

OS ET LIGAMENTS INTERMUSCULAIRES CHEZ LES POISSONS PLATS [TELEOSTEI : PLEURONECTIFORMES] : INTERPRÉTATIONS PHYLOGÉNÉTIQUES.

par

Bruno CHANET (1), François CHAPLEAU (2) & Martine DESOUTTER (3)

RÉSUMÉ. - Le but de ce travail est de reconsidérer certains des arguments présentés par Patterson et Johnson (1995) sur les os intermusculaires chez les Pleuronectiformes. Sur la base de la présence de ces structures et de la localisation des premières côtes chez deux familles de poissons plats (Bothidae et Samaridae), ces auteurs suggèrent que ces deux familles sont étroitement apparentées. Ils insistent également sur l'intérêt des os et ligaments intermusculaires pour reconstituer la phylogénie du groupe. Notre étude, conduite sur 417 spécimens appartenant à 93 espèces, 47 genres et 12 familles de Pleuronectiformes, montre que l'analyse des structures intermusculaires est une source intéressante de caractères phylogénétiques. Des ligaments intermusculaires, absolument identiques aux os intermusculaires par la forme et la disposition, ont été observés chez tous les poissons plats. Toutefois, une analyse d'ensemble des données montre que l'ossification des ligaments chez les Bothidae et les Samaridae est une convergence. De même, Patterson et Johnson (1995) regroupaient ces deux familles par la présence des premières côtes sur la seconde vertèbre abdominale. Notre étude indique que l'emplacement des premières côtes montre une grande variabilité inter et intra-familiale, remettant en cause la conclusion de ces auteurs. De plus, l'étude de ces structures a révélé une synapomorphie probable : les premières côtes se retrouvent sur la cinquième vertèbre précaudale chez les Poecilopsettidae observés alors qu'elles sont totalement absentes dans le clade Achiridae-Soleidae-Cynoglossidae.

ABSTRACT. - Intermuscular bones and ligaments in flatfishes [Teleostei: Pleuronectiformes]: Phylogenetic interpretations.

The purpose of this work is to examine the results of Patterson and Johnson (1995) on the evolution of intermuscular bones in Pleuronectiformes. On the basis of the presence of these peculiar bones and the location of the first ribs in two flatfish families (Bothidae and Samaridae), these authors suggested that these families might be closely relatives and insisted on the value of intermuscular bones and ligaments to assess interrelationships amongst flatfish clades. Our study, based on 417 specimens belonging to 93 species, 47 genera and 12 pleuronectiform families, shows that intermuscular structures are a useful source of phylogenetic characters. Intermuscular ligaments, identical in shape and position with intermuscular bones, have been found in all flatfishes. However, when considered within a global phylogenetic analysis, it appears that the ossification of ligaments in bothids and samarids is the result of convergence, not a common ancestry. A second character, which was suggested as a possible synapomorphy of samarids and bothids, was the location of the first ribs on the second abdominal vertebra. Our survey shows that the location of the first ribs is highly variable within and among flatfish families, making this character more complex than suggested by Patterson and Johnson (1995). Nevertheless, the global examination of these structures has revealed some interesting phylogenetic information: anteriormost ribs are found on the fifth precaudal vertebra in the Poecilopsettidae, while they are entirely absent in species belonging to the Achiridae-Soleidae-Cynoglossidae clade.

Key words. - Pleuronectiformes - Intermuscular bones - Ligaments - Ribs - Phylogeny.

En 1995, Patterson et Johnson publièrent un travail important sur les os et les ligaments intermusculaires chez les téléostéens. Cette publication est non seulement une véritable mine d'information, mais aussi une remise en question de l'interprétation de certaines structures. Leur étude s'intéresse essentiellement aux téléostéens primitifs (clupéomorphes, gonorynchiformes,...) ainsi qu'à leurs rela-

tions de parenté au moyen des informations apportées par l'étude des os et ligaments intermusculaires. Les auteurs suggèrent également des parentés probables entre certains groupes d'acanthomorphes. Ils ont surtout insisté sur le fait que les os intermusculaires et les ligaments étaient, en fait, des structures homologues dans la mesure où, comme l'avait déjà signalé Baudelot, en 1868, ces deux structures

(1) c/o Christian DENIEL, Institut Universitaire Européen de la Mer, place Nicolas Copernic, Technopôle Brest-Iroise, 29280 Plouzané, FRANCE. [Bruno.Chanet@wanadoo.fr]

(2) Département de Biologie, Université d'Ottawa, C.P. 450, Succursale A, Ottawa, Ontario, K1N 6N5, CANADA. [chapleau@science.uottawa.ca]

(3) Laboratoire d'Ichtyologie générale et appliquée, Muséum national d'Histoire naturelle, 43 rue Cuvier, 75231 Paris cedex 05, FRANCE. [desoutte@mnhn.fr]

