

MÉMOIRES DE STAGE
SCIENCES DE LA MER
BIOLOGIE MARINE

1996

APPORTS ONTOGENIQUES A LA PHYLOGENIE
DES POISSONS CHIRURGIENS
(Famille: Acanthuridae)

Brice QUENOUILLE

Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris
Diplôme d'Etudes Approfondies

“ **Systématique Animale et Végétale** “

MÉMOIRES DE STAGE
SCIENCES DE LA MER
BIOLOGIE MARINE

MAI

1996

APPORTS ONTOGENIQUES A LA PHYLOGENIE DES
POISSONS CHIRURGIENS
(Famille: Acanthuridae)

Brice QUENOUILLE

Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris
Diplôme d'Etudes Approfondies

“ Systématique Animale et Végétale “

Directeur de stage : Michel KULBICKI



L'INSTITUT FRANÇAIS DE RECHERCHE SCIENTIFIQUE
POUR LE DÉVELOPPEMENT EN COOPÉRATION

CENTRE DE NOUMÉA

© ORSTOM, Nouméa, 1996

/QUENOUILLE B.

Apports Ontogéniques a la Phylogénie des Poissons Chirurgiens (Famille: Acanthuridae)

Nouméa : ORSTOM. Mai 1996. 38 p.

Mém.Stage : Sci.Vie ; Biol.mar.

Ø34BIOVERØ1

PHYLOGENESE;ONTOGENESE;POISSON MARIN;POISSON CHIRURGIEN;ANCANTHURIDAE;
COLORATION;METHODE

Imprimé par le Centre ORSTOM
Mai 1996

 ORSTOM Nouméa
REPROGRAPHIE

RESUME

Les buts de cette étude basée sur l'observation de 46 caractères ostéologiques mis en évidence par Winterbottom et Guiasu sur des individus adultes de la famille des Acanthuridae (poissons chirurgiens) sont de tester l'hypothèse selon laquelle l'ontogénie est un critère valable de polarisation de caractères et de mesurer l'inférence phylogénétique de données ontogéniques. Le stade étudié est celui de juvénile pélagique et a concerné 27 individus appartenant aux genres suivants: *Acanthurus*, *Ctenochaetus*, *Zebrasoma* et *Naso*. Une digestion suivie d'une coloration ont été effectuées afin de mettre en évidence les parties squelettiques. Les colorations se sont révélées peu satisfaisantes et les observations difficiles à effectuer. Différents aspects sur le développement des Acanthuridae sont cependant apparus: 1) les juvéniles pélagiques étudiés présentent un niveau de développement ostéologique identique aux adultes. 2) il n'apparaît pas d'écaillés chez les juvéniles de *Zebrasoma* alors qu'elles sont présentes chez *Acanthurus*, *Ctenochaetus* et *Naso*. Le développement des poissons chirurgiens semble donc rapide et pourrait répondre à une pression environnementale importante. Une étude plus approfondie sur l'ontogénie des Acanthuridae portant sur une séquence ontogénique complète semble intéressante; l'étude présente n'ayant permis aucune hypothèse de polarisation. D'autre part, corroborant des observations précédentes sur les stades larvaires, l'absence d'écaillés chez *Zebrasoma* au stade de juvénile pélagique, porte à penser qu'il s'agit d'un phénomène de paedomorphose pouvant toucher certains caractères lors du développement.

MOTS-CLES: phylogénie, ontogénie, Acanthuridae.

SOMMAIRE

| | |
|--|----|
| 1. INTRODUCTION | 5 |
| 1.1 Présentation de l'étude..... | 5 |
| 1.2. Ontogénie et phylogénie: aperçu historique..... | 6 |
| 1.3. Les Acanthuridae..... | 8 |
| 1.3.1. Rappel sur les poissons récifaux..... | 8 |
| 1.3.2. Origine et classification des Acanthuridae..... | 9 |
| 1.3.3. Ontogénie des Acanthuridae..... | 10 |
| 2. MATERIELS ET METHODES | 11 |
| 2.1. Modèle de Winterbottom et Guiasu..... | 11 |
| 2.1.1. Données..... | 11 |
| 2.1.1.1. Matrice de données..... | 11 |
| 2.1.1.2. Logiciels d'analyse..... | 12 |
| 2.1.2. Méthodes d'analyses..... | 12 |
| 2.1.2.1. Recherche de l'arbre..... | 12 |
| 2.1.2.2. Statistique et robustesse de l'arbre..... | 13 |
| 2.2. Spécimens observés..... | 14 |
| 2.3. Coloration des os et cartilages..... | 16 |
| 2.4. Observation des spécimens..... | 17 |
| 3. RESULTATS | 18 |
| 3.1. Modèle de Winterbottom et Guiasu..... | 18 |
| 3.2. Observation des spécimens..... | 20 |
| 3.2.1. Résultats des colorations..... | 20 |
| 3.2.2. Résultats des observations..... | 20 |
| 3.2.3. Observations supplémentaires..... | 22 |
| 4. DISCUSSION | 24 |
| 4.1. Modèle de Winterbottom et Guiasu | 24 |
| 4.2. Observation des juvéniles..... | 25 |
| 4.3. Critère ontogénique et méthode extra-groupe..... | 27 |
| 5. CONCLUSION | 29 |

1. INTRODUCTION

1.1. Présentation de l'étude

Retrouver et comprendre l'évolution des êtres vivants est une tâche ardue qui fascine nombre d'entre nous, scientifiques ou non. L'approche proposée par la systématique phylogénétique, ou, cladistique, a connu un fort retentissement depuis son élaboration par Hennig (1966). Même si elle est encore sujet à de nombreuses critiques, notamment lorsqu'il s'agit de transcrire les hypothèses phylogénétiques émises en une classification, ses bases et le vocabulaire qui lui est associé, ont aujourd'hui été adoptés par nombre de systématiciens (Mayr, 1986). L'intérêt de l'ontogénie (ou ontogenèse: elle comprend toutes les étapes du développement, de la fécondation jusqu'au moment où l'individu est considéré comme adulte) comme source d'information phylogénétique est aujourd'hui accepté par la majorité des auteurs. Mais c'est notamment à propos de sa signification et de l'importance qu'elle doit tenir dans une reconstruction que différentes idées s'opposent.

Il est ici proposé, dans le contexte d'une approche empirique, de mesurer l'apport de données ontogéniques à la phylogénie des Acanthuridae. Les Acanthuridae, plus communément appelés poissons chirurgiens à cause d'une épine en forme de scalpel située juste en avant de la nageoire caudale, sont des poissons inféodés aux récifs coralliens, que l'on ne trouve que dans les eaux chaudes et peu profondes, exceptée la Méditerranée (Whitehead et al., 1986). Ils sont actuellement classés comme famille appartenant au sous-ordre des Acanthuroidei, lui-même placé dans l'ordre des Perciformes et se subdivisent en 3 sous-familles, 6 genres, et 72 espèces. D'une taille modérée dépassant rarement 50 cm en longueur standard (c.a.d. de la base de la nageoire caudale au bout du museau), la plupart d'entre eux sont des herbivores se nourrissant d'algues benthiques. Il existe cependant deux genres (*Naso* et *Acanthurus*) comptant quelques espèces zooplanctonophages et un genre (*Ctenochaetus*), comportant des espèces détritivores (Randall et al., 1990).

En 1993, Winterbottom et Guiasu (1993) ont effectué une approche phylogénétique des genres d'Acanthuridae à partir d'observations ostéologiques. La matrice de données obtenue a été à nouveau analysée et les mêmes caractères observés sur des individus juvéniles des quatre genres principaux (*Acanthurus*, *Ctenochaetus*, *Naso* et *Zebrasoma*), individus capturés à un stade précis de leur développement. Ces nouvelles données ont pour but de discuter l'importance de certains caractères dans la qualité de l'arbre obtenu et de tester l'hypothèse selon laquelle l'ontogénie serait une source majeure d'information de polarisation de caractères (Nelson, 1977). Il est de plus envisagé de rechercher de nouveaux caractères afin de tester les hypothèses de monophylie émises et éventuellement de «renforcer» celles pauvres en synapomorphies.

1.2. Ontogénie et phylogénie: aperçu historique

Les relations supposées entre phylogénie et ontogénie n'ont cessé d'être abondamment discutées au cours de débats qui révèlent une inclination de la part des biologistes à accorder à l'ontogénie une signification phylogénétique exceptionnelle. L'ontogénie fournit une source directe d'observations des transformations et, parce que cette dimension temporelle est uniquement partagée par l'ontogénie (changements observables d'un individu au cours du temps) et la phylogénie (changements inférables à la généalogie d'un organisme au cours du temps), les scientifiques ont toujours souhaité établir une simple correspondance entre les deux (Mabee, 1993).

Partant d'observations empiriques qui nous montrent qu'aux premiers stades de développement, les embryons appartenant à divers grands groupes taxinomiques se ressemblent plus entre eux qu'ils ne ressemblent à leurs formes adultes, Von Baer énonça en 1828 ses «lois du développement» dont les deux premières sont:

1. les caractères généraux d'un grand groupe apparaissent plus tôt dans l'embryon que les caractères spéciaux.
2. les caractères moins généraux se développent à partir des caractères plus généraux.

A la fin du même siècle, Haeckel, évolutionniste convaincu (Von Baer ne l'était pas), s'inspira de ces lois et de ses propres observations pour formuler sa désormais célèbre loi biogénétique, ou loi de récapitulation: «l'ontogénie récapitule la phylogénie», autrement dit, l'embryon récapitule, lors de son développement, la succession des états ancestraux.

La loi biogénétique fut la source de nombreux débats. En effet, souvent prise au pied de la lettre et ne souffrant d'aucune exception pour son auteur, cette loi suppose qu'au cours de son développement, l'embryon tout entier doit passer par les stades adultes de ses ancêtres fossiles, ce qui n'est évidemment pas le cas (Darlu et Tassy, 1993). Gould en particulier, dans son ouvrage «Phylogeny and Ontogeny» (1977) se basa sur de nombreuses exceptions dues à des phénomènes d'hétérochronie (notamment de paedomorphose), et contribua à minimiser l'influence de la loi biogénétique, aujourd'hui considérée par beaucoup comme erronée .

Le développement de la systématique phylogénétique depuis ces vingt dernières années s'est accompagnée d'un regain d'intérêt et de discussions sur le rôle et l'importance que doit tenir l'ontogénie au cours des étapes de reconstruction phylogénétique. En accord avec Hennig et l'école cladiste, l'objectif majeur de la systématique est clair: la mise en évidence de groupes monophylétiques à travers la recherche de synapomorphie(s) partagée(s) par les membres de ces groupes. Cette recherche se fera en minimisant le plus possible l'utilisation d'hypothèses *ad hoc*, respectant en cela le principe de parcimonie ou principe d'économies d'hypothèses.

Le problème majeur donc, lorsque l'on étudie un caractère, est de mettre en évidence la morphocline qui lui correspond, c'est à dire de rechercher et de distinguer l'état apomorphe (évolué) et plésiomorphe (primitif) dudit caractère. On cherche à déterminer la polarité de ce caractère.

Plusieurs méthodes sont disponibles: les méthodes directes (nommées ainsi car elles font appel à des observations à l'intérieur du groupe étudié), et les méthodes indirectes (qui font appel à des observations issues d'autres groupes).

