

**MORPHOLOGIE ET STRUCTURE DES ÉCAILLES DU
POISSON-CHIRURGIEN *CTENOCHAETUS STRIATUS*
(QUOYET GAIMARD, 1825) (TELEOSTEI, ACANTHURIDAE)**

Par FRANÇOIS J. MEUNIER *

Avec 12 figures

RÉSUMÉ. Les écailles du poisson-chirurgien *Ctenochaetus striatus* (Acanthuridae) ont été étudiées au MEB et au microscope photonique. Elles montrent une organisation relativement proche de celle d'écailles élasmoïdes avec deux couches principales: 1) une couche externe superficielle plus ou moins épaisse, pratiquement dépourvue de limitante externe; 2) une plaque basale d'isopédine acellulaire qui se minéralise en partie par l'intermédiaire de petits corpuscules de Mandl. Si la structure des *ctenii* peut être rapprochée de celle de la lancette caudale, seule une étude comparée de l'ontogenèse de ces deux organes (écaille et lancette) pourra réellement établir leur degré de parenté.

ABSTRACT. Morphology and structure of the scales of the surgeonfish, *Ctenochaetus striatus* (Quoy et Gaimard, 1825) (Teleostei, Acanthuridae).

The scales of *Ctenochaetus striatus* (Acanthuridae) have been studied with SEM and photonic microscope. They show a structural organization relatively similar to that of elasmoid scales. There are two main layers: 1) the superficial external layer practically without "limiting layer"; 2) the basal plate made of an acellular isopedine which mineralizes progressively by the way of small Mandl's corpuscles. If the organization of the *ctenii* looks almost like the structure of the scalpel-like caudal spine, only a comparative study of the ontogeny of both organs (scale and scalpel-like caudal spine) could establish their relationship.

* Muséum National d'Histoire Naturelle, USM 403, Biodiversité et Dynamique des Communautés aquatiques, Département des Milieux aquatiques, 43, rue Cuvier, 75231 Paris, Cedex 05, France.
E-mail: meunier@mnhn.fr

RESUMO. As escamas do peixe cirurgiãõ *Ctenochaetus striatus* (Acanthuridae) foram estudadas com microscopia electrónica de varrimento e microscopia óptica. As escamas mostram uma organização relativamente próxima da das escamas elasmoides, com duas camadas principais: 1) uma camada externa superficial, mais ou menos espessa, praticamente desprovida da camada limitadora externa; 2) uma placa basal de isopedina acelular que se mineraliza em parte por intermédio dos pequenos corpúsculos de Mandl. Embora a estrutura das cténias seja semelhante à estrutura da lanceta caudal, só um estudo comparado da ontogenia destes dois órgãos (escama e lanceta) poderá realmente estabelecer o seu grau de parentesco.

INTRODUCTION

Les Acanthuridae sont des poissons téléostéens qui vivent dans les eaux marines tropicales au voisinage des récifs. Ils sont caractérisés par une ou plusieurs épines caudales ou “lancettes” (= *scalpel-like caudal spines*) coupantes localisées latéralement au niveau du septum horizontal (GUIASU et WINTERBOTTOM, 1993; NELSON, 1994) et qui peuvent causer de sévères coupures lorsqu’elles sont érigées (RANDALL, 1959; WINTERBOTTOM, 1971). Ces épines caudales, constituées entièrement de tissus osseux acellulaires plus ou moins remaniés (MONOD, 1959; MEUNIER et FRANCILLON-VIEILLOT, 1999), sont considérées par les auteurs comme des écailles transformées (MONOD, 1959). Cette assertion repose sur des observations très partielles, seule l’histologie des lancettes ayant été quelque peu étudiée (SOUCHE, 1935; MONOD, 1959; MEUNIER et FRANCILLON-VIEILLOT, 1999). Or leur nature osseuse les rendent, à priori, relativement différentes d’une écaille quant à leur organisation histologique. A notre connaissance, il n’existe aucune étude de la structure des écailles chez les Acanthuridae pour conforter l’hypothèse de parenté étroite. Il est donc nécessaire d’obtenir des données sur la composition histologique des écailles chez ces poissons mais aussi de leur ontogenèse pour envisager, ou non, de réels rapprochements avec les lancettes. Le présent travail est une étude morphologique (MEB) et histologique (lames minces et coupes semi-fines) de la structure des écailles d’un Acanthuridae du Pacifique *Ctenochaetus striatus* (QUOY et GAIMARD, 1825).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le matériel étudié est constitué d’écailles prélevées sur la moitié postérieure du corps de six spécimens (122 à 236 mm, LT; 117 à 170 g), capturés près de l’Atoll de Moorea en Polynésie française. Les fragments de peau ont été fixés dans le formol 10% et conservés dans l’alcool 70°.