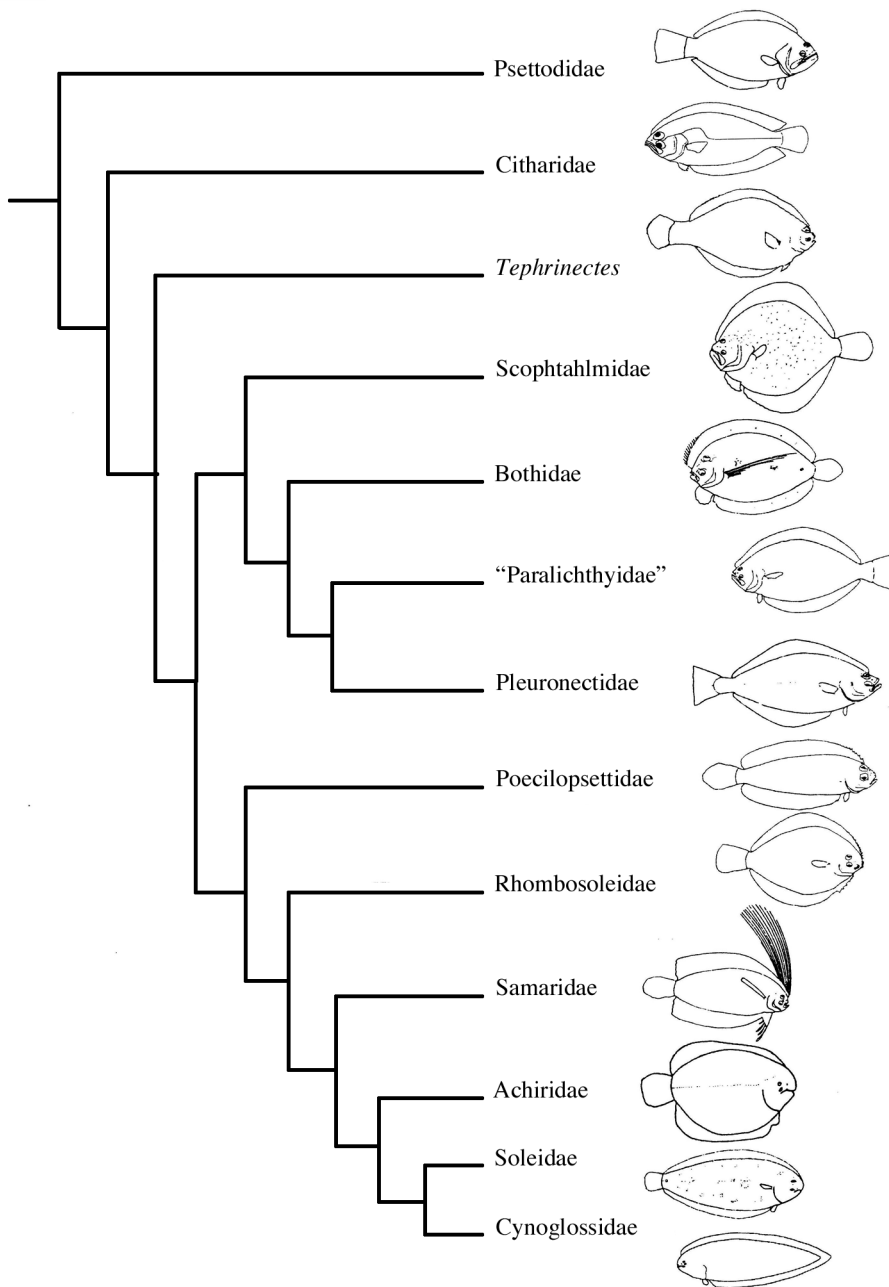


Figure 1. - Relations de parenté entre pleuronectiformes (modifié d'après Hoshino, 2001). Les guillemets indiquent que les Paralichthyidae ne sont pas monophylétiques. [Interrelationships of pleuronectiforms (modified from Hoshino, 2001). Inverted commas indicate that Paralichthyidae are not monophyletic.]

sont invariablement associées et que leur présence et leur ossification pouvaient être l'indice de parentés entre certains groupes. Appliquant ces principes aux pleuronectiformes, Patterson et Johnson (1995) ont postulé une étonnante parenté entre deux familles jusque-là éloignées sur les cladogrammes (Chapleau, 1993 ; Cooper et Chapleau, 1998a ; Hoshino, 2001) les Bothidae et les Samaridae (Fig. 1). Notre étude vise donc à corroborer ou réfuter cette hypothèse en examinant davantage d'espèces et en analysant les caractères utilisés par ces auteurs dans une perspective phylogénétique plus globale.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

La terminologie de Patterson et Johnson (1995) est utilisée ici [voir Gemballa et Britz (1998) et Johnson et Patterson (2001) pour les commentaires à son sujet]. Les spécimens suivants ont été étudiés, les codes des institutions sont définis dans Eschmeyer (1998).

