Éthologie Téléostéens marins côtiers

LA PRÉDATION CHEZ UN TÉLÉOSTEEN OPPORTUNISTE DE LA ZONE DE BATTEMENT DES MARÉES : POMATOSCHISTUS MINUTUS (GOBIIDAE). SES ADAPTATIONS : POINTS DE VUE ANATOMIQUES ET HISTOLOGIQUES. POURRAIT-IL ÊTRE UN MODÈLE ÉCOLOGIQUE ?

par

Jacques BOUCHARD

& Christiane BOUCHARD-MADRELLE

L'analyse concerne des spécimens prélevés dans la zone de battement des marées sur des plages sableuses essentiellement lithoclastiques et notoirement pauvres en sédiments vaseux organoclastiques, de prime abord orientées face au large. Mais le « gobie des sables » supporte des eaux plus ou moins polluées.

Pourquoi s'intéresser particulièrement à ce petit Téléostéen ? Il est fréquent et vorace. Le contenu du tube digestif est généralement abondant et diversifié. Il n'est pas rare

L'abondante nourriture ingérée permet de souligner quelques particularités pharyngo-œsophagiennes ou plusieurs dépendent de l'alimentation de ce poisson qui engouffre ses proies sans broyer à proprement parler.

L'analyse musculo-squelettique puis la structure des éléments du tube digestif conduisent à des observations originales.

Compte tenu de sa taille moyenne, la dissection du tube digestif est relativement facile et permet de préciser les proies ingérées puis l'histologie de l'animal.

Le segment intestinal antérieur, ou œsophage, est seulement un organe de transit, très muqueux et musculeux, sans fonction digestive évidente.

 $^{1. \} Rue \ Saint \ Nicolas, 91940 \ Gometz-le-Chatel \ (bouchard-madrelle@dbmail.com).$

L'analyse histologique souligne ce que montre la dissection de cette espèce de petite taille : l'abondance musculaire céphalique est sans équivoque.

Les cellules intestinales des deux segments suivants ont des structures très différentes. Celles de l'intestin moyen, à bordure en brosse, montrent une forte basophilie cytoplasmique au pôle apical (ARNs abondants). En revanche, celles de l'intestin terminal, ou rectal, réputé seulement osmorégulateur, sont extrêmement riches en vacuoles dont la colorabilité, au sein d'une même cellule, varie fortement suivant leur position par rapport à la basale. Nous soulignons l'intense activité d'absorption, d'endocytose, de ce segment qui, sans nul doute, pourrait faire l'objet de tests comparatifs par rapport à l'intestin moyen ; tests cytologiques et biochimiques.

Ce gobie est un matériel où le TD n'est pas le seul organe appelant l'analyse histologique compte tenu des conditions écologiques diverses nuancées.

L'analyse de l'ovaire pourrait donner des informations dépendant des conditions écologiques, compte tenu de ce que l'on sait de la vitellogénèse et des fonctions des cellules folliculeuses.

L'histologie du tube digestif souligne quelques particularités des segments successifs du tube. Cela conduit à des observations pharyngo-œsophagiennes dont dépend la voracité de ce petit poisson.

La structure du segment intestinal peut être surprenante et la technique de capture des proies n'est pas vraiment simple, ce qui implique des questions de nature diverse. L'analyse du fonctionnement des segments successifs du tube digestif conduit à des observations originales assez étonnantes.

Mots-clés : *Pomatoschistus minutus* - Gobiidae - Eaux mésohalines - Alimentation - Tube digestif - Histologie.

Predator behaviour and digestion steps by an opportunistic fish living in the intertidal zone, *Pomatoschistus minutus* (Gobiidae)

Pomatoschistus minutus (Pallas, 1770) is a well-known species of fish living in brackish waters of mid-littoral sandy pools. It is an 'opportunist': its prey can vary in relation to local alimentary resources. This species also lives in estuaries, but the present work concerns only marine individuals.

Pomatoschistus minutus is difficult to distinguish from *P. microps* (Krøyer, 1838). However, some authors have shown that there is no strong difference between the alimentary preferences of these two species.

Analyses of gut contents allowed us to make some original observations.

Histological observations on the buccopharyngeal anatomy made it possible to interpret the remarkable swallowing and biting technique of *Pomatoschistus* species.

The middle intestine shows epithelial cells containing abundant basophilic material, which is located just under the brush border. It is here that the real beginning of digestion occurs.

In contrast to this segment, groups of epithelial cells of the terminal intestine, often considered to have only an osmoregulation function, show diverse vacuoles, suggesting complex endocytosis. Cytological and biochemical tests could be useful depending on ecological conditions after storage of digestive products. Moreover, it seems that the study of hepatic cells, ovarian and accessory cells could result in some new cytological and chemical observations depending on alimentary conditions.

Keywords: Pomatoschistus minutes, Gobiidae, Digestive tract, Histology, Brackish water.

Introduction

Nous avons cherché, d'année en année, à cerner les multiples aspects du comportement de poissons rencontrés en marées et à souligner des caractères anatomiques favorables à leur localisation et à leurs adaptations physiologiques, naturelles ou non ; cela dans des milieux faciles d'accès, mais peuplés d'espèces animales très diverses. C'était un travail préparatoire, de documentation méthodique, entrepris un peu partout sur notre littoral, en particulier pour encadrer une série de stages de biologie marine (effectués en Manche). Écologique, cette étude n'a jamais fait l'objet de publications scientifiques, mais seulement, lors du cursus universitaire, de mises au point internes à but pédagogique.

Surpris dès l'abord par l'abondance du gobie des sables ou gobie buhotte, Pomatoschistus minutus (Téléostéens, Gobiidés, Pallas 1770) et la complexité effective de ses relations avec la vaste faune de son biotope – par ailleurs bien connu –, il convenait d'analyser, dans un premier temps, l'essentiel du contenu du tube digestif des exemplaires récoltés à la côte, en pêche à pied. Ce sont des données de base constituant les étapes de cette réflexion. La voracité de ce petit « poisson » est remarquable puisqu'il peut même avaler certains de ses congénères. Cette voracité pouvait apparaître disproportionnée : il fallait déterminer les mécanismes a priori originaux. Ce Téléostéen est un carnivore commun cryptobenthique des fonds essentiellement sableux des hauts niveaux marins du médiolittoral (zones méso- et polyhalines). En fait, divers auteurs ont décrit des contenus « stomacaux » de deux espèces, P. minutus d'une part et, d'autre part, P. microps pêchés en estuaires où les conditions écologiques sont a priori différentes. Nombre de spécialistes des gobies, en France mais plutôt au Portugal, s'intéressent à des individus qui vivent dans des biotopes non seulement peu salés, mais chargés en sédiments pélitiques, organoclastiques et plus ou moins pollués de manière diverse. Or, en définitive, la présente étude concerne seulement des individus vivant face au large dans des zones a priori relativement propres où l'on fait abstraction de facteurs de pollution notables. Les relevés représentent un préalable nécessaire qui permet de repérer dans quelle mesure cela peut être rapproché des travaux de ces équipes de spécialistes internationaux dont les analyses chiffrées apparaissent incontournables. Ceci pour établir précisément des bases pour une analyse secondaire du tube digestif.

Histologistes, nous avons analysé la structure et le fonctionnement du tube digestif de ce Téléostéen aux mœurs remarquables (bien que discrètes...). Cela nécessitait, d'abord, une prise en compte des conditions « mécaniques » de son alimentation.

Ainsi, dans une première étape, nous avons cherché à déterminer la situation écologique et comportementale de *P. minutus*, donc les adaptations anatomiques essentielles qui conditionnent le mode de capture des proies par ce Téléostéen *a priori* assez « insignifiant ».

Il est pourtant remarquable comme on peut s'en rendre compte par le seul examen de détails morphologiques ; d'emblée, on constate que les gobies sont pourvus

de récepteurs sensoriels surabondants au niveau céphalique ; cela est souligné par M.L. BAUCHOT qui se réfère à BATH (BAUCHOT & PRAS, 1980). Certes, ils peuvent être plus ou moins développés chez de nombreux Téléostéens, en particulier cavernicoles, bathy-pélagiques ou bathy-benthiques (soulignons une référence originale correspondant au cas caricatural des *Hoplostetus*, pédagogiquement exceptionnels - J. BOUCHARD, non encore publ.). Et, par ailleurs, le développement de la pseudo-« ventouse » pelvienne – façon piquet d'arbalète... – est bien connu lors de la posture d'attaque ; pourtant, elle reste mineure.

Le cadre anatomique du système alimentaire sera complété par les analyses histologiques : il s'agira d'abord et surtout d'histologie topographique indispensable pour comprendre l'anatomie fonctionnelle de cette petite espèce.

Et finalement, l'étude histologique du tube digestif de *P. minutus* nous a conduits à constater des différences d'activité très remarquables entre les cellules épithéliales des segments successifs du tractus – ce qui n'est pas *a priori* surprenant – mais il est apparu que le segment « rectal », négligé par certains, méritait une analyse détaillée.

L'ensemble permet de souligner l'originalité comportementale de l'espèce.

De plus, les différents aspects de l'analyse entraînent quelques remarques qui permettent de suggérer une étude comparative éventuelle qui tiendrait compte des conditions de vie, donc de milieu, des populations de gobies, espèces euryhalines ; lesquelles sont très exposées aux perturbations anthropiques qui concernent les eaux d'un estuaire, mais qui peuvent aussi concerner l'estran. On sait, en outre, que chez divers Téléostéens, ces conditions peuvent affecter fortement le fonctionnement des cellules hépatiques et l'équilibre de croissance des cellules ovariennes ; mais, quant à lui, l'intestin ne paraît pas susciter l'attention, bien qu'il soit en contact immédiat avec des contaminants, alors que le foie comme l'ovaire sont logiquement des cibles secondaires.

Il faut insister sur le fait que, parmi d'autres critères, l'histologie est une forme de biomarqueur, au même titre que les marqueurs biochimiques les plus modernes (LAGADIC *et al.*, 1997). Les observations de base que nous présentons pourraient être éventuellement mises à profit dans le cadre de contrôles écotoxicologiques. Le gobie buhotte *P. minutus*, espèce très commune le long des côtes, serait, à nos yeux, considéré comme une espèce indicatrice ou sentinelle selon la terminologie actuelle (RIVIÈRE, 1993).

Des principes concernant le matériel et les méthodes

La répartition à la côte de *P. minutus* nous a initialement conduits à effectuer des relevés en divers sites de la Manche et de l'Atlantique entre Cabourg/Luc-sur-Mer (Calvados) et Le Croisic-Piriac (Loire atlantique). Pêches à pied, portant sur plusieurs années d'avril à mai. Une vingtaine de ces relevés est ici l'objet d'estimations portant sur les biotopes essentiellement sableux.

Dans le Finistère Nord, nous avons particulièrement étudié les abords immédiats de Roscoff – site dont la qualité de l'eau a été évaluée il y a quelques années (CLAISSE & BELAIEFF, 2000) –, ainsi que les Côtes d'Armor, vers la pointe Nord-Est de la baie de Saint-Brieuc (du Val André au cap Fréhel, en passant par Pléneuf, le voisinage du cap d'Erquy et Le Guen) qui offrent des milieux particulièrement remarquables. Face à la pleine mer et prospectés d'année en année, ces sites sableux établis sur substratum granitique ou gréseux concernent des biotopes qui paraissent être encore d'une qualité faunistique notable.

Parmi la dizaine d'espèces de Téléostéens côtiers observés, *P. minutus* est sans doute le plus euryhalin et le plus commun. En morte-eau, il supporte une concentration pouvant être inférieure à 20 g/L dans les arrivées d'eau partiellement phréatiques, et une salinité plus forte, entre 30 g/L et 35 g/L en vive-eau, de façon transitoire (relevés à but pédagogique, effectués avec nos stagiaires et non publiés en dehors de notre milieu universitaire).

L'appareil digestif des Gobiidés se réduit à un tube assez long (échelles de la Figure 1) sans véritable estomac ni annexes pyloriques.

Une analyse du contenu du tube digestif porte sur 61 individus du genre *Pomatoschistus* de 40 à 50 millimètres récoltés à Roscoff et 24 individus des Côtes d'Armor, en avril, en pêche à pied. Nous considérerons aussi le cas de quelques individus chalutés juste en amont du barrage de la Rance. L'ensemble permettra de faire de simples remarques sur des conditions locales par rapport au corpus des résultats accumulés par les spécialistes des estuaires, résultats qui portent sur des centaines, voire parfois plus d'un millier d'individus (cf. discussion).