Parmi toutes, la méthode dite de comparaison extra-groupe (méthode indirecte) est certainement la plus utilisée et nous paraphraserons Matile et al. (1987) pour la définir:

"Etant donné un caractère homologue rencontré à l'intérieur d'un groupe monophylétique, si le caractère est rencontré aussi à l'extérieur du groupe (c'est à dire dans son groupe frère et dans des groupes plus éloignés), il est plésiomorphe. Si le caractère n'est rencontré qu'à l'intérieur du groupe monophylétique étudié, il est apomorphe."

Cette technique offre un moyen de comparaison simple et qui repose clairement sur le principe de parcimonie (l'observation extra-groupe aidera au choix entre l'état apomorphe et plésiomorphe du caractère ôtant ainsi la nécessité de poser une hypothèse *ad hoc*). Cependant, l'utilisation de données externes au groupe étudié est elle-même sujette à différentes critiques. Nous en retiendrons trois, notamment soulignées par Kraus (1988):

- 1) Il est souvent difficile, voir impossible, de déterminer quels taxons sont phylogénétiquement les plus proches du groupe étudié, diminuant en cela la confiance des déductions de polarisation émises.
- 2) L'évolution parfois extrêmement divergente des caractères peut rendre impossible la détermination de l'homologie entre le groupe d'étude et les extra-groupes.
- 3) Si les relations entre le groupe choisi et les extra-groupes ne sont pas clairement résolues, les caractères homoplasiques entre ces groupes seront susceptibles d'être faussement polarisés.

Pour ces différentes raisons, un critère alternatif est désirable pour les cas où la méthode de comparaison extra-groupe se révèle trop hasardeuse. Une autre possibilité, à la base de l'étude présente, est d'utiliser le critère ontogénique (méthode directe). En 1973, Nelson fit une argumentation notamment basée sur l'exemple suivant:

"Suppose there are two species of fishes, A and B. Species A has an eye on each side of the head (character x); species B has two eyes on the same side (character y). Which character is the most primitive? Without further information, no rational answer would be possible. But suppose we study the ontogeny of both species, and find that embryos of both species have character x, and that during subsequent development of species B character x is transformed to character y. With this ontogenic character we may answer the original question: character x is more primitive than y."

Il conclut que le critère ontogénique pour déterminer la polarité des caractères était le critère décisif et reformula la loi de Haeckel en ce qui est aujourd'hui appelé la règle de Nelson:

"Given an ontogenic character transformation, from a character observed to be more general to a character observed to be less general, the more general character is primitive and the less general advanced (Nelson, 1978)."

(Etant donné la transformation ontogénique d'un caractère depuis un état général vers un état moins général, l'état plus général est primitif et l'état moins général est évolué).

A son tour, la reformulation proposée par Nelson fut l'objet de critiques (notamment De Queiroz, 1985; Lovtrup, 1978; Alberch, 1985; Bryant, 1991) mais peu d'entre elles se basèrent sur des observations empiriques (Forey et al., 1991).

Il est ici notamment proposé de tester la règle de Nelson et de mesurer quelles informations l'ontogénie peut apporter à la phylogénie.

1.3. Les Acanthuridae

1.3.1. Rappel sur les poissons récifaux

La richesse ichtyologique trouvée aux abords des récifs coralliens est unique en son genre. Dans le Pacifique, 4100 espèces réparties en 120 familles font de ce biotope un site exceptionnel d'études systématiques et écologiques. Cependant, sauf quelques observations et travaux d'explorateurs et scientifiques commencés au 19ème siècle par Cuvier, Valenciennes ou Günther, l'étude approfondie des poissons des récifs coralliens ne débuta réellement que vers la fin des années 1950, notamment grâce à l'amélioration des techniques d'exploration des fonds marins (Sale, 1991).

Avec une telle richesse spécifique, l'approche systématique de la faune ichtyologique récifale n'est pas tâche aisée et jusqu'à récemment, les classifications proposées utilisaient principalement des critères de ressemblance globale basés sur les livrées (couleurs) et sur certains caractères méristiques (le nombre de rayons durs et mous des nageoires; la présence, l'absence et le nombre d'écailles sur certaines parties du corps...). La discrimination obtenue a fourni une classification des poissons récifaux en différents groupes qui permet une utilisation aisée de clés de détermination mais qui ne peut être rigoureusement considérée comme hypothèse phylogénétique, les caractères utilisés étant très variables même au niveau spécifique. Loin d'être inutiles et fausses, ces classifications ont cependant servi de point de départ à une nouvelle approche faite depuis une quinzaine d'années par quelques systématiciens qui se sont notamment basés sur les principes de la systématique phylogénétique.

L'histoire évolutive exacte des poissons récifaux n'est pas claire. La vaste majorité d'entre eux est classée dans la série des Percomorphes et l'ordre des Perciformes, le plus important des ordres de vertébrés. Malheureusement, les Perciformes ne peuvent être cladistiquement définis d'une manière rigoureuse. C'est un ensemble non monophylétique qui apparaît être à la fois polyphylétique (né de différentes lignées acanthoptérygiennes) et paraphylétique (ne contenant pas tous les descendants de l'ancêtre commun qui semble avoir donné plusieurs autres ordres de Percomorphes). Les relations entre les groupes majeurs à l'intérieur des Perciformes ne peuvent donc être clairement établies comme l'ont montré Lauder et Liem (1983). Ces mêmes auteurs ont cependant attribuer différentes caractéristiques à ce groupe:

- 1) C'est le plus diversifié de tous les groupes de poissons.
- 2) C'est le plus grand ordre de vertébrés, comprenant environ 20 sous ordres, 150 familles et au moins 6900 espèces.
- 3) les Perciformes dominent la vie vertébrée océane et sont un des composants majeur de la faune ichtyologique d'eau douce dans les régions tropicales et subtropicales.
- 4) C'est le groupe supposé à partir duquel de nombreux autres groupes ont dérivé.

Il est généralement accepté que les Perciformes apparaissent au cours du Crétacé supérieur, il y a environ 65 Millions d'années, né d'un ancêtre s'approchant des Beryciformes (représenté aujourd'hui par les Holocentridae) qui seraient donc leur groupe frère.

Les poissons des récifs coralliens sont aujourd'hui classiquement divisés en trois grands ensembles, tous Perciformes (Sale, 1991):

- 1) Les Chaetodontides, comprenant les familles des Chaetodontidae et des Pomacanthidae.
- 2) Les Acanthuroïdes, comprenant les Acanthuridae, les Siganidae et les Zanclidae.

3) Les Labroides, comprenant les Scaridae, les Pomacentridae et les Labridae.

1.3.2. Origine et classification des Acanthuridae

Le gisement de Monte Bolca en Italie du Nord, l'un des plus importants assemblages connus de poissons téléostéens, révèle la présence, parmi d'autres groupes, des Acanthuridae dès l'Eocène (-54 à -30 Millions d'années) (Choat et Belwood, 1991).

Deux causes peuvent expliquer l'actuelle diversité spécifique des poissons chirurgiens: la distribution de la majorité des Acanthuridae (tout comme celle de la plupart des poissons récifaux) est liée à celle des récifs coralliens (Choat, 1991) et ces poissons ont des larves pélagiques, leur permettant une dispersion importante. Il est intéressant de remarquer que ces deux observations corroborent les considérations de Brooks (1990), pour qui il apparaît que la plupart, sinon toutes les associations écologiques, contiennent à la fois des éléments de vicariance et de dispersion.

Avant l'approche phylogénétique effectuée par Winterbottom et Guiasu (1993), la classification des Acanthuridae était issue des travaux de Randall et de Smith, que l'on retrouve notamment dans Randall et al. (1990). Johnson et Washington (1987), puis Tyler et al. (1989) s'intéressèrent aux Acanthuroïdes et formulèrent une hypothèse phylogénétique pour les familles (mais pas les genres), hypothèse suivie par Winterbottom et Guiasu (1993), notamment dans le choix des extra-groupes. La classification donnée ci-dessous est celle utilisée par Winterbottom et Guiasu (1993) comme hypothèse de départ, et pour plus de clarté et de précision, les hauts niveaux de classification sont rappelés.

Classe: Ostéichthyens

Sous classe: Actinoptérygiens

Infra classe : Néoptérygiens

Division: Téléostéens

Cohorte: Eutélostéens

Super ordre: Acanthoptérygiens

Série: Percomorphes

Ordre: Perciformes

Sous ordre: Acanthuroidei

Famille des Siganidae

Famille des Luvaridae

Famille des Zanclidae

Famille des Acanthuridae

Sous famille des Acanthurinae

Genre *Zebrasoma* (6 espèces)

Genre *Acanthurus* (36 espèces)

Genre *Paracanthurus* (1 espèce)

Genre *Ctenochaetus* (6 espèces)

Sous famille des Nasinae

Genre *Naso* (17 espèces)

Sous famille des Prionurinae

Genre *Prionurus* (6 espèces)

1.3.3. Ontogénie des Acanthuridae

Dans le Pacifique, la reproduction de la majorité des Acanthuridae se fait généralement au cours des mois les plus frais de l'année, et un même individu peut pondre plus d'une fois au cours d'une même année (Dalzell, 1989). Les adultes se reproduisent en formant des bancs importants dans les passes et façades océaniques des récifs, endroits les plus exposés à l'influence océanique. Les cellules sexuelles mâles et femelles sont émises dans l'eau, où s'effectue ensuite la fécondation.

De ces millions d'oeufs naissent des larves d'un à deux millimètres de diamètre qui sont emportées dans l'océan par les courants. Elles se nourrissent d'abord grâce à leur sac vitellin, puis capturent de petites proies planctoniques. A ce stade, les larves sont transparentes et se déplacent par saccades en battant rapidement de leur queue fine comme un flagelle (à leur échelle, l'eau est relativement visqueuse). Ce stade de croissance larvaire porte le nom d'*Acronurus*.

A la fin de leur séjour dans l'océan (vers 40 jours environ) les larves commencent à ressembler à de petits poissons, à qui on donne le nom de juvéniles pélagiques. Une queue pédonculée rend leur nage efficace. Des pigments, les mélanophores, apparaissent sur le corps à des endroits spécifiques ce qui permet une identification dans certains cas. C'est à ce stade qu'a lieu le recrutement, c'est à dire le passage de la vie pélagique à la vie récifale proprement dite. Les juvéniles pélagiques passent alors la crête du récif et se retrouvent dans sa partie interne ou s'inféodent à la zone externe de la barrière. Une métamorphose a lieu, au cours de laquelle les individus acquièrent toutes les aptitudes physiologiques à la vie récifale et revêtent leur livrée de juvéniles. La dernière étape de leur développement se termine à maturité sexuelle (un schéma du cycle est donné en figure 1).

Différents termes sont utilisés pour définir et différencier les stades ontogéniques des poissons mais malheureusement un consensus n'a toujours pas été établi; à un même stade correspond souvent différents noms. Le tableau 1 donne une récapitulation du vocabulaire couramment utilisé.