Psettodidae. - *Psettodes erumei* (Bloch & Schneider, 1801) ANSP 145394 (1); *P. belcheri* Bennett, 1831, MNHN 1967-0921 (1). **Citharidae.** - *Citharoides linguatula* (Linnaeus, 1758), USNM 236123 (1); *C. cf. macrolepis* (Gilchrist, 1904), AMS I-25801-16 (1); *Lepidoblepharon* sp. AMS I.20118-012 (1). **Bothidae.** - Arno-

glossus sp. ANSP 145256 (3); *A. fisoni* Ogilby, 1898, AMS I-3372003 (1); *A. imperialis* (Rafinesque, 1810), NMC 600322 (1); AMS I-33661001 (2); *A. laterna* (Walbaum, 1792), MNHN 1995-0608 (4); *A. thori* Kyle, 1913, MNHN 1962-0062 (5); *Bothus lunatus* (Linnaeus, 1758), NMC 682101 (1); *B. maculiferus* (Poey, 1860), NMC 680275 (2); *B. podas* (Delaroche, 1809), MNHN1977-0126, MNHN 1975-0422, MNHN-1958-0154 (3); *Crossorhombus azurea* (Alcock, 1889), AMS I-31484009 (3), AMS I-22806020 (3); *Engyprospoon bleekeri* (Macleay, 1881), AMS I-33663001 (4); *E. grandisquama* (Temminck & Schlegel, 1846), AMS I-20771044 (1); *Grammatobothus polyophthalmus* (Bleeker, 1865), NMC-770034 (1); *Psettina gigantea* Amaoka, 1963, AMS I-33811001 (3); *Taeniopsetta* sp. ANSP 145357 (2); *Trichopsetta caribbae* Anderson & Gutherz, 1967, USNM 214582 (1). **Paralichthyidae**. - *Citharichthys stigmaeus* Jordan & Gilbert, 1882, NMC 74-216 (1); *C. arenaceus* Evermann & Marsh, 1900, USNM 203510 (1); *Cyclosetta chittendeni* Bean, 1895, AMNH 81153 (1); *C. querna* (Jordan & Bollman, 1890) USNM 236111 (1); *Etropus crossotus* Jordan & Gilbert, 1882, USNM 220685 (1); *Paralichthys lethostigma* Jordan & Gilbert, 1884, ANSP 143209 (1); *P. squalimentus* Jordan & Gilbert, 1882, ANSP 150694 (1); *Pseudorhombus* sp. (1); *Syacium gunteri* Ginsburg, 1933, USNM 273147 (1); *S. longidorsale* Murakami & Amaoka, 1992, USNM 317827(1); *S. maculiferum* (Garman, 1899), NMC uncat. (1); *S. micrurum* Ranzani, 1842, USNM 236254 (1); *S. papillosum* (Linnaeus, 1758), AMNH 82233(1), ROM 1045CS(1). **Scophthalmidae**. - *Lepidorhombus boscii* (Risso, 1810), USNM 236124 (1); *Scophthalmus aquosus* (Mitchill, 1815), ANSP 150131 (1), NMC 80-0214, NMC 80-0223 (group 38) (2); *S. maximus* (Linnaeus, 1758), (270), Université de Liège (Belgique). **Pleuronectidae**. - *Eopsetta grigorjewi* (Herzenstein, 1890), UMMZ 159590 (1); *Glyptocephalus zachirus* Lockington, 1879, NMC 65-0211 (1); *Hippoglossoides platessoides* (Fabricius, 1780), ROM 28310 (1); *Lepidopsetta bilineata* (Ayres, 1855), NMC 61-0050 (1); *Pleuronectes platessa* Linnaeus, 1758, IUEM-UBO (13). **Paralichthodidae**. - *Paralichthodes algoensis* Gilchrist, 1902, ANSP 55218 (1). **Poecilopsettidae**. - *Poecilopsetta beani* (Goode, 1881), USNM 164142 (1); *P. hawaiiensis* Gilbert; 1905, ANSP 176079 (1); *P. inermis* (Breder, 1927), USNM 217987 (2); *P. natalensis* Norman, 1931, USNM 307295 (2); *P. plinthus* (Jordan & Starks, 1904), AMS I.20918-016 (1). **Rhombosoleidae**. - *Ammotretis brevipinnis* Norman, 1926, SAM F5815 (1); *A. elongatus* McCulloch, 1914, AMS I.13207 (1); *A. lituratus* (Richardson, 1844), CSIRO T1587-01 (1); *A. macrolepis* McCulloch, 1914, CSIRO T1585-01 (1), CSIRO T1591-01 (1); *A. rostratus* Günther, 1862, NMV uncat. (1); *Colistium nudipinnis* (Waite, 1911), NMNZ P.36910 (1), NMNZ P.369114 (1); *Oncopterus darwini* Steindachner, 1874, uncat. (1); *Pelotretis flavilatus* Waite, 1811, NMNZ P.7895 (1); *Peltorhamphus latus* James, 1972, NMNZ P.6004 (1); *P. novaezeelandiae* Günther, 1862, NMNZ P.37857 (1), NMNZ P.6118 (1); *P. tenuis* James, 1972, NMNZ P.6017 (1); *Psammodytes ocellatus* Günther, 1862, CSIRO CA 1668 (1); *Rhombosolea leporina* Günther, 1862, AMS I.27007-001 (1); *R. plebeia* (Richardson, 1843), AMS I.27003-001 (1); *R. retiaris* Hutton, 1873, AMS I.27004-001 (1); *R. tapirina* Günther, 1862, AMS Acc 83-16 (1). **Samaridae**. - *Samaris cristatus* Gray, 1831, NTM uncat. (1); *Samariscus triocellatus* Woods, 1966, USNM 236126 (1); *Plagiopsetta glossa* Franz, 1910, AMS I-26828-001 (1). **Soleidae**. - *Aseraggodes* sp. ANSP 145319 (1); *Dagetichthys lakdoensis* Stauch & Blanc, 1964, MNHN 1962-0310 (1); *Buglossidium luteum* (Risso, 1810), MNHN 1987-1419 (2), ANSP 862359 (2); *Dicologlossa cuneata* (Moreau, 1881), MNHN 1988-0289 (1); *Microchirus (Microchirus) boscanion* (Chabanaud, 1926), MNHN uncat. (1); *M. (M.) frechkopi* Chabanaud, 1952, MNHN 1984-0441 (1); *M. (M.) ocellatus* (Linnaeus, 1758), MNHN 1958-

