriptions du chondrocrâne aux stades de 6,75, 8, 9,3 et 30 mm, accompagnées de reconstructions graphiques aussi précises que le permettait l'état des coupes. Les résultats de ces travaux sont résumés dans l'ouvrage classique de DE BEER (1937) sur le crâne des Vertébrés.

C'est seulement en 1947 que PEARSON, utilisant de jeunes *Polypterus senegalus* récoltés par SVENSSON au cours d'une expédition en Gambie, fit faire de nouveaux progrès à la connaissance du chondrocrâne juvénile. Une étude détaillée, accompagnée d'excellentes reconstructions graphiques, porte sur le stade de 24 mm où apparaissent les premières ossifications de cartilage du neurocrâne. Les stades de 27, 29 et 45 mm furent en outre examinés. Enfin, plus récemment, BERTMAR (1959), reprenant le matériel déjà exploité par les auteurs précédemment cités, publia une nouvelle reconstruction graphique du chondrocrâne au stade de

Développement du chondrocrâne et des arcs aortiques chez Polypterus senegalus C.

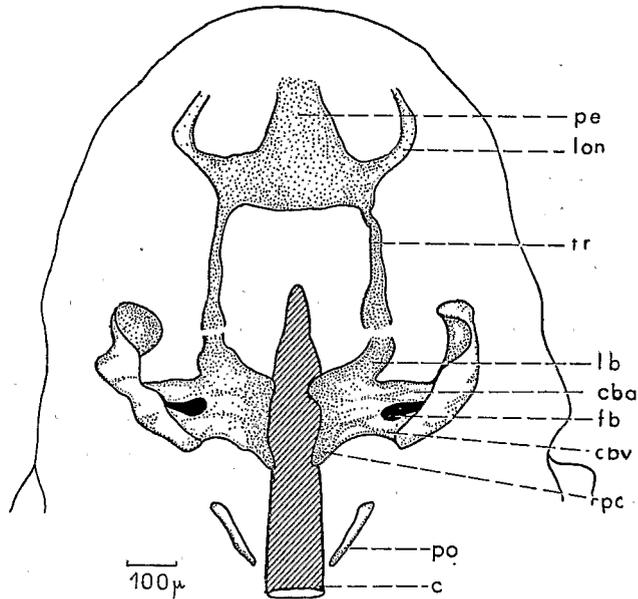


Fig. 2. Stade 7,1 mm.
Chondrocrâne. Reconstruction en vue dorsale.

8 mm; il y ajouta la description et la figuration du chondrocrâne d'une larve de 9,6 mm qui avait été récoltée par JOHNELS en Gambie.

A 30 mm le chondrocrâne de *Polypterus senegalus* est déjà entièrement développé et aucune modification importante dans les rapports entre structures cartilagineuses, nerfs et vaisseaux n'apparaît ultérieurement. Il semble donc inutile de citer ici les auteurs qui n'ont eu à leur disposition que des stades plus âgés. Leurs travaux concernent plutôt la morphologie du crâne adulte que le développement du chondrocrâne proprement dit. Ce dernier restait imparfaitement connu car aucun stade n'avait jamais pu être obtenu entre 9,6 et 24 mm. En outre bien des points, dont certains fort importants, sur la mise en place des ébauches mésenchymateuses, le mode de formation et de croissance de certaines structures cartilagineuses, le développement des arcs aortiques embryonnaires, restaient à préciser.

Méthodes d'étude

Il nous fut possible de reprendre entièrement l'étude de ces questions grâce à l'abondant matériel obtenu par l'un de nous (J. ARNOULT). Celui-ci, élevant dans les aquariums du Laboratoire des *Polypterus senegalus* provenant de Haute Volta, réussit pour la première fois à obtenir des pontes. Il fit ensuite éclore les oeufs et put élever les jeunes jusqu'à l'âge d'un an, où ils se sont eux-mêmes reproduits.

Il nous fut donc facile de fixer dans les meilleures conditions le matériel nécessaire. Seize stades ont été étudiés, correspondant aux longueurs totales suivantes, mesurées après fixation :

<i>1ère génération obtenue en 1962</i>		<i>2ème génération obtenue en 1963</i>	
4,5 mm	3 jours après la ponte	6,0 mm	4,5 jours après la ponte
9,6 mm	10 jours	6,9 mm	5,5 jours
15 mm	24 jours	7,1 mm	»
17,5 mm	27 jours	7,9 mm	7,5 jours
21 mm	30 jours	8,2 mm	»
22,5 mm	38 jours	9,1 mm	9,5 jours
26 mm	45 jours	10,7 mm	13 jours
		13,3 mm	18 jours
		22,5 mm	32 jours

Le matériel a été fixé au liquide de Bouin ou au formol neutralisé ou non. Seuls les stades les plus âgés ont été ensuite décalcifiés par l'acide trichloracétique à 3 ou 5 % pendant environ 24 heures avant inclusion dans la paraffine. Les coupes faites en série ont toutes une épaisseur de 5 μ . Elles ont été colorées au rouge nucléal solide combiné avec le micro-indigocarmin selon une technique utilisée pour la première fois par Gabè en 1947 (communication verbale). Pour l'étude des blastèmes, les séries de 6,0 et 6,9 mm ont été colorées à l'hémalun-éosine.

Les reconstructions graphiques en vues latérale, dorsale et ventrale ont été effectuées à partir de photographies à un grandissement de 50, 100 ou 200. Les reconstructions n'ont été faites en totalité que pour les stades de 7,1 — 7,9 — 8,2 — 9,6 — 15 et 21 mm. Ces stades seront décrits en détail et, grâce aux stades intermédiaires, nous préciserons chaque fois qu'il sera possible le moment d'apparition des diverses structures cartilagineuses.

Mise en place et évolution histologique des ébauches cartilagineuses

Les ébauches des divers éléments du chondrocrâne ont été recherchées dès le stade blastème. Elles apparaissent alors au milieu du mésenchyme indifférencié comme des amas de noyaux ovoïdes dont l'orientation est en rapport avec la forme générale de l'ébauche. Suivant les cas, le blastème se présente sur coupes soit comme un groupe de noyaux arrondis serrés les uns contre les autres, soit comme un alignement de noyaux allongés et orientés suivant certaines directions privilégiées. A ce stade, il n'y a pas d'unités cellulaires individualisées, le blastème est un syncytium (Fig. 3). Au stade suivant, procartilagineux, les noyaux sont un peu moins serrés les uns contre les autres et ils apparaissent en outre entourés d'une mince couche de cytoplasme (Fig. 4). Des unités cellulaires se sont donc refor-

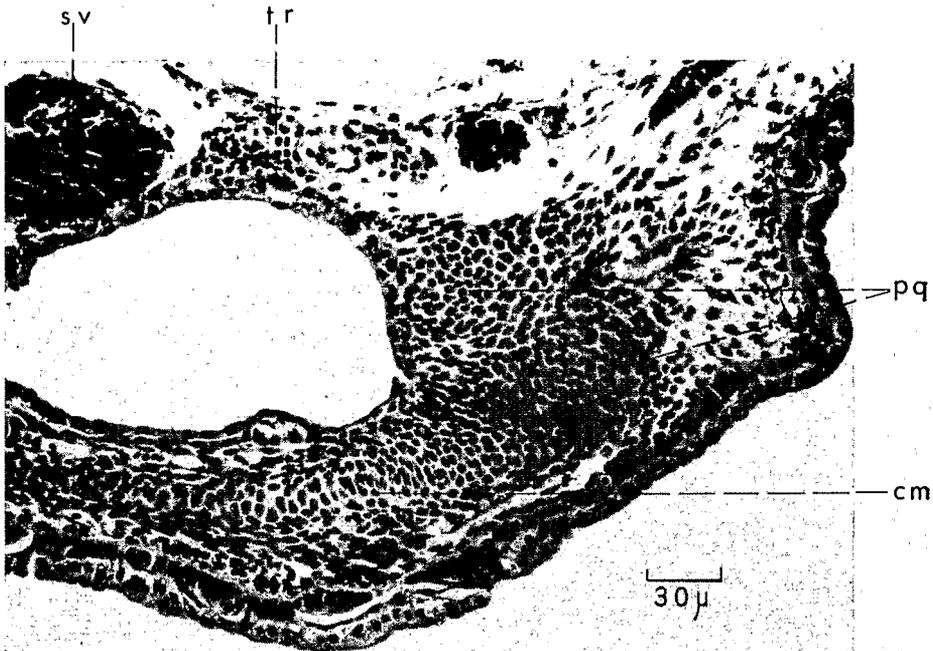


Fig. 3. Stade 6,9 mm. Coupe transversale de l'arc mandibulaire aux stades blastème et procartilage.

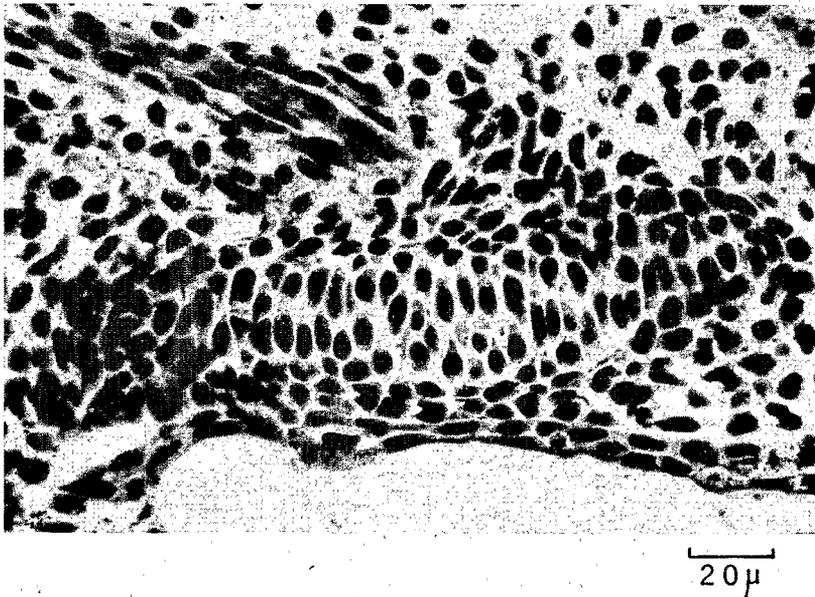


Fig. 4. Stade 7,1 mm. Coupe transversale du cératohyal aux stades blastème et procartilage.

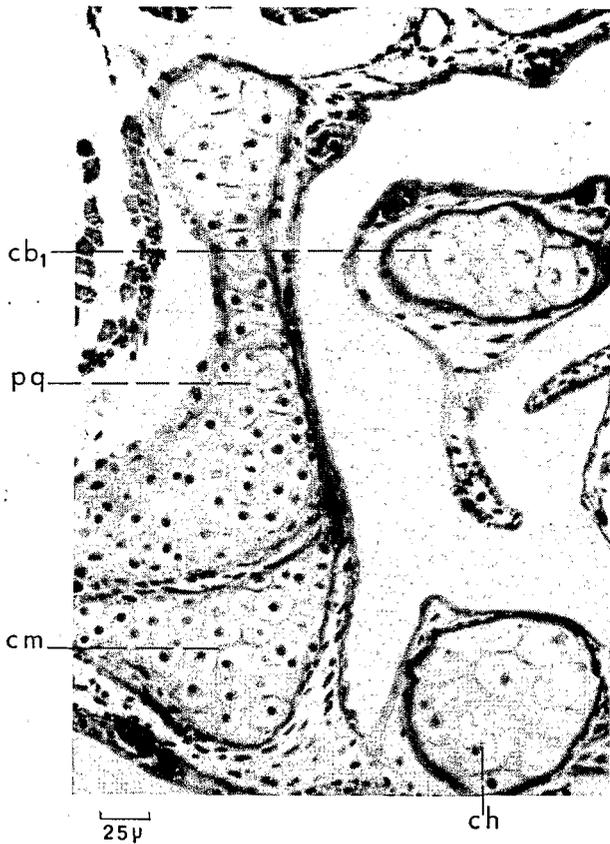
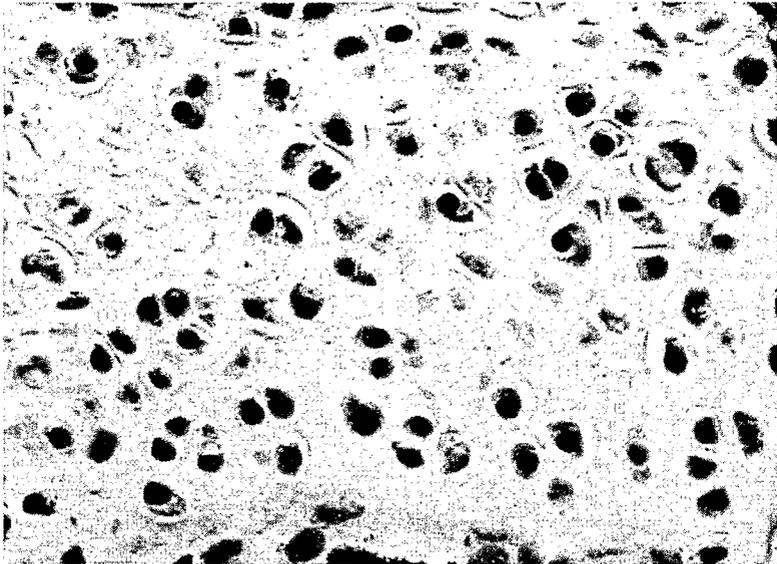


Fig. 5. Stade 10,7 mm. Coupe transversale au niveau de l'articulation entre palato-carré et cartilage de Meckel (cartilage à stroma capsulaire). Le cératohyal et le premier cératobranchial présentent déjà une ossification péricondrale (cartilage hypertrophié).

mées; elles sont entourées d'une substance interstitielle encore acidophile. Au stade de protocartilage, les noyaux sont encore un peu plus écartés les uns des autres et le cytoplasme qui les entoure est relativement plus abondant. De plus, la substance interstitielle devient basophile comme dans le tissu cartilagineux proprement dit.

Chez *Polypterus senegalus*, on observe trois types de tissus cartilagineux. Le premier — cartilage à stroma capsulaire — est caractérisé par la présence de grosses cellules, avec un cytoplasme abondant autour de chaque noyau. La substance interstitielle par contre est réduite à une capsule péricellulaire; les chondrocytes sont serrés les uns contre les autres, ce qui leur donne, sur coupes, un contour plus ou moins polygonal (Fig. 5). Le deuxième type est le cartilage hyalin classique avec une substance interstitielle très abondante au milieu de laquelle les chondrocytes arrondis et nettement plus petits que dans le type précédent, sont isolés ou en groupes isogéniques de deux ou trois cellules (Fig. 6). Le troisième type se rencontre après le début d'une ossification péricondrale, par exemple dans les



10 μ

Fig. 6. Stade 21 mm. Coupe transversale du palato-carré. Cartilage hyalin.

arcs branchiaux ou l'hyomandibulaire, lorsque l'ébauche cartilagineuse est entourée d'un manchon osseux. Les cellules sont alors hypertrophiées, atteignant jusqu'à deux fois le diamètre des plus grandes cellules du cartilage à stroma capsulaire; serrées les unes contre les autres, elles présentent sur coupes un contour polygonal et la substance interstitielle a presque complètement disparu; c'est le cartilage hypertrophié (Fig. 7). Chez les jeunes *Polypterus senegalus*, l'évolution normale du tissu cartilagineux à partir du procartilage comporte les trois stades successifs décrits ci-dessus. Le cartilage à stroma capsulaire succède normalement au protocartilage, comme chez les Téléostéens, puis se transforme en cartilage hyalin. Le cartilage hypertrophié représente le stade ultime avant la résorption.

Description du chondrocrâne

I. NEOCRANE ET PALEOCRANE

(Fig. 1, 2, 8, 9, 11, 12, 14, 15, 19 et 20).