Tableau 1: Termes ontogéniques les plus usités (d'après Kendall et al., 1983)

| Evènements | Ponte | Eclosion | Consommation du vitellus | Début flexion de la notochorde | Flexion achevée | Début de Métamorphose | Perte des caractères larvaires | Taille, pigments et moeurs juvéniles | Métamorphose | Taille, pigments, et moeurs adultes |
|----------------------|-------|-----------------|--------------------------|--------------------------------|-----------------|-------------------------|--------------------------------|--------------------------------------|--------------------|-------------------------------------|
| Stades principaux | oeuf | | larve | | | | juvénile | | | |
| Stades de transition | | larve vitelline | | | | larve en transformation | | | | |
| Subdivisions | | | | larve préflexion | larve flexion | larve postflexion | | | juvénile pélagique | |

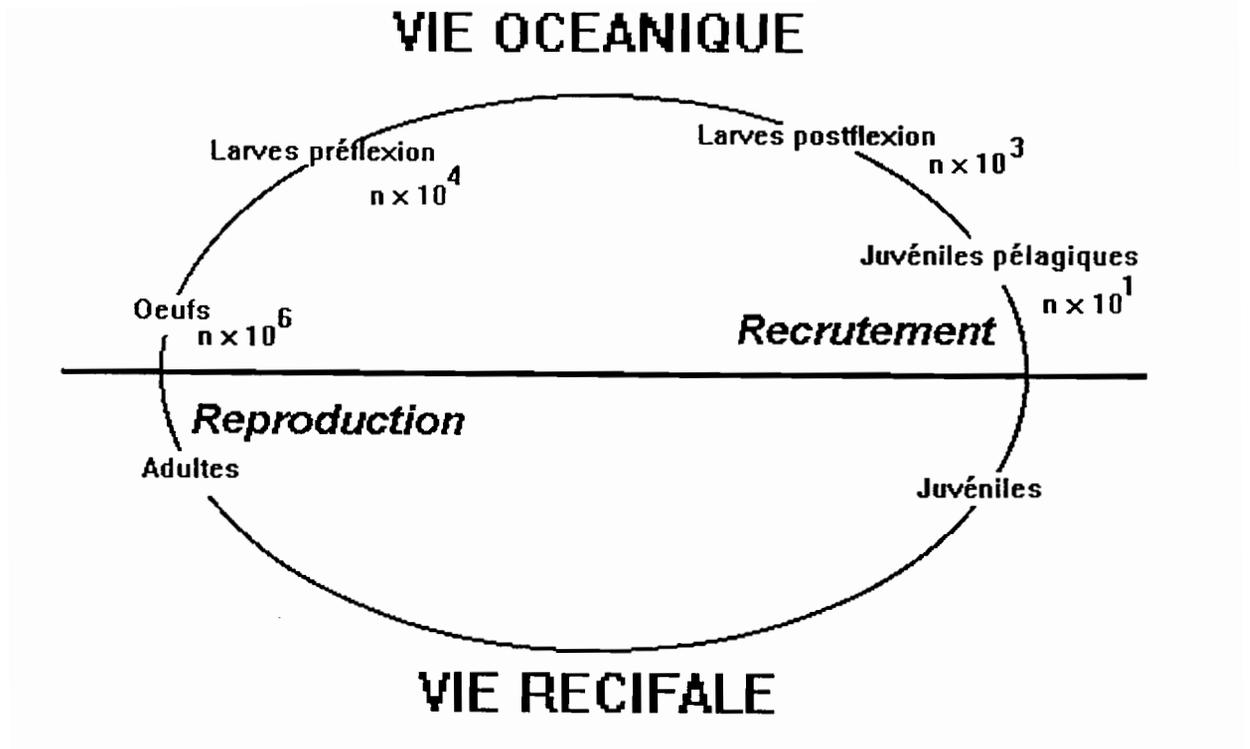


Fig. 1: cycle ontogénique des Acanthuridae.

2. MATERIELS ET METHODES

2.1. Modèle de Winterbottom et Guiasu

Afin de cerner l'évolution de chacun des caractères, de rechercher les plus informatifs et de connaître leur distribution à l'intérieur de l'arbre, la matrice de données établie par Winterbottom et Guiasu (1993) a été à nouveau analysée.

2.1.1. Données

2.1.1.1 Matrice de données

La matrice analysée, donnée en annexe 1 (tableau 1), est composée de 46 caractères (issus de 27 observations ostéologiques) et de 9 taxons: les six genres d'Acanthuridae, *Acanthurus*, *Ctenochaetus*, *Naso*, *Paracanthurus*, *Prionurus* et *Zebrasoma*; et trois extra groupes choisis afin de polariser les caractères. Le premier extra groupe choisi est la famille des Zanclidae (un seul genre monospécifique: *Zanclus*); le second, la famille des Luvaridae (un seul genre monospécifique: *Luvarus*) et le troisième, la famille des Siganidae (un seul genre: *Siganus*; 26 espèces), respectant en cela les hypothèses évolutives émises par Tyler et al. (1989) à propos du sous-ordre des Acanthuroidei.

Tous les caractères présentent deux états, permettant en cela un codage binaire: 0 représente l'état supposé plésiomorphe, 1 l'état apomorphe. Aucune hypothèse *ad hoc* n'étant disponible, les caractères sont considérés comme non ordonnés et de même poids.

Différentes options sur le traitement de la matrice des données sont disponibles. Dans son analyse Winterbottom et Guíasu (1993) ont choisi de ne pas inclure les autapomorphies de Siganidae et de *Luvarus* (caractères 1 à 4; caractères non informatifs et concernant deux extra groupes) dans l'analyse, choix également suivi ici.

2.1.1.2. Logiciels d'analyse

Deux logiciels, Macclade (Maddison, 1992) et PAUP (Phylogenetic Analysis Using Parsimony; Swofford, 1991), ont été utilisés conjointement; Macclade pour entrer la matrice de données et poser les présomptions sur les caractères, PAUP pour rechercher l'arbre évolutif le plus parcimonieux. L'utilisation simultanée de ces deux programmes est facilitée car ils partagent le même format d'écriture (format Nexus).

2.1.2. Méthodes d'analyses

2.1.2.1. Recherche de l'arbre

Comme dans toute analyse cladistique, la détermination de l'arbre évolutif est conduit selon le principe de parcimonie: l'estimation la plus plausible d'un arbre évolutif est celle qui fait appel à la quantité minimale d'évolution. L'arbre le plus parcimonieux est donc l'arbre le plus court.

La méthode de parcimonie utilisée est celle dite de Wagner, qui accepte à priori les réversions et convergences, la distinction entre l'état primitif et évolué des caractères étant donnée par les extra-groupes. En comparaison aux autres méthodes (parcimonie de Dollo, parcimonie de Camin et Sokal...), cette méthode est considérée comme celle reflétant l'application pure et simple du principe de parcimonie (Darlu et Tassy, 1993). En absence de toute donnée à priori, elle est la mieux adaptée.

Afin de déterminer l'arbre le plus parcimonieux, différentes techniques sont disponibles. Lorsque le nombre de taxons à discriminer n'est pas important (inférieur à 15 ou 20 taxons) les méthodes exactes sont bien adaptées car elles recherchent et analysent toutes les possibilités en un temps raisonnable. Elles ne le sont plus lorsque le nombre de taxons est plus grand car le nombre d'arbres à examiner est trop important; il faut alors faire appel à des méthodes heuristiques.

L'utilisation de méthodes exactes est ici recommandée puisque neuf taxons sont à analyser. La méthode dite de 'recherche exhaustive' et celle dite du 'branch and bound' ont été utilisées afin de déterminer l'arbre le plus court et de connaître les arbres s'en rapprochant. La description de ces deux méthodes est donnée dans Forey et al. (1992).

Au cours d'une recherche exhaustive tous les arbres possibles sont calculés. La technique du Branch and Bound diffère de la recherche exhaustive car toutes les voies ne sont pas analysées jusqu'au bout. Un arbre est initialement construit selon un algorithme choisi et sert de référence. Toutes les voies conduisant à des arbres dont la construction exige un nombre de pas supérieur à l'arbre de référence sont abandonnées. Par contre, si un arbre est rencontré qui a le même nombre de pas il est gardé comme arbre minimal possible et si un arbre est rencontré avec un nombre de pas inférieur il est gardé comme nouvelle référence de comparaison. La méthode du 'branch and bound' garantit la détermination de l'arbre le plus court. L'intérêt d'une recherche exhaustive est qu'elle permet une comparaison entre l'arbre minimal et les autres arbres possibles, notamment ceux dont le nombre de pas est proche de la reconstruction la plus parcimonieuse.

Différentes options d'optimisation sont de plus disponibles, options qui permettent d'influencer sur les calculs des quantités d'évolution de certaines portions. L'option

ACCTTRAN privilégie les réversions aux convergences. Elle a donc tendance à maximiser le nombre de transformations près de la racine. L'option DELTRAN privilégie les convergences aux réversions et donc maximise les transformations au niveau des branches terminales. Ces deux options ont chacune été appliquées et leurs résultats comparés.

2.1.2.2. Statistique et robustesse de l'arbre

Les méthodes précédentes fournissent plusieurs arbres possibles: l'arbre minimal, déterminé par la technique du Branch and Bound et les reconstructions mises à disposition par la recherche exhaustive. La connaissance à priori du groupe étudié permet d'éliminer les arbres présentant des regroupements incohérents, mais lorsqu'il s'agit de choisir entre des schémas évolutifs proches (nombre de pas identique ou proche) différents indices statistiques sont disponibles. Enfin, il est possible de mesurer la confiance que l'on peut avoir en une reconstruction à l'aide de méthodes dites de ré-échantillonnage qui évaluent la robustesse des différents clades composant un arbre.

Selon la systématique phylogénétique, plus une construction sera riche en homoplasies (partage d'un même caractère non hérité d'un ancêtre commun), moins elle sera de qualité (Darlu et Tassy, 1993). La qualité d'un arbre peut donc être envisagée en fonction du degré d'homoplasie qu'il présente, l'homoplasie pouvant donner des arbres avec un même nombre de pas mais topologiquement différents.

Si on pose:

m: nombre minimum de transformations qui sont nécessaires pour expliquer l'état du caractère i dans n'importe quel arbre possible.

s: nombre de transformations nécessaires pour expliquer l'état du caractère i dans l'arbre étudié.

g: nombre maximum de transformations possibles attribuables au caractère i pour expliquer n'importe quel arbre (c'est à dire le nombre de pas qui serait nécessaire si tous les changements d'états ne survenaient que le long des branches terminales de l'arbre).

w(i): poids attribué à un caractère i

n: nombre de caractères analysés

L'Indice de Cohérence (C.I.) est:

C.I.(i) = m/s pour un caractère i

$$C.I. = \frac{\sum_{i=1}^n (w(i)m(i))}{\sum_{i=1}^n (w(i)s(i))} \text{ pour les } n \text{ caractères de l'arbre.}$$

Si un caractère i explique aussi bien l'arbre étudié qu'il peut expliquer n'importe quel arbre, alors C.I. = 1 pour le caractère considéré. Ainsi un arbre avec un C.I. = 1 est un arbre dépourvu d'homoplasie; tous les caractères congruent vers le même résultat. Cependant il faut remarquer qu'un nombre important d'autapomorphies et de simplésiomorphies a tendance à augmenter artificiellement le C.I., car ces caractères sont non informatifs pour la construction de l'arbre. De plus, le C.I. n'est jamais égal à 0 car m a toujours une valeur supérieure à 0 et il sera limité par la valeur maximale de s, donc pour des valeurs faibles de l'indice, il est difficile de ne se baser que sur lui pour déterminer quel arbre est plus plausible qu'un autre.

Un autre indice, appelé Indice de Restriction (R.I.) est aussi disponible.

$R.I.(i) = (g-s)/(g-m)$ pour un caractère i

$$R.I. = \frac{\sum_{i=1}^n (w(i)(g(i)-s(i)))}{\sum_{i=1}^n (w(i)(g(i)-m(i)))}$$
 pour les n caractères de l'arbre.

