

# Anatomie et fonction des structures céphaliques associées à la prise de nourriture chez le genre *Chrysichthys* (Téléostei: Siluriformes)

Rui Diogo et Michel Chardon

Laboratory of Functional and Evolutionary Morphology, University of Liège  
Bat. B6, University of Liège, B-4000 Sart-Tilman (Liège), Belgium

**RÉSUMÉ.** Nous avons étudié d'une façon minutieuse la morphologie fonctionnelle des structures céphaliques associées aux mécanismes de la prise de nourriture – mouvements de la bouche, du suspensorium, de la série operculaire, de l'arc hyoïde, des barbillons maxillaires et des barbillons mandibulaires – chez trois espèces de *Chrysichthys*. Comme terme de comparaison, un nombre significatif d'autres genres de poissons-chats ont aussi été étudiés. Nos observations et comparaisons, associées aux données de la littérature, indiquent que le fonctionnement des structures céphaliques associées à la prise de nourriture chez *Chrysichthys* représente, probablement, le patron typique pour un poisson-chat.

**MOTS-CLÉS:** *Chrysichthys auratus*, *Chrysichthys cranchii*, *Chrysichthys nigrodigitatus*, morphologie fonctionnelle, prise de nourriture, Siluriformes.

## On the anatomy and function of the cephalic structures associated with the feeding mechanisms in the genus *Chrysichthys* (Teleostei : Siluriformes)

**ABSTRACT.** We studied, in fine detail, the functional morphology of the cephalic structures related to the feeding mechanisms – movements of the mouth, suspensorium, opercular series, hyoid arch, maxillary barbels and mandibular barbels – in three species of *Chrysichthys*. For comparison, a large number of other catfish genera were also studied. Our observations and comparisons, in association with the data available in the literature, suggest that the mechanical performance of the cephalic feeding structures in *Chrysichthys* probably represents the typical pattern of a catfish.

**KEY WORDS:** *Chrysichthys auratus*, *Chrysichthys cranchii*, *Chrysichthys nigrodigitatus*, functional morphology, feeding mechanisms, Siluriformes.

### INTRODUCTION

Les poissons-chats, avec leurs 2584 espèces, représentent environ 32% des espèces de poissons d'eau douce et sont "one of the economically important groups of fresh and brackish water fishes in the world: in many countries, they form a significant part of inland fisheries; several species have been introduced in fishculture; numerous species are of interest to the aquarium industry where they represent a substantial portion of the world trade" (Teugels, 1996).

Bien que la région céphalique des poissons-chats adultes ait été l'objet de nombreux travaux morphologiques (REGAN, 1911; KINDRED, 1919; HARRY, 1953; GAUBA, 1966; 1970; JAYARAM, 1966; 1971; CHARDON, 1968; HOWES, 1983ab; 1985; JAYARAM & SINGH, 1984; LUNDBERG & MCDADE, 1986; FAGADE, 1980; ARRATIA, 1987; BORNBUSCH, 1991ab; MO, 1991; DE VOS, 1995; etc.), les études fonctionnelles sur celle-ci sont rares – les seules études de ce type sont celles d'EATON (1948), ALEXANDER (1965; 1970), SINGH (1967), SINGH & DATTA MUNSHI (1968), GOSLINE (1975), GHIOT (1978), GHIOT *et al.* (1984), SCHAEFER & LAUDER (1986; 1996), VANDEWALLE *et al.* (1986) et ADRIAENS & VERRAES (1994; 1997abc; 1998) – et incomplètes; elles sont habituel-

lement consacrées au fonctionnement d'une seule structure ou d'un seul système.

Nous étudions ici d'une façon très minutieuse la morphologie fonctionnelle des structures céphaliques associées aux mécanismes de la prise de nourriture – mouvements de la bouche, du suspensorium, de la série operculaire, de l'arc hyoïde, des barbillons maxillaires et des barbillons mandibulaires – chez *Chrysichthys* Bleeker (1858), un genre auquel appartiennent des poissons-chats de type généralisé (REGAN, 1911; ALEXANDER, 1965; CHARDON, 1968; GOSLINE, 1975; JAYARAM & SINGH, 1984).

La morphologie de la région céphalique des *Chrysichthys* adultes a été décrite par JAYARAM, (1966), CHARDON (1968), GOSLINE (1975), FAGADE (1980), GHIOT *et al.* (1984), JAYARAM & SINGH (1984) et MO (1991). De nombreuses contradictions apparaissent cependant entre leurs descriptions [comparer, par exemple, les descriptions de JAYARAM (1966: Fig. 2 C), MO (1991: Fig. 49) et JAYARAM & SINGH (1984: Fig. 3) sur le suspensorium, ou celles de GHIOT *et al.* (1984: Figs 4 B, 5 B) et MO (1991: Fig. 55) sur les structures associées avec les barbillons mandibulaires]. De plus, ces travaux négligent des aspects importants, comme, par exemple, la configuration du muscle adductor mandibulae et des muscles associés au suspensorium et à l'opercule. Ainsi, une description des structures céphaliques de *Chrysichthys*, qui est essentielle pour leur analyse fonctionnelle, sera donnée

ici. La corbeille branchiale ne sera pas décrite car elle n'a pas de relation fonctionnelle directe avec les structures liées à la prise de nourriture.

En comparant les résultats obtenus avec ceux relatifs à d'autres genres de poissons-chats, soit étudiés aussi dans ce travail, soit décrits dans la littérature, nous tenterons de mieux comprendre le fonctionnement de la tête des poissons-chats en général et de présenter des données utiles pour de futures études fonctionnelles, morphologiques, écologiques, éthologiques et phylogénétiques sur ces poissons.

## MATERIEL ET METHODES

Les poissons étudiés (Tableau I) appartiennent à la collection privée de notre laboratoire (Laboratoire de Morphologie Fonctionnelle et Evolutive de l'Université de Liège: LMFE) ou ont été prêtés par le Musée Royal de l'Afrique Centrale (MRAC). Les descriptions sont réalisées d'après l'observation à la loupe binoculaire (WILD M5) des spécimens frais, conservés dans l'alcool ou éclaircis à la trypsine et colorés à l'alizarine selon la méthode de TAYLOR & VAN DYKE (1985). Les dessins anatomiques ont été faits avec l'aide d'une chambre claire. Les hypothèses fonctionnelles résultent de l'analyse des possibilités de mouvement, de la manipulation artificielle des spécimens et aussi de l'observation des poissons vivants.

TABLEAU 1

Spécimens étudiés dans le présent travail, leur mode de conservation et leur provenance (LMFE: collection privée du 'Laboratoire de Morphologie Fonctionnelle et Evolutive'; MRAC: collection du 'Musée Royal de l'Afrique Centrale')

Amphiliidae	<i>Amphilius brevis</i> Boulenger, 1902	Alcool	MRAC 89-043-P-403
	<i>Amphilius brevis</i> Boulenger, 1902	Alcool	MRAC 89-043-P-2298
	<i>Paramphilius trichomycteroides</i> Pellegrin, 1917	Alcool	LMFE
	<i>Phractura brevicauda</i> Boulenger, 1911	Alcool	MRAC 90-057-P-5145
	<i>Phractura brevicauda</i> Boulenger, 1911	Alcool	MRAC 92-125-P-386
	<i>Phractura intermedia</i> Boulenger, 1911	Alcool	MRAC 73-016-P-5888
Ariidae	<i>Arius gigas</i> Boulenger, 1891	Alcool	LMFE
Austroglanidinae	<i>Austroglanis sclateri</i> Boulenger, 1901	Alcool	LMFE
Bagridae	<i>Bagrus docmak</i> Forskall, 1775	Alcool	MRAC 86-07-P-512
	<i>Bagrus docmak</i> Forskall, 1975	Alcool	MRAC 86-07-P-516
	<i>Hemibagrus wickii</i> Bleeker, 1858	Alcool	LMFE
	<i>Pseudomystus bicolor</i> Fowler, 1934	Alcool	LMFE
Clariidae	<i>Clarias gariepius</i> Burchell, 1822	Alcool	LMFE
	<i>Heterobranchus longifilis</i> Valenciennes, 1840	Alcool	MRAC 93-152-P-1356
Claroteidae	<i>Auchenoglanis occidentalis</i> Cuvier & Valenciennes, 1840	Alcool	MRAC 73-010-P-3536
	<i>Chrysichthys auratus</i> Geoffroy Saint-Hilaire, 1809	Alcool	LMFE
	<i>Chrysichthys auratus</i> Geoffroy Saint-Hilaire, 1809	Alizarine	LMFE
	<i>Chrysichthys auratus</i> Geoffroy Saint-Hilaire, 1809	Frais	LMFE
	<i>Chrysichthys cranchii</i> Leach, 1818	Alcool	LMFE
	<i>Chrysichthys nigrodigitatus</i> Lacépède, 1803	Alcool	LMFE
	<i>Chrysichthys nigrodigitatus</i> Lacépède, 1803	Alizarine	LMFE
	<i>Chrysichthys nigrodigitatus</i> Lacépède, 1803	Frais	LMFE
	<i>Clarotes laticeps</i> Rüppell, 1829	Alcool	MRAC 73-13-P-980
	<i>Liauchenoglanis thomasi</i> Boulenger, 1916	Alcool	MRAC 73-010-P-3540
	<i>Parauchenoglanis ansorgii</i> Boulenger, 1911	Alcool	LMFE
Diplomystidae	<i>Dyplomystes chilensis</i> Molina, 1782	Alcool	LMFE
Pimelodidae	<i>Pimelodella serrata</i> Eigenmann, 1917	Alcool	LMFE
Shilbeidae	<i>Shilbe intermedius</i> Rüppell, 1832	Alcool	MRAC 90-30-P-24

## LISTE DES ABREVIATIONS

afo	fontanelle antérieure	mnd	mandibule
af-	facette d'articulation	mnd-b-	barbillon mandibulaire ...
af-I	f. a. hyomandibulare-neurocranium	mnd-b-ex	b. m. externe
af-II	f. a. neurocranium-hyomandibulare	mnd-b-in	b. m. interne
af-III	f. a. anguloarticulare-quadratum	mp-te	dents de l'os metapterygoideum
af-IV	f. a. quadratum-anguloarticulare	mx-b	barbillon maxillaire
af-VII	f. a. autopalatinum-neurocranium	o-	os ...
af-VIII	f. a. neurocranium-autopalatinum	o-ang-art	o. angulo-articulaire
af-XIV	f. a. operculaire-hyomandibulare	o-ang-art-mc	o. angulo-articulaire: crête mésiale
a-tlp	plaque dentaire accessoire	o-apal	o. autopalatinum
c-	cartilago ...	o-boc	o. basioccipitale
c-apal-a	c. autopalatinus anterior	o-ch-a	o. ceratohyale anterior
c-apal-p	c. autopalatinus posterior	o-ch-p	o. ceratohyale posterior
c-eth	c. ethmoideus	o-cl	o. cleithrum
c-Meck-as	c. Meckeli - portion ascendante	o-com	o. coronomeckelium
c-Meck-ho	c. Meckeli - portion horizontale	o-den	o. dentale
c-mnd-b-ex-mp	c. externus mandibularis tentaculi: partie mobile	o-den-avp	o. dentale: procès antéro-ventral
c-mnd-b-ex-sp	c. externus mandibularis tentaculi: partie fixe	o-ect	o. ectopterygoideum
fr-V-VII	foramen trigemino-facialis	o-ent	o. entopterygoideum
l-	ligamentum ...	o-eoc	o. exoccipitale
l-an-ch	l. angulo-ceratohyale	o-epot	o. epioticum
l-an-iop	l. angulo-interoperculare	o-exs	o. extrascapulare
l-ch-iop	l. ceratohyalo-interoperculare	o-fr	o. frontale
l-ect-apal	l. ectopterygoideo-autopalatinum	o-hh-v	o hypohyale ventrale
l-ent-vm	l. entopterygoideo-vomerale	o-hm	o. hyomandibulare
l-ih-hm-q	l. interhyalo-hyomandibulo-quadratum	o-hm-sp	o. hyomandibulare: épine antéro-dorsale
l-meth-prmx	l. mesethmoideo-praemaxillare	o-io-IV	o. infraorbitale IV
l-mp-ent	l. metapterygoideo-entopterygoideum	o-iop	o. interoperculare
l-mp-prmx-vm	l. metapterygoideo-praemaxillo-vomerale	o-lac	o. lacrimale
l-pri	l. primordium	o-leth	o. latero-ethmoideum
l-prmx-mx	l. praemaxillo-maxillare	o-meth	o. mesethmoideum
l-uh-hh	l. urohyalo-hypohyale	o-mp	o. metapterygoideum
m-	musculus ...	o-mx	o. maxillare
m-A1	m. adductor mandibulae A1	o-ns	o. nasale
m-A2	m. adductor mandibulae A2	o-op	o. operculaire
m-A3'-d	m. adductor mandibulae A3': partie dorsale	o-osph	o. orbitosphenoideum
m-A3'-v	m. adductor mandibulae A3': partie ventrale	o-para	o. parasphenoideum
m-A3''	m. adductor mandibulae A3''	o-pop	o. praeoperculare
m-AW	m. adductor mandibulae AW	o-post	o. posttemporo-supracleithrum
m-ad-ap	m. adductor arcus palatini	o-post-dp	o. posttemporo-supracleithrum: procès dorsal
m-ad-op	m. adductor operculi	o-post-lp	o. posttemporo-supracleithrum: procès latéral
m-dil-op	m. dilatator operculi	o-post-mp	o. posttemporo-supracleithrum: procès mésial
m-dp-mnd-b-ex	m. depressor externi mandibularis tentaculi	o-post-vp	o. posttemporo-supracleithrum: procès ventral
m-dp-mnd-b-in	m. depressor interni mandibularis tentaculi	o-prmx	o. praemaxillare
m-ex-t	m. extensor tentaculi	o-prot	o. prooticum
m-hh-inf	m. hyohyoideus inferior	o-psph	o. pterosphenoideum
m-intm	m. intermandibularis	o-pt	o. pteroticum
m-l-ap	m. levator arcus palatini	o-q	o. quadratum
m-l-op	m. levator operculi	o-soc	o. supraoccipitale
m-obl-inf	m. obliquus inferioris	o-soc-pp	o. supraoccipitale: procès postérieur
m-pr-h	m. protractor hyoidei	o-sph	o. sphenoticum
m-pr-h-l	m. protractor hyoidei pars lateralis	o-uh	o. urohyale
m-pr-h-v	m. protractor hyoidei pars ventralis	o-vm	o. vomerale
m-pr-mnd-b-ex	m. protractor externi mandibularis tentaculi	pfo	fontanelle postérieure
m-re-mnd-b-ex	m. retractor externi mandibularis tentaculi	r-br-IX	rayon branchiostège IX
m-re-mnd-b-in	m. retractor interni mandibularis tentaculi	v1	vertèbre 1
m-sh	m. sternohyoideus	vm-tlp	plaque dentigère de l'os vomerale