0152 (1), *M. (M.) variegatus* (Donovan, 1808), MNHN uncat.(1); *M. (M.) wittei* Chabanaud, 1950, MNHN 1987-1412 (1); *M. (Zevaia) azevia* (Capello, 1867), MNHN 1988-0657 (1); *M. (Z.) hexophthalmus* (Bennett, 1831), MNHN 1988-0650 (1); *Pardachirus hedley* Ogilby, 1916, ROM 40352 (1); *Pegusa lascaris* (Risso, 1810), MNHN 1955-0085 (1), ANSP 93148 (1), IUEM-UBO (7); *Rendhalia jaubertensis* (Rendhal, 1921), NTM S.10542-002 (1); *Solea solea* (Linnaeus, 1758), Laboratoire de Morphologie fonctionnelle et évolutive (Université de Liège) (10); *Vanstraelenia chirophthalma* (Regan, 1921), MNHN 1988-1837 (1). **Cynoglossidae**. - *Cynoglossus bilineatus* (Lacepède, 1802), ANSP 107794 (1); *C. cynoglossus* (Hamilton, 1822), ANSP 89461 (1); *C. puncticeps* (Richardson, 1846), ANSP 87268 (1); *Symphurus atricauda* (Jordan & Gilbert, 1880), NMC 74-0215 (1); *S. plagusia* (Bloch & Schneider, 1801), ANSP 142305 (1).

Tous ces spécimens ont été préparés selon la technique de double coloration à l'alizarine et au bleu Alcyan (Taylor & Van Dyke, 1985).

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Au sein des poissons plats, deux familles possèdent des os intermusculaires (Amaoka, 1969 ; Hensley et Ahlstrom, 1984 ; Chapleau, 1993) : les Bothidae avec cinq séries [deux séries de myorhabdoi, une d'épiméraux, une d'épicentraux et une d'hypoméraux selon la terminologie d'Amaoka (1969)] et les Samaridae avec trois séries [épiméraux, épicaux et hypoméraux] (Sakamoto, 1984) (Fig. 2). Ces os sont bien connus chez certains téléostéens (voir Patterson et Johnson, 1995) et leur présence a été utilisée dans le passé pour placer ces deux familles à l'extérieur de l'ordre des Pleuronectiformes (Chabanaud, 1949 ; Amaoka, 1969). En étudiant quelques spécimens de pleuronectiformes, Patterson et Johnson (1995) réinterprètent ces structures et considèrent que les hypoméraux sont des côtes (*posterior ribs*) s'étendant jusque dans la région caudale et que les autres structures sont des néoneuraux ossifiés (= des ligaments intermusculaires ossifiés) différents des os intermusculaires présents chez les téléostéens plus basaux. Ces auteurs suggèrent que les poissons plats de la famille des Bothidae et des Samaridae pourraient être étroitement apparentés car ils présentent deux états évolués de caractères : i) des os intermusculaires – en cinq séries chez les Bothidae, trois séries chez les Samaridae (état primitif : absence d'os intermusculaires) –, ii) la présence des premières côtes sur la seconde vertèbre précaudale (état primitif : premières côtes présentes sur la troisième vertèbre précaudale). Ils remettent ainsi en cause les relations de parenté entre poissons plats issues d'études précédentes où ces deux familles étaient non apparentées (Chapleau, 1993 ; Cooper et Chapleau, 1998a ; Hoshino, 2001) (Fig. 1). En effet, chacun de ces travaux a montré que les Samaridae et les Bothidae différaient par la structure de l'endosquelette caudal, la morphologie de la portion épicaudale, la nageoire dorsale, la présence d'une