Cet indice représente donc le rapport entre le nombre d'homoplasies observables et le nombre d'homoplasies observées. Il faut remarquer que pour les caractères non informatifs (autapomorphies), $g=m$ donc leur R.I. est donc non défini. Plus R.I. sera proche de 1, plus les caractères seront congruents entre eux et avec l'arbre; plus R.I. sera proche de 0, plus le taux d'homoplasie sera important. L'indice de restriction reflète donc mieux l'intérêt d'un arbre.

Parmi les méthodes de ré-échantillonnages disponibles, celle dite du Bootstrap a été choisie. L'explication détaillée de cette technique est donnée dans Darlu et Tassy (1993).

Cette méthode consiste à tirer au hasard avec remise un ensemble K de caractères parmi les K caractères constituant les données. L'échantillon obtenu fait ensuite l'objet d'une analyse phylogénétique (ici selon la technique du Branch and Bound) conduisant à l'obtention d'un arbre. Ces étapes peuvent être renouvelées un nombre x de fois, ici 100, et ainsi 100 arbres sont obtenus. Un arbre de consensus est ensuite donné qui montre le nombre de fois sur 100 ou tel ou tel regroupement apparaît. Plus ce nombre est important plus la confiance que l'on peut avoir en lui l'est. On observe ainsi une corrélation étroite entre le nombre de synapomorphies définissant les groupes monophylétiques dans l'analyse de parcimonie et le nombre de fois où se retrouve ces groupes monophylétiques au cours des ré-échantillonnages.

2.2. Spécimens observés

Dans le cadre d'une étude systématique réalisée sur les juvéniles, il est primordial que ceux-ci soient tous au même stade ontogénique, afin de ne pas biaiser les comparaisons à effectuer.

27 spécimens ont été obtenus au cours d'un séjour de dix jours à l'AIMS (Australian Institute of Marine Sciences; Townsville, Australie) effectué dans le laboratoire d'Océanologie Biologique dirigé par P. Doherty. Ils sont issus de la collection personnelle de V. Dufour, de l'EPHE (Ecole Pratique des Hautes Etudes) de Perpignan, alors présent à l'AIMS, et proviennent d'échantillonnages effectués à Moorea au cours de l'été 1995.

La méthode utilisée pour capturer ces spécimens a été mise au point par Dufour (Dufour et al. 1993). Elle permet de capturer les individus le jour du recrutement, c'est à dire le jour de passage de la vie pélagique à la vie récifale. Tous les individus sont donc au même stade ontogénique et sont dits juvéniles pélagiques.

Issus de cette collection, les Acanthuridae suivants ont été étudiés:

Genre *Acanthurus*:

Acanthurus nigrofuscus: 4 individus

Acanthurus lineatus: 3 individus

Acanthurus triostegus: 4 individus

Genre *Ctenochaetus*:

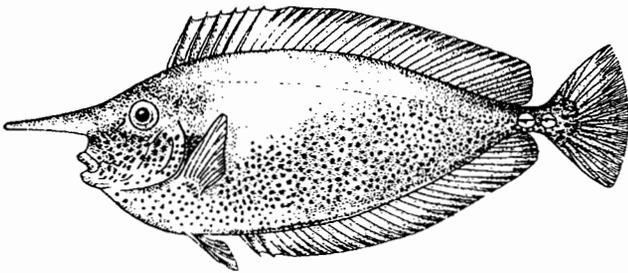
Ctenochaetus striatus: 3 individus

Genre *Zebrasoma*:

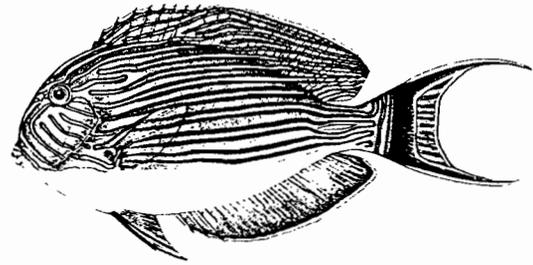
Zebrasoma scopas: 4 individus

Genre *Naso*:

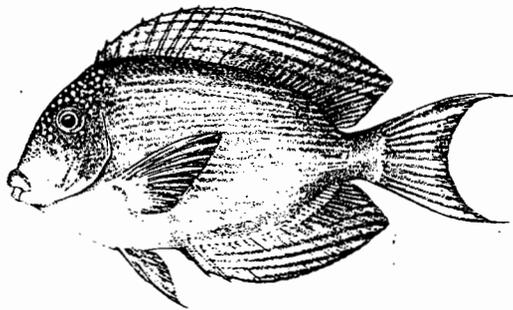
Naso brevirostris: 6 individus



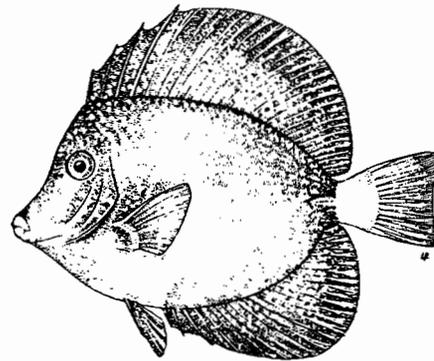
Naso sp.



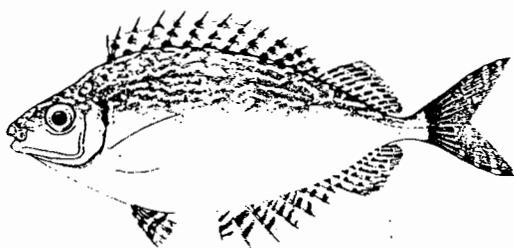
Acanthurus sp.



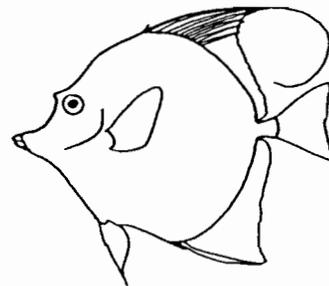
Ctenochaetus sp.



Zebrasoma sp.



Siganus sp.



Zanclus sp.

Fig 2: représentation des différents genres d'Acanthuroidei observés (*Naso*, *Acanthurus*, *Ctenochaetus*, *Zebrasoma*, *Siganus* (Fisher and Bianchi, 1984); *Zanclus* (Randall et al. (1990)) (Individus adultes).

Parmi les trois extra-groupes choisis par Winterbottom et Guiasu (1993), deux d'entre eux furent disponibles:

Genre *Zanclus*:

Zanclus cornutus: 1 individu (genre monospécifique)

Genre *Siganus*:

Siganus argenteus: 2 individus

A ce stade de croissance, de nombreux problèmes d'identification subsistent à la fois au niveau de l'espèce mais aussi au niveau des genres (Choat et Axe, 1994). Seuls les individus dont l'identification est certaine ont été étudiés, ce qui explique la faible représentation spécifique pour chacun des genres. La figure 2 donne une représentation des différents genres observés (individus adultes). Comme dans toute analyse cladistique, les observations faites sur ces espèces sont supposées représentatives des autres espèces des genres correspondants.

Issus de la collection du centre ORSTOM de Nouméa, des individus adultes des genres précédemment cités, excepté *Zanclus*, sont à disposition pour d'éventuelles comparaisons avec de nouvelles observations faites sur les juvéniles.

2.3. Coloration des os et des cartilages

La technique de coloration utilisée, est celle proposée par Taylor et Van Dyke (1985). Elle permet de mettre en évidence les parties squelettiques et évite dans de nombreux cas le recours à une dissection. Les tissus non squelettiques sont rendus transparents à la suite d'une digestion enzymatique et deux colorants sont utilisés pour mettre en évidence le squelette ossifié et le squelette cartilagineux. Le protocole est le suivant:

1. Fixation

Solution: Formol a 10%. Tampon: $\text{NaH}_2\text{PO}_4\text{H}_2\text{O}$ + Na_2HPO_4

Durée du bain: au moins une semaine pour des poissons entre 1 et 20g.

2. Déshydratation: préparation à la double coloration

Alcool éthylique + eau distillée

4 bains de 12-24 heures: 50% alcool, 75%, 95%, 100%.

3. Coloration des cartilages

40% acide acétique glacial, 60% alcool éthylique absolu, 20mg/100ml de poudre de bleu alcian.

Laisser entre 2 et 5 heures.

4. Neutralisation (évite attaque acide sur les os)

Solution de 1% de KOH

Changer régulièrement de bain pendant deux jours.

5. Nettoyage

Solution de Trypsine (1.75g de trypsine/100g de poisson)

Laisser entre deux et dix jours à 25-30°C

6. Coloration des os

Solution précédente de KOH et 20mg/100ml de poudre de rouge alizarine.

Laisser entre 2 et 5 heures.

7. Conservation

Diminuer de 10 en 10 de 90%KOH, 10% glycerine à 0%KOH, 100%glycerine, en laissant ½ journée entre chaque changement de bain.

Ce protocole est initialement conçu pour des adultes. Différentes séries de coloration ont été effectuées afin d'adapter le protocole dans le cas où les colorations obtenues ne s'avèrent pas satisfaisantes. Deux séries de 5 individus puis deux séries de 6 ont été effectuées.

2.4. Observation des spécimens

Les observations ont été faites à l'aide d'une binoculaire Wild M5 sur laquelle a été placée une chambre claire.

Dans un premier temps toutes les parties décrites par Winterbottom et Guiasu (1993) ont été une nouvelle fois observées. Elles sont énumérées dans le tableau 2

Tableau 2: parties squelettiques décrites par Winterbottom et Guiasu (1993) et observées sur les juvéniles pélagiques.

Parties osseuses:

Ectoptérygoïde
Symplectique
Hyomandibulaire
Articulaire
Opercule
Suborbitaux
Rayons branchiostèges
Basihyal
Interhyal
Urohyal
Arcs branchiaux
Basibranchiaux
Hypobranchiaux

Cératobranchiaux

Pharyngobranchiaux
Vomer
Parasphénoïde
Ceinture subpelvique
Basipterygium
Ptérygiophores
Hypurapophyse
Parhypural
Dents de la mâchoire

Parties externes:

Scalpel
Nageoires

De nouvelles observations ont ensuite été réalisées afin éventuellement de mettre en évidence de nouveaux caractères. Le nombre de rayons durs et mous pour chaque nageoire sont souvent notés pour aider à la détermination et la caractérisation de tel ou tel poisson. Ces données ont été ici recherchées afin de mesurer leur importance d'un point de vue phylogénétique.

3. RESULTATS

3.1. Modèle de Winterbottom et Guiasu

Avant toute analyse, il est souvent intéressant de considérer la matrice qui doit être traitée. Celle obtenue par Winterbottom et Guiasu (1993) révèle entre autre la présence de 6 synapomorphies (caractères 8 à 13) reliant l'ensemble des Acanthuridae, de 3 synapomorphies (caractères 17 à 19) différenciant les Acanthuridae du genre *Naso* (lui même caractérisé par 3 autapomorphies), de 6 synapomorphies (caractères 25 à 30) propres à *Acanthurus* et *Ctenochaetus* lui même caractérisé par 14 autapomorphies (caractères 31 à 44). Cet aperçu général donne une idée sur les clades qui composeront l'arbre à retenir et orientera éventuellement un choix entre différentes reconstructions, toutes autant parcimonieuses.