**RESULTATS**

Les différences entre les trois espèces de *Chrysichthys* Bleeker, 1858 étudiées – *C. auratus* (Geoffroy Saint-Hilaire, 1809), *C. nigrodigitatus* (Lacépède, 1803) et *C. cranchii* (Leach, 1818) – sont peu importantes à l’exception du système palatino-maxillaire, différent chez *C. cranchii*. Nous baserons notre description sur *C. nigrodigitatus*, en ne signalant pour les deux autres que les différences significatives. Les textes descriptifs sont succincts : la prépondérance est laissée à l’information visuelle donnée dans les figures.

**Ostéologie**

Le crâne de *C. nigrodigitatus* est bien ossifié. La nomenclature des os est basée sur celle de DAGET (1964).

*Os mesethmoideum*. Os impair, bifurqué antérieurement, présentant à chacune des extrémités antéro-latérales un ligament ventral qui sert d’attache pour le prémaxillaire (Figs 1, 2).

*Os lateroethmoideum*. Os pair, avec une facette articulaire ventro-latérale pour le palatin (Figs 1, 3).

*Os vomerale*. Os impair, en forme de T, avec une plaque dentée à chacune de ses extrémités antéro-latérales (Fig. 3).

*Os orbitosphenoideum*. Os impair (Figs 1, 3). Entre l’orbitosphénoïde, l’ethmoïde latéral, le parasphénoïde et le mésethmoïde il y a un large cartilage ethmoïde (Fig. 5).

*Os parasphenoideum*. Impair. Le plus long os du crâne (Fig. 3).

*Os pterosphenoideum*. Pair, situé postérieurement à l’orbitosphénoïde (Figs 1, 3).

*Os sphenoticum*. Pair. Il présente ventralement une face d’articulation pour l’hyomandibulaire qui se prolonge sur le ptérotique (Figs 1, 3).

*Os pteroticum*. Pair. Associé postérieurement au posttemporo-supracleithrum (Figs 1, 2, 3).

*Os prooticum*. Pair. Postérieur au foramen trigémino-facial (Fig. 3).

*Os epioticum*. Pair. Petit os situé dans la surface postéro-ventrale du neurocrâne (Fig. 3).

*Os exoccipitale*. Pair. Situé latéralement au basioccipital (Fig. 3).

*Os basioccipitale*. Impair. Présente deux processus postéro-ventraux associés par un épais tissu ligamentaire aux extrémités mésiales du posttemporo-supracleithrum (Fig. 3).

*Os frontale*. Pair. Entre les deux frontaux il y a deux fontanelles dont l’antérieure se continue dans le mésethmoïde (Fig. 2).

*Os supraoccipitale*. Impair. Os large qui présente un long processus postérieur (Figs 1, 2).

*Os extrascapulare*. Pair. Ce petit os, avec le posttemporo-supracleithrum, lie le neurocrâne à la ceinture scapulaire (Fig. 1).

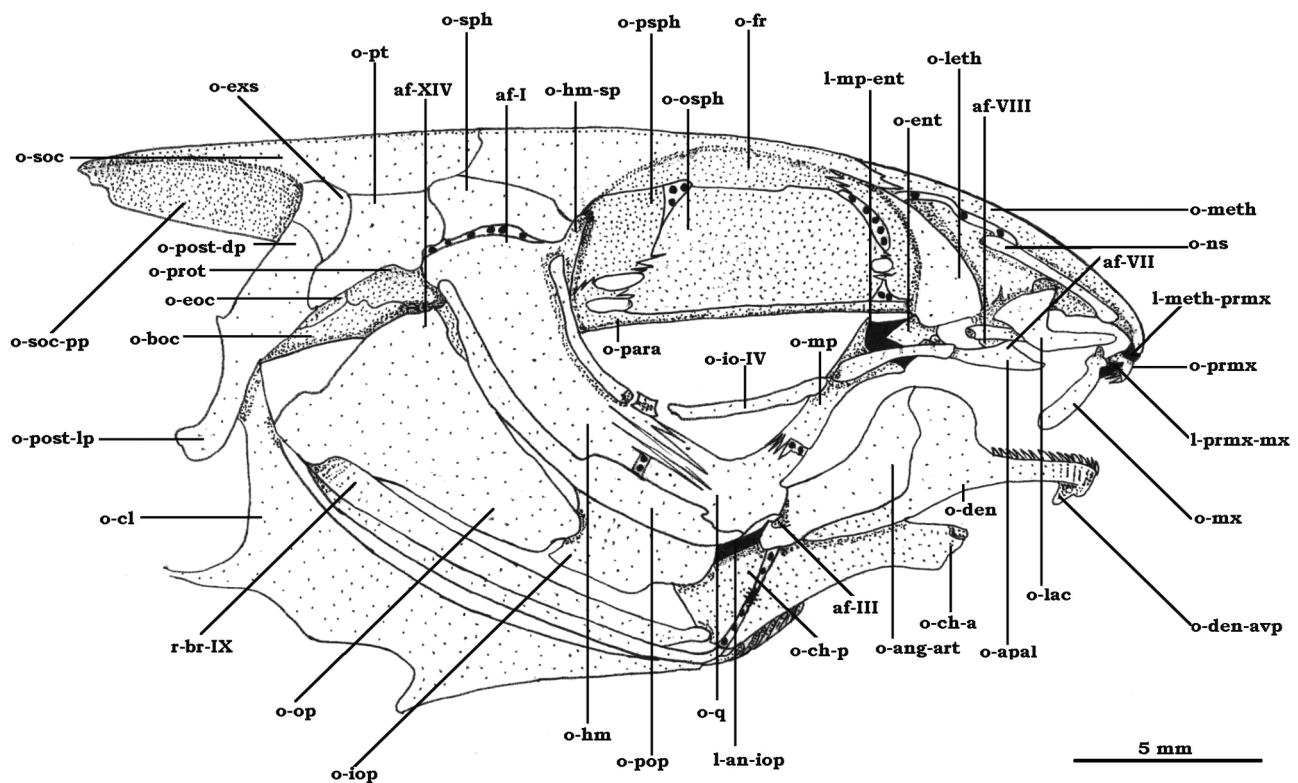


Fig. 1. – Vue latérale du crâne de *C. nigrodigitatus*. Le cartilage ethmoïdien, le cartilage antérieur du palatin et le ligament primordial ont été enlevés.

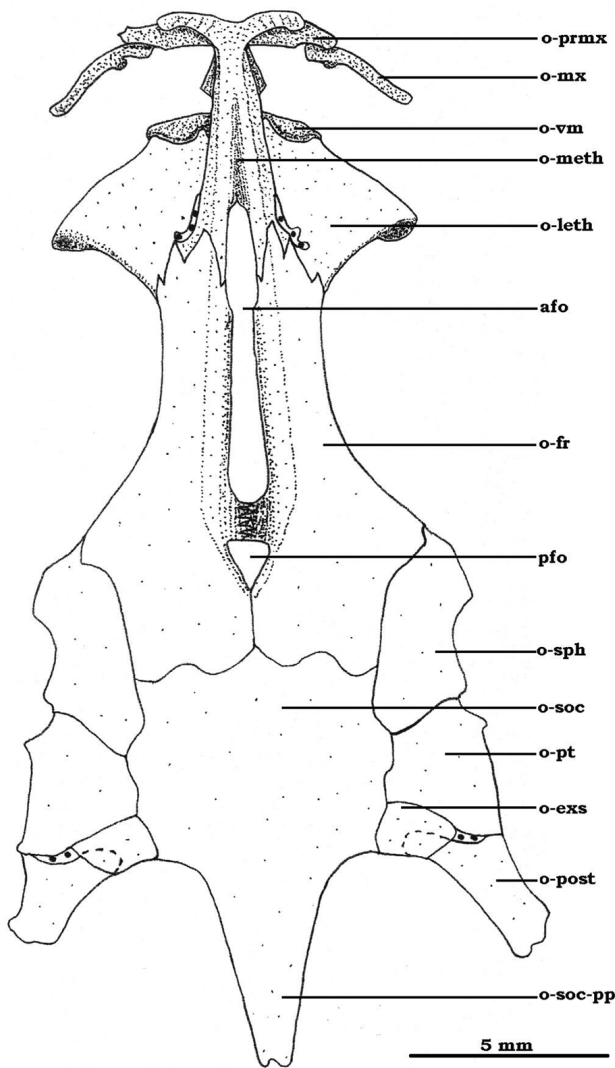


Fig. 2. – Vue dorsale du neurocrâne de *C. auratus*.

*Os posttemporo-supracleithrum*. Pair. Articulé doublement avec le neurocrâne: son extrémité dorsale au ptérotique et à l'extrascapulaire et son extrémité mésiale, par l'intermédiaire du ligament de Baudelot ossifié, au basioccipital (Figs 1, 2, 3). Le cleithrum (o-cl) s'articule entre ses extrémités ventrale et latérale (Figs 1, 3).

*Os operculare*. Pair. Triangulaire (Fig. 1). Antéro-dorsalement il est articulé avec l'hyomandibulaire et antéro-ventralement avec l'interoperculaire. L'extrémité dorso-postérieure de la membrane branchiostège s'y attache en haut et en arrière (Fig. 1).

*Os interoperculaire*. Pair. Un ligament qui va à l'angulo-articulaire s'y attache en avant (Figs 1, 4). Un épais ligament antéro-mésial le relie au cératohyal postérieur.

*Os praeoperculaire*. Pair. C'est un os long et mince fermement fixé par des fibres conjonctives courtes à l'hyomandibulaire et au carré (Fig. 1).

*Os hyomandibulaire*. L'homologie, et, donc, la dénomination correcte, de cet os, ainsi que celle des autres os du suspensorium reste l'objet d'une grande discussion (McMURRICH, 1884; DE BEER, 1937; HOEDEMAN, 1960ab;

GOSLINE, 1975; ARRATIA *et al.*, 1978; ARRATIA & MENUMARQUE, 1981; 1984; HOWES, 1983a; 1985; ARRATIA, 1987; 1990; 1992; HOWES & TEUGELS, 1989; DIOGO & CHARDON, 1998; ETC.). Mais, en attendant d'apporter la solution à ce problème (DIOGO & CHARDON, en préparation), nous continuons à décrire ces os sous leur nom le plus souvent accepté. L'hyomandibulaire est un os pair. Il s'articule dorsalement avec le ptérotique et le sphénotique. Il présente une épine antéro-dorsale qui s'articule à cheval sur la partie postéro-dorsale du ptérosphénoïde et la partie antéro-ventrale du sphénotique (Fig. 1).

*Os quadratum*. Pair. Il possède une face d'articulation pour l'angulo-articulaire (Fig. 1).