Le premier stade décrit et figuré est celui de 7,1 mm. Toutes les structures visibles à 7,1 mm se retrouvent à 6,9 mm, avec toutefois un léger retard dans la région ethmoïdienne. Par contre, au stade de 6 mm, aucune concentration cellulaire ne permet de déceler les premiers blastèmes qui donneront naissance aux divers éléments du néocrâne et du paléocrâne cartilagineux.



Fig. 7. Stade 22,5 mm. Coupe transversale: à gauche, cartilage hyalin du cérotohyal; à droite, cartilage hypertrophié du premier cérotobranchial.

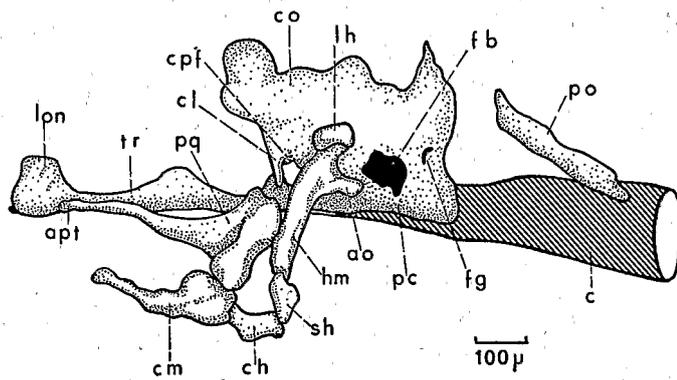


Fig. 8. Stade 7,9 mm. Chondrocrâne. Reconstruction en vue latérale.

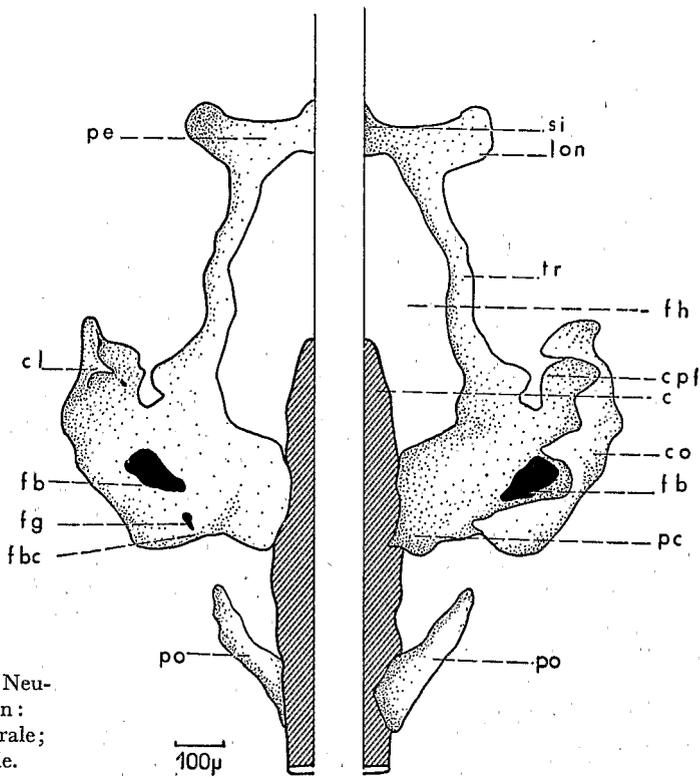


Fig. 9. Stade 7,9 mm. Neurocrâne. Reconstruction : à gauche, en vue ventrale; à droite, en vue dorsale.

a) Région ethmoïdienne

(Fig. 10).

Au stade de 7,1 mm, on peut délimiter dans la région ethmoïdienne un blastème qui s'étale sous le diencéphale et la partie antérieure du cerveau: c'est l'ébauche de la plaque ethmoïdienne dont le contour est encore assez difficile à préciser. De chaque côté, la partie postérieure de ce blastème se prolonge par une lame orbitonasale qui s'insinue entre l'oeil et l'organe olfactif. L'ensemble est relié aux extrémités antérieures des deux barres trabéculaires mais paraît complètement indépendant des palato-carrés qui sont plus caudaux. Ce blastème ethmoïdien largement étalé contraste avec ceux des barres trabéculaires et des palato-carrés qui sont très étroits, surtout vers leurs extrémités antérieures, et, déjà, en cours de chondrification.

Au stade de 7,9 mm — le stade de 8,2 mm provenant de la même ponte et fixé au même âge (178 heures) ne présente aucun progrès dans le développement du chondrocrâne —, la plaque ethmoïdienne est devenue cartilagineuse. En continuité avec les barres trabéculaires, elle ferme vers l'avant la vaste fenêtre hypophysaire. Sa face dorsale présente un bourrelet médian antérieur qui donnera le septe inter-

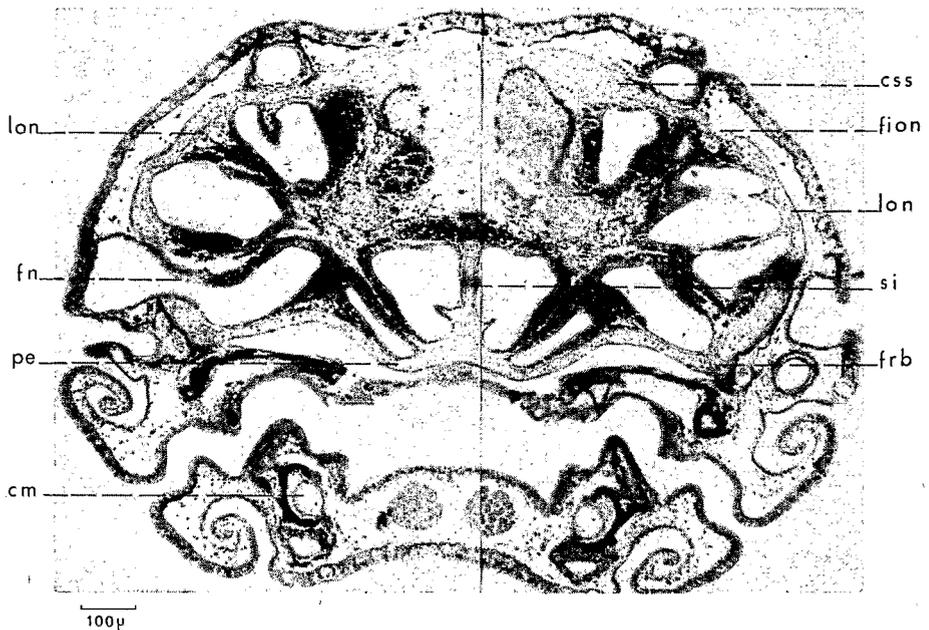


Fig. 10. Stade 22,5 mm. Coupe transversale de la capsule nasale au niveau du foramen du *ramus buccalis facialis*.

nasal. Les lames orbitonasales, elles aussi cartilagineuses, sont relativement peu développées et constituent de simples expansions latéro-dorsales de la plaque ethmoïdienne.

Au stade de 9,6 mm la plaque ethmoïdienne s'est considérablement étendue dans le sens antéro-postérieur, de sorte que la limite de la fenêtre hypophysaire se trouve reportée nettement en arrière des lames orbitonasales. Entre la base de celles-ci et la plaque ethmoïdienne proprement dite, les *ramus buccalis* des nerfs faciaux percent le cartilage et leurs extrémités antérieures deviennent dorsales par rapport au plancher des capsules nasales. La lame orbitonasale est maintenant réunie à la *taenia marginalis* par une bande cartilagineuse qui passe sous les deux rameaux nerveux, la veine et l'artère ophtalmiques. Il ne s'agit donc pas d'une commissure sphénethmoïdienne mais d'une racine préoptique. Sa première ébauche apparaît au stade de 9,1 mm, sous forme d'une bande blastémale faite de deux ou trois rangs de cellules orientées. La véritable commissure sphénethmoïdienne se formera plus tard à partir d'une duplication latérale de la *taenia marginalis*. Il existe également une ébauche de commissure sphénoseptale dirigée vers le septa internasal qui ne s'est pas développé aussi rapidement que la lame orbitonasale. Le muscle oblique supérieur est inséré sur la paroi latérale de la racine préoptique, au-dessous des nerfs et des vaisseaux, tandis que le muscle oblique inférieur est inséré latéralement sur la base de la lame orbitonasale. Aucune dépression du

Développement du chondrocrâne et des arcs aortiques chez Polypterus senegalus C.

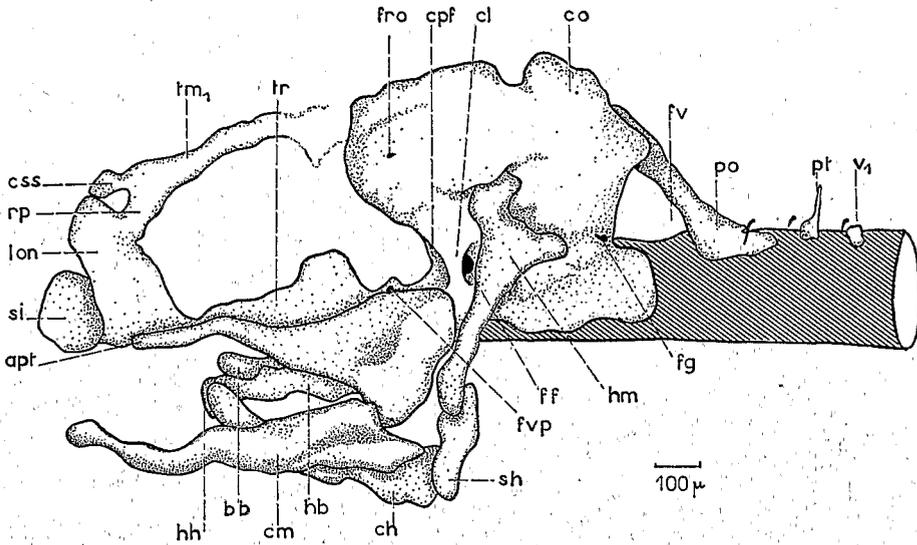


Fig. 11. Stade 9,6 mm. Chondrocrâne. Reconstruction en vue latérale.

cartilage qui puisse être considérée comme un myodome rudimentaire, n'existe au niveau de ces insertions.

Au stade de 15 mm, les commissures sphénoseptales sont complètement formées; une ébauche de *taenia tecti medialis anterior* — visible également à 13,3 mm — dirigée vers l'arrière, s'observe au point où ces commissures se soudent au septé internasal. La fissure orbitonasale est en outre fermée antérieurement de sorte que la *fenestra narinæ communis* est complètement entourée de cartilage. Quant aux nerfs et vaisseaux ophtalmiques, ils pénètrent à l'intérieur de la capsule nasale par ce qui subsiste de la fissure orbitonasale. La base du septé internasal se prolonge vers l'avant par un rostre large et court dont la première ébauche apparaît à 13,3 mm.

Au stade de 21 mm, la commissure sphénoethmoïdienne est soudée à la capsule nasale et la région ethmoïdienne du chondrocrâne ne subira plus au cours de la croissance que des modifications de détail peu importantes. Par exemple le foramen épiphânial, par lequel les nerfs ophtalmiques sortent de la capsule nasale, n'est pas encore isolé de la *fenestra narinæ communis* ouverte antéro-latéralement, et le reste de la fissure orbitonasale n'est pas encore recouvert par la commissure sphénoethmoïdienne. La capsule nasale est entièrement développée (Fig. 10). Sa paroi médiale est constituée par le septé internasal, son plancher par la plaque ethmoïdienne, sa paroi latérale par la lame orbitonasale et son toit par les expansions de la commissure sphénoseptale et de la lame orbitonasale. Il n'y a pas de paroi postérieure, mais un large *foramen olfactorium evehens*, limité par la racine préoptique et le septé internasal, et par lequel le tractus olfactif passe de

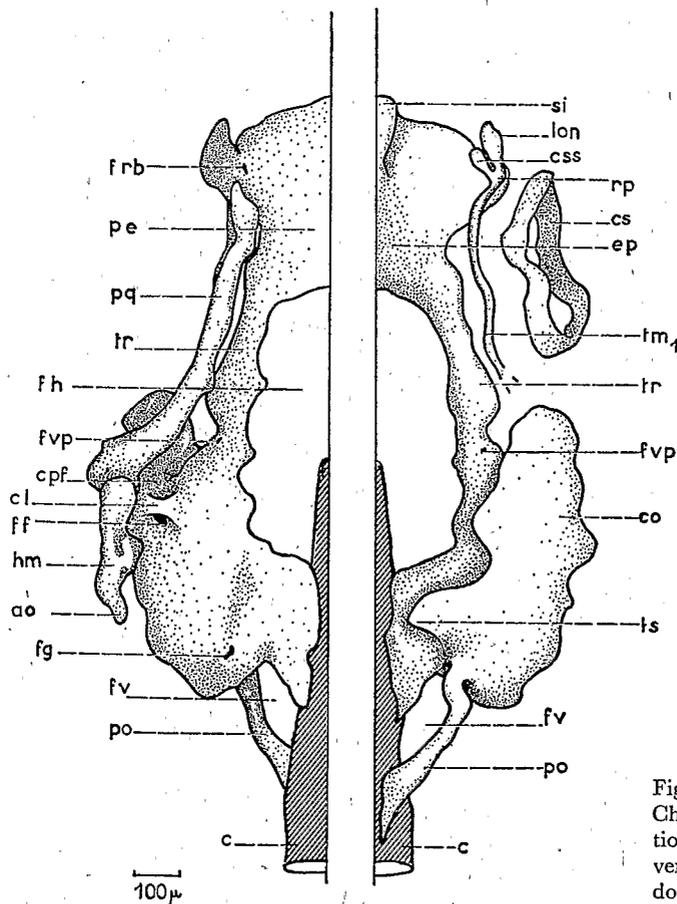


Fig. 12. Stade 9,6 mm.
Chondrocrâne. Reconstruction : à gauche, en vue ventrale; à droite, en vue dorsale.

la cavité crânienne à la capsule nasale. Au stade de 21 mm, le rostre est une lame cartilagineuse sur le dessus de laquelle repose la commissure ethmoïdienne reliant les deux canaux sensoriels infraorbitaires.

b) Région orbitaire

Au stade de 7,1 mm les barres trabéculaires sont très écartées l'une de l'autre, le crâne des Polyptères étant platytrabique. C'est au niveau de l'hypophyse que les processus de chondrification sont les plus avancés. A ce niveau la trabécule est une baguette cylindrique à section légèrement ovalaire. Vers l'avant la section devient circulaire et la baguette s'amincit progressivement jusqu'au point où elle se raccorde avec la plaque ethmoïdienne. Vers l'arrière au contraire elle s'élargit et s'aplatit dorso-ventralement. Mais à ce stade de 7,1 mm la liaison avec les extrémités antérieures des lames basiotiques n'est assurée que par du mésenchyme

Développement du chondrocrâne et des arcs aortiques chez Polypterus senegalus C.

lâche et à peine différencié. En aucun point il n'existe, entre les ébauches des palatocarrés et des barres trabéculaires, de contact qui puisse être considéré comme un vestige de liaison palato-basale. Comme les barres trabéculaires ne présentent en outre aucune inflexion, et qu'il n'existe aucune branche artérielle pénétrant dans le crâne qui soit strictement homologue d'une carotide interne, il est difficile de préciser topographiquement où se fait la soudure entre une partie antérieure qui pourrait correspondre à une trabécule proprement dite, ectomésoenchymateuse, et une partie postérieure qui représenterait un cartilage polaire mésomésoenchymateux. Chez les Polyptères les ébauches des barres trabéculaires ont donc une structure très simplifiée.