L'histologie du tube digestif – au sens strict – a été étudiée sur des *P. minutus* récoltés à Roscoff, fixés et analysés *in toto*.

Il est encore nécessaire de préciser les techniques classiques employées pour l'analyse histologique.

Pour ce texte, les échantillons entiers ont été fixés dans le mélange de Bouin. Après 5 minutes il faut pratiquer une incision latéro-ventrale dans l'abdomen pour faciliter la pénétration du fixateur. La fixation complète doit être poursuivie pendant au moins 48 heures.

Déshydratés ensuite dans l'alcool éthylique de plus en plus concentré (durée totale environ 3 heures) et finalement dans le butanol (sans limitation de durée) les animaux sont imprégnés par le toluène qui, en moins de deux heures, les rend plus ou moins translucides et souligne l'accumulation de la nourriture dans le tube digestif. Ils sont alors inclus dans la paraffine à 60°C avant d'être débités en coupes parasagittales de 7 microns montées en demi-série ou en série. Cela pour comprendre avec précision la disposition et la structure spatiale des organes. Séchées et déparaffinées, les coupes sont alors collodionnées (collodion à 1 % dans le mélange 50/50, éthanol absolu-éther 5 minutes) pour éviter des décollements ultérieurs. Ces détails sont essentiellement classiques.

D'autres coupes, transversales cette fois, permettent une autre approche en histologie topographique. Fort complexes, nous en avons choisi deux qui seront seulement présentées en annexes, dans un hors-texte iconographique, afin de préciser quelques détails éventuellement utiles pour le lecteur.

Principale coloration employée, adaptée à ce matériel marin : méthode trichromique, variante de Masson. Elle s'effectue en employant la laque d'hématoxyline Geigy (selon la technique de Regaud) suivie d'une différentiation dans l'éthanolpicrique (à saturation, ce qui, en quelques minutes, à 20°C, nous permet une différenciation rapide, estimée à l'œil) ; au microscope, après passage dans l'eau, les noyaux apparaissent en noir ou en brun-violacé intense, mais de plus, et c'est essentiel, la basophilie de certains cytoplasmes, due à l'abondance éventuelle d'ARN, est également repérable avec cette technique à l'hématoxyline de Regaud. Ensuite, coloration cytoplasmique de fond par le mélange érythrosine-orange G (proportions indifférentes ; 5 minutes).

Enfin, après lavage à l'eau des coupes, le bleu d'aniline employé à saturation dans l'eau, puis différencié (10 min) dans l'eau acétifiée à 1 %, permet une excellente coloration du conjonctif, du cartilage et de la substance osseuse (qui, étant peu abondante, se coupe fort bien dans les conditions décrites). Le montage définitif des coupes implique une déshydratation parfaite dans les alcools, avant le toluène et l'utilisation d'une résine (Eukitt - O. Kindler, Freibourg). Cette technique, laborieuse de prime abord, s'avère particulièrement démonstrative et ne présente aucune difficulté. Elle pourrait être effectuée automatiquement après étalonnage.

Secondairement, d'autres coupes, parvenues dans l'eau, peuvent être colorées en un seul temps avec une solution aqueuse très diluée de bleu de toluidine (ex. 1/1000; pH 5,6). Les noyaux ne sont pas colorés et la basophilie cytoplasmique est très bien mise en évidence. En outre, le bleu colore en rose-mauve certains mucus et la substance cartilagineuse (métachromasie) et en bleu intense la matière osseuse (des branchies par exemple ou du cleithrum, pôle fonctionnel des mâchoires). Cette technique demande moins de dix minutes. L'observation peut être faite directement, dans l'eau. Pour les conserver indéfiniment, on peut aussi inclure des coupes dans la résine comme indiqué plus haut – les solutions alcooliques faibles atténuent cependant les contrastes; il importe de déshydrater très rapidement.

L'Azan donne aussi de bons résultats (sur conseils pers. De R. BAUCHOT qui a bien voulu décrire pour nous diverses préparations).

Des comptages mitotiques sont possibles dans l'épithélium du tube digestif (moyennes estimées en pourcentages pour chaque segment ; sur trois coupes à chaque fois, les mitoses sont comptées sur la base d'environ mille cellules).

Les coupes ont été photographiées à l'ancienne, sur papier Fuji 200ASA; boîtier Nikon avec adaptateur trinoculaire pour microscope Carl Zeiss Iena.

Pour les dessins, dérivés de coupes secondairement calquées, nous utilisons des couleurs non conventionnelles mais qui nous paraissent être nécessaires et suffisantes.

Observations

1. Première étape logique pour l'observateur : quelques remarques nécessaires sur la composition du bol alimentaire des gobies *P. minutus* récoltés dans des flaques permanentes, même en morte-eau.

Roscoff (Finistère) ; flaques médiolittorales de la zone ouest, en bordure du chenal de l'Île Verte. Ce site est très riche en végétation et en faune vagile.

Outre des débris méconnaissables abondants dans l'intestin antérieur (pas d'estomac sensu stricto), on note la présence de grosses proies qui distendent fortement la paroi intestinale. Des poissons entiers. Les Amphipodes sont dominants (14 cas sur 61 Pomatoschistus sp.) : généralement Gammarus locusta (L., 1758) et rarement Bathyporeia (fouisseur). On repère aussi quelques Crangon vulgaris (F., 1758), Athanas nitescens (Leach, 1814) et Nebalia bipes (F., 1780). Pas de Mysidacés. Abondance de Copépodes chez un seul animal. Rares Néréidiens. Par ailleurs, Lanice conchilega (Pallas, 1766) n'est pas exceptionnel et, intact, il est facile à déterminer.

Dans le site Erquy-Fréhel (Côtes d'Armor), pointe du Guen et des Vallées, les flaques qui persistent à marée basse, pour des coefficients de 60 à 70, sont riches en végétation mais assez pauvres en faune vagile. Les *P. minutus* vivent généralement parmi les Algues assez clairsemées où ils récoltent des animaux de petite taille, depuis des Foraminifères (*Nonion*) ou des Copépodes, mais pas seulement. Tous (24 individus) ont consommé essentiellement des Copépodes épibiontes Harpacticidés (à pattes-mâchoires, mxp2, conformées en pinces) et, secondairement, des Peltidiidés (très aplatis). Pourtant, signalons quelques cas de capture de petits Sphéromiens et Idothéidés ou de larves Cypris de *Crangon*. Les Gammaridés sont rares, comme les Annélides (*Lanice* et Syllidiens).

Il faut souligner que certains individus, particulièrement voraces, en ratant parfois leur proie, ont englouti beaucoup de sable – problème rédhibitoire pour l'analyse histologique.

En résumé, dans ces eaux qui font directement face au large, soulignons la capture de proies appartenant à 15 taxons correspondant à des familles ou à des groupes plus larges encore. Ce qui correspond à 22 genres – ou espèces –, nombre supérieur aux comptages très précis des auteurs spécialistes d'estuaires (estuaire du Mondego, et du Tage) ou des flaques des marais (Mt St Michel) qui font seulement état de 6 à 11 types de taxons soit à un maximum observé correspondant à 17 espèces (SALGADO *et al.*, 2004). Et les genres ou espèces qu'ils ont indiqués sont rarement ceux que nous avons notés ici. Pour les gobies de notre étude, le « choix » des proies est un reflet adaptatif à la ressource locale analysée dans son ensemble... Nous insisterons sur ce point dans la discussion.

À titre indicatif, dans le bol des 6 animaux de la Rance, juste en amont du barrage, on distingue surtout des Amphipodes communs souvent volumineux et qui emplissent l'intestin moyen, ainsi que *Ampelisca brevica* (Lubbouck, 1857) et *Melita pellucida* (Sars, 1883), espèces fréquentes en estuaires (autre ex. : Pierre Noire en mer dans la baie de Morlaix).

2. Deuxième étape complexe : le mode de capture et d'ingestion de proies. Gobie dans son milieu.

Rappelons que les gobies se nourrissent dans des biotopes où l'agitation de l'eau est souvent considérable, et qu'ils sont pourvus d'une « ventouse » pelvienne qui facilite un peu leurs récoltes, même s'il s'agit seulement d'une sorte de stabilisateur. Il convient d'analyser avec précision les facteurs anatomiques de la tête et du « thorax » qui concourent à l'adaptation particulière de ces Téléostéens thoraciques et particulièrement aux *Pomatoschistus* que nous étudions en vives eaux.

Puis il conviendra de savoir dans quelle mesure la structure et le fonctionnement de l'épithélium digestif peuvent être directement dépendants du mode d'ingestion des proies. Où se fait la digestion et selon quelles modalités ?

Dans une approche bibliographique, rappelons que les étapes déterminantes du phénomène de prédation sont bien étudiées chez les Eutéléostéens Acanthomorphes. Toutefois, cela dépend d'un système squelettique particulièrement complexe et d'une musculature qui ne l'est pas moins, en particulier au niveau des branchies et de leur éventuelle dentition. Entrer dans les détails serait inadapté dans le cas de gobie. Mais il s'avère utile d'en faire état pour introduire et souligner certains points de l'analyse histologique ultérieure.

D'abord, il faut souligner l'existence de deux textes très importants, mais qui concernent les Téléostéens Pharyngognathes, ceux dont le système de fonctionnement dentaire branchial est le plus complexe. Le premier, de LIEM & GREENWOOD (1981), fait parfaitement découvrir l'étendue d'une telle complexité et celui de WAINWRIGHT (1989) permet de concevoir aussi clairement que possible cette situation. Mais il s'agissait d'espèces de bonne taille, permettant une analyse détaillée de la musculature : Embiotocidés, Odacidés, Scaridés, Haemulidés ou Labridés ; nos Gobiidés sont même plus petits que l'élégante girelle et à la dissection, nous ne sommes pas parvenus à des observations satisfaisantes ; il est même difficile de distinguer une dentition pharyngienne. Pour y voir clair, nous devons nous baser sur des Téléostéens fréquents et de plus grande taille, qui permettent de bien voir des dents, des cardes pharyngiennes, quand il y en a, tels le merlu ou le sébaste.

Aussi faut-il faire seulement un bref rappel ostéologique dans la Figure 1 du hors-texte, complété par la Figure 2 du hors-texte où l'on a donné, de la même façon, la position et l'orientation des groupes musculaires principaux. Choix arbitraire évoquant le sébaste et pour lequel nous n'avons représenté qu'une partie des muscles intervenant sur la mobilité de la mandibule sans tenir compte de la « joue », c'est-à-dire des muscles intervenant essentiellement sur la fermeture de la bouche (adducteurs du palato-ptérygo-carré, adducteurs de la mâchoire). Les simplifications sont dictées pour la clarté de nos documents.

Chez les Téléostéens, qu'il y ait ou non mastication pharyngienne, la prise de nourriture s'effectue en trois temps : la capture buccale, la séquestration buccale et la « déglutition » œsophagienne. Mais les mécanismes dépendent d'un jeu complexe musculo-squelettique nuancé selon la position systématique des espèces considérées.

Là où l'analyse et l'histologie se complètent, il est clair que ces éléments et leur fonctionnement sont bien difficiles à mettre en évidence et à disséquer chez *P. minutus* qui est une petite espèce. L'analyse histologique conduira à évaluer, dans la discussion, l'état du système chez le gobie tel qu'il apparaît en histologie.

Nos coupes histologiques de *Pomatoschistus*, parasagittales (Figures. 1, 1 bis et 1 ter) permettent seulement une approche concernant la topographie du système musculaire de capture, cette fois chez un Téléostéen. Les légendes de ces figures concernent les principaux éléments du système. On peut déjà souligner l'importance relative des muscles assurant l'ouverture de la bouche, génio-hyoïdiens, sterno-hyoïdiens et pharyngo-hyoïdiens et, par ailleurs, celle très remarquable des rétracteurs dorsaux de l'entrée de l'œsophage. Cela sera précisé dans la discussion. Soulignons seulement le fait que les éléments musculaires sont relativement complexes.