Des fragments de peau ont été déshydratés, puis inclus dans une résine polyester du groupe du stratyl (chronolite 2060). Après polymérisation complète, les échantillons sont débités avec une tronçonneuse à disque diamanté (Isomet) en tranches de 200 à 250 μm d'épaisseur. Après usure progressive avec des abrasifs de grain décroissant jusqu'à une épaisseur moyenne de 80 à 100 μm puis un polissage sur velours imprégné d'alumine, les lames minces sont microradiographiées (générateur CGR - Sigma 2060; paramètres d'exposition: 10 mA, 25 KV; film HRP SO 643), avant d'être observées au microscope photonique polarisant.

Des écailles sont arrachées de leur sac, débarrassées de l'épiderme qui les recouvre postérieurement et de divers débris cellulaires, par un traitement à l'eau de javel diluée (6% pendant quelques minutes pour l'étude des ornements de surface; au moins une heure pour l'analyse du front de minéralisation). Après lavage, déshydratation et séchage, les écailles sont métallisées et observées dans un microscope électronique à balayage (JEOL-SEM 35).

Pour l'analyse de l'organisation spatiale des fibrilles de collagène de la plaque basale, quelques écailles sont réhydratées puis fracturées dans l'azote liquide (MEUNIER et CASTANET, 1982; MEUNIER, 1987-88). Les fragments obtenus sont déshydratés et préparés pour le MEB (voir ci-dessus).

De petits échantillons de peau, d'environ 2 mm^2 , ont été réhydratés, décalcifiés pendant 2 semaines dans un mélange fixateur (1,5% de glutaraldéhyde + 1,5% de paraformaldéhyde dans du tampon cacodylate à 0,1 M) contenant 5% d'EDTA. Ils sont ensuite post-fixés dans une solution de tétraoxyde d'osmium à 1%, déshydratés et inclus dans l'Epon. Des coupes semi-fines (1 μm d'épaisseur) de diverses orientations ont été colorées au Bleu de Toluidine et observées au microscope photonique.

RÉSULTATS

Morphologie

Les écailles de *Ctenochaetus striatus* sont imbriquées, fines et souples. Elles ont une forme générale plus ou moins ovale (Fig. 1) et leur surface externe se divise classiquement en 4 champs: antérieur, postérieur et deux latéraux. La surface des écailles présente tout un ensemble d'ornementations.

La marge postérieure des écailles est bordée d'une rangée de structures épineuses, formées d'une pointe apicale et d'une base légèrement évasée (Fig. 2); ce sont des *ctenii*. Il y a plusieurs générations successives de *ctenii* mais seuls ceux de la dernière sont complets. Ces *ctenii* sont emboîtés sur des bases de *ctenii* plus anciens dont l'ensemble constitue le champ postérieur (Fig. 3). Ces anciens *ctenii* ont perdu leur pointes qui ont été érodées probablement par des ostéoclastes. On observe en effet à leur surface de petites alvéoles caractéristiques (Fig. 4) qui représentent des

lacunes de Howship indicatrices d'une action ostéoclastique (voir FRANCILLON-VIEILLOT *et al.*, 1990; RICQLÈS *et al.*, 1991). La surface des bases cténiales présente de petites dépressions profondes qui apparaissent comme des orifices de 1 à 3 μm de diamètre.

La surface de l'écaille montre de nombreux reliefs constitués essentiellement de crêtes plus ou moins radiaires dans le champ antérieur (Fig. 5), parallèles au bord de l'écaille dans les champs latéraux (Fig. 6). Toutes ces crêtes sont tapissées à leur surface de nombreuses sphérules (Fig. 7) d'une taille d'environ 1 μm au plus. Certaines de ces sphérules sont localisées au fond des dépressions séparant les crêtes. Dans la région du foyer, les crêtes disparaissent au profit de reliefs plus ou moins réticulés laissant apparaître des trous (Fig. 8).