Au stade de 7,9 mm, les barres trabéculaires sont entièrement chondrifiées. Elles sont soudées vers l'avant à la plaque ethmoïdienne et vers l'arrière aux lames basiotiques. Elles présentent dans leur région moyenne une forte apophyse en cours de chondrification, bien reconnaissable en vue latérale; elle sert d'insertion non seulement au muscle droit externe mais aussi aux droits supérieur et inférieur; le muscle droit interne s'insère également sur la barre trabéculaire, mais beaucoup plus en avant. Les cartilages supraorbitaires ne sont pas encore visibles même à l'état d'ébauche. Par contre les cartilages sclérotiques qui entourent l'oeil sont en cours de chondrification.

Au stade de 9,6 mm, le cartilage supraorbitaire a donné une *taenia marginalis* presque complète. Vers l'avant, elle est soudée, comme il a été dit plus haut, à la lame orbitonasale en formant la racine préoptique. Vers l'arrière, la partie qui fusionnera avec la capsule otique est encore au stade blastème. On distingue déjà une excroissance de ce blastème dirigée vers le bas et qui représente la première ébauche de la *pila metoptica*. Quant à la barre trabéculaire, elle a donné vers le haut deux apophyses cartilagineuses. La plus antérieure, qui est aussi la plus saillante, sert d'insertion aux muscles oculaires; elle était déjà très nette au stade précédent. La seconde apophyse située en arrière de la précédente est moins élevée; elle est percée à sa base d'un foramen par lequel la veine pituitaire, qui draine la région hypophysaire, sort du crâne pour aller se jeter dans la veine infraorbitaire. Aux stades plus jeunes, y compris le stade 9,1 mm, la veine pituitaire passe dorsalement à la trabécule. Le cartilage sclérotique forme un anneau complet.

Au stade de 21 mm, l'extrémité caudale de la seconde *taenia marginalis* est soudée à la capsule otique. L'ébauche de la *pila metoptica* est chondrifiée et percée à la base d'un foramen par lequel la veine cérébrale antérieure sort du crâne pour aller se jeter dans la veine ophtalmique ou supraorbitaire. C'est seulement au stade de 17,5 mm que la *pila metoptica*, complètement formée, réunit la *taenia marginalis* à la barre trabéculaire en isolant d'un côté la fenêtre optique par laquelle passent le nerf optique, les artères cérébrales antérieure et postérieure et le nerf trochléaire, de l'autre côté une vaste ouverture correspondant aux sorties des nerfs ophtalmiques, trijumeau, profond, oculomoteur et abducens. Mais la particularité la plus importante qui mérite d'être signalée à ce stade de 17,5 mm

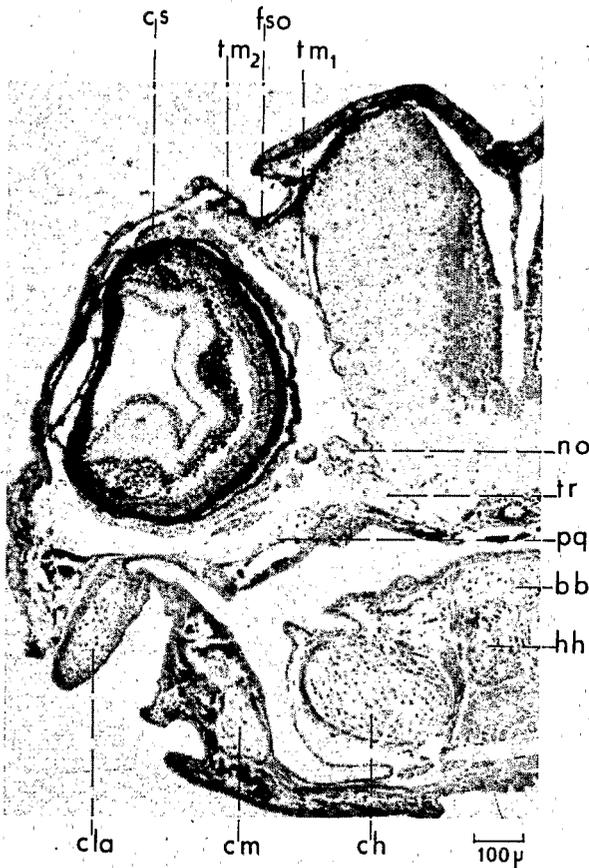


Fig. 13. Stade 21 mm.
Coupe transversale de la
région orbitaire au niveau
du cartilage labial.

est la formation d'une seconde *taenia marginalis*, latérale à la première. Il s'agit d'une étroite bandelette cartilagineuse apparue au niveau du milieu de l'orbite et dont la partie antérieure est soudée sur le bord latéral de la première *taenia marginalis*, alors que la partie postérieure reste libre, dirigée vers une apophyse post-orbitaire qui fait saillie sur le bord dorsolatéral de la capsule otique.

Au stade de 21 mm, l'extrémité caudale de la seconde *taenia marginalis* fusionné avec l'apophyse postorbitaire et une longue fontanelle supraorbitaire subsiste entre les deux *taenia marginalis*. Par contre, dans la région antérieure de l'orbite, la seconde *taenia marginalis* n'est séparée de la première que par une petite fontanelle par laquelle passent des ramifications nerveuses allant aux neuromastes du canal supraorbitaire (Fig. 13). Son extrémité antérieure forme la commissure sphénoethmoïdienne. Celle-ci se soude à la partie dorsopostérieure de la lame orbitonasale, près de la racine préoptique, c'est-à-dire en arrière de ce qui subsiste de la fissure orbitonasale. C'est seulement à des stades ultérieurs que la

Développement du chondrocrâne et des arcs aortiques chez Polypterus senegalus C.

commissure sphénoethmoïdienne recouvrira entièrement ce reste de fissure. On pourra alors parler d'un foramen orbitonasal ou mieux d'un canal préorbitaire limité par la commissure sphénoethmoïdienne, la racine préoptique et la lame orbitonasale, canal dans lequel pénètrent les nerfs, la veine et l'artère ophtalmiques, ainsi que le muscle oblique supérieur. Toutefois, si le point d'insertion de ce muscle oculaire se trouve secondairement incorporé dans le canal préorbitaire de la façon qui vient d'être indiquée, il n'y a en fait, à aucun stade, trace de myodome antérieur.

Comme on le voit, c'est l'ensemble des deux formations cartilagineuses décrites ci-dessus (cartilage orbitaire et cartilage supraorbitaire de DE BEER, 1937) qui doit être considéré comme l'homologue de la *taenia marginalis* des autres formes. En effet si la première donne la racine préoptique, la commissure sphénoethmoïdienne et la racine métoptique, c'est la seconde qui donne la commissure sphénoethmoïdienne et qui fusionne caudalement avec l'apophyse postorbitaire de la capsule otique. Cette duplication de la *taenia marginalis* en deux éléments constituant apparaissant nettement décalés dans le temps, n'a d'analogue dans aucune autre sous-classe de Poissons, du moins à notre connaissance. Elle vient s'ajouter à la liste déjà longue des caractères particuliers à la sous-classe des Brachioptérygiens.

Toujours au stade de 21 mm, la paroi latérale du chondrocrâne s'est complétée en arrière de la *pila metoptica* dont le bord antérieur entoure l'artère cérébrale postérieure. Une travée cartilagineuse isole les nerfs oculomoteur, profond et abducens, qui possèdent un foramen commun, des nerfs ophtalmiques et trijumeau. Cette formation est donc homologue d'une *pila antotica*. Une autre travée cartilagineuse sépare en outre les nerfs ophtalmiques du tronc principal du trijumeau, lui-même isolé du nerf facial par la commissure préfaciale. Dès ce stade de 21 mm la paroi latérale de la cavité crânienne est donc complète. Il n'y a encore aucune ébauche de pont épiphysaire entre les deux *taenia marginalis*. Ce pont commence à apparaître au stade de 26 mm sous forme de deux apophyses cartilagineuses issues des *taenia* et se dirigeant l'une vers l'autre. La partie médiane ne se chondrifie que plus tardivement.

c) *Région otique*

Au stade de 7,1 mm les blastèmes présentent déjà un développement très important dans la région otique et ont atteint, à certains endroits, le stade procartilagineux. Latéralement, on identifie facilement une ébauche de cartilage otique, au niveau du canal semi-circulaire horizontal. Ce blastème est uni à celui de la lame basiotique par une commissure basicapsulaire antérieure, en arrière du nerf facial, et par une commissure basivestibulaire en avant du nerf glossopharyngien. Ces deux commissures délimitent une fenêtre basicapsulaire antérieure ou fenêtre basicapsulaire vraie. La lame basiotique qui constitue la base de la capsule otique du côté interne n'est pas réellement distincte du paracordal qui se forme au con-

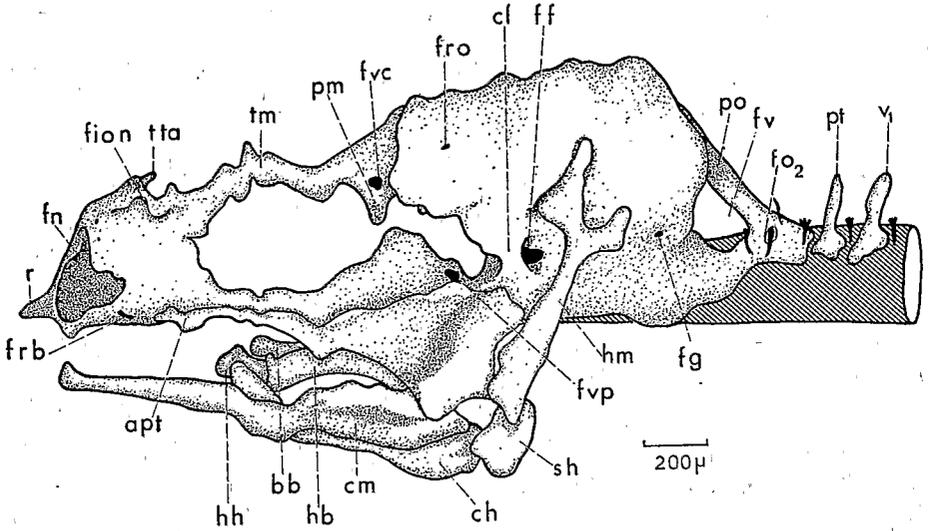


Fig. 14. Stade 15 mm. Chondrocrâne. Reconstruction en vue latérale.

tact de la corde. Mais elle s'avance davantage et se dirige vers l'extrémité postérieure de l'ébauche de la barre trabéculaire. On peut dire que la région antérieure manque au paracordal alors qu'elle existe pour la lame basiotique. La partie rostrale de la corde qui reste libre est à ce stade aussi longue que la partie contre laquelle s'accolent les blastèmes paracordaux. La pointe de la corde est située à peu près à mi-distance entre le bord antérieur des paracordaux et le bord postérieur de la plaque ethmoïdienne. Il semble que ce soit les régions moyennes du paracordal et de la lame basiotique qui constituent la plus grande partie du blastème. Ce dernier est en effet situé entièrement devant le nerf vague qui marque la limite entre le paléocrâne insegmenté et le néocrâne formé d'éléments vertébraux plus ou moins modifiés et secondairement incorporés au chondrocrâne dont ils forment la région occipitale. Comme on le verra plus loin, le néocrâne des *Polyptères* serait resté bien plus primitif que celui des autres Poissons dont on connaît le développement embryologique. En corrélation avec cette particularité, les régions postérieures du paracordal et de la lame basiotique, correspondant au domaine du nerf vague, seraient chez les *Polyptères* extrêmement réduites ou même absentes aux premiers stades de l'ontogénèse.

Au stade de 7,9 mm, la région otique est bien chondrifiée, mais les paracordaux ne s'étendent pas vers l'arrière au delà du niveau du vague. La fenêtre basicapsulaire vraie est toujours ouverte et, plus en arrière, le cartilage est percé d'un foramen pour le nerf glossopharyngien. Il s'est donc formé une commissure basicapsulaire postérieure entre le cartilage otique et la lame basiotique mais, étant donnée l'étroitesse du foramen qui subsiste entre cette commissure basicapsulaire pos-

Développement du chondrocrâne et des arcs aortiques chez Polypterus senegalus C.

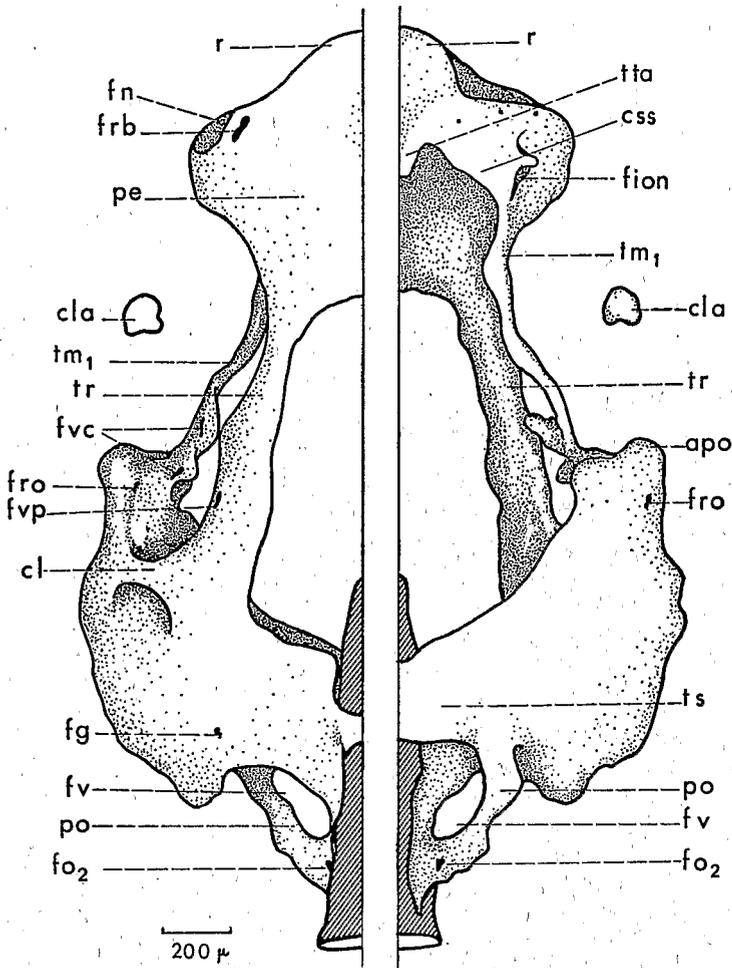


Fig. 15. Stade 15 mm. Neurocrâne. Reconstruction : à gauche, en vue ventrale; à droite, en vue dorsale.

térieure et la commissure basivestibulaire, on ne peut parler de fenêtre basicapsulaire postérieure. Les lames basiotiques sont soudées aux barres trabéculaires et, en avant du nerf facial, on remarque une ébauche de commissure préfaciale dirigée vers le bas (Fig. 16). La première ébauche de la commissure latérale apparaît également sous forme d'une lame blastémale ou procartilagineuse, issue du bord latéroventral de la capsule otique, légèrement en avant de la commissure préfaciale. Dorsalement on distingue de chaque côté une ébauche de *tectum synoticum*. Enfin le cartilage qui recouvre latéralement le canal semi-circulaire antérieur est percé de deux orifices pour le *ramus oticus facialis*. Ce rameau nerveux issu

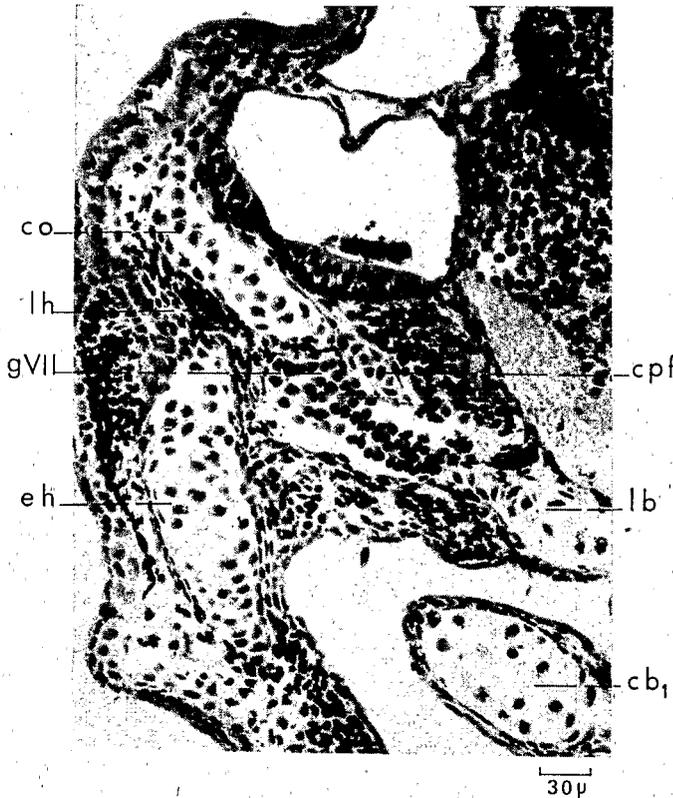


Fig. 16. Stade 8,2 mm. Coupe transversale de la région otique au niveau du latérohyal et le l'ébauche de la commissure préfaciale.

du ganglion ophtalmique passe en effet à l'intérieur de la capsule otique, entre la face interne de la paroi cartilagineuse et le labyrinthe membraneux (Voir la Fig. 17 représentant le stade de 21 mm).