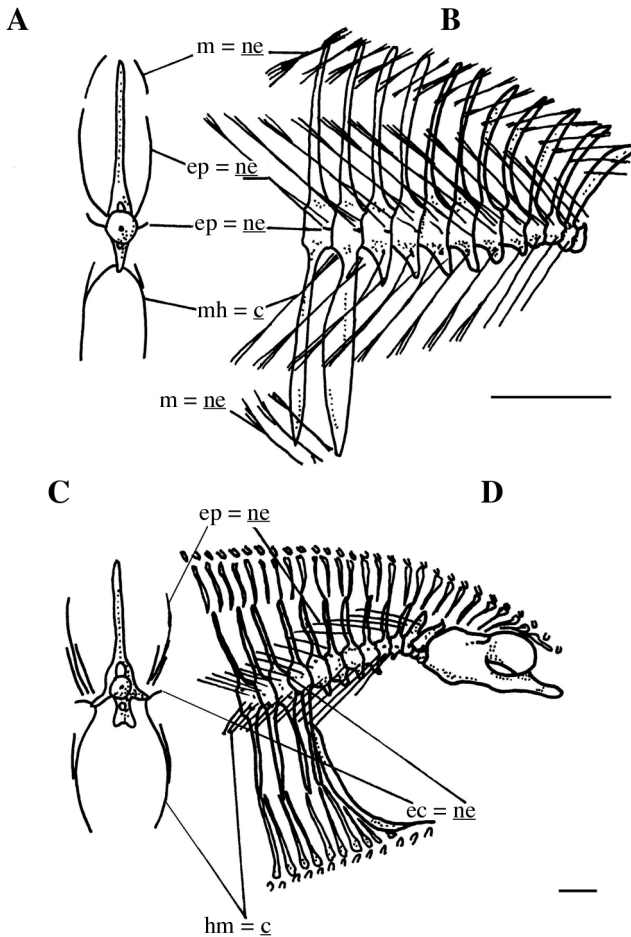


Figure 2. - Os intermusculaires chez *Crossorhombus kobensis* (Jordan & Starks, 1906) (Bothidae), modifié d'après Amaoka (1969 : 223, fig. 120B1, B2), et *Samariscus latus* (Matsubara & Takamuki, 1951) (Samaridae), modifié d'après Sakamoto (1984 : 179, fig. 41). **A** : *C. kobensis*, vue antérieure de la 8ème vertèbre précaudale. **B** : *C. kobensis*, vue latérale droite de la région précaudale. **C** : *S. latus*, vue antérieure de la 9ème vertèbre précaudale. **D** : *S. latus*, vue latérale droite de la région précaudale. Les légendes non soulignées suivent la terminologie d'Amaoka (1969), les légendes soulignées dans la figure suivent la terminologie de Patterson et Johnson (1995) : c : côte, ec : épical, ep : épipleural, hm : hypoméral, m : myorhabdoï, ne : néoneural. A, B, échelle = 10 mm ; C, D, échelle = 2 mm. [Intermuscular bones in *Crossorhombus kobensis* (Jordan & Starks, 1906) (Bothidae), modified from Amaoka (1969 : 223, fig. 120B1, B2), and in *Samariscus latus* (Matsubara & Takamuki, 1951), modified from Sakamoto (1984 : 179, fig. 41). **A** : *C. kobensis*, anterior view of the 8th precaudal vertebra. **B** : *C. kobensis*, left lateral view of the precaudal region. **C** : *S. latus*, anterior view of the 9th precaudal vertebra. **D** : *S. latus*, right lateral view of the precaudal region. The not-underlined legends follow Amaoka (1969) terminology while underlined legends follow Patterson and Johnson (1995) terminology: c: rib, ec: epicentral, ep: epipleural, hm: hypomerall, m: myorhabdoï, ne: neoneural. A, B, scale bar = 10 mm. C, D, scale bar = 2 mm.]