Histologie

Les coupes semi-fines, comme les lames minces, révèlent que les écailles de *Ctenochaetus striatus* sont constituées de deux ensembles superposés: la couche superficielle et la plaque basale (Fig. 9).

La couche la plus superficielle, très chromophile sur les coupes semi-fines, est composée essentiellement par des fibrilles de collagène plus ou moins entremêlées. Cette organisation correspond à la couche externe d'une écaille élasmoïde (ZYLBERBERG *et al.*, 1992). Il ne semble pas y avoir de limitante externe ce qui doit être confirmé par une étude ultrastructurale.

Les *ctenii* sont constitués uniquement de fibrilles de collagène. Ils apparaissent, en fait, de la même nature que la couche externe avec laquelle ils sont en continuité (Fig. 9). Il est possible d'observer, sur les lames minces, de fins canalicules issus de la surface et pénétrant dans l'épaisseur des tissus constituant la base des *ctenii* (non illustré). Ces canalicules correspondent très certainement aux orifices révélés par le MEB sur ces structures (Fig. 2). Les *ctenii* sont complètement dépourvus de limitante externe.

Au niveau du foyer, la couche externe est nettement plus épaisse que dans les champs antérieur et latéraux. L'épaississement est dû au développement, à la surface de l'écaille, d'éléments collagéniques minéralisés qui délimitent des espaces "vides" dont certains sont béants sur l'extérieur (Fig. 10), d'où les "trous" révélés par le MEB (Fig. 8).

La plaque basale est constituée également de fibrilles de collagène qui forment des strates d'une épaisseur moyenne de 3 à 4 μm . Les fractures d'écailles dans l'azote liquide observées au MEB, ni les lames minces étudiées avec le microscope polarisant n'ont toutefois révélé la présence d'une organisation en contre-plaqué de la plaque basale c'est à dire avec une rotation régulière des directions fibrillaires d'une strate à la suivante.

La couche externe et les *ctenii* apparaissent normalement minéralisés (Fig. 11); de même, la plaque basale se charge d'éléments minéraux sur une bonne partie de son épaisseur (Fig. 11). La face profonde débarrassée des fibrilles collagéniques non minéralisées apparaît granuleuse. Le front de minéralisation est en fait constitué de nombreuses structures plus ou moins ovoïdes et de petite taille (environ 1,5 x 2,5 µm) qui sont des corpuscules de Mandl (Fig. 12).