Au stade de 9,6 mm, la commissure préfaciale, isolant le nerf facial du trijumeau, est entièrement formée, de même que la commissure latérale (Voir la Fig. 18 représentant le stade de 22,5 mm). Par contre la partie médiane du *tectum synoticum* n'est pas encore chondrifiée. La fenêtre basicapsulaire vraie a disparu, comblée par la croissance du cartilage. La corde commence à régresser; sa pointe n'atteint pas tout à fait le niveau des foramens pour les veines pituitaires. La région postérieure des paracordaux s'accroît vers l'arrière, latéralement à la corde, en direction de la base de la *pila occipitalis* mais sans atteindre celle-ci. L'extrémité antéro-supérieure de la *pila occipitalis* est soudée à la capsule otique. Au stade de 9,1 mm, cette région est encore au stade de blastème non chondrifié. Il en résulte que chez les Polyptères, ce qui correspond à la fissure métotique est d'abord fermé vers le haut, à l'inverse des autres Poissons.

Au stade de 15 mm, et dès 13,3 mm, le *tectum synoticum* est complet. A l'en-

Développement du chondrocrâne et des arcs aortiques chez Polypterus senegalus C.

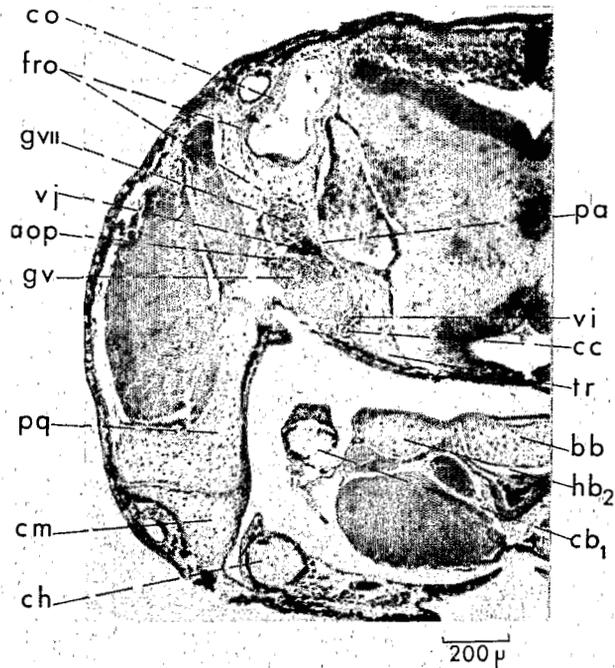


Fig. 17. Stade 21 mm. Coupe transversale de la région otique au niveau des foramens du *ramus oticus facialis* et de la *pila antotica*.

droit où la *taenia marginalis* se soude à la capsule otique, en position ventrale, se trouve un foramen par lequel la veine cérébrale moyenne sort de la région otique pour se jeter dans la veine ophtalmique. La *pila occipitalis* est maintenant soudée par sa base au paracordal et le foramen du nerf vague est complètement entouré de cartilage. Les régions moyennes des paracordaux sont unies par un pont cartilagineux juste au-dessous de la corde, en avant du point où l'aorte dorsale se bifurque en deux aortes latéro-dorsales, et sensiblement au niveau du foramen pour le nerf glossopharyngien. Sous le foramen du nerf vague, et latéralement à la corde, la région postérieure du paracordal forme une légère expansion cartilagineuse à partir de laquelle se développera ultérieurement le canal subaortique. Du côté dorsal, les deux paracordaux restent bien séparés l'un de l'autre sur toute leur longueur; il n'y a pas de plaque basale réunissant les planchers des deux capsules otiques.

Le stade de 21 mm présente peu de changements par rapport au précédent (Fig. 19 et 20). Le pont cartilagineux qui unit les régions moyennes des paracordaux fait saillie au-dessous de la corde; il est creusé latéralement d'une dépression dans laquelle s'encastre l'aorte latéro-dorsale. Plus en arrière, l'ébauche du pont subaortique s'est développée en une longue et étroite apophyse, dirigée vers l'arrière et vers le bas, latéralement à l'aorte dorsale. Le pont subaortique,

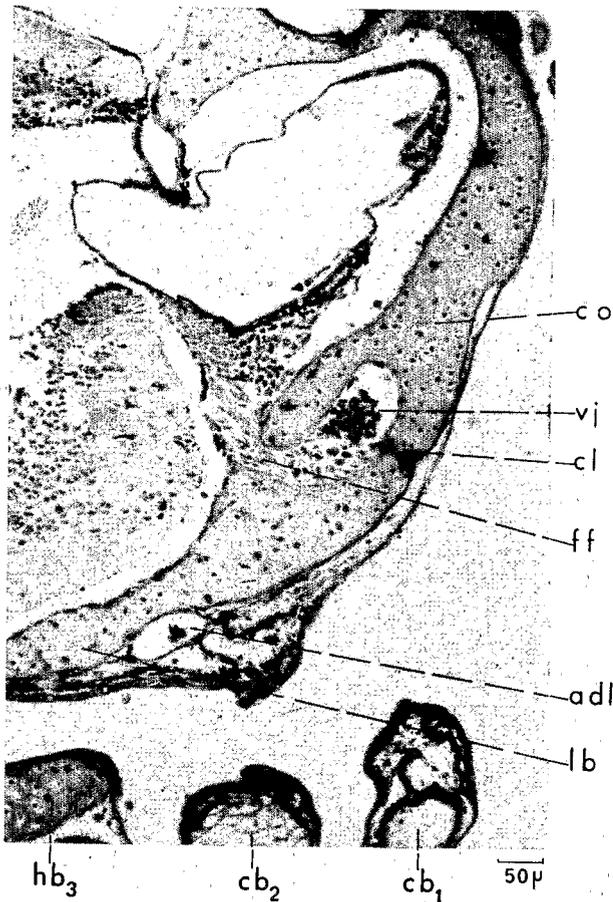


Fig. 18. Stade 22,5 mm.
Coupe transversale au niveau du foramen facial et de la commissure latérale.

cartilagineux, se formera un peu plus tard. Au stade de 26 mm, sa paroi ventrale est unie à la saillie décrite précédemment de sorte que le canal aortique présente une ouverture médiane du côté postérieur et deux ouvertures latérales du côté antérieur. A 21 mm, il n'y a toujours pas de plaque basale; celle-ci n'apparaîtra que très tardivement lorsque la corde aura presque complètement régressé dans la région otique. Par contre, juste au niveau de l'extrémité caudale de l'hypophyse, on distingue une apophyse cartilagineuse issue de la lame basiotique et dirigée vers la région médiane: c'est la première ébauche du *dorsum sellae* ou pont prootique qui se développera très tardivement puisqu'au stade de 46 mm étudié par l'un de nous (J. Daget, 1950) il n'est pas encore entièrement chondrifié. Ce pont prootique est situé dans un plan légèrement dorsal par rapport à celui de la fenêtre hypophysaire mais au stade de 21 mm ces deux plans ne sont pas encore bien séparés l'un de l'autre.

Développement du chondrocrâne et des arcs aortiques chez Polypterus senegalus C.

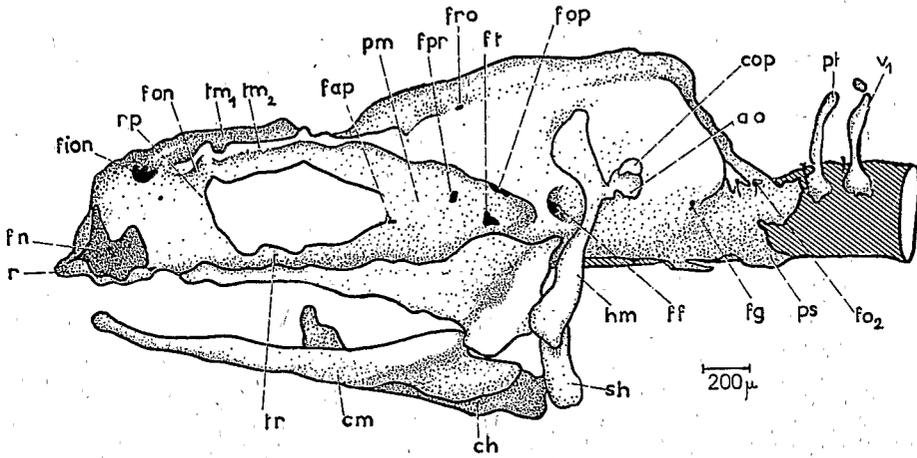


Fig. 19. Stade 21 mm. Chondrocrâne. Reconstruction en vue latérale.

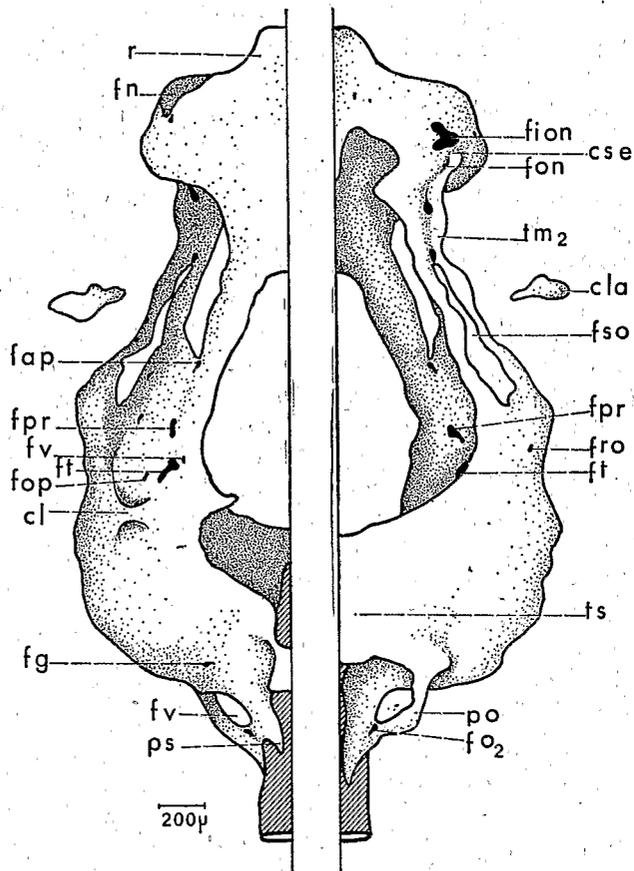


Fig. 20. Stade 21 mm. Neurocrâne. Reconstruction: à gauche en vue ventrale; à droite, en vue dorsale.

d) Région occipitale

Les trois régions du chondrocrâne qui viennent d'être décrites, ethmoïdienne, orbitaire et otique, constituent le paléocrâne, c'est-à-dire la partie phylogénétiquement la plus ancienne du crâne, celle que l'on suppose avoir existé seule chez les Vertébrés les plus primitifs. La région occipitale, par contre, constitue le néocrâne qui se serait formé progressivement au cours de la phylogénèse par annexion au paléocrâne d'un certain nombre de vertèbres. Il en résulte que l'on doit s'attendre à retrouver dans la région occipitale des traces plus ou moins évidentes de métamérisation, surtout aux stades précoces de l'ontogénèse. A ce point de vue *Polypterus senegalus* serait resté relativement archaïque car la région occipitale du chondrocrâne se forme à partir d'ébauches bien individualisées et dont l'homologie avec des éléments de vertèbres ne saurait être mise en doute.

Au stade de 7,1 mm il n'existe en arrière de la région otique et du nerf vague qu'un blastème assez étroit, allongé obliquement de chaque côté de la moelle épinière; son extrémité antéro-supérieure est dirigée vers le blastème otique mais ne l'atteint pas; sa base postéro-inférieure qui touche presque la corde est encore plus éloignée du blastème paracordal. C'est l'ébauche de la *pila occipitalis*.

Au stade de 7,9 mm, cette *pila occipitalis*, toujours orientée de la même façon et toujours indépendante de la région otique du chondrocrâne, s'est chondrifiée. Sa base repose sur le bord latéro-dorsal de la corde et présente sur son bord postéro-dorsal une échancrure pour le passage d'une racine nerveuse ventrale. La suite du développement montre qu'elle appartient au second nerf occipital.

Au stade de 9,6 mm, la *pila occipitalis* s'est légèrement redressée; elle est soudée par son extrémité antéro-supérieure à la capsule otique mais sa base est toujours bien distincte du paracordal. L'échancrure pour le passage de la racine ventrale du second nerf occipital n'est pas modifiée. Un peu plus en arrière, on trouve un blastème, décelable à 9,1 mm, de dimensions réduites reposant par sa base sur le bord dorso-latéral de la corde, comme la *pila occipitalis*, mais non incliné obliquement: c'est l'ébauche paire du proatlas. Vient ensuite un autre blastème occupant la même position par rapport à la corde et qui est le basidorsal de la première vertèbre. *Pila occipitalis*, ébauche de proatlas et basidorsaux forment une série d'éléments homologues qui se différencient de l'avant vers l'arrière. La *pila occipitalis* est modifiée puisque le blastème qui lui donne naissance apparaît non au contact de la corde, mais latéralement à la moelle épinière et que d'emblée il s'allonge obliquement, son extrémité supérieure se dirigeant vers la capsule otique. L'ébauche du proatlas par contre a conservé les caractères d'un basidorsal typique qui évoluera de façon à donner un arc neural libre surmonté d'une neuracanthé.

Au stade de 15 mm la base de la *pila occipitalis* est soudée à la région postérieure du paracordal. La racine ventrale du second nerf occipital passe dans un foramen complètement fermé. Le basidorsal du proatlas et celui de la première vertèbre sont chondrifiés et la position des racines nerveuses par rapport à ces

Développement du chondrocrâne et des arcs aortiques chez Polypterus senegalus C.

divers éléments cartilagineux apparait de façon nette. Une racine ventrale encore assez mal individualisée passe en avant de la *pila occipitalis* dans le foramen du nerf vague; elle correspond au premier nerf occipital qui n'a jamais de racine dorsale. En arrière de la *pila occipitalis*, se trouve un ganglion auquel correspond la racine ventrale qui perce la base de la *pila*: l'ensemble de la racine ventrale et du ganglion à partir duquel s'individualisera une racine dorsale constitue le second nerf occipital. En avant du proatlas se trouvent un ganglion et une racine ventrale correspondant au troisième nerf occipital. Enfin, en arrière du proatlas et devant le basidorsal de la première vertèbre, on trouve le ganglion et la racine ventrale du premier nerf spinal. Cette racine est celle qui chez l'adulte perce la paroi latérale osseuse du canal neural de la première vertèbre. La région occipitale se termine juste en avant.