La recherche exhaustive révèle l'existence de 135 135 arbres possibles et la technique du Branch and Bound donne un arbre unique entièrement résolu de 44 pas. 42 caractères ayant été analysés, ce résultat montre donc la présence de deux pas supplémentaires, deux homoplasies (présence de 7 suborbitaux chez *Naso* et *Acanthurus*+*Ctenochaetus* et réduction des rayons de la nageoire pelvienne de 5 à 3 chez *Naso* et *Paracanthurus*). Le même arbre a été obtenu en utilisant l'option ACCTTRAN ou DELTRAN.

L'Indice de cohérence (C.I.) obtenu pour cet arbre est de 0.955 et en omettant toutes les autapomorphies (toutes les transformations terminales), une nouvelle analyse basée sur les 21 caractères restant donne le même arbre avec un C.I. de 0.910. Les analyses faites avec 42 ou 21 caractères ont donné un même indice de rétention (R.I.) de 0.947.

La technique du Bootstrap donne les mêmes regroupements avec une fréquence d'apparition supérieure à 80%, sauf pour les clades composés de *Paracanthurus* et *Zebrasoma* (56%) et celui reliant tous les Acanthuridae et *Zanclus* (64%).

Les arbres observés avec un nombre de pas proche de la reconstruction minimale sont dans la majorité des cas des arbres présentant une ou plusieurs polytomies. Certains d'entre eux sont cependant résolus avec un arrangement différent et basés sur un nombre d'homoplasies plus important (un arbre avec 46 pas, plusieurs avec 48 et au delà).

L'arbre minimal obtenu, arbre le plus parcimonieux et retenu comme nouvelle hypothèse phylogénétique des Acanthuridae par Winterbottom et Guiasu (1993) ainsi que la liste des caractères discriminants sont présentés ci dessous.

Tableau 3: Phylogénie des caractères (les deux homoplasies ont été omises. Elles seront discutées dans le chapitre discussion) (d'après Winterbottom et Guiasu, 1993).

Siganidae

1. Rangées de dents sur le 5ème cératobranchial précédées par des zones profondes et transverses de remplacements de dents.

Luvaridae

2. Suborbital simple.
3. Rapport hauteur/longueur du basiptyrgium supérieur à 50%.
4. Extrémité de l'hypurapophyse avec une expansion horizontale en forme de T.

Zanclidae et Acanthuridae

5. Bord postérieur de l'urohyal concave.

Zanclidae

6. Double articulation entre l'articulaire et le dentaire.
7. Présence d'un foramen sur le bord anteromédial du hyomandibulaire.

Acanthuridae

8. Dents plates, en forme d'incisives.
9. Premier hypobranchial avec un développement anteroventral au niveau du bord anterolateral.
10. Quatrième basibranchial en forme de losange.
11. Profil ventral du parasphénoïde avec deux apophyses.
12. Vomer antérieurement étroit avec généralement un développement dorsolatéral.
13. Ceinture subpelvique réduite.

Naso

14. Site d'attache du muscle de l'opercule très développé.
15. Quatre rayons branchiostéges.
16. Marge postérolatérale de la tête du premier ptérygiophore anal et dorsal développée.

Prionurus, Zebrasoma, Paracanthurus, Acanthurus et Ctenochaetus

17. Rapport hauteur sur longueur du basiptérygium inférieur à 11%.
18. Extension postérodorsale du parhypural formant la marge postérieure du foramen pour la veine et l'artère de la nageoire caudale.
19. Angle réduit entre l'hypurapophyse et le bord postérolatéral du parhypural.

Prionurus

Aucun caractère autapomorphique.

Paracanthurus, Zebrasoma, Ctenochaetus et Acanthurus

20. Crête sur la face antérodorsale du hyomandibulaire.
21. Scalpel mobile.

Paracanthurus et Zebrasoma

22. Symplectique avec une légère courbure.

Paracanthurus

23. Plaques osseuses sur le museau.

Zebrasoma

24. Epines dorsales réduites à 4 ou 5.

Ctenochaetus et Acanthurus

25. longueur du symplectique inférieure à 14% de la longueur de la marge ventrolatérale du quadrate.
26. Contact étroit entre le dentaire et l'articulaire.
27. Portion antérieure du basihyal latéralement étalée.
28. Portion antérieure du basihyal avec un recouvrement cartilagineux étroit.
29. Surface antérodorsale de l'urohyal qui joint l'hypohyal très réduite.

30. Encoche protectrice du scalpel profonde.

Acanthurus

Pas de caractère autapomorphique

Ctenochaetus

31. Dents nombreuses et articulées.
32. Portion ventrale de l'ectoptérygoïde absente, laissant un fossé entre l'ectoptérygoïde et le condyle du quadrate.
33. Symplectic absent.
34. Articulaire en forme de S sous une vue latérale gauche.
35. Premier rayon branchiostégal étalé et irrégulier.
36. Interhyal aussi large que haut.
37. Branchiospines nombreuses et longues sur les deuxième, troisième et quatrième arcs branchiaux.
38. Cinquième cératobranchial en forme de baguette.
39. Deuxième pharyngobranchial fin et en forme de baguette.
40. Deuxième pharyngobranchial avec quelques, voir de nombreuses, dents.
41. Dents des deuxième et troisième pharyngobranchial se projetant latéralement vers les branchiospines.
42. Tête du vomer avec des cotés parallèles.
43. Tête du vomer avec un développement médio-postérodorsal.
44. Expansion en forme de T de l'hypurapophyse orienté antérodorsalement à 45°.

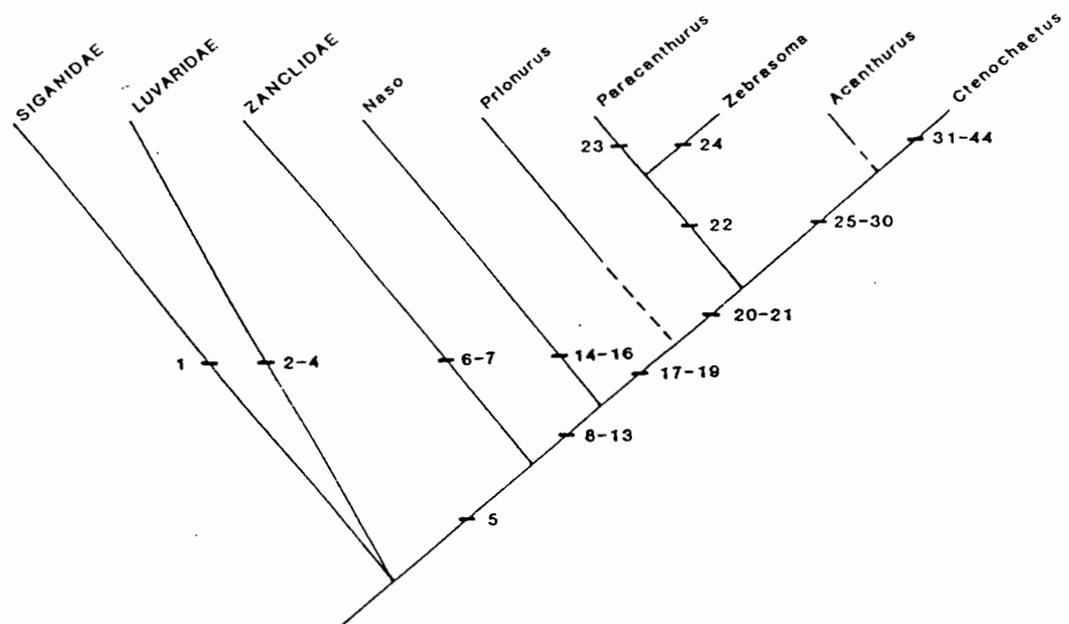


Fig 3: Phylogénie des genres d'Acanthuridae. Les numéros arabes se rapportent à la liste des caractères du tableau 3 (d'après Winterbottom et Guiasu, 1993).

3.2. Observation des spécimens juvéniles

3.2.1. Résultats des colorations

La première série de coloration, effectuée sur 5 individus, a été réalisée en appliquant le protocole tel qu'il est proposé. Les individus se sont montrés trop opaques et colorés.

Au cours des séries suivantes, le temps de digestion et de trempage dans les bains de colorants ont été diminués sans cependant arriver à un résultat réellement satisfaisant. A la suite d'une même série les individus obtenus étaient soit trop colorés soit pas assez, ces variations se révélant à la fois intra et inter-génériques.

Le manque de temps et la faible quantité de spécimens à disposition ont empêché de nombreux essais afin d'adapter d'une meilleure façon le protocole à la coloration des juvéniles.

Pour ces différentes raisons, la représentation schématique à l'aide de la chambre claire des différents os observés s'est révélé extrêmement difficile. Les relations entre les os n'étaient pas ou peu nettes empêchant l'obtention de schémas précis.

3.2.2. Résultats des observations

Les représentations schématiques des différents os observés, issues de celles effectuées par Winterbottom et Guiasu (1993), sont données dans les figure 4, 5, 6, 7.

Il est clairement apparu que les mâchoires (et dents associées) ainsi que les nageoires (notamment leur partie basale) étaient mieux colorées que les autres parties du corps. Cependant, il fut impossible de distinguer les zones colorées en rouge de celles colorées en bleu, c'est à dire les parties ossifiées des parties cartilagineuses.

Pour les parties osseuses suivantes: articulaire, opercule, vomer, parasphénoïde, ptérygiophores des premiers rayons des nageoires dorsales et anales, dents de la mâchoire, scalpel, les observations se sont révélées identiques à celle de Winterbottom et Guiasu (1993) sur des individus adultes.

Pour les parties osseuses suivantes: ectoptérygoïde, symplectique, hypurapophyse, parhypural, les observations sont identiques pour tous les Acanthuridae et *Siganus*. Elles ont été impossibles à faire sur *Zanclus*, trop opaque à ces niveaux (un seul spécimen à disposition).

Pour les parties osseuses suivantes: hyomandibulaire, basihyal, interhyal, urohyal, basibranchiaux, hypobranchiaux, arcs branchiaux, ceratobranchiaux, pharyngobranchiaux, ceinture subpelvique, basyptérygium, rayons branchiostèges, les observations se sont révélées très peu précises. Des microdissections ont été tentées afin de mettre en évidence ces zones internes du squelette (sauf le hyomandibulaire), mais leur petite taille et le manque de coloration ont empêché tout résultat concluant.

A propos des deux homoplasies relevées sur les adultes, pour tous les genres, excepté *Zebrasoma*, le nombre de suborbitaux observés est le même que celui rapporté par Winterbottom et Guiasu (1993). Chez *Zebrasoma*, ils apparaissent moins nettement ce qui a empêché un décompte précis. Les observations concernant la nageoire pelvienne (deuxième homoplasie) sont données plus loin.

Donc, sur un total de 46 caractères, notre étude a porté sur 42 d'entre eux, les 4 manquants correspondent à des autapomorphies des genres non observés (*Luvarus*, *Paracanthurus* et *Prionurus*). Sur 25 parties squelettiques observées par Winterbottom et Guiasu (1993), 8 ont pu être observées sur tous les individus (représentant en cela 17 caractères), 5 ont pu être observées sur tous les individus excepté *Zanclus* (7 caractères) et 11 n'ont pu être observées d'une façon suffisamment précise (18 caractères).