*Os metapterygoideum*. Pair. Le métaptérygoïde présente une bifurcation antérieure (Figs 1, 3). La partie antéro-latérale porte un petit nombre de dents (Figs 3, 5). Il s'y attache un ligament long et épais qui va au vomer et au prémaxillaire. Ce ligament comporte une petite plaque osseuse dentée (Fig. 3). Les plaques de ce type ont souvent été considérées comme associées au palatin (JAYARAM, 1966; 1971; MO, 1991). Cependant, chez les différentes espèces de *Chrysichthys* étudiées, elles n'ont aucune connexion avec cet os (Fig. 3). À l'extrémité du métaptérygoïde s'attache un autre ligament qui va à l'entoptérygoïde (Figs 3, 5).

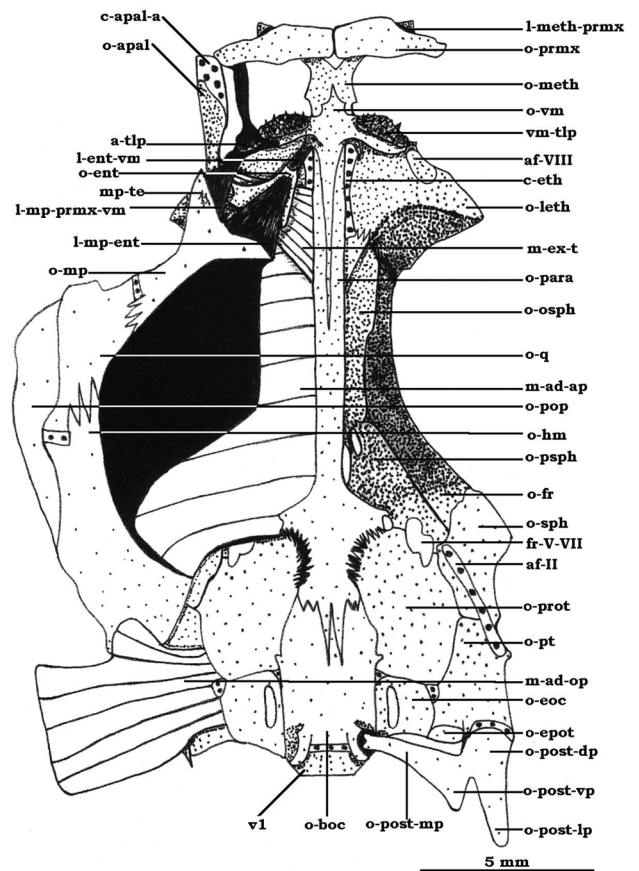


Fig. 3. – Vue ventrale du neurocrâne de *C. nigrodigitatus*. Du côté gauche le suspensorium, ainsi que les muscles et ligaments associés à celui-ci sont ajoutés. La partie antérieure du cartilage ethmoïdien, ainsi que les dents du prémaxillaire, ont été enlevées.

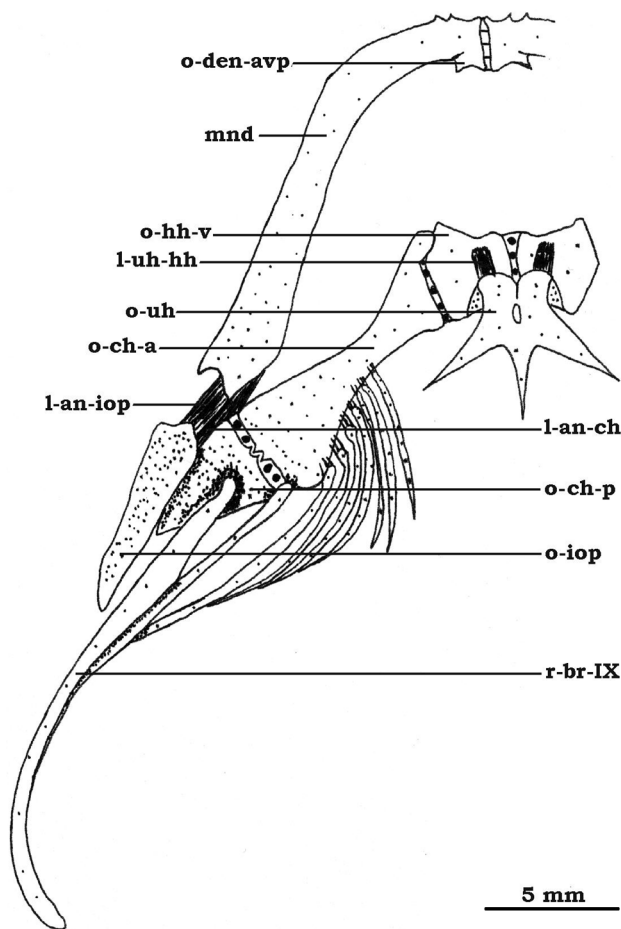


Fig. 4. – Vue ventrale de la mandibule, de la barre hyoïdienne et de l’interoperculaire de *C. auratus*.

*Os entopterygoideum*. Pair. Son extrémité antérieure se prolonge par un ligament qui va au vomer (Figs 3, 5).

*Os ectopterygoideum*. Pair. Petit os. Son extrémité mésiale est encastrée dans l’entoptérygoïde et son bord latéral est associé par un mince ligament au palatin (Fig. 5). Comme l’entoptérygoïde, ce petit os apparaît plus comme un os sésamoïde que comme un os dermique lié aux arcs viscéraux.

*Os autopalatinum*. Pair. C’est un bâtonnet cartilagineux à ses deux bouts avec plus de cartilage à l’avant (Fig. 6 A), là où s’articule le maxillaire (Fig. 8 A). La position du palatin de certaines espèces du genre *Chrysichthys*, parmi lesquelles *C. auratus*, a créé quelques confusions. MO (1991 : Fig. 36), par exemple, donne une vue dorsale du palatin avec une facette d’articulation dorsale pour le neurocrâne. Dans la même figure, mais en vue ventrale, la même face d’articulation est montrée mésialement. En réalité, aucune de ces illustrations n’est incorrecte. L’explication est que *C. auratus*, comme *C. nigrodigitatus*, présente un système palatino-maxillaire complexe – mais pas spécialisé (voir discussion) –, dans lequel la face d’articulation du palatin avec le neurocrâne change d’orientation selon l’état d’abduction ou d’adduction du maxillaire, comme il sera expliqué dans la discussion.

*Os maxillare*. Pair, édenté. Il supporte les barbillons maxillaires (Fig. 5).

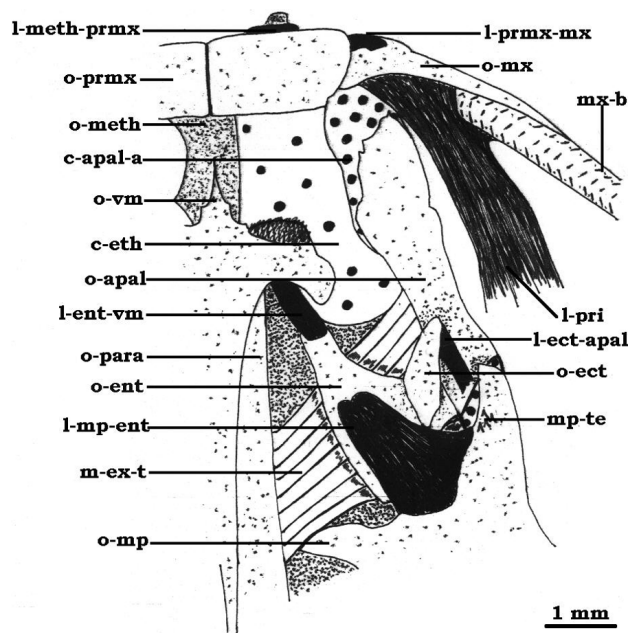


Fig. 5. – Vue ventrale de la région antérieure gauche du crâne de *C. nigrodigitatus*.

*Os praemaxillare*. Pair, avec des dents (Fig. 1). De l’extrémité dorso-latérale de cet os part un ligament qui va au maxillaire (Figs 1, 5).

*Os angulo-articulare*. L’angulo-articulaire forme la mandibule avec le dentaire, le coronomeckélien et le cartilage de Meckel (Fig. 7D). Deux ligaments en partent, l’un vers l’interoperculaire et l’autre vers le cératohyal postérieur (Fig. 7D). La face antéro-dorso-mésiale de l’angulo-articulaire forme avec la face postéro-dorso-mésiale du dentaire un large condyle dorsal (processus coronoïdeus). Le cartilage de Meckel (Fig. 7D), le coronomeckélien (Fig. 7D), l’adductor mandibulae AW (Fig. 7A) et un gros ligament qui va au maxillaire (Fig. 8A) y sont encastrés.

*Os dentale*. Pair et denté (Fig. 1). Il présente un processus à son extrémité antéro-ventrale (Figs 1, 4).

*Os coronomeckelium*. Pair. Petit os situé mésialement au cartilage de Meckel (Fig. 7D).

*Os interhyale*. Pair. Maillon entre l’arc hyoïde et le suspensorium. Un fort ligament joint son bord dorsal à la région située entre le carré et l’hyomandibulaire. Un ligament ventral l’unit à la face postéro-dorsale du cératohyal postérieur.

*Os ceratohyale anterior*. Pair. A son extrémité postéro-ventrale sont attachés 7 des 9 rayons branchiostèges (les deux autres sont portés par le cératohyal postérieur) (Fig. 4).

*Os ceratohyale posterior*. Pair. Il est associé à l’interhyal, à l’angulo-articulaire et à l’interoperculaire par des ligaments (Fig. 4).

*Os hypohyale dorsale*. Pair et situé dorsalement par rapport aux hypohyaux ventraux.

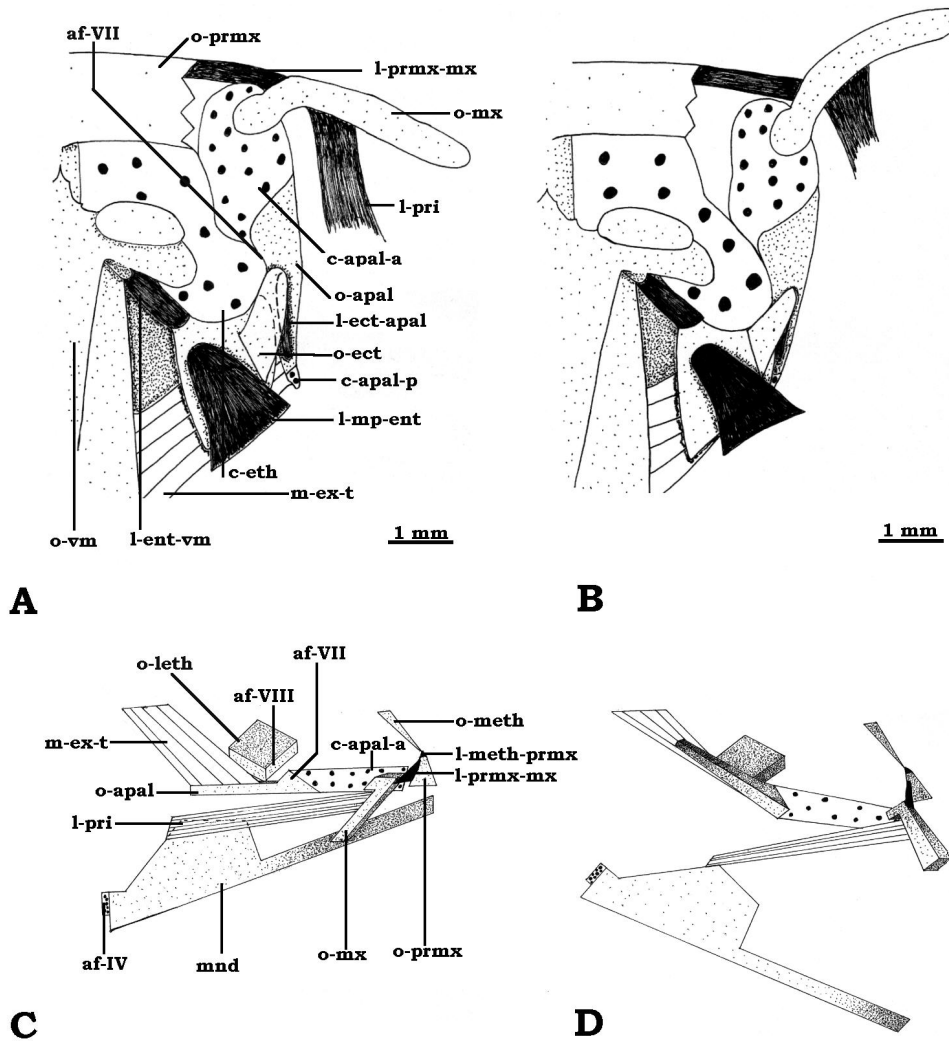


Fig. 6. – (A) Système palatino-maxillaire de *C. cranchii*, vue ventrale. L'extensor tentaculi est relâché. (B) Système palatino-maxillaire de *C. cranchii*, vue ventrale. L'extensor tentaculi est contracté. (C) Schéma du système palatino-maxillaire de *C. nigrodigitatus*, vue latérale. L'extensor tentaculi est relâché. (D) Schéma du système palatino-maxillaire de *C. nigrodigitatus*, vue latérale. L'extensor tentaculi est contracté.