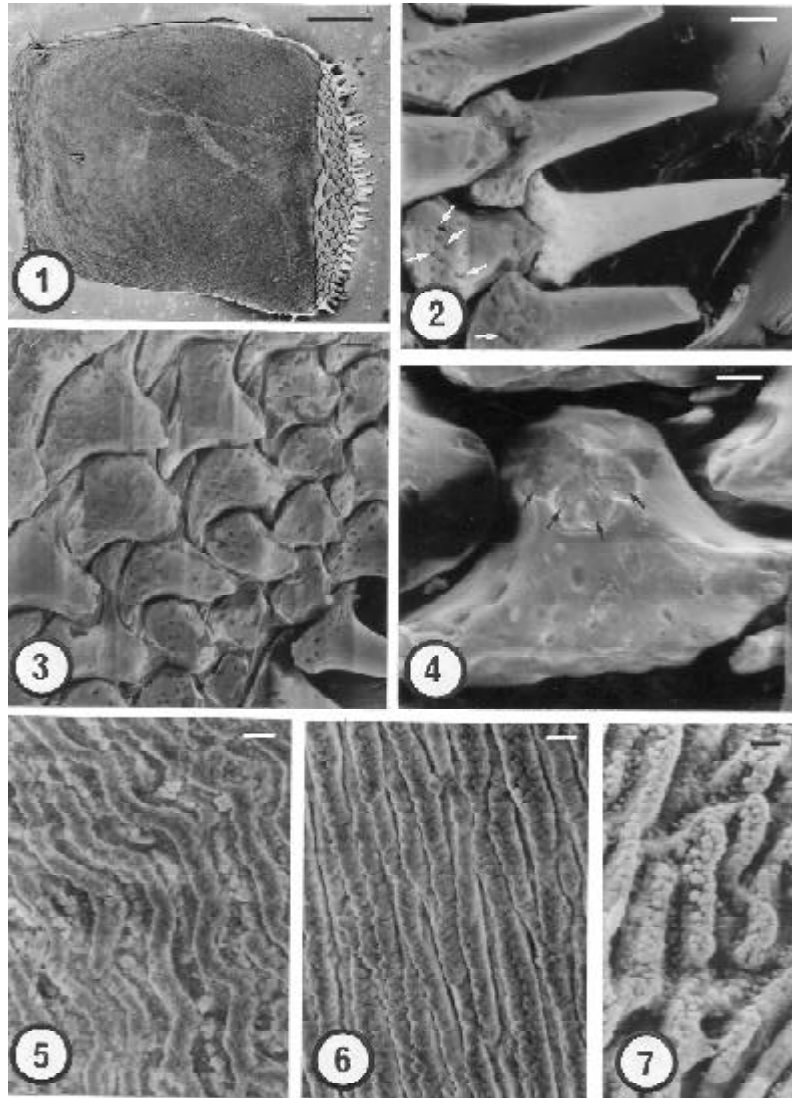
DISCUSSION

Les écailles de *Ctenochaetus striatus*, par leur morphologie comme par leur organisation générale (couche superficielle recouvrant une plaque basale stratifiée), entrent tout à fait dans la catégorie des écailles élasmoïdes (GOODRICH, 1907; BERTIN, 1944). Pourvues de *ctenii* sur leur marge postérieure, ce sont donc des écailles cténoïdes ce qui est tout à fait conforme à la position systématique des Acanthuridae parmi les Perciformes qui sont fréquemment caractérisés par ce type d'écailles (GOODRICH, 1907; BERTIN, 1958; ROBERTS, 1993; NELSON, 1994). ROBERTS (1993) a déterminé différents types d'écailles cténoïdes en relation avec la morphologie des *ctenii*. Celles de *Ctenochaetus striatus* entrent dans la catégorie des écailles cténoïdes à *ctenii* transformés.

Des différences non négligeables peuvent être détectées entre la structure des écailles de *Ctenochaetus striatus* et celles d'autres Téléostéens appartenant à des taxons aussi divers que les Cyprinidae (YAMADA, 1961; WATERMAN, 1970; MAEKAWA et YAMADA, 1971; ZYLBERBERG et MEUNIER, 1981; ZYLBERBERG et NICOLAS, 1982; SIRE *et al.*, 1997), les Characiformes (ZYLBERBERG et MEUNIER, 1996; MEUNIER, 1997) ou encore les Cichlidae (SIRE et MEUNIER, 1981; SIRE et GÉRAUDIE, 1983; SIRE, 1985, 1987) qui ont fait l'objet des études les plus approfondies. Ainsi, une limitante externe, structure quasiment dépourvue de fibrilles de collagène et très riche en protéoglycans (ZYLBERBERG *et al.*, 1992), qui est fréquente au dessus de la couche externe dans le champ postérieur, semble peu ou pas développée ici. L'organisation des fibrilles de collagène de la plaque basale qui forme habituellement un système original complexe dit en contre-plaqué et caractérisant l'isopédine (MEUNIER, 1983, 1984; 1987) n'est que partielle. Il n'a pas été possible de mettre en évidence un contre-plaqué même simplifié de type orthogonal (MEUNIER et CASTANET, 1982; MEUNIER, 1987-88). En revanche, la présence de corpuscules de Mandl montre bien que les caractéristiques des fibrilles de collagène de la plaque basale sont proches de celles décrites chez la majorité des écailles élasmoïdes étudiées chez les Téléostéens (SCHÖNBÖRNER *et al.*, 1981; MEUNIER, 1984; ZYLBERBERG *et al.*, 1992).