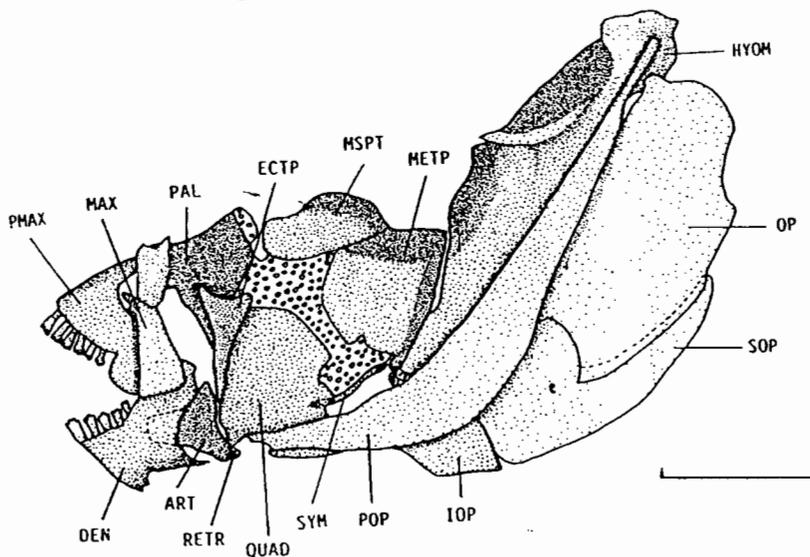


fig 4: vue latérale gauche du *suspensorium* et des mâchoires de *Acanthurus lineatus*. Abréviations: ART: articulaire; DEN: dentaire; ECPT: ectoptérygoïde; HYOM: hyomandibulaire; IOP: interopercule; MAX: maxillaire; METP: métaptérygoïde; MSPT: mesoptérygoïde; OP: opercule; PAL: palatin; PMAX: premaxillaire; PO: préopercule; QUAD: quadrataire; RETR: retroarticulaire; SOP: sous-opercule; SYM: symplectique. Echelle: 5mm. D'après Winterbottom et Guiasu (1993).

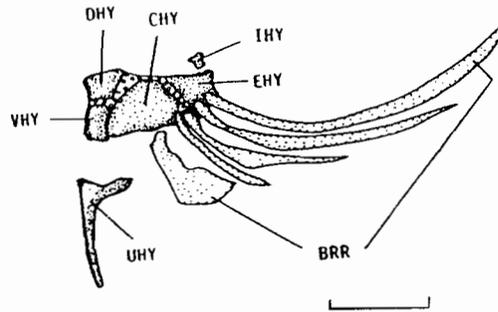


Fig 5: vue latérale gauche de l'arc hyoïdien de *Ctenochaetus strigosus*. Abréviations: BRR: rayons branchistèges; DHY: hypohyal dorsal; EHY: épihyal; IHY: interhyal; UHY: urohyal; VHY: hypohyal ventral. Echelle: 5mm. D'après Winterbottom et Guiasu (1993).

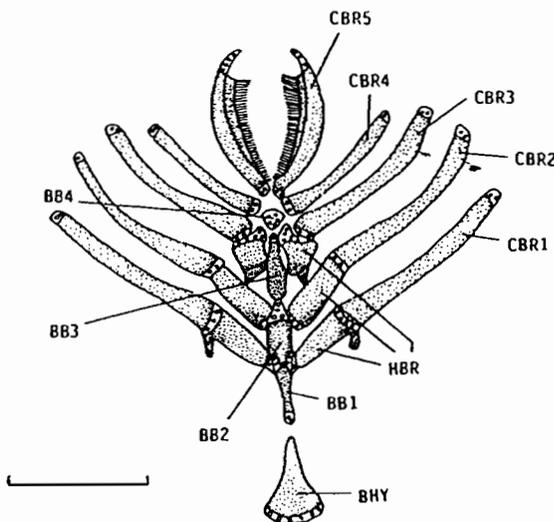


Fig 6: vue dorsale des éléments ventromédiaux de l'arc branchial de *Ctenochaetus striatus*. Abréviations: BB: basibranchial; BHY: basihyal; CBR: ceratobranchial; HBR: hypobranchial. Echelle: 5mm. D'après Winterbottom et Guiasu (1993).

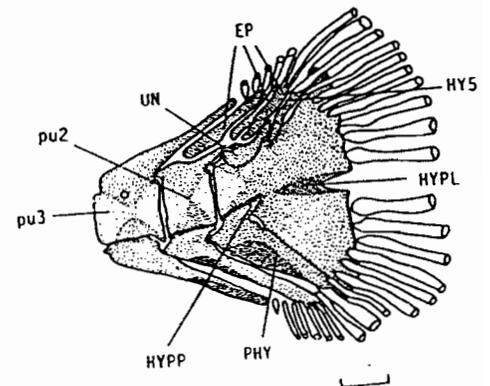


Fig 7: vue latérale gauche du squelette de la nageoire caudale de *Naso lituratus*. Abréviations: EP: epural; HY: hypural; Hypp: hypurapophyse; PHY: parhypural; PU: centre pleural; UC: centre ural; UN: uroneural. Echelle: 1mm. D'après Winterbottom et Guiasu (1993).

3.2.3. Observations supplémentaires

Les parties du corps observées, vertèbres, nageoires (et notamment leur partie basale), yeux (structure et contours), museau, bouche..., n'ont pas révélé de caractère significativement discriminant sauf pour les écailles. Contrairement à tous les autres Acanthuridae et *Zanclus*,

aucune écaille n'a été notée chez *Siganus* et *Zebrasoma*. Au stade adulte, tous les Acanthuridae (y compris *Zebrasoma*) et *Zanclus* présentent des écailles; elles sont toujours absentes chez *Siganus*.

Le tableau 4 récapitule le nombre de rayons mous et durs des différentes nageoires comptés pour les espèces observées. Le chiffre donné en caractère romain correspond au nombre de rayons durs, les chiffres arabes au nombre de rayons mous.

Tableau 4: Nombre de rayons durs et mous des nageoires sur les juvéniles pélagiques

| Espèce | Dorsale | Pelvienn | Pectorale | Anale | Caudale |
|-------------------------|----------|----------|-----------|---------|---------|
| <i>A. nigrofuscus</i> | IX; 25 | I; 5 | 16 | III; 23 | 24 |
| " | IX; 25 | I; 5 | 16 | III; 23 | 24 |
| " | IX; 25 | I; 5 | 15 | III; 23 | 24 |
| " | IX; 26 | I; 5 | 15 | III; 23 | 24 |
| <i>A. lineatus</i> | IX; 27 | I; 5 | 16 | III; 26 | 24 |
| " | IX; 27 | I; 5 | 16 | III; 26 | 24 |
| " | IX; 27 | I; 5 | 16 | III; 26 | 24 |
| <i>A. triostegus</i> | IX; 24 | I; 5 | 16 | III; 20 | 24 |
| " | IX; 23 | I; 5 | 15 | III; 20 | 24 |
| " | IX; 24 | I; 5 | 15 | III; 21 | 24 |
| " | IX; 24 | I; 5 | 16 | III; 22 | 24 |
| " | IX; 23 | I; 5 | 15 | III; 22 | 24 |
| <i>C. striatus</i> | VIII; 28 | I; 5 | 16 | III; 26 | 26 |
| " | VIII; 28 | I; 5 | 16 | III; 26 | 26 |
| <i>Z. scopas</i> | VI; 25 | I; 5 | 16 | III; 20 | 24 |
| " | VI; 24 | I; 5 | 16 | III; 20 | 24 |
| " | VI; 24 | I; 5 | 17 | III; 20 | 24 |
| " | VI; 24 | I; 5 | 16 | III; 20 | 24 |
| <i>N. brevisrostris</i> | VI; 28 | I; 3 | 16 | II; 27 | 26 |
| " | VI; 28 | I; 3 | 16 | II; 27 | 26 |
| " | VI; 28 | I; 3 | 16 | II; 27 | 26 |
| " | VI; 27 | I; 3 | 17 | II; 28 | 26 |
| <i>Z. cornutus</i> | VII; 41 | I; 5 | 19 | III; 33 | 20 |
| <i>S. argenteus</i> | XIII; 10 | I; 5 | 18 | VI; 9 | 38 |
| " | XIII; 10 | I; 5 | 18 | VI; 9 | 38 |

Les nageoires caudales et pelviennes mises à part, on observe une variabilité intra et inter-générique importante empêchant toute discrimination significative. Si cette remarque est comparée avec les données disponibles dans la littérature concernant les nageoires dorsales, anales et pectorales d'individus adultes (tableau 5) il apparaît qu'au stade de juvénile pélagique, le nombre de rayons correspond aux fourchettes données pour les adultes.

Tableau 5: Nombre de rayons durs et mous trouvés parmi les espèces des différents genres étudiés (individus adultes) (d'après Randall et al., 1990).

| Genre | Dorsale | Anale | Pectorale |
|---------------------|----------------|------------|-----------|
| <i>Acanthurus</i> | VII-IX; 23-31 | III; 18-28 | 14-18 |
| <i>Ctenochaetus</i> | VIII-IX; 24-31 | III; 22-28 | 15-17 |
| <i>Naso</i> | IV-VII; 26-31 | II; 23-30 | 15-19 |
| <i>Zebrasoma</i> | IV-V; 23-33 | III; 19-26 | 14-17 |
| <i>Siganus</i> | XIII, 10 | VII; 9 | 16-20 |
| <i>Zanclus</i> | VII; 40-43 | III; 33-35 | 19 |

Aucune données n'a été trouvée dans la littérature résumant le nombre de rayons des nageoires pelviennes et caudales des Acanthuroidei. Sur les individus adultes issus de la collection ORSTOM, le nombre de rayons durs et mous est le même que ceux notés sur les juvéniles.

L'observation des rayons de la nageoire pelvienne montre pour tous les individus juvéniles et adultes observés une structure du type: I; 5 excepté *Naso* (I, 3). Ce résultat est donc le même que celui présenté par Winterbottom et Guiasu, 1993 (caractère homoplasique).

L'observation de la nageoire caudale suggère qu'à chaque genre correspond un nombre invariable de rayons: 24 pour *Acanthurus* et *Zebrasoma*; 26 pour *Ctenochaetus*; 30 pour *Naso*; 38 pour *Siganus* et 20 pour *Zanclus*. Ces données sont identiques chez les adultes et la comparaison extra-groupe n'apporte aucune information permettant d'émettre des hypothèses phylogénétiques.

4. DISCUSSION

4.1. Hypothèse de Winterbottom et Guiasu

Les résultats présentés par l'étude de Winterbottom et Guiasu (1993) supporte la monophylie de quatre des six genres d'Acanthuridae reconnus, c'est à dire *Naso*, *Paracanthurus*, *Zebrasoma* et *Ctenochaetus*. La monophylie de *Ctenochaetus* est particulièrement bien mise en valeur avec 14 autapomorphies (synapomorphies pour les 6 espèces de ce groupe). La monophylie de *Prionurus* (1 espèce) n'est pas révélée par l'étude ostéologique, cependant une étude antérieure basée sur des caractères myologiques (Winterbottom, 1993) appuie cette hypothèse (2 autapomorphies). Le regroupement composé de *Zebrasoma* et *Paracanthurus* n'est supporté que par une seule synapomorphie mais l'étude myologique en a révélé 5. Aucune synapomorphie n'est apparue comme regroupant les différentes espèces d'*Acanthurus*, et l'étude myologique n'ayant elle non plus rien révélée ces résultats portent à croire qu'il s'agit là d'un groupe paraphylétique (Winterbottom, 1993).