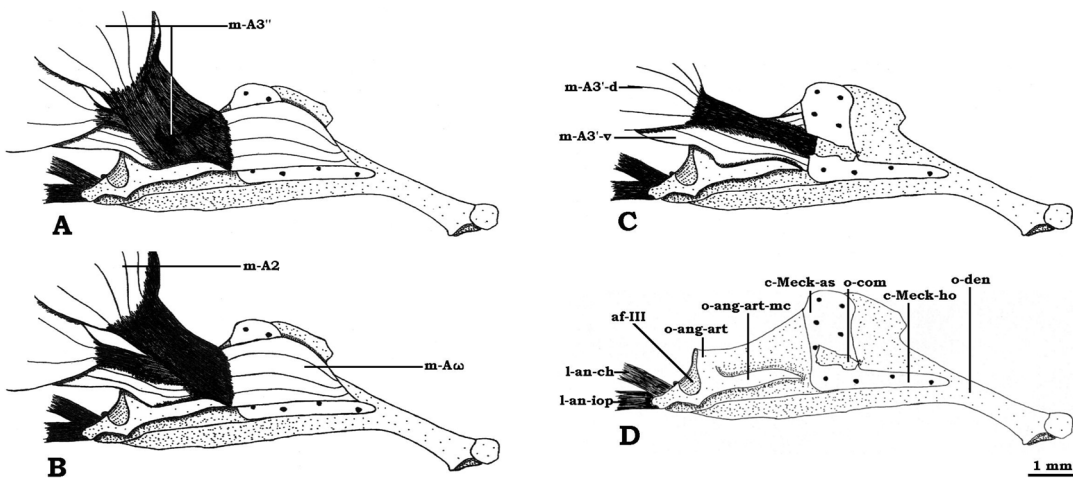


Fig. 7. – Vue mésiale de la mandibule de *C. nigrodigitatus*. (A) Tous les muscles sont en place. (B) L'adductor mandibulae A3'' a été enlevé. (C) Les adductores mandibulae A2 et Aw ont été enlevés. (D) L'adductor mandibulae A3' a été enlevé.

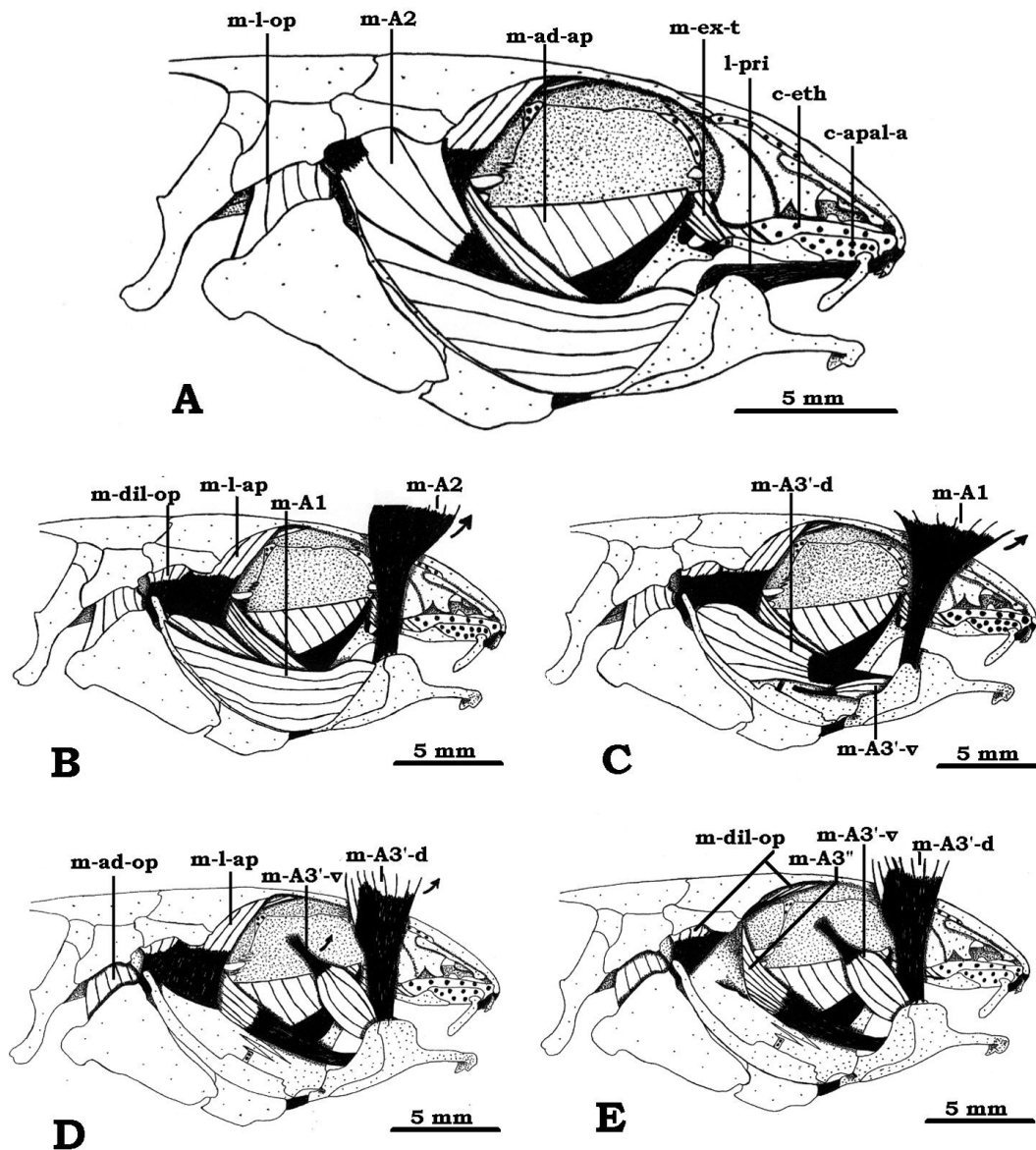


Fig. 8. – Vue latérale de la musculature céphalique de *C. nigrodigitatus* (pour l'ostéologie voir la figure 1). (A) Tous les muscles sont en place. (B) L'adductor mandibulae A2 a été écarté et le ligament primordial a été enlevé. (C) L'adductor mandibulae A2 a été enlevé et l'adductor mandibulae A1 a été écarté. (D). L'adductor mandibulae A1 et le levator operculi ont été enlevés et l'adductor mandibulae A3 a été écarté. (E) Le levator arcus palatini a été enlevé.

*Os hypohyale ventrale*. Pair. Chaque hypohyal ventral présente une concavité pour recevoir les processus antérieurs de l'urohyal (Fig. 4).

*Os urohyale*. Impair, trifurqué postérieurement (Fig. 4). De son extrémité antérieure partent deux ligaments qui vont aux hypohyaux ventraux (Fig. 4).

### Myologie

Pour la simplicité, nous suivons ici autant que possible WINTERBOTTOM (1974), quoique les homologies et la nomenclature des muscles adducteurs mandibulaires des Ostariophysi soient à revoir assez fondamentalement (DIOGO & CHARDON, in press). En ce qui concerne les muscles associés aux mouvements des barbillons mandi-

bulaires, nous proposons une nouvelle nomenclature dont le choix sera justifié dans la discussion.

*Musculus adductor mandibulae*. L'adductor mandibulae des *Chrysiichthys* est différencié en 6 faisceaux. Le plus externe et ventral, l'A1 a son origine sur le préoperculaire, l'hyomandibulaire et le carré (Fig. 8B) et s'insère sur la face antéro-dorso-latérale de l'angulo-articulaire (Fig. 8C). L'A2 joint le sphénotique et le ptérotique (Fig. 8A) à la face mésiale de l'angulo-articulaire (Fig. 7B). L'A3', situé mésialement à ces deux faisceaux, se divise en deux faisceaux: le plus dorsal part du préoperculaire, de l'hyomandibulaire et du carré (Fig. 8) vers le coronomeckélien (Fig. 7C); le plus ventral a son origine sur le carré (Fig. 8C) et s'insère sur la face mésiale de l'angulo-articulaire (Fig. 7C). Mésialement au levator



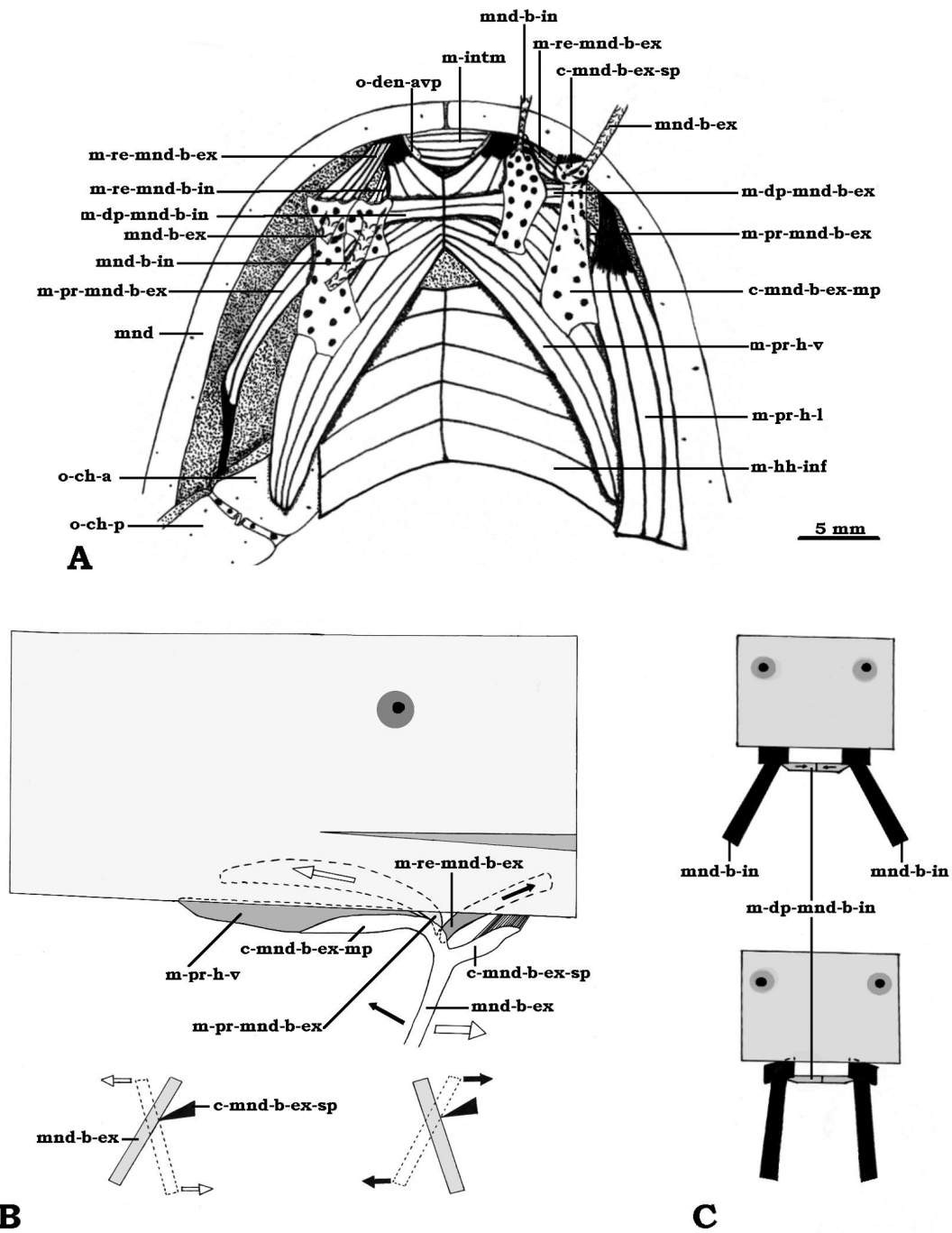


Fig. 9. – *C. nigrodigitatus*. (A) Vue ventrale des structures associées avec les barbillons mandibulaires. Du côté gauche les parties dorsale et latérale du protractor hyoidei ont été enlevées, les parties antérieures des cartilages associés aux barbillons mandibulaires ont été artificiellement écartées et l’hyohyoideus inferior a été coupé. (B) Schéma qui illustre les mouvements de rétraction et de protraction du barbillon mandibulaire externe, vue latérale. (C) Schémas qui illustrent le mouvement de dépression des barbillons mandibulaires internes, vue frontale.

arcus palatini, il y a un autre faisceau, l’A3” qui va de l’hyomandibulaire (Fig. 8E) à la face mésiale de l’angulo-articulaire (Fig. 7A). Enfin, l’AW est logé dans le processus coronoïde. Il joint la face mésiale du dentaire au tendon de l’A2 (Fig. 7B).

*Musculus levator arcus palatini*. Muscle épais qui part de la face ventro-latérale du sphénotique et du frontal et

qui s’insère sur la face dorso-latérale de l’hyomandibulaire (Fig. 8D).