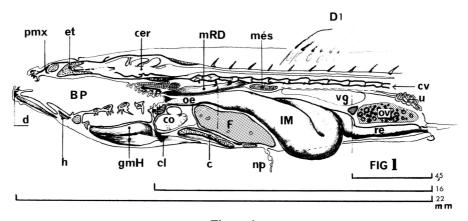


Figure 1

Dessin composite du tube digestif de *Pomatoschistus minutus* d'après dissections et coupes sériées (sagittale et para sagittales) ; localisation par rapport aux autres organes.

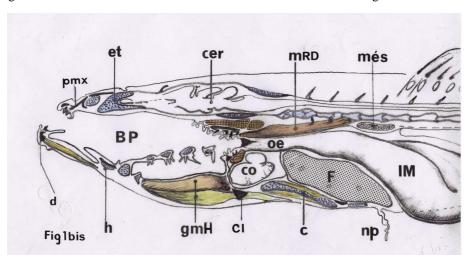
Vue d'ensemble : \mathbf{BP} , cavité bucco-pharyngienne ; \mathbf{c} , localisation de la ceinture pelvienne; \mathbf{cer} , cerveau ; \mathbf{cl} : pointe ventrale du cleithrum ; \mathbf{co} , cœur ; \mathbf{cv} , colonne vertébrale ; \mathbf{d} , dentaire ; $\mathbf{D1}$, localisation de la première dorsale ; \mathbf{et} , ethmoïde ; \mathbf{F} , foie ; \mathbf{gmH} , groupe musculaire hyoïdien, comprenant les muscles sterno-hyoïdiens insérés sur le cleithrum et l'hyoïde et les muscles pharyngo-hyoïdiens ; \mathbf{h} , hypohyal dans la « langue », juste en arrière du dentaire ; \mathbf{IM} , intestin moyen ; \mathbf{m} \mathbf{RD} , muscle Rétracteur Dorsal, pharyngo-vertébral, inséré du côté postérieur sur trois hém-apophyses ; $\mathbf{m\acute{e}s}$, coupe antérieure, très tangentielle de mésonéphros ; \mathbf{np} , nageoire pelvienne ; \mathbf{oe} , œsophage ; \mathbf{ov} , ovaire ; \mathbf{pmx} , pré maxillaire ; \mathbf{re} , rectum ; \mathbf{u} , uretère ; \mathbf{vg} , vessie gazeuse. Le petit triangle sombre, en avant de l'ovaire, correspond à la rate. Le pancréas, diffus, n'a pas été représenté.

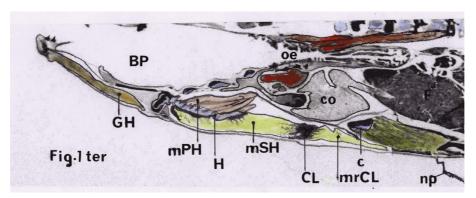
Alimentary canal and other organs of Pomatoschistus minutus.

Composite diagram showing location of intestine, based on dissection and histological sections of other organs. **BP**, bucco-pharynx; **c**, pelvic bone; **cer**, brain; **co**, heart; **cv**, spinal column; **d**, dental bone; **D1**, location of first dorsal fin; **et**, ethmoid; **F**, liver; **gmH**, hyomuscular group of muscles; **h**, hyoid; **IM**, midgut; **m**, pharyngeal-vertebral muscle; **més**, parasaggital section of mesonephros; **mRD**: dorsal retractor muscle; **np**: pelvic fin; **oe**: oesophagus; **ov**; ovary; **pmx**: premaxillary bone; **re**: rectum; **u**: ureter; **vg**, gas bladder; spleen corresponds to grey triangle just in front of ovary. Pancreas not drawn; see figs. 4 to 8 for details of gills and teeth.

D'autre part, deux coupes transversales présentées hors-texte (Figures 3 et 4 hors texte) permettent de montrer d'une autre manière ces éléments musculaires et l'implantation paradoxale de quelques petites dents pharyngiennes postérieures.

En bref, cette façon très brutale de « gober » ses proies, implique, chez le gobie une schématisation intéressante du fonctionnement du tube digestif lui-même.





Figures 1 bis et 1 ter

Images agrandies - Enlarged images

L'ensemble de capture, les muscles et les dents à l'entrée de l'œsophage, correspond aux segments postérieurs, pharyngo- et épibranchiaux des arcs branchiaux - non légendés -. La papille anale et les coupes de canaux sensoriels céphaliques latéraux n'ont pas été indiqués. Ajouts de la **Fig. 1 ter** qui passe par l'hyoïde : **H**, hyoîde ; **mPH** , muscles pharyngo-hyoîdiens ; **mrCL** muscle rétracteur du cleithrum ; **mSH**, muscles sterno-hyoïdiens. Les muscles pelviens sont ici très notables.

At the beginning of the oesophagus, "chewing" depends on muscles and teeth of the posterior pharyngeal-epibranchial arches. The anal papilla and sections of cephalic sensorial canals are not shown. Fig. 1 ter shows hyoid, mPH, pharyngeal hyoid muscles, mrCL, cleithrum retractor muscle and mSH, sternohyoid muscles. Note strong muscles of pelvic sucker.

3. Troisième étape : étude histologique du tractus digestif de *Pomatoschistus minutus*

Elle porte sur tous les segments à partir de la bouche.

Pour une présentation générale des coupes parasagittales, certaines d'entreelles, photographiées à faible grandissement et tirées sur papier en format A4, puis calquées. Nous en représentons seulement trois, particulièrement instructives en ce qui concerne le mode de capture. Les proportions des organes représentés sont étroitement respectées.

La figure 1 est une reconstitution composite destinée à localiser les segments du tube digestif par rapport aux autres organes de *P. minutus*. La moitié antérieure du poisson correspond à la réalité d'une coupe. À partir de l'œsophage, vers l'arrière, le tube a été figuré comme il apparaît à la dissection et un peu basculé ventralement pour souligner le relief, alors que le dessin des autres organes est ici une combinaison de plusieurs coupes voisines les unes des autres.

Le segment bucco-pharyngé

Analyse histologique du système musculo-squelettique

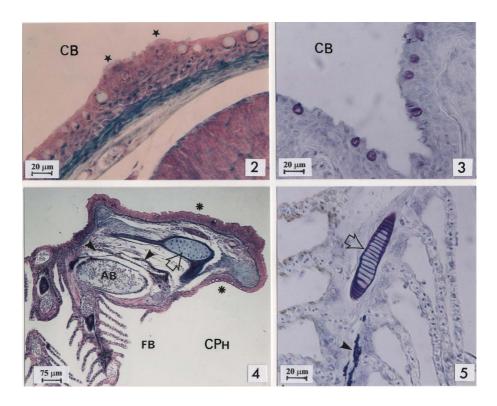
Sur les coupes, nous avons souligné l'importance des muscles permettant l'ouverture de la bouche (Figures 1 et 1 bis); le groupe des muscles pairs pharyngo-hyoïdiens et sterno-hyoïdiens est précisément légendé sur la Figure 1 ter où l'on repère clairement les faisceaux qui s'insèrent sur l'hyoïde. Accessoirement, on distingue aussi le muscle rétracteur inférieur du cleithrum dont parlent DIOGO & CHARDON (2000); il est indiqué sur le schéma de la Figure 1 et les Figures 1 bis et 1 ter, 2 du hors-texte où l'on voit qu'il prend appui, d'autre part, sur le squelette pelvien entièrement gainé de fibres musculaires denses (voir également Figure 4 du hors-texte). La puissance de l'ensemble explique la voracité de *Pomatoschistus*.

Et surtout, il est clair que des muscles permettant l'ouverture de l'œsophage apparaissent au contact des épi- et plus encore des pharyngo-branchiaux, muscles élévateurs du dernier arc branchial, mais qui sont beaucoup plus développés chez les Pharyngognathes – voir aussi coupe de la Figure 3. Mais ici, le muscle rétracteur dorsal (mRD des Figures 1 et 1 bis) joue un rôle prépondérant.

Analyse de la structure histologique de l'épithélium digestif

L'épithélium buccal, après coloration trichromique, pluristratifié, montre une forte activité mitotique, mais variable en divers points ; des comptages seraient sans intérêt pratique. Les cellules muqueuses sont nombreuses (Figure 2), disposées de manière irrégulière, mais leur mucus est fortement métachromatique en présence de bleu de toluidine (Figure 3). Il s'agit de muco-polysaccharides acides. Les branchies (Figures 4 et 5) sont en revanche dépourvues de cellules à mucus, sauf au bord dorsal (Figure 4, astérisques).

Après coloration trichromique, les composants anatomiques pharyngiens peuvent être détaillés chez *Pomatoschistus*. Outre les dents insérées sur les mâchoires et



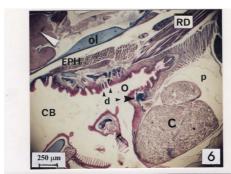
Figures 2, 3, 4, 5

- **Fig. 2.-** *P. minutus* ; coloration trichromique. **Structure de l'épithélium buccal**. **CB** : cavité buccale. Abondance de cellules muqueuses ; coupes tangentielles de deux bourgeons gustatifs -étoiles-.
- P. minutus, trichrome staining. **Histology of buccal epithelium**. Many goblet cells with mucus. Two taste buds (stars) among epithelial cover sheath. **CB**: oral cavity.
- Fig. 3.- *P. minutus* ; coloration au bleu de toluidine. Autre région de l'épithélium buccal. Cellules muqueuses très fortement colorées, métachromatiques.

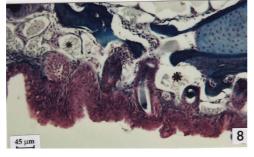
P. minutus, toluidine blue staining. Goblet cells strongly coloured (metachromatic).

- Fig. 4.- P. minutus ; trichrome. Coupe de branchie. Quelques cellules à mucus (astérisques) sont visibles le long de l'arc branchial, au sein de la portion épaisse, dorsale, de l'épithélium branchial. Vaisseaux sanguins bien repérables ; AB : artère branchiale ; CPH : cavité pharyngienne ; FB : filaments branchiaux ; flèche claire : cartilage et ossification enchondrale de l'arc. NB : pointes de flèches noires : vaisseaux pauvres en globules (pseudo-lymphatiques ?).
- P. minutus, trichrome staining. Section of gill. Very few mucous cells (asterisked), which can only be seen in the thickest part of the dorsal epithelium near skeleton. Blood vessels evident. Abbreviations: AB: branchial artery; CPH: pharynx; FB: gill filaments; clear arrow: cartilage and bone elements of gill axis; black arrowheads: pseudo-lymphatic vessels?
- **Fig. 5.-** *P. minutus* ; bleu de toluidine. **Détail de filaments branchiaux**. Pas de cellules à mucus ; flèche claire : axe cartilagineux ; pointe de flèche noire : quelques points d'ossification.
- Fig. 5.- P. minutus, toluidine blue. Detail of gill. Strongly metachromatic cartilage (clear arrow) and point of ossification (black arrowhead). Filaments devoid of mucous goblet cells.

directement dérivées de cellules ayant migré durant le développement embryonnaire, des cartilages du crâne (Figures 6 à 8), parfois qualifiées de cardes, de structure très caractéristique, sans émail et dont la dentine perce directement l'épithélium pharyngien, assurent la capture des proies pourvues d'un exosquelette imperméable. Et cela d'autant plus qu'il n'y a pas d'estomac glandulaire et musculeux. Un tel système pharyngo-branchial est souvent plus important chez nombre d'autres familles ; notons que chez le gobie, certaines dents n'ont aucune relation avec le squelette branchial (Figure 4 hors texte, en annexe).







Figures 6, 7, 8

Fig. 6.- *P. minutus*; trichrome. Niveau antérieur du tube digestif; faible grossissement. Légendes par ordre alphabétique.

 $C:\text{cœur}\;;CB:\text{cavit\'e}\;\text{buccopharyngienne}\;;d\;;$ localisation des dents pharyngiennes ; RD: muscle pharyngo-vert\'ebral = rétracteur dorsal ; EPH: muscle élévateur du pharynx; O: entrée de l'œsophage ; ol : cartilage latéro-occipital ; P: cavit\'e péricardique. Flèche blanche : mésencéphale ventral.