A la suite de ces deux approches phylogénétiques une nouvelle classification des genres de la famille des Acanthuridae fut proposée (Winterbottom, 1993):

Famille: Acanthuridae

Sous famille des Nasinae (*Naso*)

Sous famille des Acanthurinae

Tribu des Prionurini (*Prionurus*)

Tribu des Zebrasomini (*Zebrasoma*, *Paracanthurus*)

Tribu des Acanthurini (*Acanthurus*, *Ctenochaetus*)

La nouvelle analyse réalisée au cours de la présente étude a fourni le même arbre, qui est aussi le plus parcimonieux. En l'absence de toute hypothèse *ad hoc*, il semble donc refléter l'hypothèse de phylogénie des Acanthuridae. Il est intéressant de noter les fortes valeurs des indices statistiques (Indice de Rétention R.I.=0.947 et Indice de Cohérence C.I.=0.955) ainsi que la robustesse des branches, révélée par le Bootstrap. L'arbre unique obtenu après le 'branch and bound' montre le fort pouvoir discriminant de la matrice et donc de l'information fournie par des observations ostéologiques. Comme déjà noté dans des études précédentes, l'intérêt phylogénétique des os crâniens est particulièrement mis en valeur (Dunn, 1983).

4.2. Observation des juvéniles

Les colorations réalisées n'ont pas donné les résultats attendus. Les différentes séries ont permis d'améliorer la qualité des colorations sans pour cela arriver à un résultat réellement satisfaisant. Il semble notamment que la période de digestion à la trypsine et la température adéquate soient particulièrement importantes. De plus, faire varier le temps de contact avec les colorants comme il a été effectué ici n'est pas suffisant.

Des études précédentes (Moser 1981; Dunn, 1983) ont montré que les parties soumises à un plus grand stimulus (mâchoires, nageoires, régions branchiales) sont les premières ossifiées; effectivement, au stade étudié, il est nettement apparu que les mâchoires et nageoires étaient plus colorées que le reste du squelette (la région branchiale n'a pas pu être clairement observée). La variabilité intra et inter-générique observée dans la qualité des colorations montre que s'il faut adapter le protocole, ce n'est pas seulement en fonction des genres mais aussi en fonction du stade étudié.

Malgré ces réserves, 24 parties squelettiques ont pu être observées dans d'assez bonnes conditions et se révèlent identiques chez les adultes et les juvéniles. Les parties squelettiques concernées correspondent aux os associés aux mâchoires et aux nageoires, les parties non observées principalement à la région branchiale. Compte tenu des considérations précédentes sur le degré d'ossification de ces zones, il est fort probable que les os non observés se révèlent eux aussi identiques chez les adultes et les juvéniles. Ces remarques suggèrent qu'au stade de juvénile pélagique, la forme adulte du squelette semble être atteinte. L'âge attribué à ces individus est d'environ 40 jours (Dufour, comm. pers.), ce qui implique un développement ostéologique rapide comme des études précédentes sur les stades larvaires des poissons des récifs coralliens l'ont supposé (Leis, 1983). Sachant qu'en milieu récifal la compétition et la prédation sont très importantes (Sale, 1991), le jour du recrutement les individus pourraient donc avoir intérêt à être ostéologiquement suffisamment matures pour incorporer leurs nouvelles niches écologiques. La métamorphose qui s'ensuit concernerait donc principalement la livrée.

L'observation des juvéniles n'a pas fourni de nouvelles informations à propos des deux homoplasies responsables des deux pas supplémentaires.

La plupart des Percomorphes présentent une nageoire pelvienne constituée d'un rayon dur suivi de cinq rayons mous (Lauder et Liem, 1983). La même structure est retrouvée chez tous les Acanthuridae excepté *Naso* et *Paracanthurus*, qui présentent un rayon dur et trois rayons mous. Il en est de même chez les juvéniles pélagiques observés (*Paracanthurus* et *Prionurus* n'ont pas été observés). Les espèces des genres *Naso* et *Paracanthurus* présentent une variété de comportement: planctonophages en bancs pélagiques ou vie benthique solitaire ou en banc pour *Naso*; petits bancs planctonophages associés aux coraux du type *Acropora* pour *Paracanthurus* (Winterbottom et McLennan, 1993). Cette homoplasie, qui concerne une zone du corps impliquée dans le déplacement, ne semble donc pas représenter une adaptation particulière à un environnement commun. Différentes hypothèses sont alors possibles: 1) cette structure est corrélée avec une (des) variable(s) environnementales autre(s) que celle citée; 2) cette structure est le résultat d'un effet pléiotropique sur la sélection d'un autre caractère; 3) cette structure est sélectivement neutre (Winterbottom et McLennan, 1993).

Parallèlement au décompte des rayons de la nageoire pelvienne, les rayons des autres nageoires ont aussi été dénombrés chez les juvéniles et adultes disponibles. Les résultats concernant les nageoires dorsales, anales et pectorales montrent une variabilité intra et inter-générique importantes. Des données supplémentaires sur les autres espèces d'Acanthuridae (Randall et al. 1990) montrent de plus une variabilité intraspécifique pour ces mêmes nageoires. Comme déjà souligné par d'autres auteurs (Belwood, 1994; Mabee, 1989) il apparaît donc qu'une telle variabilité diminue fortement l'intérêt de tels caractères dans une étude phylogénétique. Aucune donnée ne fut disponible dans la littérature concernant la nageoire caudale qui pourtant, selon les comptages effectués ici, semble uniquement présenter une variabilité intergénérique (*Acanthurus* et *Zebrasoma* présentent 24 rayons, *Ctenochaetus* et *Naso* 26). Ces données allant dans le sens d'une nouvelle homoplasie, il serait important de disposer d'informations sur les autres espèces des différents genres.

Il est cependant remarquable que seules les nageoires caudale et pelvienne présentent une telle stabilité intra-générique, et aucune étude n'a supposé qu'elles pouvaient jouer un rôle plus important que les autres. Au contraire, il est plus probable que ces deux nageoires répondent au même critère de sélection que les autres et ainsi que toutes ces structures soient dans une certaine mesure sélectivement neutre.

Autre homoplasie, le nombre de suborbitaux est primitivement de 6 chez les téléostéens (Nelson, 1969, in Mabee, 1989) et cette structure est retrouvée chez *Prionurus*, *Paracanthurus* et *Zebrasoma*. *Naso*, *Acanthurus* et *Ctenochaetus* présentent quand à eux 7 suborbitaux. Différentes suppositions peuvent être émises mais il est difficile d'imaginer une relation entre cette structure et un comportement. Cette structure pourrait donc être sélectivement neutre ou résultant d'un effet pléiotropique sur la sélection d'un autre caractère présent chez *Naso*, *Acanthurus* et *Ctenochaetus* (qui forment par ailleurs un clade monophylétique)

L'absence d'écaille observée chez les juvéniles de *Zebrasoma* est intéressante puisqu'elle rejoint des études faites précédemment. En 1987, Johnson et Washington, à la suite de travaux portant sur des stades larvaires (pré et postflexion) ont observé l'absence de quelques caractères chez *Zebrasoma* et *Paracanthurus* qui étaient présents chez les autres genres. Ils ont de plus remarqué que les suborbitaux des mêmes individus avaient un retard dans leur

degré d'ossification, ce qui pourrait expliquer que chez les juvéniles pélagiques de *Zebrasoma*, ils apparaissent moins nettement que chez les autres. *Paracanthurus* et *Zebrasoma* formant un clade monophylétique, le nombre de caractères concernés suggère qu'il est plus parcimonieux d'interpréter ces absences comme secondairement acquises. Elles pourraient ainsi résulter de phénomènes d'hétérochronie. L'apparition d'états de caractères chez les larves postflexions de *Zebrasoma* présents chez les préflexions des autres genres d'Acanthuridae, renforce cette supposition. Ainsi, même si aucune étude ne montre la présence d'expression hétérochronique chez les adultes *Zebrasoma*, de nombreux caractères apparaissent comme étant paedomorphiques au niveau des stades larvaires (Johnson and Washington, 1987). L'absence d'écaille au stade de juvénile pélagique pourrait suggérer la présence de phénomènes hétérochroniques au delà des stades larvaires.

Le stade de développement choisi s'avère donc décevant dans le sens où les états de caractères observés chez les juvéniles pélagiques s'avèrent être identiques à ceux des adultes excepté un: l'absence d'écailles chez *Zebrasoma*. Cependant aucune méthode n'est aujourd'hui disponible qui garantisse la récolte d'individus à un stade précis exceptée la méthode de Dufour (Dufour et al. 1993). Dans une grande majorité, les poissons récifaux, tout comme un grand nombre d'autres familles, ne surveillent ni n'élèvent leur descendance. Il est donc très difficile de récolter de jeunes individus afin d'obtenir une séquence développementale complète autrement que par l'élevage qui peut lui même induire différents biais dus à un environnement artificiel (Hunter, 1983).

Aucune suggestion ne put donc être émise afin de polariser certains caractères à travers le critère ontogénique et il fut impossible de le comparer à l'utilisation des extra-groupes. L'aspect théorique concernant l'ontogénie et son inférence phylogénétique a été largement discuté par de nombreux auteurs et une revue est donnée dans Forey et al. (1992) et Darlu et Tassy (1993).

4.3. Critère ontogénique et méthode extra-groupe

Il y a six voies fondamentales par lesquelles une séquence ontogénique peut changer: additions, substitutions et délétions qui peuvent être terminales ou subterminales, comme le montre la figure 8 (O'Grady, 1985, in Mabee, 1989):

Séquence originale: $X \rightarrow Y \rightarrow Z$

| | Terminale | Subterminale |
|--------------|--|--|
| Addition | a) $X \rightarrow Y \rightarrow Z \rightarrow D$ | d) $X \rightarrow Y \rightarrow E \rightarrow Z$ |
| Substitution | b) $X \rightarrow Y \rightarrow F$ | e) $X \rightarrow G \rightarrow Z$ |
| Délétion | c) $X \rightarrow Y$ | f) $X \rightarrow Z$ |

Fig. 8: les six manières fondamentales par lesquelles une séquence ontogénique peut être modifiée.

Un aspect important souligné par Lovtrup (1978) concerne l'exemple utilisé par Nelson pour émettre sa loi. Les caractères utilisés sont épigénétiques, c'est à dire que chaque stade ontogénique est une modification induite par le stade précédent. Si cette dépendance reste inchangée au cours du temps, la séquence d'apparition des différents stades ne peut changer. En corollaire, il apparaît que pour de tels caractères de nouveaux états ne peuvent apparaître

que par addition ou délétion terminale ou par substitution non terminale, mais ne peuvent être ajoutés ou éliminés non terminalement. Dans le cas d'une substitution non terminale, il y a perte d'information et le critère ontogénique ne peut aider à déterminer laquelle des deux séquences (séquence originale ou cas e)) est primitive; un tel cas nécessite la comparaison extra-groupe.

D'autre part, comme souligné par Gould (1977), dans des situations de paedomorphose le critère ontogénique ne peut aider à polariser le caractère concerné et la méthode de comparaison extra-groupe doit être utilisée. En effet, la présence à l'état adulte de caractères juvéniles comme c'est le cas lors de phénomènes de néoténie sera traduit comme primitif par le critère ontogénique, alors qu'il s'agit d'un arrêt du développement et d'une autre possibilité de développement non ancienne. Ainsi, la règle de Nelson ne peut qu'analyser des caractères avec des modifications ontogéniques apparaissant par addition terminale (Kraus, 1988). D'autre part, lorsque les données étudiées sont des données moléculaires, l'ontogénie ne peut être d'aucune aide, les changements d'états ne correspondant qu'à des mutations génétiques; seul le critère extra-groupe est utilisable.