Au stade de 21 mm, l'arc neural du proatlas n'est pas complet, les deux basidorsaux droit et gauche ne se rejoignant pas au-dessus de la moelle épinière. Il en est de même à la première vertèbre mais au-dessus de celle-ci se trouve un petit noyau cartilagineux impair, ébauche de la neuracanthé correspondante. A 26 mm l'arc neural du proatlas est complet et surmonté d'une neuracanthé. De plus la racine ventrale du premier nerf occipital passe dans un foramen près du bord inférieur du foramen du nerf vague. À partir de ce stade, l'ossification se développant dans la région occipitale, le cartilage commence à régresser. Chez l'adulte l'occipital osseux est percé de deux foramens dans un même plan horizontal, l'antérieur pour le passage du premier nerf occipital et le postérieur pour le passage de la racine ventrale du second nerf occipital. La racine dorsale sort du crâne soit par le *foramen magnum* soit en perçant le bord postérieur de l'occipital. Les deux racines du troisième nerf occipital percent le bord antérieur du proatlas, comme les deux racines du premier nerf spinal percent le bord antérieur de la première vertèbre.

Il résulte des faits exposés ci-dessus que la région postérieure des paracordaux ne participe guère, chez *Polypterus senegalus*, à la formation de la région occipitale du chondrocrâne. Celle-ci se développe essentiellement à partir d'arcs neuraux plus ou moins modifiés, c'est-à-dire en définitive, à partir de vertèbres du type aspondyle. Mais ces vertèbres devraient être au nombre de trois comme les nerfs occipitaux qui leur correspondent. Comme la *pila occipitalis* est très oblique aux premiers stades et que dès 7,9 mm sa base s'étend vers l'arrière au-delà de la racine ventrale du second nerf occipital, on peut supposer que le second basidorsal auquel correspond le second nerf occipital est incorporé à la base du premier basidorsal auquel correspond le premier nerf occipital. Ainsi le néocrâne résulterait de la régression de certains éléments vertébraux ou métamériques et du télescopage des ébauches restantes. A l'ensemble de ces processus qui sont, dans une certaine mesure, rappelés par les stades ontogéniques, on peut donner le nom d'occipitalisation (Fig. 21).

En résumé, chez *Polypterus senegalus*, le premier segment occipital aurait perdu

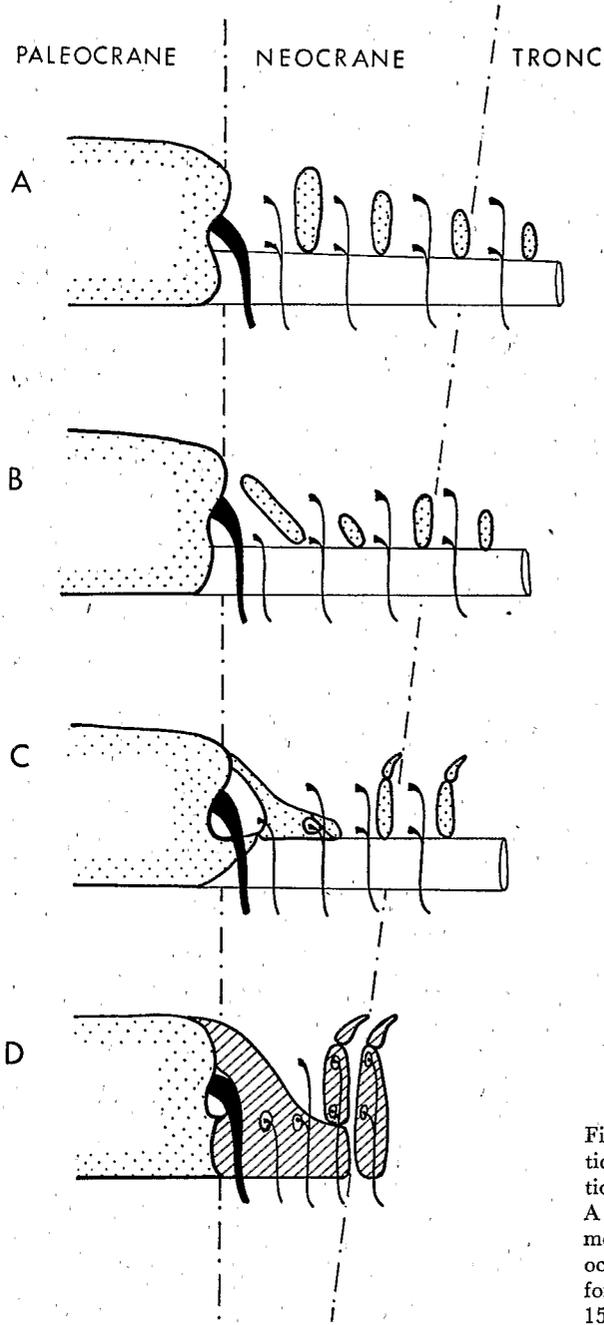


Fig. 21. Représentation schématique des processus d'occipitalisation chez *Polypterus senegalus*: A et B. Stades hypothétiques montrant les trois vertèbres occipitales qui participeront à la formation du néocrâne. C. Stade 15 mm. D. Stade terminal.

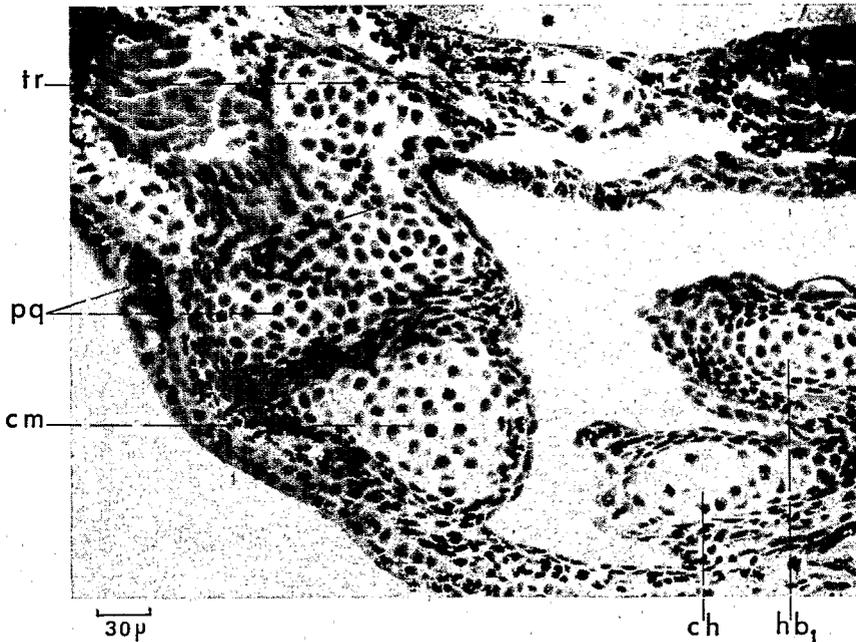


Fig. 22. Stade 3,2 mm. Coupe transversale de la région articulaire entre palato-carré et cartilage de Meckel.

sa racine dorsale, son basidorsal constituant la plus grande partie de la *pila occipitalis*. Le deuxième segment aurait conservé ses deux racines nerveuses mais son basidorsal réduit ne s'individualise plus, étant incorporé dans la base de la *pila occipitalis*. Enfin le troisième segment aurait conservé ses deux racines nerveuses; son basidorsal et sa neuracanthé ne sont pratiquement pas modifiés par rapport aux éléments homologues des vertèbres typiques qui possèdent un centre.

II. SPLANCHNOGRANE

(Fig. 23, 24, 27, 28 et 29).

C'est au stade de 6 mm qu'apparaissent les premiers blastèmes du splanchnocrâne, sous forme de noyaux concentrés ou orientés. On peut identifier les arcs mandibulaire, hyoïde et les deux premiers arcs branchiaux, mais les blastèmes correspondant aux différents éléments de chaque arc ne sont pas individualisés.

a) Arc mandibulaire

Au stade de 7,1 mm, et dès 6,9 mm, l'arc mandibulaire comprend deux blastèmes. Le plus ventral, ébauche du cartilage de Meckel, est orienté transversalement et son extrémité latérale est plus large que son extrémité médiale. Le blas-

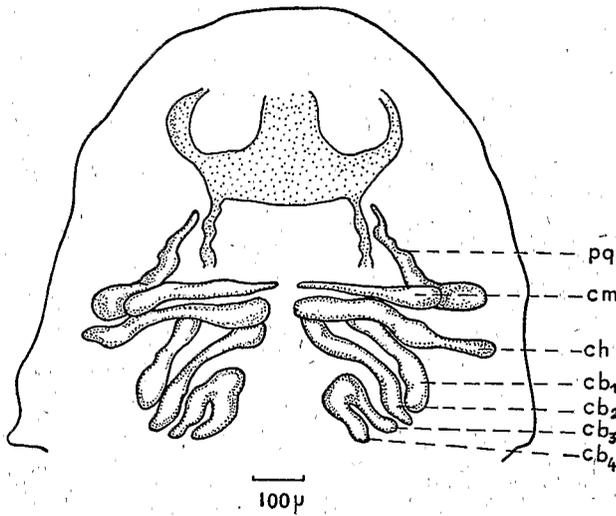


Fig. 23. Stade 7,1 mm. Splanchnocrâne. Reconstruction en vue ventrale.

tème le plus dorsal, ébauche du palatocarré, est dirigé obliquement dans un plan à peu près horizontal, sa partie caudale étant plus latérale que sa partie rostrale. Cette dernière, qui se termine en pointe et correspond à une apophyse ptérygoïde, est nettement séparée de l'ébauche de la trabécule. De la partie postérieure du blastème part une étroite traînée de mésenchyme dirigée dorsalement vers la capsule otique et qui représente apparemment un *processus oticus internus* ou *pro-*

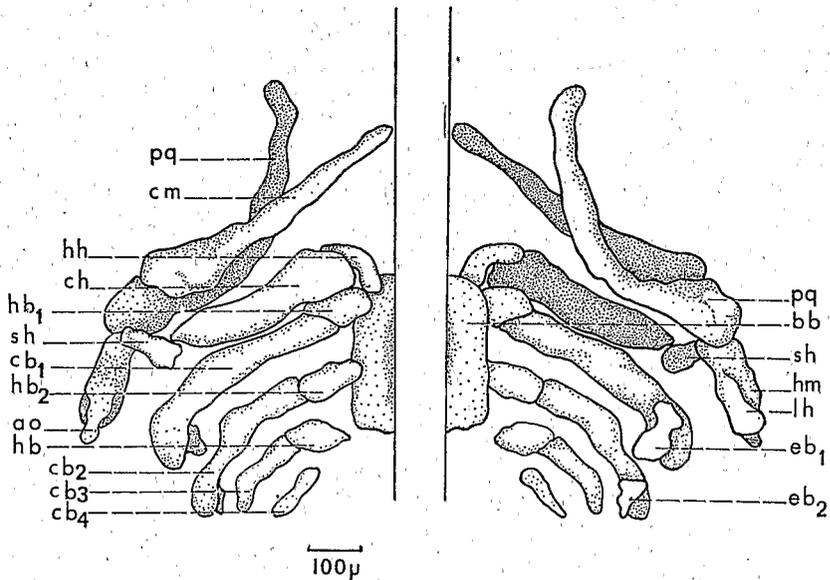


Fig. 24. Stade 7,9 mm. Splanchnocrâne. Reconstruction : à gauche, en vue ventrale; à droite, en vue dorsale.

Développement du chondrocrâne et des arcs aortiques chez Polypterus senegalus C.

cessus metapterygoideus. Dans la future région articulaire, le blastème forme une excroissance latérale qui se développe vers l'avant de sorte que sur certaines coupes, elle apparaît distincte du reste du palato-carré (Fig. 3). Plus en arrière cependant, il ne semble y avoir aucune discontinuité qui suggérerait la soudure d'un blastème latéral au palato-carré proprement dit. ALLIS, se basant uniquement sur la morphologie du palato-carré adulte, avait émis l'hypothèse que la région postérieure, provenant en fait de l'excroissance latérale du blastème signalé ci-dessus, pouvait correspondre à un symplectique secondairement incorporé à l'arc mandibulaire. Le symplectique est un élément caractéristique de la suspension de la mâchoire chez les Actinoptérygiens, qui se développe toujours à partir de l'arc hyoïde. Le fait que chez *Polypterus senegalus*, au stade de 7,1 mm, le blastème de l'arc hyoïde soit situé très en arrière et nettement séparé des blastèmes de l'arc mandibulaire, n'est pas en faveur de l'hypothèse d'ALLIS. Embryologiquement, rien ne permet de penser que les ancêtres des Polyptères aient possédé un véritable symplectique.

Au stade de 7,9 mm, les cartilages de Meckel sont chondrifiés et se touchent pratiquement sur la ligne médiane dans leur partie rostrale. Le *processus coronoides* est bien visible sous forme d'une expansion latérale du bord dorsal, juste en avant de la région articulaire (Fig. 22); le *processus retroarticularis* n'est pas encore développé. Les deux palato-carrés sont également chondrifiés mais ne se touchent pas médianement, leurs apophyses ptérygoïdes étant situées sous la base des lames orbitonasales. Quant à la région dorsopostérieure qui correspond au *processus metapterygoideus*, elle s'est fortement élargie.

Au stade de 9,6 mm, le *processus retroarticularis* est apparu à l'extrémité postérieure du cartilage de Meckel. Jusqu'au stade de 21 mm et au-delà, aucun changement notable ne mérite d'être signalé à l'arc mandibulaire, mais le *processus metapterygoideus* devient de moins en moins saillant et finit par disparaître presque complètement.

Au stade de 9,1 mm, un blastème apparaît dans un repli cutané de la commissure des lèvres: c'est l'ébauche du cartilage labial qui est bien chondrifié au stade de 15 mm. Comme sa position l'indique, ce cartilage est une formation superficielle qui n'a aucun rapport avec l'arc mandibulaire ni avec le splanchnocrâne (Fig. 13).

b) *Arc hyoïde*

Au stade de 7,1 mm, l'arc hyoïde se compose de deux zones blastémales, une dorsale assez étroite et orientée parallèlement au bord postérieur et au *processus oticus* du blastème du palato-carré, et une ventrale dirigée transversalement comme l'ébauche du cartilage de Meckel. La première correspond au latérohyal, à l'épihyal et au stylohyal, la seconde au cératohyal et probablement aussi à l'hypo-hyal (Fig. 25).



Fig. 25. Stade 7,1 mm.
Coupe transversale au
niveau de l'arc hyoïde.

Au stade de 7,9 mm, l'arc hyoïde est chondrifié et comporte quatre éléments. Le plus ventral, l'hypohyal, est de taille réduite. Le cératohyal au contraire est allongé et volumineux. Le stylohyal, qui assure la liaison entre épihyal et cératohyal, est étroit mais relativement long. Enfin l'épihyal présente une forme plus complexe. Son extrémité antéro-ventrale prend contact avec le bord postérieur du palato-carré au-dessus de l'articulation avec le cartilage de Meckel. Le bord postérieur présente vers le haut une apophyse operculaire très allongée, surmontée d'une encoche dans laquelle passe le *ramus hyoïdeus* du nerf facial. A ce stade l'épihyal est exactement latéral à l'orifice de sortie du nerf facial qui n'est pas encore fermé antérieurement par la commissure préfaciale. Le ganglion géniculé est médial par rapport à l'épihyal et le *ramus mandibularis* passe en avant du cartilage puis descend latéralement à celui-ci alors que le *ramus hyoïdeus* passe derrière le cartilage, dans l'encoche signalée précédemment, puis descend latéralement à l'apophyse operculaire. L'extrémité supérieure ou tête articulaire de l'épihyal ne prend pas directement contact avec la capsule otique. Elle est coiffée d'un blastème qui sépare le cartilage de l'épihyal de celui de la capsule otique, sur-

Développement du chondrocrâne et des arcs aortiques chez Polypterus senegalus G.