Une particularité histologique intéressante est la présence de prolongements cytoplasmiques qui pénètrent dans le tissu constituant la base des *ctenii*. Nous avons vu que les *ctenii* ont la même constitution histologique que la couche externe de l'écaille: des fibrilles de collagène entremêlées chargées de calcium et sans cellules incorporées; cet ensemble est un tissu osseux acellulaire (MEUNIER, 1987; FRANCILLON-VIEILLOT *et al.*, 1990). Une telle organisation est retrouvée pour les *ctenii* d'autres espèces, comme la perche (*Perca fluviatilis*) (ZYLBERBERG et MEUNIER, travaux en cours) ou le cichlidé *Cichlasana nigrofasciatum* (SIRE et ARNULF, 2000). Les *ctenii* de *Ctenochaetus striatus* sont donc constitués d'un tissu osseux dépourvu d'ostéocytes mais renfermant des prolongements cellulaires issus des scléroblastes de la surface de l'écaille. Des tissus similaires avec prolongements cytoplasmiques ont déjà été décrits dans la couche superficielle des scutes d'Ostraciidae (MEUNIER et FRANCILLON-VIEILLOT, 1995) et des écailles des Balistidae (MEUNIER et SIRE, travaux en cours). Pour ce qui concerne *Ctenochaetus striatus*, les lancettes sont également faites d'os acellulaire avec des prolongements cytoplasmiques issus des ostéoblastes superficiels (MEUNIER et FRANCILLON-VIEILLOT, 1999). Il existe donc une étroite similitude de composition histologique entre les *ctenii* et l'épine caudale chez cette espèce ce qui vient conforter l'hypothèse d'une écaille transformée pour la lancette des Acanthuridae. En fait, lorsque l'on observe le développement des écailles sur de jeunes larves d'Acanthuridae et plus particulièrement sur le genre *Acanthurus* (larve¹ de 11 mm LT), on constate que très vite il se forme, sur les toutes jeunes écailles, d'abord un seul *ctenius* sur le bord postérieur (MEUNIER, observations non publiées). D'autres *ctenii* viennent ensuite s'ajouter à ce premier. Comme à ce stade la lancette est déjà apparente (MEUNIER et FRANCILLON-VIEILLOT, 1999), on peut considérer qu'elle est homologue du premier *ctenius* d'une écaille. Cette hypothèse doit être testée notamment par une étude ontogénétique comparée des écailles et des lancettes pour vérifier quels groupes cellulaires interviennent dans les deux cas ce qui nécessite la possibilité de capturer de très jeunes stades de développement ou de maîtriser la fécondation artificielle et le développement larvaire dans cette famille de Téléostéens.

¹ N.° I. 25355, Australian Museum, Sydney.



Figures 1-7 - Ecailles de *Ctenochaetus striatus* observées au MEB.

Fig. 1 - Vue d'ensemble d'une écaille avec ses *ctenii* à l'extrémité du champ postérieur. (Echelle = 0,5 mm).

Fig. 2 - Détail de deux *ctenii*. Leur base s'articule sur d'anciens *ctenii* dont l'extrémité distale a été érodée. Les flèches indiquent des perforations du tissu osseux. (Echelle = 25 μ m).