P. minutus, trichrome staining. Anterior part of alimentary canal.

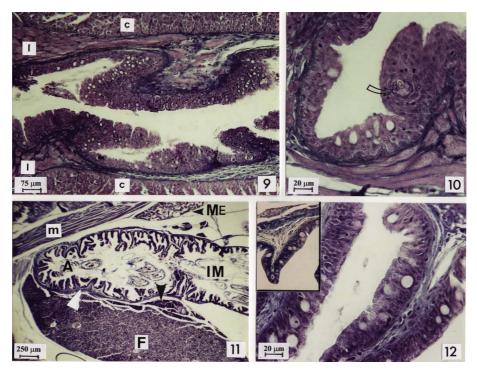
Abbreviations: C: heart; CB: oral cavity; d: location of pharyngeal teeth, dorsal and ventral near O; EPH: pharyngeal elevator muscle; RD: dorsal retractor = pharyngeal-vertebral muscle; O: oesophageal opening; ol: lateral occipital cartilage; P: pericardial cavity. White arrowhead: ventral mesencephalon.

Fig. 7.- P. minutus; trichrome. « Plaque » pharyngienne dorsale, avec dents. Le cartilage et l'ossification enchondrale du pharyngo-branchial sont bien repérables; les dents (pointe de flèche blanche) sont à différents stades de croissance sur cette coupe; certains vaisseaux pseudo-lymphatiques sont indiqués par des astérisques. Pointe de flèche noire: un vaisseau sanguin efférent, est en contact avec un vaisseau pseudo-lymphatique.

P. minutus, trichrome staining. Dorsal pharyngeal skeleton with teeth. Dorsal part of branchial skeleton and teeth are evident. Some pseudo-lymphatic vessels are indicated with asterisks. Black arrowhead: "normal" blood vessel, next to a pseudo-lymphatic one. White arrowhead: a growing tooth.

Fig. 8.- *P. minutus*; trichrome. Autre exemple, complémentaire de la vue précédente. On note la grande complexité de l'ensemble vasculaire d'aspect spongieux, désordonné.

P. minutus, trichrome staining. Different aspect of the same region in another specimen. Note great complexity of the vasculation (spongiform appearance).



Figures 9, 10, 11, 12

Fig. 9.- *P. minutus* ; trichrome. **Œsophage**. Coupe longitudinale de la moitié antérieure. L'épithélium est plissé longitudinalement et fortement muqueux. La gaine musculaire comporte une couche longitudinale interne (I) et une couche externe circulaire épaisse (c).

P. minutus, trichrome staining. General structure of anterior part of oesophagus. Note longitudinal folding of epithelium. Muscular sheath showing a longitudinal (l) and a circular (c) layer.

Fig. 10.- *P. minutus* ; trichrome. **Œsophage ; détail**. Épithélium pluristratifié, muqueux, à activité mitotique notable. Voir aussi bourgeon gustatif (flèche). Musculaire interne à fibres striées.

P. minutus, trichrome staining. Pluristratified oesophageal epithelium, showing mitosis and numerous mucus cells. A taste bud (arrowed) is present among ordinary cells.

Fig. 11.- P. minutus; trichrome. Cavité viscérale; partie antérieure. A: « ampoule » antérieure précédant l'intestin moyen sensu stricto (IM), lequel contient des proies (Arthropodes). Flèche blanche: on peut constater que la musculeuse est plus épaisse au niveau de l'ampoule que pour la suite de l'intestin; RD: muscle rétracteur dorsal = pharyngo-vertébral; flèche noire: pancréas, diffus; F: foie; ME: partie antérieure du mésonéphros (extra cœlomique).

P. minutus, trichrome staining. General aspect of anterior half of gut with ingested prey (Crustacea). A: anterior, short part of gut; white arrowhead: relatively thick muscular sheath around A; IM: midgut; RD: pharyngeal-vertebral muscle = dorsal retractor; black arrowhead: pancreas; F: liver; ME: anterior part of mesonephros.

Fig. 12.- *P. minutus* ; trichrome. **Épithélium de l'ampoule intestinale antérieure**. Aspect pseudo-stratifié très muqueux. Le cartouche permet de localiser la musculeuse, beaucoup moins dense, plus mince que pour l'œsophage.

P. minutus, trichrome staining. **Epithelium of anterior part of gut.** Pseudostratified epithelium with many goblet cells. Insert shows muscular sheath, which is progressively thinner toward IM (cf. Fig. 13).

Nous remarquons que ces dents du plafond du pharynx de *P. minutus* poussent et même baignent dans un conjonctif très irrigué par des vaisseaux qui pourraient passer pour « lymphatiques » (astérisques ; les figures 7 et 8 sont complémentaires l'une de l'autre : aspect irrégulier et complexe du réseau circulatoire). Ces vaisseaux, particulièrement abondants et larges, ne contiennent pas de sang, mais seulement quelques globules blancs, épars dans ce qui apparaît, sur coupes, comme un coagulum faiblement érythrosinophile (Figures 7 et 8). Ce réseau, superficiel, ramifié juste sous l'épithélium bucco-pharyngé, serait, chez les Téléostéens, un système sanguin secondaire, né des artères branchiales efférentes et se dirigeant vers la région caudale (BEAUMONT & CASSIER, 1994). Il est très net chez *P. minutus*. Son rôle est énigmatique.

Le segment œsophagien ou intestin antérieur

On voit, sur la Figure 1 bis l'importance du muscle rétracteur dorsal mRD. Il entraîne vigoureusement la proie dans l'œsophage lui-même.

Très lubrifié, l'œsophage permet le passage de proies relativement volumineuses. La sécrétion d'aspect muqueux est certainement différente de celle de la cavité buccale car elle n'est pas métachromatique.

Compte tenu de la taille de certaines proies et du faible transit, il est vraisemblable que la digestion est partiellement amorcée dès ce niveau.

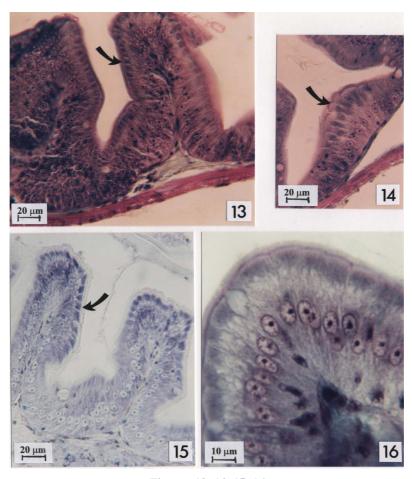
L'œsophage est plissé longitudinalement et sa musculature circulaire est très puissante (Figures 1 et 9 à 12). Plus encore que l'épithélium buccal, il montre une activité mitotique forte homogène (moyenne approchée 2,5 % le long du segment).

On note l'expulsion de cellules sénescentes (voire d'enzymes ?).

Le segment intermédiaire ou intestinal sensu stricto

Il existe d'abord une petite « ampoule » (Figures 11-12), à épithélium simple, très plissé, fortement basophile et très riche en cellules muqueuses caliciformes. Comme la gaine musculaire est assez importante, cela peut impliquer une trituration, voire une digestion plus poussée, ou constituer une simple « valve » évitant un reflux, d'autant que la musculature s'amincit « en biseau » vers l'arrière.

L'intestin moyen, fréquemment "distendu" par la présence de proies volumineuses qui sont souvent faciles à identifier, est la portion longue du tube digestif : son trajet est d'abord antéro-postérieur, puis il se coude en direction antérieure, en passant par la droite avant de se courber ensuite vers l'arrière. L'ensemble est donc relativement long. La structure de l'épithélium simple est homogène, même si la basophilie varie plus ou moins et de façon irrégulière tout le long du trajet. Taux mitotique 1,6 %. Cet épithélium forme des plis transversaux, sans papilles. En général, il y a accumulation de matériel basophile, coloré par la technique à l'hématoxyline de Regaud ou par le bleu de toluidine, au pôle apical des entérocytes qui constituent le sommet des plis (Figures 13 à 16). Tout l'épithélium comporte une bordure en brosse qui, aux forts grossissements du microscope optique, montre bien la densité des



Figures 13, 14, 15, 16

Fig. 13.- *P. minutus* ; trichrome. **Épithélium du segment intestinal**. Faiblement muqueux ; aspect localement pseudo stratifié (selon le plan de coupe), mais clairement simple, unistratifié comme on le voit à droite. Très nette zone basophile sous la bordure en brosse ; chorion réduit ; musculeuse longitudinale très mince.

P. minutus, trichrome staining. Midgut. Epithelium apparently pseudostratified on left side of image, but clearly simple on the right. Note basophily of epithelial columnar cells, just under striated border. Muscular sheath is very thin.

Fig. 14.- *P. minutus*; trichrome. **Autre champ intestinal**. Basophilie importante; mitoses nombreuses. P. minutus, *trichrome staining*. *Midgut*, *showing epithelial basophily* and numerous mitoses.

 $\mathbf{Fig.}\ 15.$ - $P.\ minutus$; bleu de toluidine. $\mathbf{Basophilie}\ intestinale$. Toutes les cellules des replis montrent une zone basophile au pôle apical.

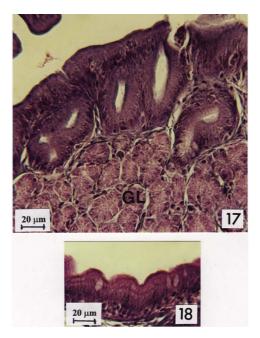
P. minutus, toluidine blue staining. Midgut, cells of epithelial folds showing basophily.

Fig. 16.- *P. minutus* ; trichrome. **Vacuolisation des cellules du segment intestinal** juste sous la zone basophile ; elle s'étend jusqu'au noyau. Vacuoles claires très nombreuses.

P. minutus, trichrome staining. **Epithelial cell of midgut**. Cytoplasm vacuolated between apical pole and nucleus. Numerous clear vacuoles present.

microvillosités. Le cytoplasme est finement vacuolisé. Et les vacuoles sont claires (Figure 16). Le chorion est peu développé, parcouru par des capillaires (contenant des érythrocytes nucléés) mais, semble-t-il, dépourvu de « chylifères ». L'intestin moyen serait le segment où s'effectue l'absorption des lipides et ceux-ci seraient directement capturés par le système sanguin. La gaine musculaire est mince et réduite à des fibres lisses. Vers l'avant, la veine sous-intestinale, devenue porte hépatique, est enveloppée par un « manchon » de cellules pancréatiques. Elle est de section importante lorsqu'elle arrive dans le foie. Le cholédoque et le canal pancréatique aboutissent côte à côte dans l'intestin moyen.

Par rapport à *Pleuronectes platessa* et quelques autres espèces (Figures 17-18) chez lesquelles nous avons effectué des essais comparatifs, l'aspect des entérocytes



Figures 17, 18

Figs 17 et 18.- Tube digestif de Plie (*Pleuronectes platessa*); trichrome. Deux images qui permettent de souligner la structure particulière de *Pomatoschistus*, poisson sans estomac.

Figs 17 and 18.- Digestive tube of Pleuronectes platessa, anterior part of stomach; with a very different appearance to that of Pomatoschistus.

Fig. 17.- Épithélium de l'intestin antérieur, **stomacal**, simple mais avec **glandes** à cytoplasme clair (**GL**). Épithélium de revêtement à basophilie homogène.

Pleuronectes platessa; trichrome staining. Stomach epithelium and glands (GL) with clear cytoplasm. Simple columnar epithelial cells, without basophilic apical zone.

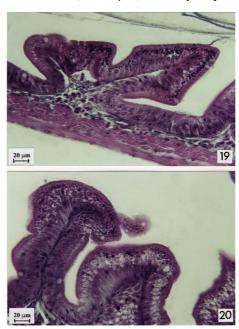
Fig. 18.- Épithélium de l'intestin moyen à basophilie apicale très réduite par rapport à *P. minutus* (on ne voit qu'une ligne basophile mince).

Pleuronectes platessa, trichrome staining. Midgut epithelium. Apical zone (reduced to a thin line) poorly basophilic.

de *P. minutus* est original et essentiel : chez Pleuronectes, nous n'avons pas constaté une telle polarisation avec accumulation de matériel basophile au pôle apical.