*Musculus dilatator operculi*. Il est interne par rapport au levator arcus palatini. Il joint la face ventrale du frontal, du sphénotique et du ptérotique à l’operculaire latéralement à sa cavité articulaire pour l’hyomandibulaire (Fig. 8E).

*Musculus levator operculi.* Il vient de la face latéro-ventrale du ptérotique et s'insère sur la face mésio-dorsale de l'operculaire (Fig. 8B).

*Musculus adductor operculi.* Situé mésialement au levator operculi, il s'étend de la face ventrale du ptérotique à la face mésiale de l'operculaire et de l'hyomandibulaire (Figs 3, 8D).

*Musculus adductor arcus palatini.* Il part de la face latérale de l'orbitosphénoïde, du ptérosphénoïde et du parasphénoïde et s'insère par une large aponévrose sur la face mésiale de l'hyomandibulaire, du carré et du métapterygoïde (Figs 3, 8A).

*Musculus protractor hyoidei.* Ce muscle est différencié en trois faisceaux (Fig. 9A): la pars lateralis part de la face ventrale du cératohyal postérieur et s'insère sur le dentaire; la pars dorsalis va du cératohyal antérieur au

dentaire; la pars ventralis joint le cératohyal antérieur et s'insère dans une aponévrose médiane. Dans ce dernier faisceau sont logés en grande partie les cartilages associés aux barbillons mandibulaires.

*Musculus hyohyoideus inferior.* Ce muscle épais s'attache d'une part sur le cératohyal antérieur et d'autre part sur une longue aponévrose médiane (Fig. 9A).

*Musculus sternohyoideus.* C'est un muscle épais situé au-dessus de l'hyohyoïdeus inferior. Il part du cleithrum (Fig. 1) et s'insère sur l'urohyal.

*Musculus intermandibularis.* C'est un petit muscle situé entre les deux processus antéro-ventraux des dentaires (Fig. 9A).

*Musculus extensor tentaculi.* Ce petit muscle a son origine sur le parasphénoïde, l'orbitosphénoïde et l'ethmoïde

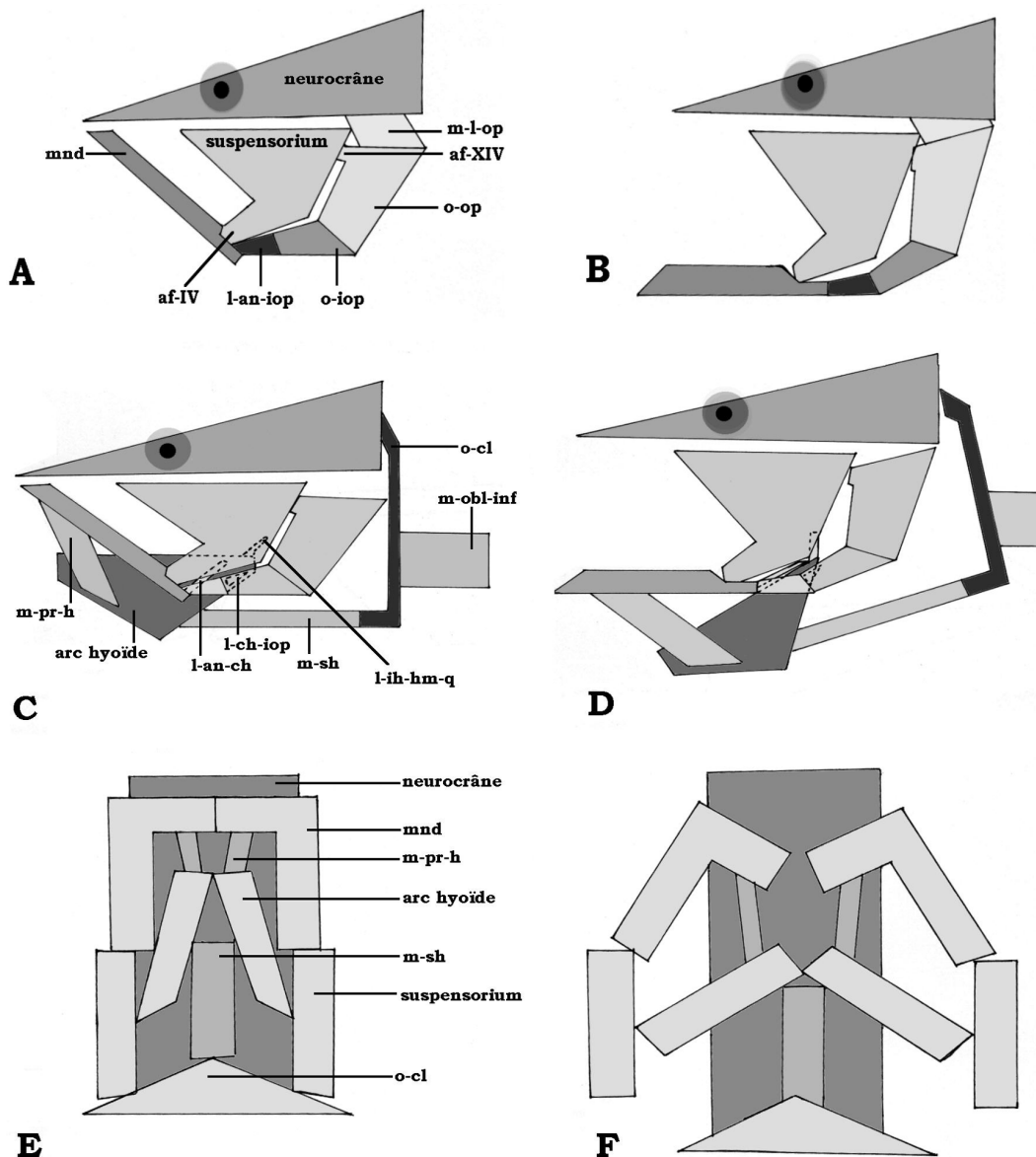


Fig. 10. – Schémas des mécanismes d'ouverture de la bouche chez *C. nigrodigitatus*. (A, B) Mécanisme operculaire (mouvement très exagéré pour faciliter la compréhension), vue latérale. (C, D) Mécanisme hyoïdien, vue latérale. (E, F) Mécanisme hyoïdien (mouvement très exagéré pour faciliter la compréhension), vue dorsale.

latéral et s'insère sur la face médio-dorsale de l'arrière du palatin (o-apal) (Figs 5, 8A).

*Musculus retractor externi mandibularis tentaculi.* Petit muscle qui joint l'arrière du dentaire, près de la symphyse, à la face dorsale du cartilage associé au barbillon mandibulaire externe (Fig. 9A).

*Musculus retractor interni mandibularis tentaculi.* Petit muscle qui va de l'arrière du dentaire à la face dorsale du cartilage associé au barbillon mandibulaire interne (Fig. 9A).

*Musculus protractor externi mandibularis tentaculi.* Long muscle qui a pour origine la face postéro-dorso-mésiale du cératohyal antérieur et pour insertion la face dorsale du cartilage associé au barbillon mandibulaire (Fig. 9A).

*Musculus depressor externi mandibularis tentaculi.* Petit muscle situé entre la face ventro-latérale du cartilage associé au barbillon mandibulaire interne et la face ventro-mésiale du cartilage associé au barbillon mandibulaire externe (Fig. 9A).

*Musculus depressor interni mandibularis tentaculi.* Petit muscle situé entre la face ventro-mésiale du cartilage associé au barbillon mandibulaire interne et une aponévrose médiane (Fig. 9A).

## DISCUSSION

Les hypothèses fonctionnelles présentées ici reposent sur l'observation des possibilités de mouvement des spécimens disséqués, sur leur manipulation artificielle et aussi sur l'observation des poissons vivants. Elles doivent être regardées avec une certaine prudence, en attendant que des études électromyographiques ou des stimulations électriques puissent les confirmer.

### Hypothèse sur le fonctionnement du suspensorium, arc hyoïdien, série operculaire et mandibule

**Ouverture de la bouche.** L'ouverture de la bouche se réalise par deux mécanismes. Typique de la grande majorité des téléostéens adultes (voir TAKAHASI; 1925; EATON, 1935; ALEXANDER, 1965; OSSE, 1969; ELSHOUD, 1978; LAUDER & LIEM, 1980; SCHAEFER & LAUDER, 1986; etc.), le mécanisme operculaire est réalisé par la contraction du levator operculi (Fig. 10 A→B). Il se retrouve chez les poissons-chats *Olivaichthys viedmensis* (SCHAEFER & LAUDER, 1986), *Clarias gariepinus* (ADRIAENS & VERRAES, 1998) et aussi chez la grande majorité des espèces étudiées dans le présent travail. Il est cependant perdu chez les Loricariidae et les Astroblepidae, chez qui le ligament angulo-interoperculaire a disparu (SCHAEFER & LAUDER, 1996) et aussi chez *Phractura brevicauda* et *Phractura intermedia* (Amphiliidae: Doumeinae), espèces où la configuration assez particulière de la facette d'articulation entre le cératohyal postérieur et l'interoper-

culaire (laquelle constitue probablement une synapomorphie des Doumeinae: DIOGO & CHARDON, en préparation) empêche la rétraction de l'interoperculaire.

L'autre mécanisme, le mécanisme hyoïdien, se décompose en trois mécanismes complémentaires:

(1) La contraction des muscles obliques inférieurs (hypaxiaux) tire le cleithrum en arrière (Fig. 10 C→D), ce qui provoque, par l'intermédiaire du muscle sternohyoïdien (qui soit reste passif, soit se contracte, en renforçant le mouvement) la dépression de la barre hyoïdienne (Fig. 10 C→D). Cette dépression tire vers le bas et l'arrière le haut de la barre hyoïdienne et donc le ligament entre l'angulo-articulaire et le cératohyal postérieur (Fig. 10 C→D). La mandibule pivote autour du carré, et la bouche s'ouvre (Fig. 10 C→D). La possibilité de ce mécanisme est liée à la longueur de la mandibule et de l'interoperculaire (VERRAES, 1977). Ainsi, les téléostéens à longue mandibule et court interoperculaire, comme, par exemple, les saumons (*Oncorhynchus mykiss*) ou les morues (*Gadus morhua*), possèdent habituellement le ligament entre l'angulo-articulaire et le cératohyal postérieur, et, donc, ce mécanisme (VERRAES, 1977; HUNT VON HERBING *et al.*, 1996). Chez les poissons à courte mandibule et long interoperculaire, comme, par exemple, les Cichlidae (*Astatotilapia elegans*) ou les Embiotocidae (*Micrometrus minimus*), le ligament entre la barre hyoïdienne et la mandibule, et, donc, ce mécanisme, sont absents (OTTEN, 1982; HUNT VON HERBING *et al.*, 1996). Cette relation entre la longueur de la mandibule, la taille de l'interoperculaire et la présence de ce ligament et de ce mécanisme est confirmée aussi chez les poissons-chats. Ces poissons, qui présentent normalement de longues mandibules et d'assez petits interoperculaires (voir, par exemple, Fig. 1), possèdent le ligament entre la barre hyoïdienne et la mandibule, et donc, ce mécanisme: il est présent chez toutes les espèces disséquées dans le présent travail et aussi chez celles étudiées par d'autres auteurs (SCHAEFER & LAUDER, 1986; ADRIAENS & VERRAES, 1998).

(2) Ce mécanisme met aussi en jeu les muscles obliques inférieurs, le cleithrum et le muscle sternohyoïdien, et, donc, la dépression de l'arc hyoïde. Cette dépression, par l'intermédiaire de la contraction du protracteur hyoïdien, provoque l'ouverture de la bouche (Fig. 10 C→D). Il est présent chez un grand nombre de téléostéens adultes (DATTA MUNSHI & SINGH, 1967; OSSE, 1969; WINTERBOTTOM, 1974; OTTEN, 1982; VANDEWALLE *et al.*, 1995; etc.). Selon SCHAEFER & LAUDER (1986) ce mécanisme est présent chez la majorité des poissons-chats, ce que confirment nos observations: il est présent chez toutes les espèces étudiées. Cependant, il faut rappeler que la contraction du protracteur hyoïdien des téléostéens ne provoque pas toujours l'ouverture de la bouche, car si la ligne d'action de ce muscle est dorsale par rapport à l'articulation de la mandibule avec le carré, sa contraction provoque le mouvement contraire, c'est-à-dire, la fermeture de la bouche. C'est le cas, par exemple, du genre *Haplochromis* (Pisces:

Cichlidae), où, à partir d'un certain âge, le protracteur hyoïdien ne provoque plus l'ouverture de la bouche, et commence à avoir la fonction inverse (OTTEN, 1982). Cependant, chez *Chrysichthys*, ainsi que chez les autres genres étudiés, cette ligne d'action reste toujours ventrale par rapport à l'articulation de la mandibule avec le carré et, donc, la contraction de ce muscle est toujours associée avec l'ouverture de la bouche.