épine neurale et d'un arc neural sur la première vertèbre précaudale.

Notre étude, conduite sur 417 spécimens appartenant à 93 espèces, 47 genres et 12 familles de poissons plats, mon-

tre pour la première fois que des ligaments intermusculaires non ossifiés avec la même disposition et le même aspect que les os intermusculaires présents chez les Bothidae et les Samaridae existent chez tous les autres poissons plats. Ces ligaments apparaissent sous la forme de baguettes translucides, branchues à chaque extrémité (Fig. 3). Leur disposition est remarquablement constante au sein des poissons plats, avec une série dorsale dont les éléments sont situés à hauteur des extrémités distales des épines neurales – les plus antérieurs étant insérés sur la face dorsale et occipitale du neurocrâne (Fig. 3C) –, une série plus médiane présente sur la face dorsale des vertèbres, une série disposée latéralement sur les centra, une série localisée sur la face ventrale des vertèbres en région caudale [= “posterior ribs” de Patterson et Johnson (1995)] et une dernière série ventrale dont les éléments sont situés à hauteur des extrémités distales des épines hémiales (Fig. 3A).

De tels résultats amènent à reconsidérer les arguments proposés par Patterson et Johnson (1995). En effet, si on accepte le cladogramme d'Hoshino (2001) (Fig. 1), il n'y a pas d'ancêtre commun exclusif aux Bothidae et aux Samaridae. Les deux taxa appartiennent à des clades distincts, séparés par 5 noeuds bien définis par plusieurs caractères non homoplasiques. Afin de réfuter ou corroborer une hypothèse de convergence concernant l'apparition des os intermusculaires, deux caractères ont été ajoutés à la matrice d'Hoshino (2001) :

caractère 1 : ossification des néoneuraux (néoneuraux ossifiés (1), état présent chez les Bothidae et les Samaridae – néoneuraux non ossifiés (0), état présent chez tous les autres poissons plats) ;

caractère 2 : modification des côtes (présentes en région caudale et ressemblant à des épineuraux (1), état présent chez les Bothidae et les Samaridae – côtes absentes en région caudale (0), état présent chez tous les autres poissons plats).

Cette matrice a été analysée au moyen du logiciel PAUP 4.0 et la topographie du cladogramme n'a pas été modifiée dans le sens de l'hypothèse de Patterson et Johnson (1995). L'ossification des ligaments intermusculaires semble donc s'être déroulée deux fois, de manière indépendante, chez les Bothidae et les Samaridae. Un travail similaire sera réalisé prochainement sur les autres structures intermusculaires (épipleuraux et position des premières côtes).

En ce qui concerne la position des premières côtes chez les pleuronectiformes, il existe une forte variabilité inter- et intra-familiale (Tab. I). Les premières côtes sont insérées sur la troisième vertèbre précaudale chez les Psettopterygiidae et les Paralichthyidae. Elles sont présentes sur la quatrième vertèbre précaudale chez les Samaridae examinés, les Scophthalmidae, certains Pleuronectidae et certains Rhombosoleidae. Elles existent à partir de la cinquième vertèbre chez les Poecilopsettidae et certains Rhombosoleidae.