Le segment rectal ou intestin postérieur

Décrit d'une manière générale par Léon Bertin en 1958, ce segment intestinal correspond au rectum. Chez *P. minutus*, par rapport à l'intestin moyen, sa structure est très différente (Figures 19 à 24). On voit dans la lumière des déchets alimentaires figurés, baignant dans un milieu non colorable. L'épithélium forme des plis transversaux ; il est pluristratifié et comporte un nombre assez important de cellules à mucus. Nous estimons le taux mitotique à 1,3 %, ce qui est encore important. Avec la technique trichromique, les entérocytes mûrs, prismatiques, montrent une bordure en brosse dense. Leur cytoplasme est moins basophile que dans l'intestin moyen et on remarque à peine la polarisation précédemment soulignée. Il existe seulement une mince zone faiblement basophile juste sous la bordure (Figures 20 et 22). En revanche, on remarque de très nombreuses grandes vacuoles. Elles sont réparties à quelque distance de la bordure en brosse (8 à 10 µm) et le noyau, plus ou moins basal. On



Figures 19, 20

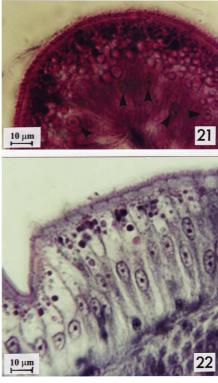
Fig. 19.- *P. minutus* ; trichrome. *Rectum.* Pas de basophilie apicale remarquable dans les cellules épithéliales, mais abondance de vacuoles « polychromatophiles » au niveau de la crête des replis épithéliaux. Gaine musculaire à deux couches.

P. minutus, trichrome staining. **Rectum**. No marked basophily as compared with midgut enterocytes, but many "polychromatophilic" vacuoles in cells constituting the epithelial folds.

Fig. 20.- P. minutus ; trichrome. Rectum. Autre aspect des cellules épithéliales.

P. minutus, trichrome staining. Rectum. Another view of the same region.

constate que la colorabilité de ces vacuoles varie considérablement, depuis le pôle apical, suivant leur position dans la cellule : il semble que si elles paraissent d'abord nombreuses, plus ou moins volumineuses, sombres, violettes ou rougeâtres, leur contenu pâlit fortement, « avant » de devenir incolore au sein des noyaux des entérocytes (Figures 21-22). Il n'y a jamais de vacuoles sombres au voisinage immédiat de l'apex cellulaire et la coloration apparaît brutalement en allant vers le pôle basal, par agrégation de petites vacuoles tout juste repérables en optique. Ce qui implique des transformations chimiques particulièrement complexes : les vacuoles volumineuses du pôle apical, densément teintées, contiendraient un matériel qui, modifié, trans-



Figures 21, 22

Fig. 21.- *P. minutus* ; trichrome. **Épithélium rectal**. Bordure en brosse à micro-villosités bien visibles, moins serrées que dans l'intestin moyen. Variation de colorabilité importante des vacuoles, depuis le pôle apical jusqu'au niveau des noyaux (pointes de flèches) qui sont peu repérables (coupe légèrement tangentielle).

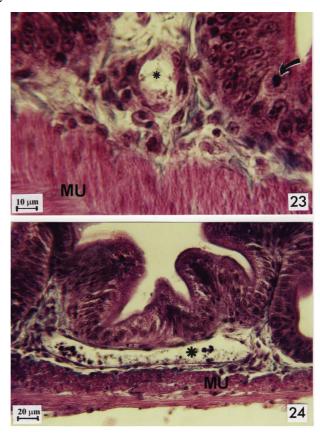
P. minutus, trichrome staining. **Rectum**. Epithelium showing microvillosities of brush border which seem to be less compact compared with those of midgut. Strong differences in stainability between cell apex and nuclei (arrowheads), which are difficult to see due to tangential section.

Fig. 22.- *P. minutus*; trichrome. **Épithélium rectal**. Coupe de 5 μm; les vacuoles, bien individualisées et diversement colorées, sont toutes situées au-dessus du noyau.

P. minutus, trichrome staining. **Rectum**; thin section (5 μ m). All vacuoles situated above nuclei. Faint basophily can be seen just under brush border.

iterait vers le pôle basal avant de passer dans le chorion à travers la basale (*lamina propria*).

L'épithélium de la portion tout à fait terminale du rectum est pauvrement vacuolisé. Le chorion est lâche, pourvu de capillaires fins, difficiles à repérer, tandis qu'il existe des arborisations apparemment « lymphatiques » (astérisques) et souvent larges (très faible hématocrite) (Figures 23 et 24). Mais rappelons qu'il s'agit vraisemblablement d'un réseau circulatoire secondaire précédemment évoqué, lequel draine ici la portion rectale de l'intestin avant de rejoindre le système sanguin de l'intestin moyen.



Figures 23, 24

Fig 23.- P. minutus; trichrome. Épithélium rectal et musculature. Portion distale. Vaisseau sans globules -astérisque- au sein d'un chorion lâche. Capillaires indistincts. MU: gaine musculaire. Mitose, flèche. P. minutus, trichrome staining. Rectum; distal portion; epithelium and muscle. Chorion with a vessel (asterisk) devoid of blood cells. Mitosis arrowed.

Fig 24.- *P. minutus*; trichrome. **Rectum, autre exemple**, à plus faible grossissement : vaisseau pauvre en cellules et disposé dans la longueur du chorion. **MU** : gaine musculaire bicouche.

P. minutus, trichrome staining. **Rectum of another specimen**, at lower magnification, showing same type of vessel along chorion. **MU**: muscular tissue.

La gaine musculaire est nettement plus épaisse que pour l'intestin proprement dit, en particulier la couche circulaire (Figures 19, 23 et 24).

La glande annexe digestive : le foie ; remarques histologiques pouvant être utiles

Rappelons que, chez les Téléostéens, il est constitué de travées d'hépatocytes anastomosées, non disposées en lobules ; on sait que ces cellules sont riches en « gouttelettes » de lipides plus ou moins importantes suivant les espèces, mais elles sont, en principe, moins riches en ARN que celles des Mammifères. Le stroma conjonctif est très réduit. Et, selon TAKASHIMA (1995), les relations entre les hépatocytes, les capillaires et les canalicules biliaires sont très comparables, en microscopie électronique, à ce que l'on décrit chez les Mammifères. Les hépatocytes du foie de *P. minutus* comportent une quantité considérable de matériel basophile très colorable avec le bleu de toluidine ou l'hématoxyline de Regaud. Cette zone à ARN occupe la moitié du cytoplasme. C'est un point original. Et l'autre moitié correspond à une grande vacuole claire, probablement lipidique (avec des *Pomatoschistus* récoltés en divers endroits de nos côtes, des dissections de plusieurs foies fixés, émincés mais non colorés, montrent, dans l'eau, une grande abondance de gouttelettes lipidiques dans le surnageant).

Discussion et conclusion

Rappelons que la réflexion doit être ici inversée par rapport au chapitre résultats : il nous paraît nécessaire de tenter de schématiser la situation.

Pomatoschistus est un habitant de secteurs souvent très fortement battus de l'estran. Nous l'avons dit, la capture des proies est facilitée par l'anatomie générale des Gobiidés. Ouvrir une large bouche est certes indispensable, mais il faut au moins disposer de postes de capture stables. Les nageoires pelviennes des gobies, constituant un pivot, une ventouse, permettent de s'ancrer à un support tout en assurant les meilleures conditions de capture. Leur situation « thoracique », juste en arrière des pectorales, implique la présence d'un squelette et d'une musculature relativement importants malgré la petite taille des échantillons. L'histologie topographique ne laisse aucun doute à ce sujet (Figures 1, 1 bis et 1 ter).

Selon DIOGO & CHARDON (2000), l'ouverture de la bouche est particulièrement complexe et implique deux mécanismes : un mécanisme operculaire (contraction de l'élévateur operculaire inséré sur le neurocrâne ventral – occ. lat. –) et le mécanisme hyoïdien (qui se décompose en trois mécanismes complémentaires) où interviennent les muscles obliques inférieurs du cleithrum qui le tirent vers l'arrière, entraînant les hyoïdes dans leur mouvement (phénomène non signalé par WAINWRIGHT, 1989), et les muscles sterno-hyoïdiens qui entraînent directement la mandibule et l'ouverture buccale ; cela est observable si l'on effectue manuellement une traction sur le « pont », le ligament interoperculaire, cleithrum-hyoïde-interhyal, ce qui mobilise l'ensemble des copules et bascule la mandibule.

La fermeture de la bouche (séquestration buccale) correspond à trois mécanismes complémentaires. Les auteurs cités parlent d'abord de l'adducteur mandibulaire (la « joue ») ; notons qu'il peut y avoir une structure complexe (comme nous l'avons observé chez le merlu), ce qui s'accompagne de la contraction de muscles hyoïdiens inférieurs (?) et du muscle intermandibulaire.

La dissection permet une certaine approche du mécanisme chez des espèces de taille adéquate (GRASSÉ, 1958); mais il y a de nombreuses variantes, comme des études assez récentes le démontrent. Outre le cas du merlu, nous avons analysé ceux du sébaste, du maquereau, du bar, du Saint Pierre et même du turbot, animaux de bonne taille et qui permettent de repérer l'essentiel du système, du moins l'essentiel de son architecture... Chez les petites espèces, seule l'histologie topographique permet ce qui suit : une analyse prudente de celui-ci.

Dès que la proie est dans la bouche, presque instantanément, elle y est fortement maintenue par l'écartement brutal des opercules qui provoque la dépression locale indispensable (muscles abducteur et dilatateur de l'opercule bien visibles chez le merlu). Puis, très brutalement, sinon instantanément, il y a blocage de la proie dans la cavité branchiale par « fermeture » des opercules (adducteur de l'opercule) et ouverture de l'œsophage (muscles élévateur antérieur et postérieur fixés sur le neurocrâne et sur les épi- et cérato-branchiaux 5); la capture oesophagienne implique alors l'intervention de muscles puissants, qui tirent la proie vers l'arrière, les muscles rétracteurs dorsaux, fixés à la face dorsale des pharyngo-branchiaux et, d'autre part, sur les trois ou quatre premières vertèbres; ces muscles (Figures 1 et 1 bis) sont caractéristiques des Acanthomorphes, sous-groupe de Néotéléostéens les plus évolués (LECOINTRE *et al.*, 2010) et les plus voraces, même ceux de petite taille, les stombiliformes mixididés des profondeurs.

Nous rappelons la complexité des muscles de cette région proprement pharyngienne qui, disposés dorsalement et ventralement, constituent un ensemble assurant la capture puis l'ingestion d'une proie qui s'effectue, comme nous l'avons dit, selon plusieurs étapes.

On dispose de documents publiés depuis plusieurs décennies et qui ont conduit à des mises au point concernant certains Perciformes. Nous soulignons *in fine* trois publications montrant la complexité de la situation suivant les diverses familles (WAINWRIGHT, 1989; VANDEWELLE *et al.*, 2000; LAUDER, 2008).

Topographiquement, les Figures 1 et 1 bis donnent une idée très simplifiée des relations qui concernent fondamentalement les mécanismes chez *Pomatoschistus*. Et la Figure 1 ter, légèrement parasagittale, permet de souligner la position de quelques muscles figurant dans la publication de WAINWRIGHT sous la forme d'un schéma.

On repère bien la position du muscle génio-hyoïdien, qui intervient dans l'ouverture de la bouche, complétant ainsi la contraction prépondérante des sterno-hyoïdiens et des pharyngo-hyoïdiens qui se trouvent groupés dans l'ensemble gmi de notre coupe histologique des Figures 1 et 1 bis. La traction s'effectuant sur le cérato-hyal, l'ensemble des copules, basibranchiaux et basi-hyal. Cette coupe longitudinale de gobiidé ne concerne pas le cleithrum lui-même, mais seulement un point d'atta-

che postérieur (en noir), des fibres sterno-hyoïdiennes. Il est mieux visible sur la Figure 1 ter.

Des relations musculaires avec le cleithrum apparaissent sur la coupe transversale, de la Figure 4 du hors-texte (HT), plus postérieure (niveau cervelet) ; cette fois, on remarque, en particulier, la morphologie complexe de cet os, laquelle apparaît plus complètement dans la Figure 1 hors texte, ostéologique, de ce hors-texte ; les facettes, ou plutôt les gouttières d'insertion musculaire sont bien repérables.