(3) Ce mécanisme commence comme les deux précédents et finit comme le mécanisme operculaire. Quand l'arc hyoïdien est déprimé, sa partie postéro-dorsale est tirée postéro-ventralement et tire, par un ligament, l'interoperculaire. Celui-ci, comme dans le mécanisme operculaire, recule, ce qui entraîne l'ouverture de la bouche (Fig. 10 C→D). Ce mécanisme avait déjà été décrit pour d'autres téléostéens (LIEM, 1991) mais non pour des poissons-chats. Cependant, il est présent chez toutes les espèces étudiées, à l'exception de *Phractura intermedia* et *Phractura brevicauda*, où, comme il a été dit plus haut (voir mécanisme operculaire), l'articulation entre le céra-tohyal postérieur et l'interoperculaire empêche ce dernier de reculer.

Comme chez la grande majorité des téléostéens (voir TAKAHASI, 1925; EATON, 1935; ALEXANDER, 1965; OSSE, 1969; ELSHOUD, 1978; LAUDER & LIEM, 1980; LIEM, 1981; SCHAEFER & LAUDER, 1986; etc.), le mécanisme hyoïdien non seulement ouvre la bouche, mais provoque aussi indirectement l'abduction du suspensorium, augmentant ainsi le volume de la cavité buccale (Fig. 10 E→F). De la même façon, les mécanismes d'abduction du suspensorium ouvrent indirectement la bouche.

**Fermeture de la bouche.** La bouche se ferme par trois mécanismes directs. Le plus important et le plus général chez les téléostéens (TAKAHASI, 1925; EATON, 1935; DATTA MUNSHI & SINGH, 1967; ANKER, 1974; WINTERBOTTOM, 1974; LAUDER & LIEM, 1983; DECLEYRE *et al.*, 1990; DE LA HOZ & ALDUNATE, 1994; etc.), est la contraction de l'adducteur mandibulaire.

Un deuxième mécanisme repose sur la contraction du muscle hyoïdien inférieur (Fig. 9A). Comme déjà expliqué, l'ouverture de la bouche entraîne l'écartement de l'arrière des demi-mandibules et des barres hyoïdiennes (Fig. 10 E→F). Leur rapprochement tend donc à fermer la bouche par le mécanisme inverse (Fig. 10 F→E). Ce mécanisme a déjà été décrit chez d'autres téléostéens – voir, par exemple, AERTS (1991) pour les Cichlidae. Il est présent chez tous les poissons-chats étudiés, sauf chez *Phractura brevicauda* et *Phractura intermedia*, où le muscle hyoïdien inférieur à une configuration tout à fait inhabituelle pour un poisson-chat, et même pour un téléostéen (voir WINTERBOTTOM, 1974).

Le troisième mécanisme est semblable au précédent: quand le muscle intermandibulaire (Fig. 9A) travaille, les demi-mandibules se rapprochent, rapprochent les carrés, et la bouche tend à se fermer (Fig. 10 F→E). Cependant, il faut noter que la contraction du muscle intermandibu-

laire n'est en aucune manière suffisante pour fermer la bouche, mais est probablement associée aux deux mécanismes précédents. Ce mécanisme est présent chez tous les poissons-chats étudiés, sauf chez *Phractura brevicauda* et *Phractura intermedia*, où l'intermandibulaire est absent.

**Abduction du suspensorium.** Comme il a été dit précédemment, le suspensorium peut être écarté indirectement par les mécanismes de fermeture de la bouche. Mais il existe aussi un mécanisme direct d'abduction de celui-ci: la contraction du muscle élévateur de l'arc palatin (Fig. 8 D). Ce mécanisme, commun chez les Siluriformes et chez les téléostéens en général (TAKAHASI, 1925; EATON, 1935; 1948; ALEXANDER, 1965; ANKER, 1974; WINTERBOTTOM, 1974; LIEM, 1991; SCHAEFER & LAUDER, 1986; ADRIAENS & VERRAES, 1997b; etc.), est présent chez toutes les espèces étudiées dans ce travail.

**Adduction du suspensorium.** L'adduction du suspensorium peut résulter indirectement des mécanismes de fermeture de la bouche. Plus directement et plus simplement l'adduction du suspensorium résulte de la contraction du muscle adducteur de l'arcus palatini, ce qui est typique chez les poissons-chats et les téléostéens en général (TAKAHASI, 1925; EATON, 1935; ALEXANDER, 1965; ANKER, 1974; WINTERBOTTOM, 1974; LIEM, 1991; SCHAEFER & LAUDER, 1986; ADRIAENS & VERRAES, 1997b; etc.). Cependant, chez les poissons-chats étudiés dans ce travail, à l'exception de *Phractura brevicauda* et *Phractura intermedia*, l'adduction du suspensorium peut aussi être associée à la contraction du muscle adducteur de l'opercule, car celui-ci est, comme d'habitude, inséré sur l'operculaire, mais aussi sur la face mésiale de l'hyomandibulaire (Fig. 3).

**Dilatation de la cavité operculaire.** Comme chez les téléostéens en général (TAKAHASI, 1925; EATON, 1935; ALEXANDER, 1965; OSSE, 1969; ELSHOUD, 1978; LAUDER & LIEM, 1980; SCHAEFER & LAUDER, 1986; etc.), la dilatation de la cavité operculaire est provoquée par la contraction du muscle dilateur de l'opercule.

**Adduction de l'opercule.** L'adduction de l'opercule est provoquée par l'adducteur de l'opercule, ce qui est normal chez les téléostéens en général et aussi chez les Siluriformes (TAKAHASI, 1925; EATON, 1935; ALEXANDER, 1965; OSSE, 1969; ELSHOUD, 1978; LAUDER & LIEM, 1980; SCHAEFER & LAUDER, 1986; etc.).

### Hypothèse sur le fonctionnement du système palatino-maxillaire

Le système palatino-maxillaire est un ensemble d'os, de muscles, de cartilages et de ligaments qui sont associés au mouvement des barbillons maxillaires. Ces barbillons, comme les barbillons mandibulaires, sont constitués par un axe central entouré d'une gaine d'élastine, avec ou sans vrai cartilage (BENJAMIN, 1990). La peau qui les enveloppe est couverte de mucocytes et de corpuscules gustatifs (LANDACRE, 1910; KAMRIN & SINGER, 1953;

1955; GHIOT & BOUCHEZ, 1980; etc.). D'après ALEXANDER (1965), les espèces à petits barbillons ne les utilisent qu'à la détection de la nourriture, tandis que les espèces à longs barbillons s'en servent pour repérer et éviter les obstacles.

Il y a deux types de mouvements associés au système palatino-maxillaire des *Chrysichthys*:

**Abduction du barbillon maxillaire.** Bien que toutes les structures associées au système palatino-maxillaire soient pratiquement identiques chez les trois espèces de *Chrysichthys* étudiées on distingue deux mécanismes différents d'abduction du barbillon maxillaire.

Pour faciliter la compréhension, nous décrivons d'abord le mécanisme de *C. cranchii*, qui est considérablement plus simple que celui de *C. nigrodigitatus* (lequel est pratiquement semblable à celui de *C. auratus*), et qui est illustré dans les figures 6A et 6B.

Chez *C. cranchii*, l'extenseur tentaculi ne s'insère pas méso-dorsalement sur le palatin mais sur sa face mésiale. Ce muscle s'insère en plus sur la face ventrale de l'ectoptérygoïde et de l'entoptérygoïde. Le mécanisme d'abduction du barbillon maxillaire est très simple. Quand l'extenseur tentaculi se contracte, l'entoptérygoïde, l'ectoptérygoïde et l'extrémité postérieure du palatin se rapprochent de la ligne médiane (Fig. 6 A→B). L'avant du palatin, par milieu de l'articulation entre cet os et le neurocrâne, se déplace donc latéralement (Fig. 6 A→B). La partie proximale du maxillaire, qui s'articule à l'avant du cartilage antérieur du palatin est donc tirée latéralement, ce qui, par l'intermédiaire du ligament entre le maxillaire et le prémaxillaire provoque l'abduction du maxillaire (Fig. 6 A→B). Comme le barbillon maxillaire suit le maxillaire (Fig. 5), son extrémité se déplace donc vers l'avant.

Le barbillon maxillaire de *C. cranchii* a une longueur égale aux trois quarts de celle du corps. Ainsi, quand le poisson nage tranquillement, le barbillon est collé au corps, ce qui minimise la traînée. Cependant, quand le poisson cherche sa nourriture, l'extenseur tentaculi lance le barbillon en avant du corps.

Ce type de système palatino-maxillaire est appelé "rotating type" (GOSLINE, 1975), puisque l'extrémité antérieure et postérieure du palatin sont déplacées, respectivement, latéralement et mésialement (Fig. 6 A→B). Il a déjà été décrit chez quelques autres espèces de Siluriformes (EATON, 1948; ALEXANDER, 1965; SINGH, 1967; GOSLINE, 1975; GHIOT, 1978; GHIOT *et al.*, 1984; ADRIAENS & VERRAES, 1997a; DIOGO *et al.*, in press) y compris chez *Chrysichthys longibarbis* (GHIOT *et al.*, 1984).

Le mécanisme palatino-maxillaire de *Chrysichthys nigrodigitatus*, ainsi que celui de *C. auratus*, bien que du "rotating type" sont un peu plus complexes. Quand le maxillaire est rétracté, la facette d'articulation du palatin sur le neurocrâne est orientée dorsalement (Figs 1, 5), et non mésialement comme chez *C. cranchii* (Fig. 6A). De

plus, le muscle extenseur tentaculi de *C. nigrodigitatus* ne s'insère que sur le palatin, nommément sur sa face méso-dorsale (Fig. 8A). Enfin, l'articulation de l'ethmoïde latéral avec le palatin est située dorso-mésialement par rapport au palatin (Fig. 1), et est orientée ventro-latéralement (Fig. 3).

L'action exercée à l'extrémité postérieure du palatin par la contraction de l'extenseur tentaculi est quadruple: **1)** Inséré mésialement (et dorsalement) sur l'extrémité postérieure du palatin, il la tire vers la ligne médiane (Fig. 6 C→D); **2)** Inséré dorsalement (et mésialement) sur l'extrémité postérieure du palatin, il la tire vers le haut (Fig. 6 C→D); **3)** Attaché à l'arrière du palatin, il tire cet os un peu en arrière (Fig. 6 C→D). C'est un faible déplacement à cause de la liaison entre le palatin et le cartilage ethmoïdien (Fig. 5); **4)** Attaché sur la face méso-dorsale du palatin, il fait tourner cet os autour de son axe et tend à orienter sa face ventrale latéralement (Fig. 6 C→D).

Tous ces mouvements sont bien sûr simultanés (Fig. 6 C→D). Le déplacement postéro-dorso-mésial de l'extrémité postérieure du palatin provoque, à cause de l'articulation entre cet os et l'ethmoïde latéral, un déplacement postéro-ventro-latéral de l'avant de cet os, et donc, aussi de l'extrémité proximale du maxillaire qui lui est attachée (Fig. 6 C→D). Retenu par le prémaxillaire, le maxillaire s'écarte du corps en entraînant son barbillon (Fig. 6 C→D). Mais le palatin, outre sa rotation du type "rotating", en subit une autre, par laquelle sa face ventrale s'oriente latéralement, ce qui entraîne une rotation semblable du maxillaire (Fig. 6 C→D). Ainsi, le barbillon maxillaire en abduction n'est pas orienté vers le bas mais plus latéralement (Fig. 6 D).

Mais le système palatino-maxillaire de *C. nigrodigitatus* englobe aussi la mandibule et le prémaxillaire. L'abduction du maxillaire n'est réalisable que si la bouche n'est pas totalement fermée, car quand elle l'est, le ligament primordial empêche le maxillaire de s'écarter (Fig. 6C). Cependant, quand la bouche s'ouvre, l'extrémité postérieure de ce ligament est déplacée antéro-ventralement, ce qui permet alors une certaine mobilité du maxillaire (Fig. 6 C→D).

L'extrémité proximale du maxillaire est postéro-ventrale par rapport au prémaxillaire (Fig. 6C). Ainsi, l'abduction du maxillaire tire l'arrière du prémaxillaire en avant (Fig. 6 C→D), ce qui est possible grâce à la liberté laissée par le ligament entre ce dernier et le mésethmoïde (Fig. 1).

Ce type de relation entre l'ouverture/fermeture de la bouche et l'abduction/adduction du barbillon maxillaire et entre l'abduction du barbillon maxillaire et la protraction du prémaxillaire, bien que déjà décrit chez d'autres genres de poissons-chats par ALEXANDER (1965) et GOSLINE (1975), est absent chez la grande majorité de ces poissons (GOSLINE, 1975).