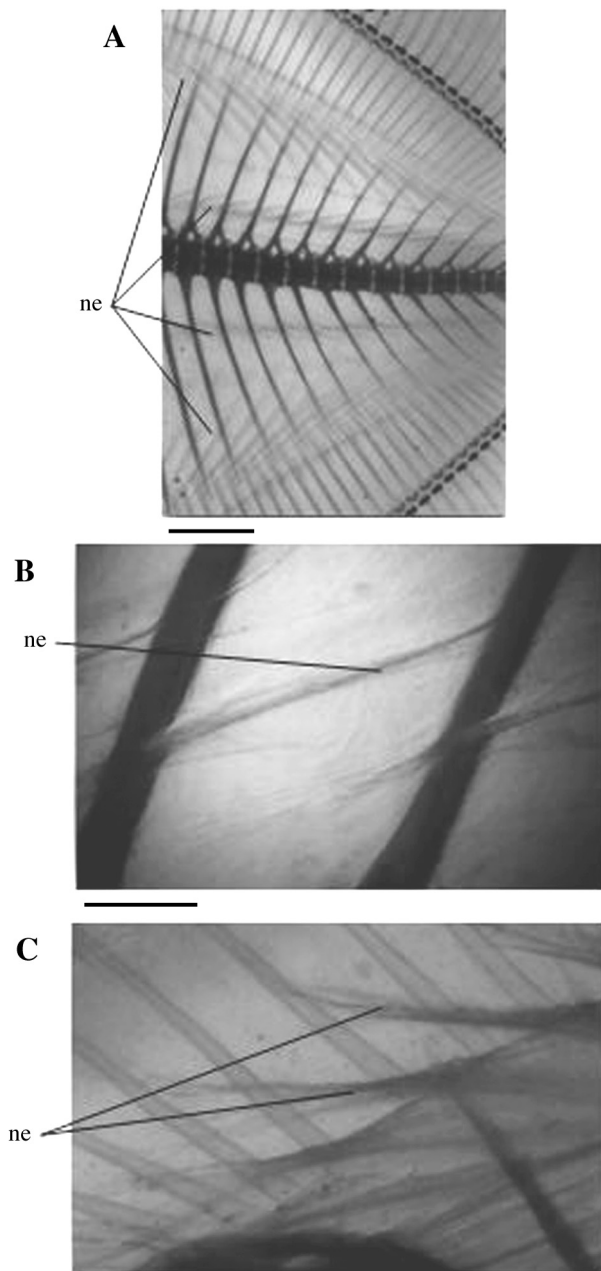


Figure 3. - Ligaments intermusculaires chez *Scophthalmus maximus* (Linnaeus, 1758) (Scophthalmidae), spécimen cleared and stained. **A** : Vue latérale gauche de la région précaudale. **B** : Détail de A. **C** : Ligaments intermusculaires en région dorso-occipitale, vue latérale gauche. ne : néoneural. Échelles = 1 mm. [Intermuscular ligaments in *Scophthalmus maximus* (Linnaeus, 1758) (Scophthalmidae), cleared and stained specimen. **A**: Left lateral view of precaudal region. **B**: Detail of A. **C**: Intermuscular ligaments in dorso-occipital region, left lateral view. ne : neoneural. Scale bars = 1 mm.]

Enfin, les côtes manquent totalement chez les poissons plats appartenant aux Achiridae, Soleidae et Cynoglossidae. La position des premières côtes semble donc être un caractère complexe qui requiert une analyse fine de sa répartition au

Tableau I. - Position des premières côtes, et présence et structure des ligaments intermusculaires chez les pleuronectiformes. [Location of the anteriormost ribs, and presence and structure of intermuscular ligaments in pleuronectiforms.]

	Vertèbre portant les premières côtes	Ligaments intermusculaires
Psettodidae	3	présents et non ossifiés
Citharidae	3	présents et non ossifiés
Scophthalmidae	3-4	présents et non ossifiés
"Paralichthyidae"	3	présents et non ossifiés
Bothidae	2	présents et ossifiés
Pleuronectidae	2-3-4	présents et non ossifiés
<i>Tephrinectes</i>	4*	non observé
Paralichthodidae	4	présents et non ossifiés
Rhombosoleidae	4-5-6	présents et non ossifiés
Poecilopsettidae	5	présents et non ossifiés
Samaridae	4	présents et ossifiés
Achiridae	0+	non observé
Soleidae	0	présents et non ossifiés
Cynoglossidae	0	présents et non ossifiés

sein de l'ordre.

L'absence de côtes semble être un caractère évolué venant confirmer la monophylie du clade formé par les Achiridae, les Soleidae et les Cynoglossidae (Chapleau et Keast, 1988). Cet état de caractère avait déjà été observé et mentionné chez quelques espèces par Chabanaud (1937), Futch *et al.* (1972 : 55, fig. 11) et Bürgin (1987 : 342, fig. 18A). Enfin, la présence des premières côtes sur la cinquième vertèbre précaudale peut être interprétée comme une synapomorphie des membres de la famille des Poecilopsettidae, mais seule une analyse phylogénétique de cette famille permettra de le confirmer.

Ainsi, les états de caractères mentionnés par Patterson et Johnson (1995) ne semblent pas, à ce jour, suffisants pour proposer une proche parenté entre les Bothidae et les Samaridae. Même si d'autres travaux seront nécessaires pour bien éclaircir ce problème, il nous semble important d'insister sur les points suivants :

1) la recherche des relations de parenté entre Pleuronectiformes est une entreprise longue et difficile, ne serait-ce que par le fort taux d'homoplasies qui semblent exister (Chapleau, 1993 ; Cooper et Chapleau, 1998a, 1998b). En conséquence, toute hypothèse relative à la phylogénie du

groupe doit reposer sur un large éventail de données et non sur un ensemble limité d'observations issues de l'étude de quelques structures : les os intermusculaires, les otolithes ou encore les diverticules du tube digestif ;

2) Les hypothèses formulées par Patterson et Johnson (1995) ont été un stimulant qui vient relancer la recherche des relations de parenté entre Pleuronectiformes en utilisant de nouveaux caractères. Peu de gens s'intéressaient à ces structures intermusculaires. Cette étude préliminaire laisse entrevoir une masse de nouveaux caractères qui seront, nous l'espérons, très utiles pour reconstituer l'histoire évolutive des poissons plats.