On voit par ailleurs que, vers l'arrière, le cleithrum sert à l'insertion de muscles rétracteurs signalés par DIOGO et qu'il est, chez *Pomatoschistus*, en étroite relation avec le cartilage pelvien et les muscles qui en dépendent – détails pas clairement analysables sur nos coupes. Il nous a paru essentiel de noter l'importance relative des complexes musculo-squelettiques dont dépend la puissance prédatrice du petit *Pomatoschistus*.

Les remarques portant sur le contenu intestinal des animaux récoltés en pêche à pied à Roscoff et Val André-Fréhel, sont le deuxième préalable écologique dépendant étroitement de l'anatomie et du jeu des mâchoires.

En première approximation, nous avons seulement cherché à savoir si les proies étaient particulières. Il pouvait être utile de situer nos animaux par rapport à ceux des autres auteurs qui, dans plusieurs cas, ont récolté *P. minutus* en estuaires. Il suffit d'en citer quelques-uns pour constater qu'ils paraissent avoir épuisé la question de la prédation : le comportement opportuniste de l'espèce est sans équivoque. Il dépend étroitement des conditions écologiques variables et transitoires très contrastées de biotopes où seules prospèrent les espèces les plus fortes – écologiquement parlant.

Quelques repères bibliographiques : DEL NORTE-CAMPOS & TEMMING (1994), entre 2 m et 7 m, en zone subtidale, ont effectué une étude dynamique du rythme d'alimentation de P. minutus de la mer de Wadden (447 individus) et de la nature des proies ingérées. Ils ont montré leur diversité relative en fonction de la taille des prédateurs, de l'heure et du rythme des marées. HOSTENS & MEES (1999) ont constaté que les Copépodes sont dominants chez les petits individus alors que plusieurs espèces de Mysidacés sont des proies habituelles pour les P. minutus adultes d'un estuaire mésohalin nordique (Westerschelde, Nederlands). La même année, 1999, LAFFAILLE et al., travaillant dans les chenaux de la baie du Mont St-Michel, ont pu voir que P. minutus et P. lozanoi (de Buen, 1923) ingèrent essentiellement des Mysidacés mais aussi beaucoup d'Amphipodes, surtout Orchestia gammarella (Pallas, 1776). Quant à PASQUAUD et al. (2004), ils ont constaté que les Mysidacés mais aussi plusieurs espèces de crustacés de l'estuaire de la Gironde, voire des petits poissons, constituaient les proies habituelles des Pomatoschistus. En 2004, SALGADO et al., dans l'estuaire du Tage, sont parvenus à des résultats de même nature, comme R. LEITAO et al. (2006), qui effectuaient leurs récoltes dans l'estuaire portugais du Mondego. Ils soulignaient l'importance des Annélides, de petits Mollusques, de Mysidacés ainsi que des Amphipodes dont Corophium. Tous parlent du régime « opportuniste » de *P. minutus* ou de *P. microps*.

Mis à part HOSTENS & MEES (1999), qui ont déterminé toutes les espècesproies, la plupart de ces auteurs ont publié leurs comptages sous des formes hétérogènes, combinant indifféremment les noms d'espèces ou de familles etc. en fonction, semble-t-il de la facilité de détermination des proies. Leurs divers résultats sont pourtant significatifs et comparables entre eux. Nous avons fait de même.

Les animaux récoltés sont clairement des prédateurs opportunistes. À la côte, les proies dominantes sont des Crustacés vagiles extrêmement courants, bien repérables sur place mais de taille modérée mis à part de gros Gammaridés qui, une fois avalés, distendent l'intestin. Des crevettes ne sont pas couramment capturées. À la côte, nous n'avons guère observé de Mysidacés. Est-ce une question d'époque de récolte – ou plutôt de la médiocrité de la charge pélitique de l'eau qui ne favorise pas les espèces à tendances planctoniques? Mais nous avons indiqué que *P. minutus* pouvait aussi prélever, en fonction des conditions du biotope, nombre d'autres proies, espèces ou simplement individus appartenant à des groupes – des taxons – plus vastes. Aller plus loin dans les déterminations ne nous a pas semblé nécessaire. Quoi qu'il en soit, remarquons simplement que les proies dominantes sont les gros Amphipodes les plus courants dans les flaques, mais sans négliger la foule des petites proies venant du large, voire de petits poissons – ou, plus directement, de l'ensemble de la zone de battement des marées plus ou moins riche en algues.

Signalons que, si les espèces vagiles de bonne taille viennent à manquer, les individus de *P. minutus* sont susceptibles de se nourrir presque exclusivement en « broutant » des *Harpactidés épibiontes* des Algues. Ce sont des Copépodes minuscules dont la capture par les gobies dépend d'organes sensoriels très efficaces. C'est un cas d'adaptation remarquable constaté dans les Côtes d'Armor, au Guen où les gobies atteignent pourtant la taille adulte malgré les faibles disponibilités alimentaires apparentes.

Quoi qu'il en soit, comme beaucoup d'autres Téléostéens, ces petits Gobiidés sont très équipés du point de vue sensoriel. On trouve évidemment les dérivés de cellules des crêtes neurales (CCNs) céphaliques. L'histologie nous confirme la complexité, donc la complémentarité de ces divers organes. Qui plus est, on peut constater l'existence exceptionnellement remarquable des nombreux canaux sensoriels céphaliques, aux pores très apparents, localisés chez les Gobiidés de manière très spécifique (BAUCHOT & PRAS, 1980). Bien armés, particulièrement polyphages et voraces, les *Pomatoschistus* sont des indicateurs intéressants dans la mesure où ils pratiquent, dans des sites précis, une chasse intense et remarquablement opportuniste.

Brève extrapolation : dans un travail écotoxicologique comparatif portant, comme cela se pratique, sur l'eau de divers estrans pollués, la connaissance de la nature des proies ingérées serait fondamentale puisqu'elle risque effectivement de varier suivant les sites ; les contaminants peuvent être très diversement accumulés et déjà concentrés dans les tissus de chaque espèce consommée.

L'étude histologique a permis de souligner des caractères importants qui concernent la multiplication cellulaire – le renouvellement – la structure et le fonctionnement des cellules épithéliales constituant les différents segments du tube digestif de *P. minutus*.

Dans l'intestin moyen, la basophilie des cytoplasmes est particulièrement marquée. Et l'aspect original des cellules rectales implique une forte activité d'absorption, clairement différente de ce qui se passe dans l'intestin moyen. Et cette activité est très remarquable.

En présence de polluants, l'activité mitotique et la structure histologique des segments du tube digestif pourraient être des biomarqueurs nouveaux.

Nous soulignons la clarté, la facilité d'analyse des tissus digestifs de Gobiidés, poissons bien représentés sur toutes nos côtes et qui prélèvent dans leur milieu toutes sortes de proies (dont les plus grosses sont lentement assimilées) qui indiquent la situation écologique du biotope.

À nos yeux, *P. minutus* pourrait être utile si l'on envisage de pratiquer des tests de toxicité. Ces tests seraient une alternative à ce que certains observent avec le foie, essentiellement en estuaires. Sur l'estran, qui peut être localement pollué, les réponses des deux principaux segments de l'intestin de *P. minutus* pourraient s'avérer symptomatiques et différentes compte tenu de la structure qu'ils montrent dans des conditions a priori « normales » ; l'absorption intestinale des polluants accumulés étant une résultante directement décelable, voire mesurable, au vu du transit intracellulaire rectal. Et ce transit, en réalité complexe, est loin d'être limité à une élimination d'eau comme semblent l'admettre d'anciens auteurs. Ce transit frappant est original.

En même temps, pour d'autres chercheurs, un travail d'analyse biochimique sur les proies dominantes récoltées dans les mêmes biotopes serait intéressant.

Ces lignes, qui sont une conclusion essentiellement anatomique, pourraient comporter un complément théorique que nous qualifierons d'addendum.

En fait, l'espèce a un double intérêt. Il suffit de se référer à des documents bibliographiques qui impliquent une réflexion et des commentaires personnels.

a) Premier aspect : études cyto-physiologiques fondamentales sur le fonctionnement précis de l'intestin (s.l.) de cette espèce peu employée, bien que très commune et à forte tendance euryhaline. Avec des animaux vivant dans des secteurs « propres », le présent travail histologique, qui est clairement limité et introductif, pourrait être poursuivi et augmenté en se basant sur de telles méthodes.

L'histologie optique n'est pas, fondamentalement, une technique désuète ; il suffit de voir ce que font les spécialistes dans le domaine médical de routine. Qui plus est, les méthodes histochimiques sont des compléments très actuels.

Des travaux de microscopie électronique pourraient s'avérer novateurs – bien que les techniques paraissent être un peu délaissées. L'étude de la digestion extracellulaire par des vésicules golgiennes au contact des bordures en brosse serait utile. On pourrait suivre dans l'intestin de *P. minutus* l'absorption et la migration secondaire des lipides (méthode OTO, au tétroxyde d'osmium), en relation avec la structure du Golgi et du REL. D'autre part, l'endocytose des molécules alimentaires absorbées par le « rectum » du Gobiidé est un fait qui nous a paru remarquable. HOURDRY & BEAUMONT (1985) ont constaté cela dans l'intestin d'Amphibiens où des substances,

en particulier protéiques et peut-être encore intactes, sont absorbées avant de subir une hydrolyse à l'intérieur de vésicules autophagiques (enzymes lysosomiales). Or, selon eux, chez les Poissons, cette forme de digestion intracellulaire n'aurait été notée que chez les Cyprinidés. Ajoutons, pourtant, que chez la Truite, DORIN (1998) a bien constaté l'absorption et la digestion intracellulaire de protéines au niveau de « l'intestin terminal » (équipe J.M. VERNIER).

On pourrait espérer beaucoup de diverses études physiologiques, grâce à des méthodes comparatives, biochimiques-moléculaires et génétiques. Elles entreraient dans le cadre d'une plus large compréhension de la digestion chez les poissons.

b) Second aspect que l'on doit évoquer : études axées sur les effets des polluants. On en trouve une illustration dans la Convention OSPAR pour la protection du milieu marin de l'Atlantique du Nord-Est (2002) où plusieurs tests modernes sont signalés en complément de l'histologie (Programme d'Action nommé JAMP). Il est actuellement difficile d'accéder à des données précises sur le type et les niveaux des pollutions diverses le long de nos côtes — cadre RNO (Réseau National d'Observation de la qualité du milieu marin). Il y a des données partielles dans des rapports et mises au point publiés ; on remarque pourtant que d'autres résultats paraissent être réservés ; ce sont des « données accessibles à tous les utilisateurs ayant des droits de consultation » (Ministère de l'Aménagement du territoire et de l'environnement ; Surveillance du milieu marin, Travaux du RNO, édition 1997. Les contaminants organiques : quels risques pour le monde vivant ?, rapport IFREMER, 2000, coordination A. ABARNOU, chapitre II, Moules et Poissons plats : espèces sentinelles de la qualité des eaux littorales).

Bien des publications concernent souvent des sites d'estuaires et portent sur le foie :

- BURGEOT *et al.* (1993, 1999) ont décrit des aberrations histologiques dans le foie de poissons vivant dans l'estuaire de la Seine ;
- FISHELSON (2006) a constaté des troubles cytologiques sévères du foie chez les Apogon du golfe d'Aqaba, particulièrement souillé par les hydrocarbures ;
- STENTIFORD *et al.* (2003) avaient souligné l'importance des altérations cellulaires hépatiques visibles chez des *Platichthys flesus* vivant en Manche dans plusieurs estuaires plus ou moins pollués par divers PAHs (ou HAPs);
- LYONS *et al.* (2004) ont noté, chez *Zoarces viviparus* de l'estuaire de la Tyne, des lésions du foie et de l'ovotestis ainsi que des erreurs de marquage du DNA dues à un cocktail de toxines.

Les biomarqueurs utilisables en biochimie prennent une importance considérable. Nous tentons une brève « mise à jour bibliographique et un recentrage de la question ... dans le domaine de l'écotoxicologie ». Nous citerons quelques exemples de publications portant sur des espèces variées, Poissons de pleine eau ou Poissons plats.

STEIN *et al.* (1993) puis REICHERT *et al.* (1997) (c'est la même équipe), ont été parmi les premiers à montrer l'importance des « adduits » sur l'ADN du foie, pour évaluer l'impact des composés génotoxiques sur les Poissons marins.