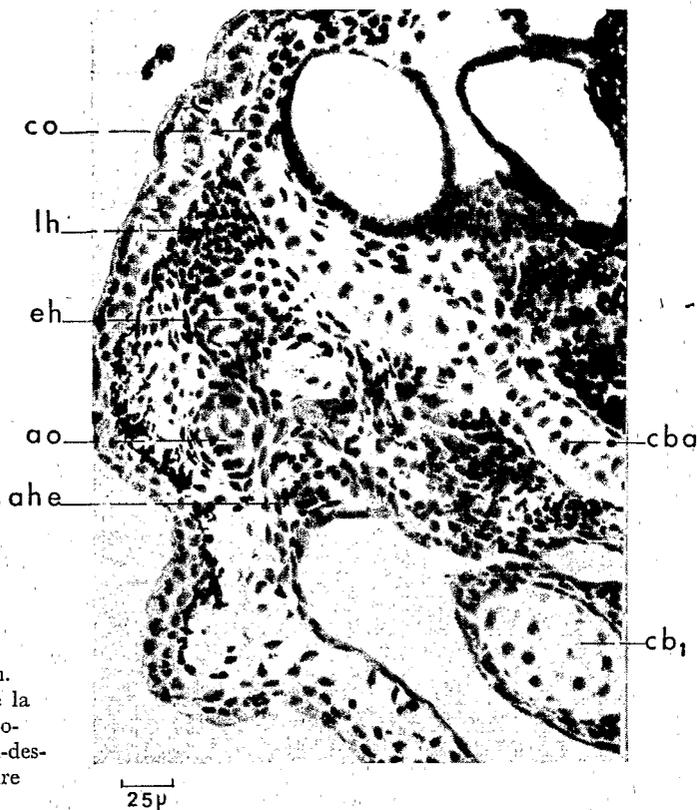


Fig. 26. Stade 8,2 mm. Coupe transversale de la région otique. Le latérohyal est très visible au-dessus de la tête articulaire de l'épihyal.

monte l'épihyal et recouvre latéralement le haut de celui-ci (Fig. 16 et 26). Ce blastème a été décrit par BERTMAR (1959) sous le nom de latérohyal; mais contrairement à ce que pensait cet auteur, le latérohyal de *Polypterus senegalus* ne participe aucunement à la formation de l'apophyse operculaire. Cette dernière se développe à partir de l'épihyal proprement dit à un stade où cet élément de l'arc hyoïde est déjà chondrifié alors que le latérohyal est encore au stade blastème.

Au stade de 9,6 mm, l'ensemble de l'hyomandibulaire a glissé en direction caudale par rapport au chondrocrâne, et se trouve maintenant en arrière de la commissure latérale et du foramen du nerf facial. Le stylohyal s'est allongé verticalement. Quant au latérohyal, encore visible à 9,1 mm, il a disparu, incorporé, semble-t-il, à la tête articulaire de l'épihyal cartilagineux. Toutefois la pointe postéro-dorsale de cette tête est encore au stade blastème. Aux stades ultérieurs, aucune modification importante n'affecte plus les divers éléments cartilagineux de l'arc hyoïde. Il y a lieu de noter cependant que l'hyomandibulaire ne prendra sa forme définitive qu'assez tardivement. Sa partie supérieure située au-dessus de l'apophyse operculaire tend progressivement à s'incliner vers l'avant de sorte que la partie postérieure de la tête articulaire tend à devenir dorsale.

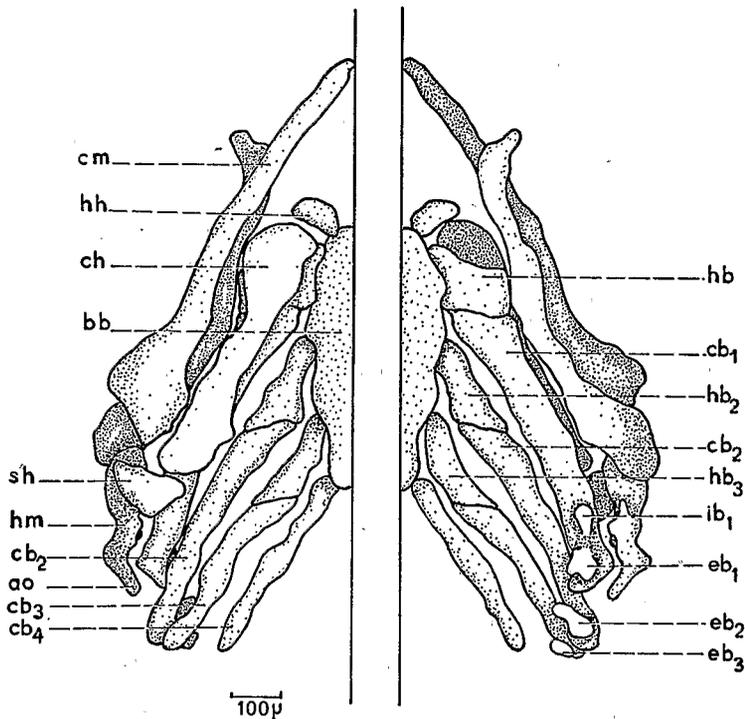


Fig. 27. Stade 9,6 mm. Splanchnocrâne. Reconstruction : à gauche, en vue ventrale; à droite, en vue dorsale.

Au stade de 21 mm, l'apophyse operculaire apparaît prolongée dorsalement et un peu latéralement par un cartilage operculaire étroitement accolé sur la face interne de l'ossification dermique de l'opercule. Ce cartilage operculaire semble n'être que la partie distale de l'apophyse soudée à l'opercule et secondairement individualisée de façon que l'opercule puisse avoir une certaine mobilité par rapport à l'hyomandibulaire. Un autre point méritant d'être signalé est que l'ossification de l'hyomandibulaire accessoire isole en se développant un noyau de cartilage qui correspond à la tête articulaire postérieure de l'hyomandibulaire et provient par conséquent du latérohyal. Si donc l'hyomandibulaire cartilagineux des Polypètes est formé d'un épiphyal auquel se soude un blastème latérohyal, ce dernier n'a pas la même signification morphologique ni la même destinée que celles qui lui ont été reconnues par BERTMAR chez les Téléostéens. Le latérohyal des Téléostéens forme en effet toute la partie supérieure de l'hyomandibulaire au-dessus du canal pour le passage du *truncus hyoideomandibularis*, notamment l'apophyse articulaire et les deux têtes articulaires, l'ensemble s'ossifiant d'une seule pièce avec l'épiphyal. Chez les Polypètes, le latérohyal ne forme que les deux têtes articulaires, la postérieure s'isolant secondairement et étant incorporée dans une ossification dis-

Développement du chondrocrâne et des arcs aortiques chez Polypterus senegalus C.

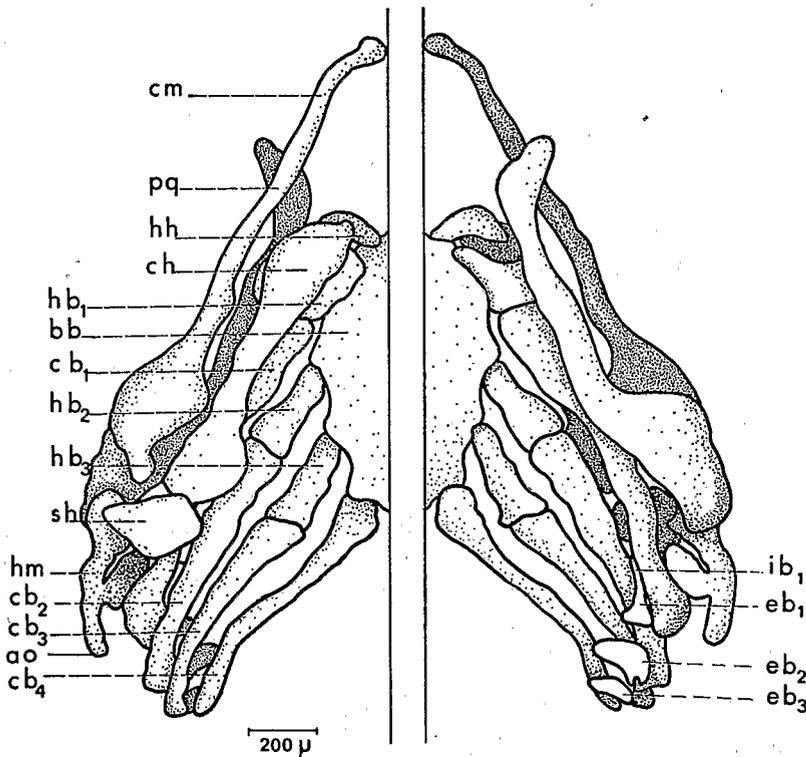


Fig. 28. Stade 15 mm. Splanchnocrâne. Reconstruction : à gauche, en vue ventrale; à droite, en vue dorsale.

tincte de celle de l'hyomandibulaire proprement dit, et sans homologue chez les Téléostéens.

c) *Arcs branchiaux*

Chez les Polyptères, les arcs branchiaux sont au nombre de quatre seulement au lieu de cinq comme chez la majorité des Poissons. Au stade de 7,1 mm ils sont représentés par quatre blastèmes correspondant aux cératobranchiaux. Ces blastèmes sont dirigés obliquement et non transversalement comme ceux du cartilage de Meckel et du cératohyal. Ils diminuent d'importance de l'avant vers l'arrière et les deux derniers de la série sont unis l'un à l'autre du côté médial. Au bord dorso-caudal du blastème du premier arc est accolé un petit blastème qui représente probablement l'ébauche du premier épibranchial.

Au stade de 7,9 mm les quatre cératobranchiaux sont chondrifiés. Il en est de même des hypobranchiaux des trois premiers arcs et du basibranchial médian sur lequel s'appuient les deux premiers hypobranchiaux. Le troisième hypobranchial

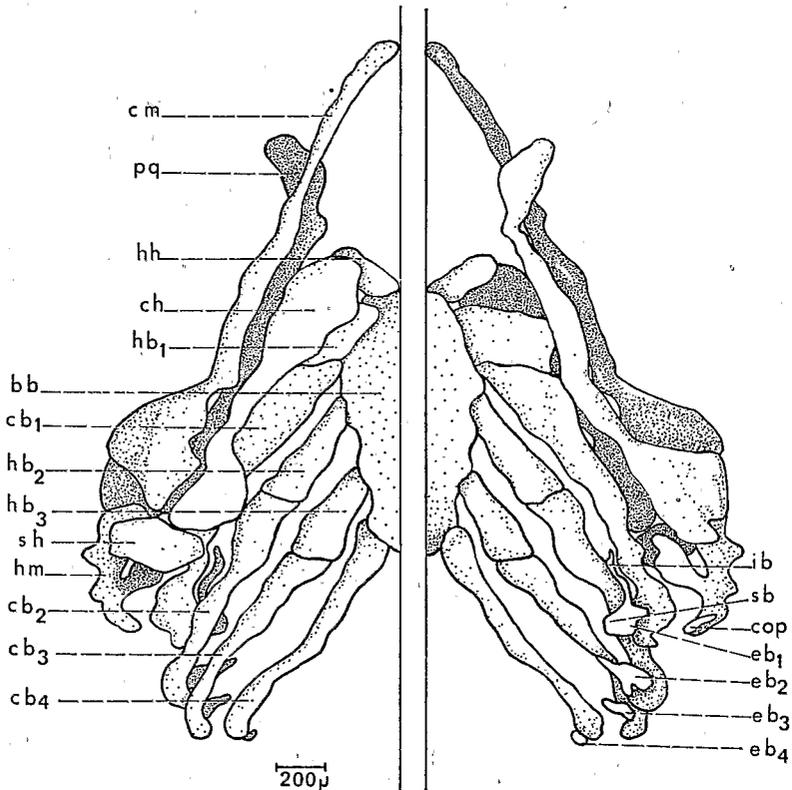


Fig. 29. Stade 21 mm. Splanchnocrâne. Reconstruction : à gauche, en vue ventrale ; à droite, en vue dorsale.

n'atteint pas encore le basibranchial et le quatrième cératobranchial, encore peu développé, en est très éloigné. Le premier épibranchial est toujours au stade blastème et un autre petit blastème, ébauche d'épibranchial, est apparu au second arc.

Au stade de 9,6 mm le quatrième cératobranchial s'est allongé et prend directement contact avec l'extrémité postérieure du basibranchial. Le premier épibranchial est en cours de chondrification et, un peu plus en avant, existe une ébauche distincte correspondant à l'infrapharyngobranchial. Le second et le troisième épibranchial, apparus à 9,1 mm, n'ont pas dépassé le stade blastème.

Au stade de 15 mm, les ébauches du premier infrapharyngobranchial et du premier épibranchial apparaissent pour la première fois chondrifiées en une seule pièce. Le second et le troisième épibranchial sont cartilagineux, le second formant une sorte de gouttière dans laquelle se loge l'artère efférente.

Au stade de 21 mm le premier épibranchial présente une apophyse dorsale qui rejoint presque la capsule otique et correspond par conséquent à un supra-

Développement du chondrocrâne et des arcs aortiques chez Polypterus senegalus C.

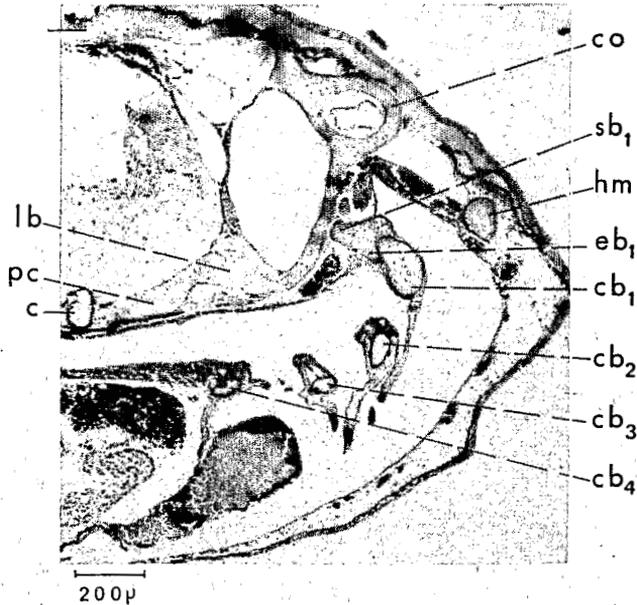


Fig. 30. Stade 22,5 mm.
Coupe transversale au niveau du supra-pharyngobranchial du premier arc.

pharyngobranchial non individualisé (Fig. 30). Un petit épibranchial cartilagineux est visible au quatrième arc.

Chez *Polypterus senegalus*, les arcs branchiaux se développent donc comme toujours de l'avant vers l'arrière, et le nombre d'ébauches à partir desquelles ils se forment va également en diminuant du premier au quatrième arc. Le premier arc comprend quatre éléments, hypobranchial, cératobranchial, épibranchial et infra-pharyngobranchial. A 15 mm, l'infra-pharyngobranchial se soude à l'épibranchial mais une articulation se formera ultérieurement et chez l'adulte, les deux pièces ossifiées en partie sont distinctes. Les deuxième et troisième arcs comprennent chacun un hypobranchial, un cératobranchial et un épibranchial, ce dernier gardant une structure plus simple que l'épibranchial du premier arc puisqu'il a perdu toute trace d'apophyse supra-pharyngobranchiale. Le quatrième arc ne comprend qu'un cératobranchial et un épibranchial rudimentaire. Il n'y a aucune trace de cinquième arc. Quant au basibranchial qui s'étend de l'hypohyal au quatrième cératobranchial, il ne présente aucune segmentation.