**Adduction du barbillon maxillaire.** Selon GOSLINE (1975), chez les poissons-chats à tête arrondie comme

*Chrysichthys*, les barbillons maxillaires sont “collés” au corps et c’est leur abduction qui demande le plus grand effort. Les *Chrysichthys* n’ont aucun muscle spécialisé pour l’adduction du barbillon maxillaire: celle-ci résulte soit de la fermeture de la bouche par l’intermédiaire du ligament primordial (Fig. 6 D→C), soit de l’élasticité du tissu qui enveloppe tout le système palatino-maxillaire ou soit par de la force exercée par l’eau, quand le poisson nage en avant et le muscle extensor tentaculi est relâché. GHIOT et al. (1984) ont décrit, pour l’espèce *Chrysichthys longibarbis*, un mécanisme d’adduction du barbillon maxillaire totalement dépendant de l’élasticité de ce tissu, ce qui semble douteux, car toutes les espèces de *Chrysichthys* ont une configuration semblable de la mandibule, du ligament primordial et du maxillaire (MO, 1991).

### Hypothèses sur la fonction des muscles associés aux barbillons mandibulaires

Ces hypothèses, qui sont originales, demandent d’abord une description précise de la structure des cartilages associés aux barbillons mandibulaires. Ces cartilages (Fig. 9 A) ont été appelés “bases of the mandibular barbels” (TAKAHASI, 1925; DATTA MUNSHI, 1960; ALEXANDER, 1965; ADRIAENS & VERRAES, 1997a), “cartilaginous basal frames of the mental barbels” (MO, 1991), “cartilaginous plate of the mandibular barbels” (HOWES, 1983ab) ou “cartilaginous rod present at the base of the mandibular barbels” (SINGH, 1967; SINGH & DATTA MUNSHI, 1968). Certains auteurs, comme, par exemple, ALEXANDER (1965) considèrent que “though slips of the geniohyoideus (protracteur hyoïdien) muscle attach to them (les barbillons mandibulaires) they are not very mobile”. Cette proposition est contestable. En effet, les barbillons mandibulaires des *Chrysichthys*, comme ceux des *Synodontis* ou des *Clarias*, par exemple, montrent même une mobilité supérieure à celle des barbillons maxillaires (observation personnelle). L’explication en est que les cartilages associés aux barbillons mandibulaires n’ont pas pour seule fonction de les supporter, mais aussi d’entraîner leur mouvement. En fait, ceux-ci peuvent être divisés fonctionnellement en deux parties. La première est la “partie fixe”, laquelle est située entre la base des barbillons (postérieurement) et le dentaire (antérieurement), auquel elle est fermement attachée par une grande quantité de fibres (Fig. 9A, B). Ainsi, les barbillons mandibulaires des *Chrysichthys* sont fermement associés au dentaire, qui est un point d’appui stable, ce qui convient à une grande amplitude des mouvements de ces barbillons (Fig. 9 A, B). L’autre partie est la “partie mobile”: en arrière de la première, et plus allongée que celle-ci, c’est sur elle que s’insèrent les muscles qui meuvent les barbillons mandibulaires (Fig. 9A, B).

Il y a six types de mouvements des barbillons mandibulaires chez *Chrysichthys*:

**Rétraction du barbillon mandibulaire externe.** Ce mouvement est provoqué par la contraction du muscle rétracteur externi mandibularis tentaculi (Fig. 9B: flèches noires), sans doute parce que la partie fixe du cartilage associé au barbillon mandibulaire externe est en dessous de la ligne d’action de ce muscle (Fig. 9B). Ainsi, quand l’extrémité dorsale du barbillon mandibulaire est tirée en avant, son extrémité ventrale est tirée postéro-dorsalement (Fig. 9B: flèches noires). Cette hypothèse a été appuyée par la contraction artificielle de ce muscle chez de grands spécimens frais de *Chrysichthys nigrodigitatus* et *Chrysichthys auratus*.

Notre hypothèse contrarie celle de SINGH (1967), GHIOT (1978) et GHIOT et al. (1984). Ces auteurs considèrent que la contraction du rétracteur externi mandibularis tentaculi – appelé “retractor tentaculi” par SINGH (1967) et “muscle 3 des barbillons mandibulaires” par GHIOT (1978) et GHIOT et al. (1984) – tire en avant et non en arrière le barbillon mandibulaire externe. Ils ne donnent, cependant, pas de véritable explication fonctionnelle, mais se basent sur leur intuition: “Il est difficile de distinguer le rôle des faisceaux qui s’attachent sur les prolongements des barbillons, car l’élasticité de ces prolongements ne peut être appréciée” écrivent, par exemple, GHIOT et al. (1984). Nous espérons éclaircir cette question plus tard par électromyographie ou stimulation électrique.

**Rétraction du barbillon mandibulaire interne.** Le rétracteur interni mandibularis tentaculi (Fig. 9A) agit exactement comme le rétracteur externi mandibularis tentaculi, et, donc, rétracte le barbillon mandibulaire interne.

**Protraction du barbillon mandibulaire externe.** Ce mouvement est provoqué par la contraction du muscle protracteur externi mandibularis tentaculi. Celui-ci tire l’extrémité dorsale du barbillon vers l’arrière, ce qui tire en avant son extrémité ventrale (Fig. 9B: flèches blanches). Cette hypothèse a été appuyée par la contraction artificielle de ce muscle chez de grands spécimens frais de *Chrysichthys nigrodigitatus* et *Chrysichthys auratus*.

**Protraction du barbillon mandibulaire interne.** La protraction du barbillon mandibulaire interne revient à la partie ventrale du protracteur hyoïdien qui fonctionne exactement comme le protracteur du barbillon mandibulaire externe (Fig. 9B, flèches blanches). Le protracteur hyoïdien contribue, donc, aussi à la protraction du barbillon mandibulaire externe en synergie avec le protracteur du barbillon mandibulaire externe.

**Dépression du barbillon mandibulaire interne.** La contraction du dépresseur interni mandibularis tentaculi provoque la dépression de ce barbillon, à cause de son insertion ventro-mésiale sur la partie mobile du cartilage associé à celui-ci (Fig. 9C).

**Dépression du barbillon mandibulaire externe.** L’abaissement du barbillon mandibulaire externe se réalise comme celle de l’interne, grâce à un muscle comparable, le dépresseur externi mandibularis tentaculi.

## Conclusions générales

Le fonctionnement de la bouche, du suspensorium, de l'arc hyoïdien et de la série operculaire chez les *Chrysichthys*, ainsi que chez autres poissons-chats généralisés, comme les Pimelodidae et les Bagridae, ou chez les archaïques Diplomystidae, ressemble au fonctionnement typique des téléostéens. En ce qui concerne le système palatino-maxillaire des *Chrysichthys*, il est plutôt archaïque que généralisé et évolutivement situé entre celui des archaïques *Diplomystes* et ceux de la grande majorité des poissons-chats. En fait, tels que les *Diplomystes*, les *Chrysichthys* possèdent un extenseur tentaculi non subdivisé en faisceaux. Chez la grande majorité des poissons-chats ce muscle est différencié en faisceaux normalement associés à différentes fonctions (GOSLINE, 1975). Comme les *Diplomystes*, les *Chrysichthys* ne possèdent pas de rétracteur tentaculi, alors qu'une grande partie des Siluriformes en ont un (ALEXANDER, 1965). Cependant, contrairement aux *Diplomystes*, les *Chrysichthys* présentent déjà une certaine liberté du système palatino-maxillaire par rapport aux mouvements de la bouche, mais ce découplage n'est pas complet comme chez la grande majorité des poissons-chats (GOSLINE, 1975).

Le fonctionnement des structures associées aux barbillons mandibulaires des *Chrysichthys* – chez qui une étroite relation entre la mandibule, des petits cartilages, et un nombre considérable de petits muscles assure une grande mobilité de ces barbillons – paraît représentatif de la grande majorité des poissons-chats.

Ainsi, il semble que la morphologie fonctionnelle des structures céphaliques liées à la prise de nourriture chez les *Chrysichthys* soit fort proche du patron basique pour les Siluriformes. Cette étude pourra, donc, aider à mieux comprendre la biologie des poissons-chats, et, nous l'espérons, être utile à de futures études anatomiques, morpho-fonctionnelles, écologiques, éthologiques et phylogénétiques sur ces poissons.

## REMERCIEMENTS

Nous exprimons notre gratitude au Dr. Teugels (Musée de l'Afrique Centrale de Tervuren) pour nous avoir confié une grande partie du matériel biologique utilisé dans ce travail et aussi pour ses conseils et ses opinions. Nous remercions aussi le Dr. Adriaens et le Prof. Dr. Verraes (Université de Gand), le Prof. Dr. Gayet (Université de Lyon), le Prof. Dr. Vandewalle et E. Parmentier (Université de Liège), C. Oliveira (Universidade de Aveiro) et le Dr. Taverne (Université Libre de Bruxelles) pour toute leur aide et pour leurs discussions sur les poissons-chats.

## REFERENCES

- ADRIAENS, D. & W. VERRAES (1994). On the functional significance of the loss of the interhyal during ontogeny in *Clarias gariepinus* (Burchell, 1822) (Teleostei: Siluridae). *Belg. J. Zool.*, 124: 139-155.
- ADRIAENS, D. & W. VERRAES (1997a). Ontogeny of the maxillary barbel muscles in *Clarias gariepinus* (Siluroidei: Clariidae), with some notes on the palatine-maxillary mechanism. *J. Zool. Lond.*, 241: 117-133.
- ADRIAENS, D. & W. VERRAES (1997b). Ontogeny of the suspensorial and opercular muscles in *Clarias gariepinus* (Siluroidei: Clariidae), and the consequences for respiratory movements. *Neth. J. Zool.*, 47: 1-29.
- ADRIAENS, D. & W. VERRAES (1997c). Ontogeny of the hyoid and intermandibular musculature in *Clarias gariepinus*, an African catfish (Burchell, 1822) (Siluroidei: Clariidae). *Zool. J. Linn. Soc.*, 121: 105-128.
- ADRIAENS, D. & W. VERRAES (1998). Ontogeny of the Osteocranium in the African Catfish, *Clarias gariepinus* Burchell (1822) (Siluriformes: Clariidae): ossification sequence as a response to functional demands. *J. Morphol.*, 235: 183-237.
- AERTS, P. (1991). Hyoid morphology and movements relative to abducting forces during feeding in *Astatotilapia elegans* (Teleostei: Cichlidae). *J. Morphol.*, 208: 323-345.
- AERTS, P. & W. VERRAES (1984). Theoretical analysis of a planar bar system in the teleostean skull: the use of mathematics in biomechanics. *Ann. Soc. R. Zool. Belg.*, 114: 273-290.
- ALEXANDER, R.McN. (1965). Structure and function in catfish. *J. Zool. Lond.*, 148: 88-152.
- ALEXANDER, R.McN. (1970). Mechanics of the feeding action of various teleost fishes. *J. Zool. Lond.*, 162: 145-156.
- ANKER, G.Ch. (1974). Morphology and kinematics of the head of the stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. *Trans. Zool. Soc. Lond.*, 32: 311-416.
- ARRATIA, G. (1987). Description of the primitive family Diplomystidae (Siluriformes, Teleostei, Pisces): morphology, taxonomy and phylogenetic implications. *Bonn. Zool. Monogr.*, 24: 1-120.
- ARRATIA, G. (1990). Development and diversity of the suspensorium of trichomycterids and comparison with loricarioids (Teleostei: Siluriformes). *J. Morphol.*, 205: 193-218.
- ARRATIA, G. (1992). Development and variation of the suspensorium of primitive catfishes (Teleostei: Ostariophysi) and their phylogenetic relationships. *Bonn. Zool. Monogr.*, 32: 1-148.
- ARRATIA, G., A. CHANG, S. MENUMARQUE & G. ROJAS (1978). About *Bullockia* n. gen. and *Trichomycterus mendozensis* n. sp.: and revision of the family Trichomycteridae (Pisces, Siluriformes). *Stud. Neotrop. Fauna & Envir.*, 13: 157-194.
- ARRATIA, G. & S. MENUMARQUE (1981). Revision of the Freshwater catfishes of the genus *Hatcheria* (Siluriformes, Trichomycteridae) with commentaries on ecology and biogeography. *Zool. Anz.*, 207: 88-111.
- ARRATIA, G. & S. MENUMARQUE (1984). New catfishes of the genus *Trichomycterus* from the high Andes of South America (Pisces, Siluriformes) with remarks on distribution and ecology. *Zool. Jb. Syst.*, 111: 493-520.
- BALLINTJN, C.M. (1969a). Functional anatomy and movement coordination of the respiratory pump of the carp (*Cyprinus carpio* L.). *J. Exp. Biol.*, 50: 547-567.