En 1997, LAGADIC *et al.* ont passé en revue les biomarqueurs utilisables. Ils ont souligné l'importance du système EROD (éthoxyrésorufine-O-déséthylase : une enzyme très sensible aux contaminants et inductrice d'un cytochrome P450 - détoxiquant). LYONS *et al.* (1999) ont effectué un travail comparatif avec *Platichthys flesus* prélevé dans deux estuaires des côtes britanniques et mesuré, dans le foie, les « DNA adducts » ou adduits, ainsi que, dans la bile, l'élévation du taux de métabolites génotoxiques des HAPs du milieu pollué. Ce qui confirmait l'approche, fort complexe, faite par WIRGIN *et al.* (1994) avec le foie de *Microgadus tomcod* exposé aux HAPs venus des estuaires de la côte Est des États-Unis. Ils soulignaient l'existence de troubles au niveau des synthèses de RNA (défauts d'inductibilité du cytochrome P4501A-CYP1A) et l'accumulation de dérivés fluorescents en UV des hydrocarbures. WIRGIN *et al.* (1996) ont développé leur système d'analyse en comparant des résultats obtenus avec quatre espèces de Poissons des estuaires américains. Ils concluaient en soulignant l'importance du choix des espèces sentinelles.

Cela nous amène à citer un programme récent : dans le but de développer des études au niveau de nos côtes, certains en sont venus à estimer qu'il fallait « développer un indicateur Poisson pour les eaux de transition » (Ministère de l'Écologie et du Développement Durable, Réunion de Rouen, juin 2006 ; CEMAGREF, M. GIRARDIN coord.). Les Congressistes ont envisagé 16 espèces ; selon eux, *P. minutus* pourrait être considéré comme un indicateur de la qualité écologique de systèmes côtiers subissant des fluctuations naturelles ou anthropiques.

En 1979, MUELLER étudiait déjà *P. minutus* vivant dans les eaux polluées en métaux lourds de l'estuaire de l'Elbe. Il soulignait la synthèse excessive du mucus branchial en présence de HgCl₂ et les effets 30 fois supérieurs du « mercure organique ». Il écrivait aussi que l'on ne savait « rien » sur les effets des hydrocarbures (effets que nous avons appris à connaître depuis bien des années, avec d'autres matériels biologiques).

Notons déjà que LOPES DA CUNHA & AUTUNES (2004) ont constaté quelques anomalies morphologiques du squelette chez plusieurs espèces de Gobiidés de l'estuaire du Tage. Cela pourrait entraîner des études impliquant des marqueurs.

Parmi d'autres travaux, on peut mesurer l'évolution des recherches dans un texte de SOLE *et al.* (2006), un travail important effectué avec *P. minutus* vivant dans l'estuaire du Guadalquivir, au sud de l'Espagne. Ils ont sélectionné cinq biomarqueurs (catalase, EROD, glutathion-S-transférase, acétylcholinestérase et lipid peroxydase). Trois d'entre eux (les trois premiers) ont permis de voir, au niveau du foie, de fortes variations des synthèses protéiques en fonction de l'abondance saisonnière des décharges de pesticides 110 km en amont. Avec des conditions voisines, dans des estuaires de la côte Nord du Portugal, MONTEIRO *et al.* (2007), cette fois avec *P. microps*, espèce plus étroitement liée aux estuaires, ont ainsi pu comparer trois sites plus ou moins pollués, grâce à 4 biomarqueurs modernes.

Pour conclure sur ce point, on peut estimer que plusieurs espèces de *Pomatoschistus* sont des Poissons particulièrement intéressants pour qui espère faire progresser des recherches sur les impacts de polluants, HAP en particulier. *P. minutus*,

espèce abondante, n'est pas seulement bio-indicatrice, c'est aussi un animal sentinelle ; la définition des espèces sentinelles, telle que RIVIÈRE (1993) l'a développée, s'applique bien à P. minutus; et les pollutions doivent impliquer des variations concernant des paramètres au niveau organique, tissulaire, cellulaire ou moléculaire de l'individu (comme nous avons commencé à le faire, durant des années, en utilisant des criquets de montagne pour souligner la pollution de la végétation alpine cf. notre synopsis 2016 sur société-zoologique.fr/-). Certes l'étude du foie de Pomatoschistus serait intéressante, mais le présent travail portant sur son tube digestif pourrait sans doute conduire à envisager l'étude systématique de tels paramètres le long des côtes, et pas seulement au niveau des estuaires : les pollutions sont plus ou moins ponctuelles et multiformes. Il s'agirait de choisir des points de contrôle accessibles à pied parmi les nombreux points des bassins et des sites définis pour le système QUADRIGE du Réseau National d'Observation. Cela serait une variante du Mussel watch américain développé sur nos côtes par l'IFREMER pour les Moules et les Huîtres. Il aurait l'avantage de concerner une espèce animale située très haut dans la chaîne alimentaire et qui, comme chez les Mammifères, effectue un fort travail de « détoxication » active après impact des HAP, par exemple, contrairement aux Mollusques chez lesquels on mesure essentiellement une bioconcentration « passive ».

Le présent document n'est qu'une base de réflexion centrée sur l'anatomie et le comportement d'une espèce qui se prête remarquablement à de telles recherches.

Remerciements

Ils vont aux Professeurs Roland Bauchot et André Beaumont qui ont bien voulu nous conseiller de manière générale et lors de l'interprétation de certaines images complexes de ce travail.

Addendum Documents iconographiques hors-texte Addendum illustrations

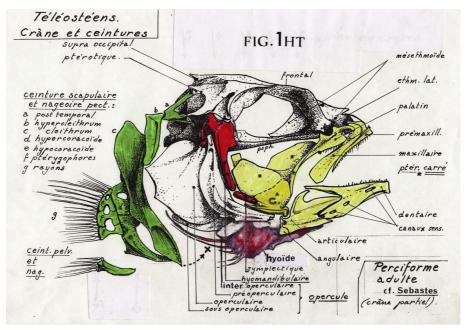


Figure 1 HT

Rappel ostéologique. Dessin basé sur le sébaste ; simplifié et partiel. Crâne et ceintures. Schematic osteological drawing of skull and limb skeleton, based on Norway haddock.

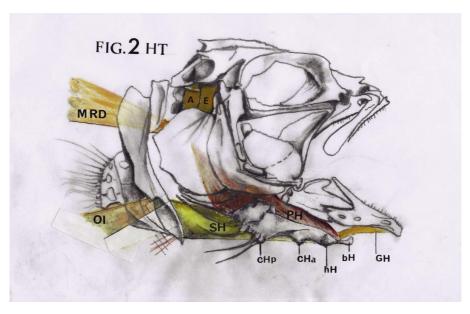


Figure 2 HT

Localisation et orientation des principaux muscles dont dépend l'ouverture de la bouche.

Leur position est indiquée par rapport à quatre éléments de l'hyoïde : basi-Hyal, bH;
hypo-Hyal, hH; cérato-Hyal antérieur cHa; cérato-Hyal postérieur cHp.

En jaune : muscles attachés au cleithrum, SH sterno-hyoïdiens et OI, oblique inférieur.

En orange : les pharyngo-hyoïdiens PH; ici, partiellement recouverts par l'opercule.

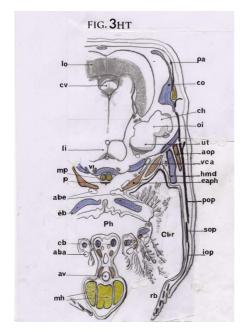
En bistre : A et E pour mouvements operculaires adducteur et élévateur; mRD, muscle Rétracteur Dorsal et, d'autre part, le muscle génio-hyoïdien GH.

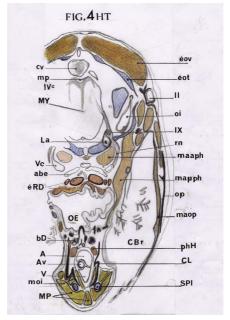
Location and orientation of main muscles responsible for opening the mouth, drawn to show their positions relative to the four elements of the hyoid: bH, basi-hyal; hH, hypohyal; cHa, anterior ceratohyal; cHp, posterior ceratohyal.

In yellow, muscles attached to the cleithrum: SH: sternohyoids; OI: inferior oblique muscle.

In orange, PH: pharyngeal hyoid muscles, partly covered by opercula.

In brown; A and E give opercular mobility; mRD: dorsal retractor muscle; More over: GH: geniohyoidian muscle.





Figures 3, 4 HT

Pour faciliter et élargir l'interprétation de certains détails décrits sur coupes longitudinales de *Pomatoschistus* : deux coupes transversales d'un autre individu.

Légendes groupées par organe ou système.

Two sections of another individual of Pomatoschistus, facilitating a broader interpretation of certain details. Abbreviations grouped according to organs or systems

Fig. 3 HT : section niveau lobes optiques (arbitrairement, par appareils)

Système nerveux : ch : canal horizontal ; cv : cervelet ; li : lobe inférieur du diencéphale ; lo : lobes optiques ; oi : oreille interne ; ut : utricule. VI : nerf VI.

Cbr :cavité branchiale ; **Ph** : Pharynx.

Squelette : en bleu : os enchondral : **cb** : cérato-branchiaux ; **co** : capsule otique ; **éb** : épibranchial (5 ?) - *sans dents* -; **hmd** : hyomandibulaire ;

En noir, quelques os de membrane : iop : interoperculaire ; p : parasphénoïde ; pa , pariétal ; pop, préoperculaire ; rb : rayons branchiostèges ; sop : sous-operculaire.

Appareil circulatoire : aba : artères branchiales afférentes ; abe : artères branchiales efférentes ; av : aorte ventrale ; vca : une des veines cardinales antérieures.

 $\pmb{Muscles}: bruns, jaunes ou oranges: \pmb{en \ brun}, muscles secondaires pour notre propos; ex. \pmb{mp}: muscles oculaires du myodome.$

En jaune : essentiels pour ouverture de la bouche ; **mh** muscles sterno--hyoïdiens, *insérés sur cleithrum*, visible seulement plus en arrière.

En orange, fermeture de la bouche et déglutition : aop : adducteur operculaire ; eaph, élévateur – adducteur-pharyngien.

Fig. 3 HT: section at level of optical lobe.

Nervous system: ch: horizontal canal; cv: cerebellum; li: inferior lobe of diencephalon; lo: optical lobe; oi: internal ear; ut: utriculus; VI: VIth nerve.

Cbr: branchial cavity; Ph: Pharynx.

Bones (enchondral bones in blue): cb: ceratobranchial bones; co: otic lodge; éb: epibranchial bone, without teeth; hmd: hyomandibular bone. Membranous bones shown in black: p: parasphenoid bone; pa: parietal bone; pop: pre-opercular bone; rb: branchiostegal rays; sop: subopercular bone.

Circulatory vessels: aba: afferent branchial artery; abe: efferent branchial arteries; av: ventral aorta; vca: an anterior cardinal vein.

Muscles (in brown, yellow or orange): ex. mp: ocular muscles of myodome (in brown); mh: sternohyoid muscles (in yellow), essential for opening of the mouth (N.B. cleithrum not visible in this section; see Fig. 4HT); aop: adductor opercular muscle (in orange); eaph; pharyngeal anterior elevator (in orange).

Fig. 4 HT: Coupe niveau cervelet.

 $\begin{array}{l} cv: {\it cervelet} \ ; \ La: {\it lagena} \ ; \ LL: {\it ligne latérale dans un os post-orbitaire - \'ecaille supra-scapulaire?}; \ mp \\ IV: {\it membrane pellucide du IV}^\circ \ ventricule \ ; \ MY: My\'elenc\'ephale; \ oi: {\it oreille interne}; \ - \cdot IX: {\it nerf IX}, \\ rn, {\it racine et son ganglion}. \end{array}$

En bleu : éléments du squelette enchondral —non détaillé, sauf éot : épiotique- et SPl : Squelette ceinture Pelvienne.

En noir : os de membrane : op : operculaire ; CL : cleithrum (cette coupe n'informe pas sur sa taille mais souligne la complexit'e de sa structure).

CBr : Cavité branchiale. OE : œsophage, vu juste en arrière de la cavité bucco-pharyngienne ;

A : Atrium cardiaque ; abe : artère branchiale efférente ; Av : Aorte ventrale ; V : Ventricule cardiaque ; Vc : une Veine cardinale ant.