Peu d'études empiriques ont été réalisées sur l'apport de l'ontogénie à la phylogénie. Kraus (1988) analysa une matrice de données de 32 caractères issus d'observations sur les salamandres *Ambystoma*. Il appliqua indépendamment le critère ontogénique et la méthode des extra-groupes. Comparant les cladogrammes obtenus pour leur similarité topologique, leur degré de résolution et d'ambiguïté, il conclut que le critère ontogénique était meilleur que la méthode des extra-groupes (quoique la distance fut faible) et donc qu'il était une alternative valable pour polariser les caractères. Au contraire, Mabee (1989) au cours d'une étude identique portant sur la famille des Centrarchidae (poissons Perciformes dont les mâles fabriquent un nid et surveillent leurs descendances, permettant ainsi de récolter une série ontogénique complète) trouva des résultats contraires. Bien que le critère ontogénique apporte des données intéressantes, il ne se trouvait pas empiriquement justifié comme une méthode d'inférence phylogénétique. Il est cependant considéré que son argument est faussé par le fait qu'elle considère a priori que les arbres trouvés par la comparaison extra-groupe sont les arbres 'corrects' (Forey et al., 1992).

D'autres méthodes ont été proposées pour polariser les caractères, mais la plupart de ces critères se basent sur des présomptions non justifiées ou fausses et sont généralement ignorés.

Dans le cas où les relations entre le groupe étudié et ses groupes frères ne sont pas clairement élucidées, le critère ontogénique, s'il est disponible, semble le plus fiable. Dans le cas où il apparaît que le développement de certains caractères ne suit pas une séquence ontogénique 'usuelle', la méthode de comparaison extra-groupe est conseillée. Elles semblent cependant toutes les deux des approches valides car également justifiées par le principe de parcimonie. De nombreux auteurs pensent que l'analyse systématique devrait invoquer ces deux méthodes bien qu'en certaines occasions une ou l'autre soit mieux adaptée. Quand les deux méthodes sont applicables, chacune peut servir à vérifier l'autre sachant. L'idéal serait qu'elles donnent le même résultat.

5. CONCLUSION

Le but initial de l'étude présente était de quantifier l'apport de données ontogéniques récoltées sur des individus juvéniles à la phylogénie des genres d'Acanthuridae et de tester l'hypothèse de Nelson (1978) selon laquelle le critère ontogénique est un critère valable pour polariser les caractères. Différents aspects ont empêché cette étude d'arriver à son but, dont notamment des colorations mal réussies qui ont fortement diminué la qualité des observations.

Ces observations ont cependant révélé différents points:

- il n'apparaît pas de différence entre l'ostéologie des juvéniles pélagiques et celle des adultes.
- le développement ostéologique des Acanthuridae est rapide (40 jours) et pourrait répondre à une forte pression environnementale.
- une supposition de phénomènes hétérochroniques sur le genre *Zebrasoma*, mis en évidence sur les stades larvaires (Johnson et Washington, 1987), est corroborée par l'absence d'écailles chez ce même genre au stade de juvéniles pélagiques (tous les autres genres d'Acanthuridae en possédant à ce stade).

Une étude de l'ontogénie des différents genres d'Acanthuridae basée sur une série développementale complète semble donc intéressante d'après les résultats ici obtenus. Elle permettrait de tester le cladogramme actuellement reconnu comme hypothèse phylogénétique des poissons chirurgiens et pourrait être utilisée pour polariser les caractères, permettant une comparaison avec la méthode des extra-groupes.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Alberch, P., 1985. Problems with the interpretation of developmental sequences. *Systematic Zoology* 34(1): 46-58

Anon. 1984. *FAO species identification sheets for fishery purposes. Western Indian Ocean*. Vol I et IV. Fisher, W. and Bianchi, G. ed. FAO, Rome. 5 vol.

Bellwood, D.R., 1994. A phylogenetic study of the parrotfishes family Scaridae (pisces: Labroidei), with a revision of genera. *Records of the Australian Museum*, Supplement 20. 86 pp.

Bryant, H.N. 1991. The polarization of character transformations in phylogenetic systematics: role of axiomatic and auxiliary assumptions. *Systematic Zoology* 40(4): 433-445.

Brooks, D.R. 1990. Parsimony analysis in historical biogeography and coevolution: methodological and rheoretical update. *Systematic Zoology* 39: 14-30.

Choat, J.H. 1991. The biology of herbivorous fishes on coral reefs, in *The ecology of fishes on coral reefs*. Sale, P.F. ed. Academic Press. pp 120-155.

Choat, J.H. and Axe, L.M. 1996. Growth and longevity in Acanthurid fishes; an analysis of otolith increments; *Marine Ecology Progress Series* 134: 15-26.

Choat, J.H. and Belwood, D.R. 1991. Reef fishes: their history and evolution, in *The ecology of fishes on coral reefs*. Sale, P.F. ed. Academic Press. pp 39-66

Dalzell, P. 1989. *The biology of surgeon fishes (Acanthuridae), with particular emphasis on Acanthurus nigricauda and A. xanthopterus from northern Papua New Guinea*. Master thesis. University of Newcastle upon Tyne. G.B. 396 pp.

Darlu, P. et Tassy, P., 1993. *La reconstruction phylogénétique*. Masson (Paris Milan Barcelone), Collection Biologie Théorique. 229 pages.

Dufour, V. et Galzin, R., 1993. Colonization patterns of reef fishes larvae to the lagoon at Moorea Island, French Polynesia. *Marine Ecology Progress Series* 103:143-152.

Dufour, V., Planes, S. et Doherty, P. 1995. Les poissons des récifs coralliens. *La Recherche* 26: 640-647.

De Queiroz, K. 1985. The ontogenic method for determining character polarity and its relevance to phylogenetic systematics. *Systematic Zoology* 34(3): 280-299.

Dunn, J.R. 1983. Developmental osteology. Ontogeny and Systematic of fishes. *Special publication Number 1, American Society of Ichthyologists and Herpetologists*. pp 48-50.

Forey, P.L., Humphries, C.J., Kitching, Scotland, R.W., Siebert, D.J., and Williams, D.M. 1992. *Cladistics (a practical course in systematic)* Oxford Science Publications. 187 pp.

Gould, S.J. 1977. *Ontogeny and Phylogeny*. Harvard University Press, Cambridge and London.

Hennig, W. 1966. *Phylogenetic systematics*. University of Illinois Press, Urbana.

Johnson, G.D. and Washington, B.B. 1987. Larvae of the Moorish Idol, *Zanclus cornutus*, including a comparison with other larval Acanthuroids. *Bulletin of Marine Science* 40(3): 494-511.

Kendall, A.W., Ahlstrom, E.H. and Moser, H.G. 1983. Early life history stages of fishes and their characters. Ontogeny and Systematic of fishes. *Special publication Number 1, American Society of Ichthyologists and Herpetologists*. pp 11-22.

Kraus, F. 1988. An empirical evaluation of the use of the ontogeny polarization criterion in phylogenetic inference. *Systematic Zoology* 37(2): 106-141.

Lauder, G.V., Liem, K.F. 1983. The evolution and interrelationships of the Actinopterygian fishes. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*. 197 pp.

Lovtrup, S. 1978. On Von Baerian and Haeckelian Recapitulation. *Systematic Zoology* 27(3): 348-352.

Mabee, P.M. 1993. Phylogenetic interpretation of ontogenic change: sorting out the actual and artefactual in an empirical case study of centrarchid fishes. *Zoological Journal of the Linnean Society* 107: 175-291.

Maddison, W.P. and Maddison, D.R. 1992. *Macclade: Analysis of phylogeny and character evolution. Version 3.0*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. 398 pp.

Matile, L., Tassy, P. et Goujet, D. 1987. Biosystema 1: introduction à la systématique zoologique (concepts, principes et méthodes). *Société Française de Systematique* (ed). 125 pp.

Mayr, E. 1986. La systématique évolutionniste et les quatre étapes du processus de classification. In: *L'ordre et la diversité du vivant*. Tassy, P. (Ed.). Fayard, Fondation Diderot (Paris). pp 143-160.

Moser, H.G. 1981. Morphological and functional aspects of marine fish larvae, in *Marine fish larvae. Morphology, ecology and relation to fisheries*. Lasker, R. (ed.). University of Washington Press, Seattle. pp 89-131.

Nelson, G. 1969. Infraorbital bones and their bearing on the phylogeny and geography of Osteoglossomorph fishes. *American Museum Novitates* 2394: 1-37.

Nelson, G., 1978. Ontogeny, Phylogeny, Paleontology, and the Biogenetic Law. *Systematic Zoology* 27: 324-345.

O'Grady, R.T. 1985. Ontogeny sequences and the phylogenetics of parasitic flatworm life cycles. *Cladistics* 1: 159-170.

- Randall, J.E., Allen, G.R., and Steene, R.C. 1990. *Fishes of the Great Barrier Reef and coral sea*. Crawford House Press. 507 pp.
- Sale, P.F. 1991. Introduction, in *The ecology of fishes on coral reefs*. Sale, P.F. ed. Academic Press. pp 3-15.
- Taylor, W.R. and Van Dyke, G.C. 1985. Revised procedure for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. *Cybium* 9:107-119.
- Tyler, J.C., Johnson, G.D., Nakamura, I., and Colette, B.B. 1989. Morphology of *Luvarus imperialis* (Luvaridae), with a phylogenetic analysis of the Acanthuroidei (Pisces). *Smithsonian Contribution to Zoology* 485: 1-78.
- Whitehead, P.J., Bauchot, M.L., Hureau, J.C., Nielsen, J. and Tortonese, E. (ed.). 1986. *Fishes of the north eastern Atlantic and the Mediterranean*. UNESCO, Paris, France.
- Winterbottom, R. 1993. Myological evidence for the phylogeny of recent genera of Surgefishes (Percomorpha, Acanthuridae) with comments on the Acanthuroidei. *Copeia* 1:21-39.
- Winterbottom, R., Guiasu, R.C. 1993. Osteological evidence for the phylogeny of recent genera of Surgefishes (Percomorpha, Acanthuridae). *Copeia* 2: 300-312.
- Winterbottom, R., McLennan, D.A. 1993. Cladogram versatility: evolution and biogeography of Acanthuroid fishes. *Evolution* 47(5), 1557-1571.

Remerciements:

Je tiens à remercier particulièrement Mr. Michel Kulbicki pour m'avoir accueilli dans son équipe et permis d'effectuer ce stage dans de bonnes conditions, ce, même si le sujet traité ne rentrait pas dans la ligne directe du programme en cours à l'ORSTOM.

Mes plus vifs remerciements à Mr. Vincent Dufour de l'EPHE, pour m'avoir fourni des poissons de sa collection, sans qui cette étude n'aurait pu se faire, ainsi que pour ses conseils et son aide lors de mon séjour à l'AIMS; et à Mr. Peter Doherty pour m'y avoir accueilli dans son laboratoire.

Merci aussi à Mr. David Bellwood de l'Université David Cook (Townsville, Australie), pour son aide et ses conseils dans l'orientation de mon travail;

Enfin, je ne peux oublier de remercier toutes les personnes qui ont contribué à rendre mon séjour très agréable par leur aide et conseils dans mon travail et dans ma visite (trop courte) de la Nouvelle Calédonie et de ses beautés sous-marines.