Système artériel

(Fig. 31).

Au stade de 7,1 mm les ébauches du chondrocrâne sont suffisamment individualisées pour que les positions relatives des vaisseaux par rapport à ces ébauches

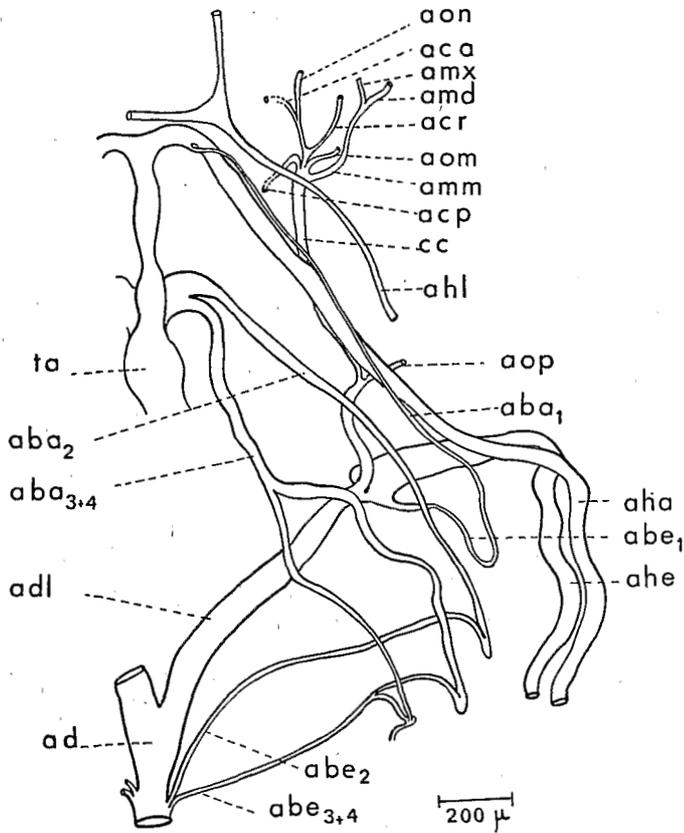


Fig. 31. Stade 21 mm. Système artériel. Reconstruction en vue dorsale.

puissent être précisées sans ambiguïté. Du coeur part vers l'avant un tronc aortique ventral qui se bifurque en deux artères afférentes hyoïdiennes allant aux branchies externes. Quant à l'aorte dorsale, elle se bifurque en arrière des blastèmes des paracordaux et donne de chaque côté une aorte latéro-dorsale dans laquelle se jette l'efférente hyoïdienne venant de la branchie externe. L'aorte latéro-dorsale se prolonge vers l'avant par une branche latérale à l'ébauche de la trabécule et que nous appellerons carotide commune. De cette carotide commune partent deux petites artères qui pénètrent dans le crâne en passant dorsalement à la trabécule et qui, ainsi que le montrent les stades ultérieurs du développement, sont les artères cérébrales postérieure et antérieure décrites par ALLIS (1922). En avant du point de départ de la cérébrale antérieure, la carotide commune mérite d'être appelée artère orbitonasale. Une autre branche assez bien individualisée à ce stade est l'artère ophtalmique décrite par ALLIS et qui accompagne la veine ophtalmique dans son trajet supra-orbitaire. Cette artère ophtalmique se détache de

Développement du chondrocrâne et des arcs aortiques chez Polypterus senegalus G.

l'extrémité dorsale de l'efférente hyoïdienne à peu près au niveau où celle-ci se jette dans l'aorte latéro-dorsale.

A ce stade de 7,1 mm les afférentes et efférentes hyoïdiennes sont aussi importantes que les troncs aortiques, toute la circulation sanguine passant par elles. La branchie externe assure à elle seule l'oxygénation du sang; non seulement les branchies définitives ne sont pas encore formées, mais les arcs aortiques branchiaux ne sont même pas ébauchés. Il n'existe en outre aucune trace de l'artère maxillo-mandibulaire décrite par ALLIS (1922) et qui n'apparaît qu'à un stade plus tardif. ALLIS (1908), qui n'avait aucune donnée sur le mode de développement de cette branche artérielle, avait écrit :

« This branch... would thus seem to be a persisting dorsal remnant of the mandibular aortic arch. »

Cette suggestion a été reprise par BERTMAR (1962) qui déclare positivement que la partie dorsale de l'arc aortique mandibulaire se forme chez les Polyptères. On sait que chez les Poissons qui possèdent une pseudobranchie, l'arc aortique embryonnaire le plus antérieur et celui qui apparaît le premier, avant et devant l'arc hyoïdien, donne l'efférente pseudobranchiale. Les Polyptères n'ont pas de pseudobranchie et ni la branchie externe ni le thymus n'en sont homologues. Il n'y a donc pas d'efférente pseudobranchiale. En outre, s'il existait un arc aortique mandibulaire, celui-ci devrait se former très précocement, avant l'arc aortique hyoïdien et si l'artère maxillo-mandibulaire en représentait un vestige, elle devrait être bien visible avant le stade de 7,1 mm. Or nos observations confirment l'opinion de KRZYZANOVSKY selon laquelle le Polyptère est du type hyoïdien primaire, c'est-à-dire que l'arc aortique mandibulaire a complètement disparu de l'ontogénèse, le premier arc aortique à se former étant le suivant c'est-à-dire l'hyoïdien. Cet arc aortique hyoïdien se forme d'ailleurs très tôt. Il est déjà bien reconnaissable aux stades 27 à 29 étudiés par KERR et qui correspondent à des longueurs totales de 3,2 et 4 mm. L'artère maxillo-mandibulaire est donc une formation secondaire non homologue de l'artère efférente pseudobranchiale des Poissons qui possèdent une pseudobranchie. Chez ceux-ci, la partie de la carotide commune qui se trouve en avant de l'efférente hyoïdienne est appelée carotide interne parce qu'elle pénètre dans le crâne par la fenêtre hypophysaire, donc médialement à la trabécule. ALLIS (1922) suppose que chez les Polyptères la partie de la carotide commune située en avant de l'artère maxillo-mandibulaire est l'homologue d'une carotide interne et que le prolongement de cette carotide interne est l'artère cérébrale postérieure. La conséquence logique de cette double hypothèse est que la carotide interne pénètre dans le crâne en passant par dessus la trabécule alors que la carotide interne des Téléostéens par exemple passe médialement à la trabécule. Cette position atypique de la prétendue carotide interne des Polyptères par rapport à la trabécule avait incité GOODRICH (1930) et DE BEER (1937) à penser qu'elle pouvait être secondaire et résulter de la disparition précoce d'une véritable carotide interne à laquelle une branche secondaire se serait substituée dans les premiers

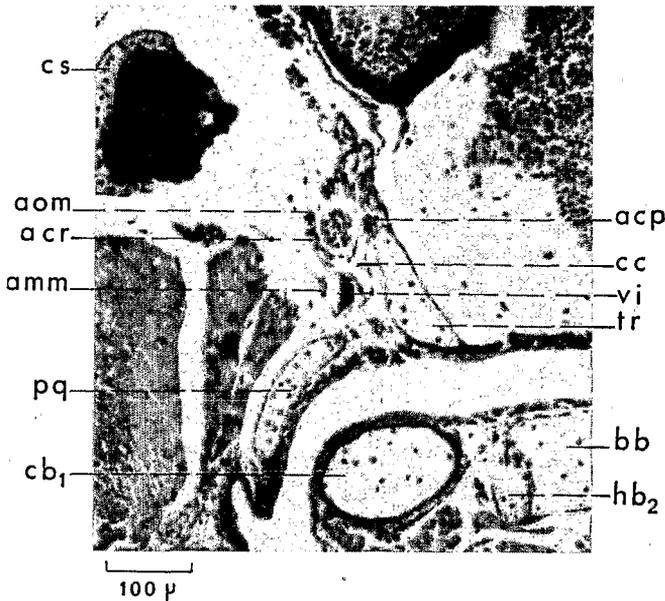


Fig. 32. Stade 15 mm.
Coupe transversale de la région orbitaire au niveau où l'artère cérébrale postérieure pénètre dans le crâne.

stades de l'ontogénèse. Or il n'en est rien. D'emblée la trabécule se forme médialement à la carotide commune dont le prolongement paraît bien être l'artère orbitonasale et non la cérébrale postérieure. De ce fait, les Polyptères n'ont pas de carotide interne, la carotide commune restant toujours à l'extérieur du crâne et donnant deux cérébrales qui, elles, pénètrent dans le crâne en passant par-dessus la trabécule (Fig. 32, 33 et 34).

La disposition des branches artérielles réalisée dès les premiers stades du développement des Polyptères est donc particulière et différente de celle que l'on connaît chez les autres Poissons. Il n'y a aucune raison de la considérer dans son ensemble comme primitive. La disparition totale de l'arc aortique mandibulaire est au contraire certainement secondaire. L'absence de carotide interne pourrait être secondaire, dans la mesure où l'est le platytrabisme du crâne. Par contre le fait que l'aorte dorso-latérale puis la carotide commune se prolongent directement vers l'avant par l'artère orbitonasale, pourrait être primitif selon une hypothèse déjà formulée par ALLIS et suggérant que les artères orbitonasales et non les carotides internes sont le véritable prolongement antérieur des aortes latéro-dorsales.

L'artère maxillo-mandibulaire commence à apparaître aux stades de 7,9 et 8,2 mm, mais n'est vraiment bien individualisée qu'au stade de 9,6 mm. Elle se détache de la carotide commune juste en arrière de l'artère cérébrale postérieure. Aux arcs branchiaux, les afférentes se forment avant les efférentes et naturellement de l'avant vers l'arrière. Au stade de 7,1 mm, seule l'afférente du premier arc est identifiable. A 7,9 mm, les afférentes des trois derniers arcs et l'efférente

Développement du chondrocrâne et des arcs aortiques chez Polypterus senegalus C.

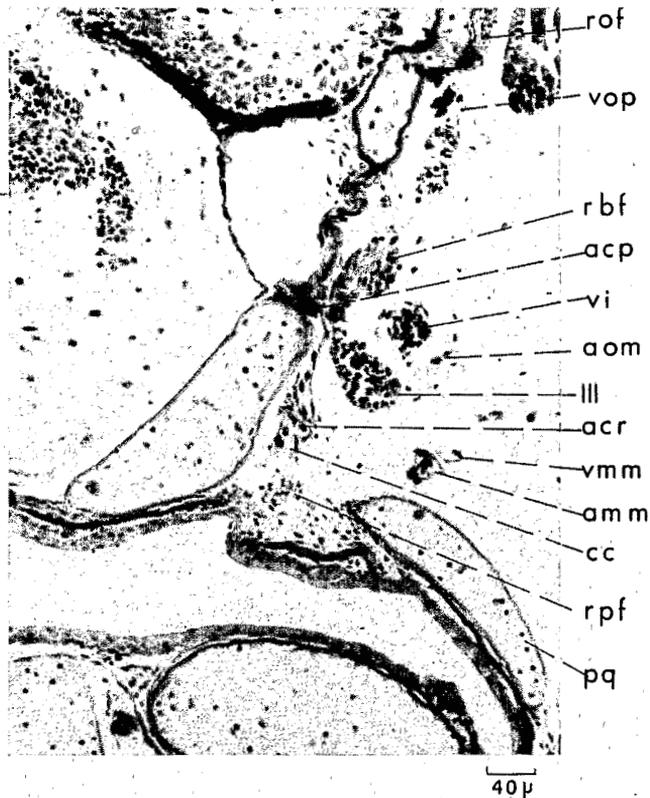


Fig. 33. Stade 22,5 mm.
Coupe transversale de la
région orbitaire au niveau
où l'artère cérébrale pos-
térieure pénètre dans le
crâne.

du premier arc sont reconnaissables. A 9,6 mm, l'efférente du deuxième arc est visible et à 10,7 mm les efférentes des troisième et quatrième arcs sont formées. La première ébauche du thymus apparaît au stade de 9,6 mm comme un blastème juxta-épithélial au-dessus de la seconde fente branchiale; cette ébauche, très tôt séparée de l'épithélium par une couche de mésenchyme, s'accroît ensuite vers l'arrière et, à 21 mm, s'étend depuis la deuxième jusqu'à la quatrième fente branchiale.

Au stade de 21 mm, les diverses branches artérielles présentent, à quelques détails près, la disposition définitive telle qu'elle a été décrite chez l'adulte par ALLIS (1922). Les deux artères afférente et efférente hyoïdiennes sont toujours plus importantes que celles des arcs branchiaux. En effet il n'existe que quelques filaments branchiaux aux deux premiers arcs et la plus grande partie du sang est hématosée au niveau de la branchie externe. L'afférente du premier arc se détache de l'afférente hyoïdienne assez près de la bifurcation antérieure du tronc aortique. La deuxième et la troisième afférentes se détachent du tronc aortique en même temps mais beaucoup plus en arrière; quant à la quatrième afférente, elle se détache de la troisième afférente assez loin de l'origine de celle-ci. La première efférente se

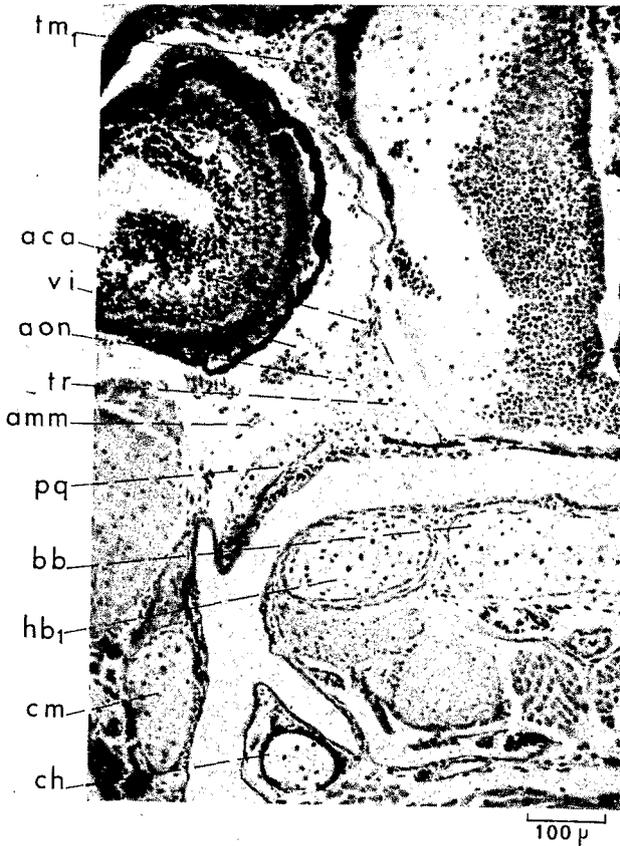


Fig. 34. Stade 15 mm. Coupe transversale de la région orbitaire au niveau où l'artère cérébrale antérieure pénètre dans le crâne.

jette dans l'aorte latéro-dorsale au même point que l'efférente hyoïdienne. La seconde et la troisième efférentes se jettent dans l'aorte dorsale en arrière du futur canal aortique qui n'est pas encore fermé à ce stade. Enfin la quatrième efférente se jette dans la troisième efférente très loin de l'aorte dorsale.

Vers l'avant, la carotide commune dont s'est détachée l'artère ophtalmique supraorbitaire, donne l'artère maxillo-mandibulaire au niveau du bord antérieur de la pila metoptica. Juste en avant, on trouve l'*arteria ophtalmica magna* qui va à la choroïde, l'artère cérébrale antérieure et l'*arteria centralis retinae* qui irrigue le globe de l'oeil. Toutes ces branches artérielles se détachent de la carotide commune très près les unes des autres, alors que l'artère cérébrale antérieure est en position nettement plus rostrale.