Remerciements. - Nous tenons à remercier ici G.D. Johnson (NMNH, Smithsonian Institution, Washington D.C., USA) pour avoir discuté avec nous de ce problème ainsi que F. Wagemans (Université de Liège, Belgique), C. Deniel (IUEM-UBO, Plouzané), L. Quiniou (IUEM-UBO, Plouzané) et M. Beaunier (Laboratoire d'Ichtyologie générale et appliquée, MNHN, Paris) pour le prêt et la préparation du matériel nécessaire à cette étude. Ce projet a été réalisé en partie grâce à une subvention du Conseil de Recherche en Sciences Naturelles et Génie du Canada (FC).

RÉFÉRENCES

- AMAOKA K., 1969. - Studies on the sinistral flounders found in the waters around Japan. Taxonomy, anatomy and phylogeny. *J. Shimonoseki Univ. Fish.*, 18: 65-340.
- BAUDELLOT M.E., 1868. - Observation relative à la pièce scapulaire des silures. *Bull. Soc. Sci. Nat. Strasbourg*, 12: 83-84.
- BÜRGIN T., 1987. - Asymmetry and functional design - The pharyngeal jaw apparatus in soleid flatfishes (Pisces; Pleuronectiformes). *Neth. J. Zool.*, 37(3-4): 322-364.
- CHABANAUD P., 1937. - Téléostéens dissymétriques du Mokkattam inférieur de Tourah. *Mém. Inst. Égypte*, 32: 1-121.
- CHABANAUD P., 1949. - Le problème de la phylogénèse des Heterosomata. *Bull. Inst. Océanogr.*, 950: 1-24.
- CHAPLEAU F., 1993. - Pleuronectiform relationships: A cladistic reassessment. *Bull. Mar. Sci.*, 52(1): 516-540.
- CHAPLEAU F. & A. KEAST, 1988. - A phylogenetic reassessment of monophyletic status of the family Soleidae, with comments on the suborder Soleoidei (Pisces, Pleuronectiformes). *Can. J. Zool.*, 66: 2797-2810.
- COOPER J.A. & F. CHAPLEAU, 1998a. - Phylogenetic status of *Paralichthodes algoensis* (Pleuronectiformes: Paralichthodidae). *Copeia*, 1998(2): 477-481.
- COOPER J.A. & F. CHAPLEAU, 1998b. - Monophyly and intra-relationships of the family Pleuronectidae (Pleuronectiformes), with a revised classification. *Fish. Bull.*, 96(4): 686-726.
- ESCHMEYER W.N., 1998. - Catalog of fishes. Center for Biodiversity Research and Information of the California Academy of Sciences, Spec. Publ. n°1, 3 vol. p. 2905. San Francisco: California Academy of Sciences.
- FUTCH C.R., TOPP R.W. & E.W. HOUDE, 1972. - Developmental osteology of the lined sole, *Achirus lineatus* (Pisces: Soleidae). *Contrib. Mar. Sci.*, 16: 33-57.
- GEMBALLA S. & R. BRITZ, 1998. - Homology of intermuscular bones in Acanthomorph fishes. *Am. Mus. Novit.*, 3241: 1-25.
- HENSLEY D.A. & E.H. AHLSTROM, 1984. - Pleuronectiforms: Relationships. In: Ontogeny and Systematics of Fishes (Moser H.G., Richard W.J., Cohen D.M., Fahay M.P., Kendall A.W. & S.L. Richardson, eds), *Am. Soc. Ichthyol. Herpetol., Spec. Publ.* 1: 670-687.
- HOSHINO K., 2001. - Monophyly of the Citharidae (Pleuronectoidei: Pleuronectiformes: Teleostei) with considerations of pleuronectoid phylogeny. *Ichthyol. Res.*, 48: 391-404.
- HOSHINO K. & K. AMAOKA, 1998. - Osteology of the flounder, *Tephripectes sinensis* (Lacepède) (Teleostei: Pleuronectiformes), with comments on its relationships. *Ichthyol. Res.*, 45: 69-77.
- JOHNSON G.D. & C. PATTERSON, 2001. - The intermuscular system of acanthomorph fishes: A commentary. *Am. Mus. Novit.*, 3312: 1-24.
- PATTERSON C. & G.D. JOHNSON, 1995. - The intermuscular bones and ligaments of teleostean fishes. *Smith. Contrib. Zool.*, 559: 1-83.
- SAKAMOTO K., 1984. - Interrelationships of the family Pleuronectidae (Pisces: Pleuronectiformes). *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 31(1): 95-215.
- TAYLOR W.R. & G.C. VAN DYKE, 1985. - Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. *Cybium*, 9: 107-121.