En brun : éov : muscle reliant épiotique et vertèbres.

En orange : éRD : éléments antérieurs du muscle Rétracteur Dorsal, faisceaux essentiels pour la déglutition ; maaph. : muscle adducteur (antérieur ?) du pharynx ; maop : muscle adducteur de l'opercule ; mapph : adducteur postérieur du pharynx. Ventralement : phH : deux faisceaux musculaires vraisemblablement pharyngo-hyoïdiens (ou liés au cleithrum ?).

En jaune, sur cette coupe, complexe de muscles à fonctions moins évidentes ; jouxtant l'os de la ceinture pelvienne – bleu – on retrouve des muscles pelviens MP repérés en coupes parasagittales sur les Fig. 1 bis et surtout 1 ter de *Pomatoschistus*. Insérées sur le petit **cleithrum**, CL, on note vraisemblablement deux sections du muscle oblique inférieur, moi, rétracteur ventral du cleithrum lors de l'ouverture de la bouche – selon DIOGO *et al.* (2000) mais sans doute plus important dans d'autres familles que nos Gobiidés.

Remarque: bD: un des bourgeons dentaires – on en voit 5-6. Point subsidiaire: ici, du côté ventral de l'œ-sophage, vers l'arrière du cleithrum, les dents pharyngiennes en croissance, n'ont pas de lien visible avec des structures cartilagineuses; les cellules des crêtes neurales sont venues s'agréger sur des amas cellulaires à potentialités différenciatrices, mais non identifiables, contrairement à ce que nous avons vu sur coupes longitudinales, au contact des cartilages pharyngiens de Pomatoschistus, dans des plans très parasagittaux,

Fig. HT 4: section at level of cerebellum.

Abbreviations: A: cardiac atrium; abe: efferent branchial artery; Av: ventral aorta; bD: dental bud (5–6 buds can be seen, independent of bone); CBr: branchial cavity; cv: cerebellum; La: lagena; L: lateral line, in a scale (supra-scapular bone?); mp IV: IVth ventricular membrane; MY: myelencephalon; OE: oesophagus (just behind buccopharyngeal cavity); oi: internal ear; V: cardiac ventriculum; Vc: anterior cardinal vein; IX: IXth nerve with its ganglion.

In blue: enchondral bone elements, unlabelled except: éot: epiotic; SPl: pelvic skeleton.

In black, membranous bones: Cl: cleithrum, essential for prey capture, but not for swimming; op: operculum.

In brown: éov: muscle between epiotic and vertebrae.

In orange: éRD: dorsal retractor of oesophagus, bundle essential for swallowing; maaph: (anterior?) adductor muscle of pharynx; mapph: posterior pharyngeal adductor muscle; ventrally, phH: two pharyngeal hyoid muscles (?).

 $\textbf{\textit{In yellow}: } \textit{sternohyoid muscles associated with cleithrum, the function of which is unclear.}$

Remarks. Near the posterior end of cleithrum, growing pharyngeal teeth are not connected with skeletal cartilage. The cells of the neural crest have become aggregated on the cell mesenchyme masses able to transform directly into odontocytes without bing in contact with skeletal elements. This has not been observed for Pomatoschistus, in which the teeth show direct contact with the pharyngeal skeleton.

RÉFÉRENCES

- BAUCHOT, M.L. & PRAS, A. (1980).- Guide des poissons marins d'Europe. Les guides du naturaliste, Delachaux & Niestlé, 427 p.
- BEAUMONT, A. & CASSIER, P. (1994).- Biologie animale. Les Cordés, anatomie comparée des Vertébrés (6° édition). Paris, Dunod, 648 p.
- BERTIN L. (1958).- *Appareil digestif. In*: Traité de Zoologie, Agnathes et Poissons (GRASSE P.P., éd.). Paris, Masson, XIII, II, pp. 1248-1302.
- BOUCHARD, J. & BOUCHARD-MADRELLE, C. (2016).- Les criquets sauvages. Excellents indicateurs des zones polluées par les hydrocarbures polyaromatiques (HAP). Mise au point méthodologique. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **141** (2), 43-48.
- BURGEOT T., BOCQUENE G., TRUQUET P., DEAN LE L., POULARD J.C., DOREL D., SOUPLET A. & GALGANI F. (1993).- The dragonet *Callionymus lyra*, a target species used for evaluation of biological effects on contaminants on French coasts. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **97**, 309-316
- BURGEOT T., coordinateur (1999).- Des organismes sous stress. Programme scientifique Seine aval. Quae éd., IFREMER, 14, 36 p.
- CLAISSE, D. & BELAIEFF, B. (2000).- Tendances temporelles des teneurs en contaminants dans les Mollusques du littoral français. *In*: Surveillance du milieu marin. Travaux du RNO. IFREMER et Ministère de l'Aménagement du territoire et de l'Environnement. 9, n°32 ISSN, pp. 1620-1624
- DEL NORTE-CAMPOS, A.G.C. & TEMMING, A. (1994).- Daily activity, feeding and rations in gobies and brown shrimp in the northern Wadden Sea. *Mar. Ecol. Progr.*, **115**, 41-53.
- DIOGO, R. & CHARDON, M. (2000).- Anatomie et fonction des structures céphaliques associées à la prise de nourriture chez le genre *Chrisichthys* (Teleostei : Siluriforme). *Belg. J. Zool.*, 130 (1), 21-37.
- DORIN D. (1998).- Contribution à l'étude de la réponse immunitaire au transfert intestinal de protéines chez les Poissons Téléostéens. Thèse Nouveau Doctorat, 169 p., Université Paris Sud, Orsay.
- FISHELSON, L. (2006).- Cytomorphological alterations of the « thymus », spleen, head-kidney and liver in cardinal fish (Apogonidae, Teleostei) as bioindicators of stress. *J. Morphol.*, **267** (1), 57-69.
- GIRARDIN M., coordin. (CEMAGREF) (2006).- Développement d'un indicateur Poisson pour les eaux de transition. Prévisions pour 16 espèces, dont *Pomatoschistus minutus*. Minist. Écol. Dév. Durable, Réunion Rouen, 33 p., 19-20 juin 2006.
- HOSTENS, K. & MEES, J. (1999).- The Mysid feeding guild of demersal fishes in the brackisch zone of the Westerschelde estuaryne. *J. Fish Biol.*, **55**, 704-719.
- $HOURDRY, J.\ \&\ BEAUMONT, A.\ (1985). \textit{-}\ \textit{Les métamorphoses des Amphibiens}.\ Paris,\ Masson,\ 273\ p.$
- LAFFAILLE, P., FEUNTEUN, E. & LEFEUVRE, J.-C. (1999).- Feeding competition between two goby species, *Pomatoschistus lozanoi* (de Buen) and *P. minutus* (Pallas) in a macrotidal saltmarsh. *C. Rend. Acad. Sci., séries III, Sciences de la vie,* **322**, 897-906.
- LAGADIC, L., CAQUET, T. AMIARD, J.C. & RAMADE, F. (1997).- Biomarqueurs en écotoxicologie.

 Aspects fondamentaux. Paris, Masson, 419 p.
- LECOINTRE G., GALLUT, C., CHANET, B. & DETTAÏ, A. (2010).- Du rififi chez les poissons. *Pour la Science*, **390**, 57-63.
- LEITAO, R., MARTINHO, F., NETO, J.M., CABRAL, H. & MARQUES, J.C. (2006).- Feeding ecology and distribution of *Pomatoschistus microps* (Krøyer, 1838) and *Pomatoschistus minutus* (Pallas, 1770) in a temperate estuary, Portugal. *Estuarine, Coastal and Shelf Sc.*, **66**, 231-239.
- LOPES DA CUNHA, P. & AUTUNES, M.M. (2004).- Occurrence of vertebral deformities in Gobiidae

- (Pisces) from the Tagus estuary. Aquat. Ecol., 33, 281-285.
- LYONS, B.P., STEWART, C. & KIRBY, M.F. (1999).- The detection of biomarkers of genotoxin exposure in the European flounder (*Platichthys flesus*) collected from the river Tyne estuary. *Mut. Res. / Genetic Toxicol. Envir. Mutag.*, **446** (1), 111-119.
- LYONS, B.P., BIGNELL, J., STENTIFORD G.D. & FEST, S.W. (2004).- The viviparous blenny (*Zoarces viviparous*) as a bioindicator of contaminant exposure: application of biomarkers of apoptosis and DNA damage. *Marine Environ. Res.*, **58**, 757-761.
- MONTEIRO, M., QUINTANEIRO, C., NOGUEIRA, A.J., MORGADO, F., SOARES, A.M. & GUILHERMINO, L. (2007).- Impact of chemical exposure on the fish *Pomatoschistus microps* Krøyer (1838) in estuaries of the Portuguese Northwest coast. *Chemosphere*, **66** (3), 514-522.
- MUELLER, D. (1979).- Sublethal and lethal effects of copper, cadmium and lead to organisms representative of the intertidal flats of the outer Elbe estuary. *Archiv. für Hydrobiologie*, suppl. **43**, 289-346
- PASQUAUD, S., GIRARDIN, M. & ÉLIE, P. (2004).- Étude du régime alimentaire des gobies du genre Pomatoschistus (P. microps et P. minutus) dans l'estuaire de la Gironde (France). Cybium, Rev. Internat. Ichthyol., 28, suppl. RIF 2003, 99-106.
- REICHERT, W.L., STEIN, J.E. & VARASI, U. (1994).- DNA adducts in fish as molecular dosimeters of exposure to genotoxic compounds. *NOAA*, *Technol. Memo.*, *NMFS-NWFSC*, **17**, 107-112.
- RIVIERE, J.L. (1993).- Les animaux sentinelles. Le Courrier de l'Environ., 20, 59-68.
- SALGADO, J.P., CABRAL, H.N. & COSTA, M.J. (2004).- Feeding ecology of the Gobies Pomatoschistus minutus and Pomatoschistus microps in the upper Tagus estuary, Portugal. Scient. Mar., 68, 425-434.
- SOLE, M., KOPEKA, J. & DE LA PARRA, L.M.G. (2006).- Seasonal variations of selected biomarkers in sand Gobies, *Pomatoschistus minutus*, from the Guadalquivir estuary, southern Spain. *Archiv. Environ. Contamination. Toxicology*, **50**, 249-255.
- STEIN, J.E., REICHERT, W.L., FRENCH, B. & VARANASI, U. (1993).- ³²P-postlabeling analysis of DNA adduct formation and persistence in English sole (*Pleuronectes vetulus*) exposed to benzo[a°pyrene and 7H-dibenzo[c,g]carbazole. *Chem. Biol. Interact.*, **88**, 55-69.
- STENTIFORD, G.D., LONGSHAW, M., LYONS, B.P., JONES, G., GREEN, M. & FEST, S.W. (2003).-Histopathological biomarkers in estuarine fish species for the assessment of biological effects of contaminants. *Mar. Env. Res.*, **55**, 137-159.
- TAKASHIMA, F. (1995).- An Atlas of Fish Histology: normal and pathological features (2nd ed.), 213 p., N.Y. Lubrecht and Cramer Ltd.
- WAINWRIGHT, D.C. (1989).- Functional morphology of the pharyngeal jaw apparatus in Perciform fishes. An experimental analysis of the Haemulidae. *J. Morphol.*, **200**, 231-245.
- WIRGIN, I., GRUNDWALD, C., COURTENAY, S., KREAMER, G.L., REICHERT, W.L. & STEIN, J.E. (1994).- A biomarker approach to assessing xenobiotic exposure in Atlantic tomcod from the North American Atlantic coast. *Environ. Health Perspect.*, **102**, 764-770.
- WIRGIN, I., KONKLE, B., PEDERSEN, M., GRUNWALD, C., WILLIAMS, P.J. & COURTENAY, S.C. (1996).- A comparison of cytochrome P450 1A (CYP1A) mRNA inducibility in four species of Atlantic coast anadromous fishes. *Estuaries*, **19** (4), 913-922.
- Document complémentaire cité dans le texte :
- Collectif OSPAR, 2002: Lignes directrices JAMP de la surveillance continue des effets biologiques propres aux contaminants. Convention OSPAR pour la protection du milieu marin de l'Atlantique du Nord-Est.

(reçu le 06/01/2019 ; accepté le 10/11/2019) mis en ligne le 21/12//2019