- BALLINTJN, C.M. (1969b). Muscle coordination of the respiratory pump of the carp (*Cyprinus carpio* L.). *J. Exp. Biol.*, 50: 569-591.
- BALLINTJN, C.M. (1969c). Movement pattern and efficiency of the respiratory pump of the carp (*Cyprinus carpio* L.). *J. Exp. Biol.*, 50: 593-613.
- BENJAMIN, M. (1990). The cranial cartilages of teleosts and their classification. *J. Anat.*, 169: 153-172.
- BORNBUSCH, A.H. (1991a). Redescription and classification of the siluroid catfish *Apodoglanis furnessi* Fowler (Siluriformes: Siluridae), with diagnoses of three intrafamilial siluroid subgroups. *Copeia*, 4: 1070-1084.
- BORNBUSCH, A.H. (1991b). Monophyly of the catfish family Siluridae (Teleostei: Siluriformes), with a critique of previous hypotheses of the family's relationships. *Zool. J. Linnean Soc.*, 101: 105-120.
- CHARDON, M. (1968). Anatomie comparée de l'appareil de Weber et des structures connexes chez les Siluriformes. *Ann. Mus. R. Afr. Centr.*, 169: 1-273.
- DAGET, J. (1964). Le crâne des Téléostéens. *Mémo. Mus. Nat. Hist. Nat. Sér A 31*: 163-341.
- DATTA MUNSHI, J.S. (1960). The cranial muscles of some freshwater teleosts. *Indian J. Zootomy*, 1: 59-134.
- DATTA MUNSHI, J.S. & B.R. SINGH (1967). The cranial muscles and natural mechanism of opening and closing of mouth in two Indian major carps. *Zool. Anz.*, 178: 49-60.
- DE BEER, G.R. (1937). The development of the vertebrate skull. Clarendon Press, Oxford (552 pp).
- DECLEYSRE, D., P. AERTS & W. VERRAES (1990). On the functional significance of the dorsal part of the  $A_w$  muscle in *Pomatoschistus lozanoi* (Teleostei: Gobiidae). *Belg. J. Zool.*, 120: 209-213.
- DE LA HOZ, E. & R. ALDUNATE (1994). El sistema hioideo-mandibular de *Cheirodon* (Ostariophysi, Characidae): una innovación funcional. *Ann. Mus. Hist. Nat. Valparaíso*, 22: 83-90.
- DE VOS, L. (1995). A systematic revision of the African Schilbeidae (Teleostei: Siluriformes). *Ann. Mus. R. Afr. Centr.*, 271 (414 pp).
- DIOGO, R. & M. CHARDON (1998). Morphofunctional and comparative analysis of the suspensorium in catfish. *Proc. 5 Benelux Congr. Zool.*: 61.
- DIOGO, R. & M. CHARDON (1999). Apparition of a new motor system by uncoupling: the palatine-maxillary system of catfish. *Proc. 15 Lomoram Meet.*: 34.
- DIOGO, R. & M. CHARDON (in press). Homologies between different adductor mandibulae sections of teleostean fishes, with a special regard to catfishes (Teleostei: Siluriformes). *J. Morphol.*.
- DIOGO, R., P. VANDEWALLE & M. CHARDON (in press). Morphological description of the cephalic region of *Bagrus docmac*, with a reflection on Bagridae (Teleostei: Siluriformes) autapomorphies. *Neth. J. Zool.*
- EATON, T.H. (1935). Evolution of the upper jaw mechanism in teleost fishes. *J. Morphol.*, 58: 157-172.
- EATON, T.H. (1948). Form and function in the head of the channel catfish, *Ictalurus lacustris punctatus*. *J. Morphol.*, 83: 181-194.
- ELSHOUD, G.C.A. (1978). Respiration in the tree-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L.: an electro-myographic approach. *Neth. J. Zool.*, 28: 524-544.
- FAGADE, S.O. (1980). The morphology of the otoliths of the Bagrid catfish, *Chrysichthys nigrodigitatus* (Lacépède) and their use in age determination. *Hydrobiologia*, 71: 209-215.
- GAUBA, R.K. (1966). Studies in the osteology of Indian sisorid catfishes: II. The skull of *Glyptothorax cavia*. *Copeia*, 4: 802-810.
- GAUBA, R.K. (1970). On the cranial osteology of two Indian catfishes of the genus *Laguvia*. *Zool. Anz.*, 185: 55-67.
- GHIOT, F. (1978). The barbel movements of three South American pimelodid catfishes. *Zool. Anz.*, 200: 395-401.
- GHIOT, F. & N. BOUCHEZ (1980). The central rod of the barbels of a South American catfish, *Pimelodus clarias*. *Copeia*, 1980: 908-909.
- GHIOT, F., P. VANDEWALLE & M. CHARDON (1984). Comparaison anatomique et fonctionnelle des muscles et des ligaments en rapport avec les barbillons chez deux familles apparentées de poissons Siluriformes Bagroidei. *Ann. Soc. R. Zool. Belg.*, 114: 261-272.
- GIJSEN, L. & M. CHARDON (1976). Muscles et ligaments céphaliques, splanchnocrâne et quelques possibilités de mouvements dans la tête d'*Hoplerythrinus unitaenatus* (Spix) (Teleostei, Ostariophysi, Characoidei). *Am. Sc. Nat. Zool. Paris*, 18: 251-274.
- GOSLINE, W.A. (1975). The palatine-maxillary mechanism in catfishes with comments on the evolution and zoogeography of modern siluroids. *Occ. Pap. Calif. Acad. Sci.*, 120: 1-31.
- HARRY, R.R. (1953). A contribution to the classification of the family Amphiliidae with descriptions of collections from Cameroon. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, 47: 178-232.
- HOEDEMAN, J.J. (1960a). Studies on callichthyid fishes: 4. Development of the skull in *Callichthys* and *Hoplosternum* (1) (Pisces: Siluriformes). *Bull. Aquat. Biol.*, 1: 73-84.
- HOEDEMAN, J.J. (1960b). Studies on callichthyid fishes: 5. Development of the skull in *Callichthys* and *Hoplosternum* (2) (Pisces: Siluriformes). *Bull. Aquat. Biol.*, 2: 21-36.
- HOWES, G.J. (1983a). Problems in catfish anatomy and phylogeny exemplified by the Neotropical Hypophthalmidae (Teleostei. Siluroidei). *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Zool.)*, 45: 1-39.
- HOWES, G.J. (1983b). The cranial muscles of the loriciarioid catfishes, their homologies and value as taxonomic characters. *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Zool.)*, 45: 309-345.
- HOWES, G.J. (1985). The phylogenetic relationships of the electric family Malapteruridae (Teleostei. Siluroidei). *J. Nat. Hist.*, 19: 37-67.
- HOWES, G.J. & G.G. TEUGELS (1989). Observations and homology of the pterygoid bones in *Corydoras paleatus* and some other catfishes. *J. Zool. Lond.*, 219: 441-456.
- HUNT VON HERBING, I., T. MIYAKE, B.K. HALL & R.G. BOUTILIER (1996). Ontogeny of feeding and respiration in larval Atlantic cod *Gadus morhua* (Teleostei, Gadiformes): I. Function. *J. Morphol.*, 227: 37-50.
- JAYARAM, K.C. (1966). Contributions to study of the fishes of the family Bagridae. 2. A systematic account of the African genera with a new classification of the family. *Bull. Inst. Fond. Afr. Noire*, 28: 1064-1139.



- JAYARAM, K.C. (1971). Contributions to study of the bagrid fishes. 6. The skeleton of *Rita gogra* (Sykes). *J. Zool. Soc. India*, 22: 117-145.
- JAYARAM, K.C. & R. SINGH (1984). Bagrid fishes. 16. The skull of *Chrysichthys auratus* (Pisces, Bagridae). *Rev. Zool. Afr.*, 98: 606-626.
- KAMRIN, R.P. & M. SINGER (1953). Influence of sensory neurons isolated from central nervous system on maintenance of taste buds and regeneration of barbels in the catfish, *Ameiurus nebulosus*. *Am. J. Physiol.*, 174: 146-148.
- KAMRIN, R.P. & M. SINGER (1955). The influence of the nerve regeneration and maintenance of the barbel of catfish, *Ameiurus nebulosus*. *J. Morphol.*, 96: 1973-1988.
- KINDRED, J. (1919). The skull of *Ameiurus*. *Biol. Monogr.*, 5: 1-120.
- LANDACRE, F.L. (1910). On the place of origin and method of distribution of taste buds in *Ameiurus melas*. *J. Comp. Neurol. Psychol.*, 17: 1-66.
- LAUDER, G.V., JR. (1981). Intraspecific functional repertoires in the feeding mechanism of the characoid fishes *Lebiasina*, *Hoplias* and *Chalceus*. *Copeia*, 1: 154-168.
- LAUDER, G.V., JR. & K.F. LIEM (1980). The feeding mechanism and cephalic myology of *Salvelinus fontinalis*. Form, function, and evolutionary significance. In: *Charr, salmonid fishes of the genus Salvelinus*. BALON, E.K. & W. JUNK (Eds). The Netherlands, Leiden: 365-390.
- LAUDER, G.V., JR. & K.F. LIEM (1983). The Evolution and Interrelationships of the Actinopterygian Fishes. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 150: 95-197.
- LIEM, K.F. (1984). The muscular basis of aquatic and aerial ventilation in the air-breathing teleost fish *Channa*. *J. Exp. Biol.*, 113: 1-18.
- LIEM, K.F. (1991). A functional approach to the development of the head of teleosts: implications on the constructional morphology and constrains. In: *Constructional Morphology and Constraints*. SCHMIDT-KITTLER, N & K. VOGEL (Eds.). Springer-Verlag, Berlin: 231-249.
- LUNDBERG, J.G & A. MCDADE (1986). On the South American catfish *Brachyrhamdia imitator* Myers (Siluriformes, Pimelodidae), with phylogenetic evidence for a large intrafamilial lineage. *Notulae Nat.*, 463: 1-24.
- MCMURRICH, J.P. (1884). On the osteology of *Amiurus catus* (L.) Gill. *Zool. Anz.*, 168: 296-299.
- MO, T. (1991). Anatomy, relationships and systematics of the Bagridae (Teleostei: Siluroidei) with a hypothesis of siluroid phylogeny. *Theses Zoologicae*, 17: 1-216.
- OSSE, J.W.M. (1969). Functional morphology of the head of the perch (*Perca fluviatilis* L.): an electro-myographic study. *Neth. J. Zool.*, 19: 289-392.
- OTTEN, E. (1982). The development of a mouth-opening mechanism in a generalized *Haplochromis* species: *H. elegans* Trewavas 1933 (Pisces: Cichlidae). *Neth. J. Zool.*, 32: 31-48.
- REGAN, C.T. (1911). The classification of the teleostean fishes of the order Ostariophysi – 2. Siluroidea. *Ann. & Mag. Nat. Hist.*, 8: 553-577.
- SCHAEFER, S.A. & G.V. LAUDER (1986). Historical transformation of functional design: evolutionary morphology of feeding mechanisms in loricarioid catfishes. *Syst. Zool.*, 35: 489-508.
- SCHAEFER, S.A. & G.V. LAUDER (1996). Testing historical hypotheses of morphological change: biomechanical decoupling in loricarioid catfishes. *Evolution*, 50: 1661-1675.
- SINGH, B.R. (1967). Movements of barbels in some siluroid fishes. *Zool. Anz.*, 178: 402-412.
- SINGH, B.R. & J.S. DATTA MUNSHI (1968). The jaw muscles and their mode of working in two siluroid fishes. *Zool. Anz.*, 181: 356-370.
- TAKAHASI, N. (1925). On the homology of the cranial muscles of the cypriniform fishes. *J. Morphol.*, 40: 1-109.
- TAYLOR, W.R. & G.C. VAN DYKE (1985). Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. *Cybiurn*, 9: 107-119.
- TEUGELS, G.G. (1996). Taxonomy, phylogeny and biogeography of catfishes (Ostariophysi, Siluroidei): an overview. *Aquat. Living Resour.*, 9: 9-34.
- VANDEWALLE, P., P. BRUNIN & M. CHARDON (1986). Functional approach to the morphology of the buccal region of *Cteniloricaria platystoma* (Günther) (Pisces, Ostariophysi, Loricariidae) with respect to a peculiar respiration. *Zool. Anz.*, 217: 363-373.
- VANDEWALLE, P., P. SAINTIN & M. CHARDON (1995). Structures and movements of the buccal and pharyngeal jaws in relation to feeding in *Diplodus sargus*. *J. Fish Biol.*, 46: 623-656.
- VERRAES, W. (1977). Postembryonic ontogeny and functional anatomy of the ligamentum mandibulo-hyoidem and the ligamentum interoperculo-mandibulare, with notes on the opercular bones and some other cranial elements in *Salmo gairdneri* Richardson, 1836 (Teleostei: Salmonidae). *J. Morphol.*, 151: 111-119.
- WAINWRIGHT, P.C. & R.G. TURINGAN (1993). Coupled versus uncoupled functional systems: motor plasticity in the queen triggerfish *Balistes vetula*. *J. Exp. Biol.*, 180: 209-227.
- WINTERBOTTOM, R. (1974). A descriptive synonymy of the striated muscles of the Teleostei. *Proc. Acad. Nat. Sci. (Phil.)*, 125: 225-317.

Received: April 15, 1999

Accepted: July 5, 1999