A ce stade de 21 mm, seule la partie antérieure de l'artère hypobranchiale latérale est formée; son prolongement vers les arcs branchiaux n'existe pas encore. D'ailleurs le dédoublement des arcs aortiques embryonnaires en artère efférente et afférente n'est pas encore réalisé dans la partie ventrale des arcs.

Conclusions

Malgré les nombreux travaux qui leur ont été consacrés, les Polyptéridés constituent toujours une énigme pour les zoologistes. On s'accorde maintenant à les considérer comme seuls représentants d'une sous-classe particulière de Poissons osseux, celle des Brachioptérygiens. Sans doute leurs affinités avec les Actinoptérygiens sont plus étroites qu'avec n'importe quel autre groupe, mais l'origine commune que ce fait implique serait fort lointaine car sur nombre de points les différences sont importantes. On pouvait espérer qu'une étude précise mettrait en évidence aux premiers stades de l'ontogénèse certains caractères primitifs qui disparaissent ou deviennent difficiles à interpréter par la suite, et que ces caractères donneraient quelques renseignements sur la phylogénèse possible des Polyptéridés. En ce qui concerne le chondrocrâne et les arcs aortiques embryonnaires, une telle attente s'est trouvée déçue. Aucune ébauche de structure transitoire pouvant être considérée comme rappel d'une condition ancestrale et indiquer une tendance évolutive, n'a été découverte. D'emblée les particularités qui font l'originalité des Polyptères se réalisent telles qu'elles avaient déjà été décrites. On se bornera donc à rappeler ici les principales.

Dans son ensemble le chondrocrâne est bien développé, surtout dans la région ethmoïdienne où les capsules nasales sont presque complètement entourées de cartilage et aussi dans la région orbitaire où la paroi latérale du crâne comporte *pila metoptica*, *pila antotica* et commissure préfaciale. Toutefois certaines structures n'apparaissent ou ne finissent de se chondrifier qu'à des stades assez tardifs, manifestant ainsi une tendance à la régression : c'est le cas du pont prootique, du pont épiphysaire et du rostre. Pour interpréter correctement le développement du chondrocrâne, il ne faut pas perdre de vue le fait que certaines parties cartilagineuses ne sont pas encore formées alors que d'autres, notamment celles où apparaissent les ossifications périchondrales, sont déjà en cours de résorption.

L'absence de cartilages polaires individualisés, d'apophyses basiptérygoïdes, le platytrabisme du crâne, l'absence de myodomes, la régression des éléments métamériques dans la région occipitale, sont considérés à juste titre comme des caractères secondaires chez les Actinoptérygiens qui présentent les mêmes particularités. Toutefois, le platytrabisme et l'absence de myodomes, même s'il y a eu régénération partielle ultérieure de la paroi latérale du crâne, ne sont jamais associés à une commissure préfaciale, à une *pila antotica* ni à une *pila metoptica* vraies. Or ces travées cartilagineuses apparaissent de façon typique et relativement tôt au cours de l'ontogénèse des Polyptéridés. Dans ces conditions, il faut reconnaître qu'interpréter le platytrabisme comme un caractère secondairement acquis ne reposerait sur aucune base embryologique. Par contre la duplication de la *taenia marginalis* et l'apparition tardive de la véritable commissure sphénethmoïdienne sont des caractères propres aux Brachioptérygiens et vraisemblablement secondaires.

Le splanchnocrâne des Polyptéridés présente dans son développement des traits

de spécialisation accusés. L'absence de toute trace identifiable d'arc prémandibulaire et de liaison palatobasale entre palato-carré et trabécule même au stade blastème, alors qu'on retrouve des vestiges encore très nets chez certains Téléostéens, en est une première preuve. La réduction progressive du *processus oticus internus* montre que cette apophyse devait être présente chez les formes ancestrales adultes dont le cartilage de Meckel présentait également un *processus coronoides*. A l'arc hyoïde, l'absence de symplectique, le rôle du blastème latérohyal dans la formation de l'hyomandibulaire définitif et la position de ce dernier par rapport au *ramus mandibularis* et au *ramus hyoideus*, indiquent que la suspension de la mâchoire, tout en étant du type méthystylique, s'est réalisée d'une façon particulière mais que rien ne permet de considérer comme archaïque. Enfin la réduction du nombre de fentes branchiales et d'arcs branchiaux à quatre est certainement secondaire. Un cinquième arc branchial a été signalé chez les représentants les moins spécialisés des divers groupes de Poissons osseux et devait exister chez les formes ancestrales communes dont dérivent aussi les Brachioptérygiens. La disparition de la dernière poche viscérale et du dernier arc squelettique n'a d'ailleurs entraîné aucune modification dans la disposition et le nombre des arcs aortiques correspondants. Les quatre arcs branchiaux subsistants présentent eux-mêmes des signes de régression évidents et s'accusant de l'avant vers l'arrière. Un pharyngobranchial n'apparaît qu'au premier arc et les épibranchiaux, qui se chondrifient plus tardivement que les cératobranchiaux, sont de plus en plus réduits du premier arc au quatrième. Le premier seul forme une apophyse prenant appui sur la capsule otique, mais cette apophyse se développe tardivement et ne s'individualise pas en suprapharyngobranchial. Il est donc probable que les ancêtres des Polyptéridés possédaient sinon aux cinq arcs branchiaux, du moins aux premiers de la série, à la fois un infrapharyngobranchial et un suprapharyngobranchial.

En ce qui concerne les arcs aortiques embryonnaires, on notera seulement la disparition totale du premier arc, dit mandibulaire, qui est conservé au moins à l'état vestigial chez la plupart des autres Poissons, l'importance considérable prise par le deuxième arc, dit hyoïdien, et la formation tardive des quatre arcs suivants. En effet aux premiers stades la branchie externe hyoïdienne est seule fonctionnelle et elle le reste jusqu'à la formation des filaments aux branchies internes qui se complètent lentement et progressivement. Les arcs aortiques sont donc loin de présenter des caractères primitifs et peut-être en est-il de même des carotides. Toutefois comme pour le platytrabisme du crâne, l'étude du développement ne permet pas de conclure que l'absence de carotide interne véritable et la position des artères cérébrales par rapport à la trabécule soient secondaires.

En définitive, les Brachioptérygiens donnent l'impression de formes très spécialisées, résultant d'une longue évolution et ayant conservé moins de caractères archaïques que beaucoup de Téléostéens actuels ou de Crossoptérygiens fossiles. Ce serait donc de la souche ancestrale commune à tous les Poissons osseux qu'il faudrait les faire dériver. L'originalité des Brachioptérygiens serait d'avoir évolué

Développement du chondrocrâne et des arcs aortiques chez Polypterus senegalus C.

dans une direction particulière depuis une époque géologique très ancienne, probablement dévonienne, sans que l'on connaisse aucun rameau latéral vivant ni fossile, en contraste total avec l'évolution buissonnante des Actinoptérygiens et des Crossoptérygiens.

Résumé

Les auteurs décrivent l'organogénèse du chondrocrâne et des arcs aortiques chez *Polypterus senegalus* aux stades compris entre 7 et 26 mm. Les particularités anatomiques connues chez l'adulte apparaissent d'emblée chez la larve, sans fournir de stades transitoires susceptibles d'éclairer la phylogénèse des Brachioptérygiens. Plus précisément, aucune donnée embryologique n'appuie l'hypothèse que le platytrabisme du crâne, l'absence de myodomes, la présence d'une commissure préfaciale, d'une *pila antotica* et d'une *pila metoptica* vraie soient secondaires. Une duplication de la *taenia marginalis*, sans analogue chez d'autres Poissons, est décrite. Le *processus opercularis* se forme à partir de l'épihyal, sans participation du latérohyal. Le premier arc aortique embryonnaire a complètement disparu. Il n'y a pas de carotide interne vraie et les relations particulières entre artères cérébrales et trabécule s'observent dès les premiers stades de l'organogénèse.

Summary

The authors describe the organogenesis of the chondrocranium and the aortic arches of *Polypterus senegalus* (stages between 7 and 26 mm). The anatomic particularities known in the adult appear immediately in the larva, without passing by any intermediary stage which could cast light on the phylogeny of the Brachiopterygii. More precisely, there is no embryological evidence supporting the hypothesis of the secondary nature of the platytrabism of the cranium, the absence of myodomes, the presence of a prefacial commissure, of a *pila antotica* and a true *pila metoptica*. A doubling of the *taenia marginalis*, not yet demonstrated in any other fish, is described. The *processus opercularis* is formed from the epihyal without participation of the laterohyal. The first aortic arch does not appear in the embryo. There is no true internal carotid and the special relations between the cerebral arteries and the trabecula are visible from the first stages of organogenesis.

Zusammenfassung

Die Autoren beschreiben die Organogenese des Chondrocraniums und der Aortenbögen bei *Polypterus senegalus* (Stadien zwischen 7 und 26 mm). Die von

den Adulten her bekannten anatomischen Besonderheiten erscheinen bei den Larven unmittelbar, ohne dass irgendein Zwischenstadium durchlaufen wird, welches die Phylogenese der Brachiopterygier erhellen würde. Genauer gesagt gibt es keinen embryologischen Befund, der die Hypothese stützt, dass der Platytrabismus des Schädels, das Fehlen der Myodome, das Vorhandensein einer präfacialen Kommissur, einer Pila antotica und einer echten Pila metoptica sekundär sind. Eine Verdoppelung der Taenia marginalis, die bisher bei keinem anderen Fisch gefunden wurde, wird beschrieben. Der Processus opercularis wird vom Epihyal ohne Beteiligung des Laterohyal gebildet. Der erste embryonale Aortenbogen ist völlig verschwunden. Es gibt keine echte Carotis interna und die besonderen Beziehungen zwischen den Hirnarterien und der Trabecula sind von den ersten Stadien der Organogenese erkennbar.

Abréviations communes à toutes les figures (dessins et photographies)

a b a	artère branchiale afférente	c l	commissure latérale
a b e	artère branchiale efférente	c l a	cartilage labial
a c a	artère cérébrale antérieure	c m	cartilage de Meckel
a c p	artère cérébrale postérieure	c o	capsule otique
a c r	arteria centralis retinae	c o p	cartilage operculaire
a d	aorte dorsale	c p f	commissure préfaciale
a d l	aorte dorsolatérale	c s	cartilage sclérotique
a h a	artère hyoïdienne afférente	c s e	commissure sphénothmoïdienne
a h e	artère hyoïdienne efférente	c s s	commissure sphénoptale
a h l	artère hypobranchiale latérale		
a m d	artère mandibulaire	e b	épibranchial
a m m	artère maxillo-mandibulaire	e h	épihyal
a m x	artère maxillaire		
a o	apophyse operculaire	f a p	foramen de l'artère cérébrale postérieure
a o m	arteria optalmica magna	f b	fenêtre basicapsulaire
a o n	artère orbitonasale	f f	foramen du nerf facial
a o p	artère ophtalmique	f g	foramen du nerf glossopharyngien
a p o	apophyse postorbitaire de la capsule otique	f h	fenêtre hypophysaire
a p t	apophyse ptérygoïde du palato-carré	f i o n	fissure orbitonasale
		f n	fenestra narinae communis
b b	basibranchial	f o 2	foramen du second nerf occipital
c	corde	f o n	foramen orbitonasal
c b	cératobranchial	f o p	foramen du nerf ophtalmique
c b a	commissure basicapsulaire antérieure	f p r	foramen des nerfs profond et oculomoteur
c b p	commissure basicapsulaire postérieure	f r b	foramen du ramus buccalis facialis
c b v	commissure basivestibulaire	f r o	foramen du ramus oticus facialis
c c	carotide commune	f s o	fontanelle supraorbitaire
c h	cératohyal	f t	foramen des nerfs trijumeau et abducens
		f v	foramen du nerf vague
		f v c	foramen des veines cérébrales

Développement du chondrocrâne et des arcs aortiques chez Polypterus senegalus C.

f v p	foramen de la veine pituitaire	p s	pont subaortique
		p t	proatlas
g V	ganglion de Gasser (nerf trijumeau)	r	rostre
g VII	ganglion géniculé (nerf facial)	r b	ramus buccalis facialis
		r o f	ramus oticus facialis
h b	hypobranchial	r p	racine préoptique
h h	hypohyal	r p f	ramus palatinus facialis
h m	hyomandibulaire		
		s b	suprpharyngobranchial
i b	infrapharyngobranchial	s h	stylohyal
		s i	septe internasal
l b	lame basiotique	s v	saccus vasculosus
l h	latérohyal		
l o n	lame orbitonasale	t a	truncus arteriosus
		t m 1	première taenia marginalis
n o	nerf optique	t m 2	seconde taenia marginalis
		tr	trabécule
p a	pila antotica	t s	tectum synoticum
p c	paracordal	t t a	taenia tecti medialis anterior
p e	plaque ethmoïdienne		
p m	pila metoptica	v 1	première vertèbre
p o	pila occipitalis	v i	veine infraorbitaire
p ot	processus oticus du palato-carré	v j	veine jugulaire
p q	palato-carré	v op	veine ophtalmique

Références

- ALLIS, E. P., 1908. The pseudobranchial and carotid arteries in *Polypterus*. *Anat. Anz.* 33: 217—227.
- 1922. The cranial anatomy of *Polypterus* with special reference to *Polypterus bichir*. *J. Anat. London* 56: 189—294.
- ARNOULT, J., 1961. Premières observations en captivité sur un Poisson de la famille des Polyptéridés: *Polypterus senegalus* C. Comportement sexuel et ponte provoquée. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.* 2^e série 33: 391—395.
- 1962. Ponte naturelle suivie d'éclosions chez *Polypterus senegalus* C. *C.R. Acad. Sci.* 254: 2828—2829.
- BERTMAR, G., 1959. On the ontogeny of the chondral skull in Characidae, with a discussion on the chondrocranial base and the visceral chondrocranium in fishes. *Acta Zool.* 40: 203—364.
- 1962. On the ontogeny and evolution of the arterial vascular system in the head of the African characidean fish *Hepsetus odoë*. *Acta Zool.* 43.
- BUDGETT, J. S., 1901. On the breeding habits of some West African Fishes with an account of the external features in the development of *Protopterus annectens*, and a description of a larva of *Polypterus lapradei*. *Trans Zool. Soc. London* 16: 115—136.
- 1902. On the structure of the larval *Polypterus*. *Trans. Zool. Soc. London* 16: 315—340.
- BERG, L. S., 1940. On the systematical position of Polypteridae. *Zool. Zh. Moscou* 19: 727—740.
- DAGET, J., 1950. Révision des affinités phylogénétiques des Polyptéridés. *Mém. IFAN* 11: 1—171.

- GOODRICH, E. S., 1928. *Polypterus* a palaeoniscid? *Palaeobiol.* 1: 7—91.
- KERR, J. G., 1907. The development of *Polypterus senegalus* Cuv. In: Budgett Memorial Volume, 195—284.
- KRYZANOWSKY, S. G., 1934. Die Pseudobranchie (Morphologie und biologische Bedeutung). *Zool. Jb. Anat. Abt.* 58: 57—356.
- MOY-THOMAS, J. A., 1933. Notes on the development of the chondrocranium of *Polypterus senegalus*. *Quart. J. Micr. Sci.* 76: 209—229.
- PEHRSON, T., 1947. Some new interpretations of the skull in *Polypterus*. *Acta Zool.* 28: 399—445.

DAGET (Jacques)
BAUCHOT (N-L et R.)
ARNOULT (J.)

Développement du chondocrâne
et des arcs aortiques chez POLYPTERUS
SENEGALUS CUVIER.

SEPARAT UR ACTA ZOOLOGICA
INTERNATIONELL TIDSKRIFT

FÖR ZOOLOGI

1964 Bd XLVI

REDIGERAD AV

Torsten Pehrson

samt

Bertil Hanström och Per Eric Lindahl