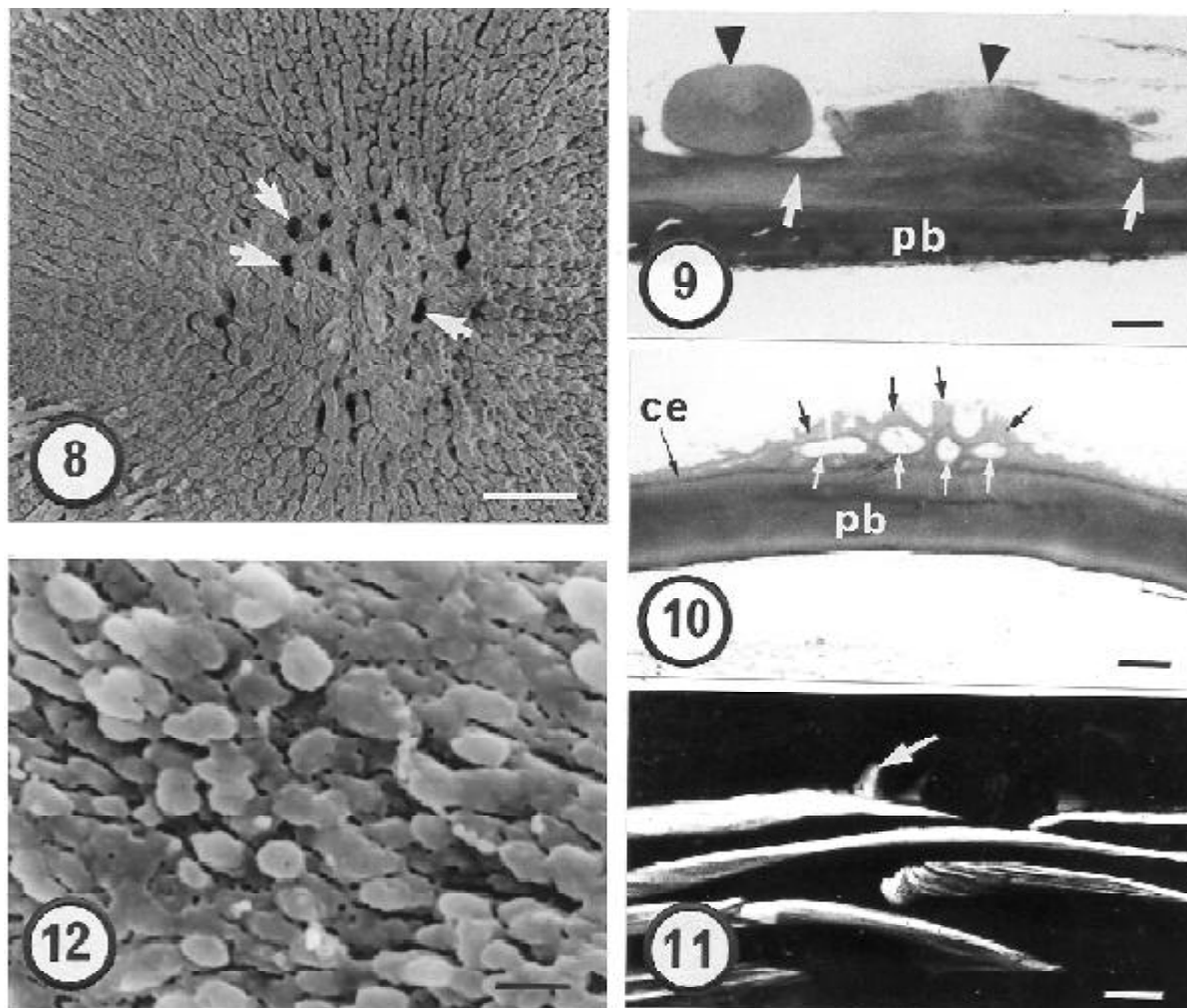
Fig. 3 - Détail du champ postérieur montrant l'emboîtement d'anciens *ctenii* réduits à leur base. (Echelle = 25 μ m).

Fig. 4 - Détail d'une base de *ctenius* montrant des surfaces d'érosion ostéoclastique (flèches) sur sa zone apicale. (Echelle = 10 μ m).

Fig. 5 - Crêtes à la surface du champ antérieur. (Echelle = 5 μ m).

Fig. 6 - Crêtes à la surface du champ latéral. (Echelle = 5 μ m).

Fig. 7 - Détail des crêtes montrant des reliefs hémisphériques. (Echelle = 3 μ m).



Figures 8-12 - Ecailles de *Ctenochaetus striatus*. Fig. 8 et 12: MEB; Fig. 9, 10: coupes transversales semi-fines; Fig. 11: microradiographie.

Fig. 8 - Surface de la région du foyer montrant l'aspect réticulé des ornements et la présence de divers orifices (flèches). (Echelle = 50 μm).

Fig. 9 - Coupe dans le champ postérieur montrant deux *ctenii* (têtes de flèches) ayant la même constitution histologique que la couche externe (flèches). (**pb** = plaque basale). (Echelle = 25 μm).

Fig. 10 - Coupe passant par le foyer et montrant les cavités (flèches blanches) délimitées par l'adjonction de nouvelles couches de matériel collagénique minéralisé (flèches noires). (**ce** = couche externe; **pb** = plaque basale). (Echelle = 25 μm).

Fig. 11 - La microradiographie révèle que la minéralisation des écailles (coupées transversalement) se développe sur la majeure partie de l'épaisseur de la plaque basale. La flèche signale un *ctenius*. (Echelle = 100 μm).

Fig. 12 - Détail du front de minéralisation de la plaque basale montrant de très nombreux corpuscules de Mandl de petite taille et de forme ovoïde. (Echelle = 2,5 μm).

REMERCIEMENTS

Je remercie le Professeur René Galzin qui m'a fourni les spécimens de *Ctenochaetus*, le Dr. Jeffrey M. Leis pour le prêt de plusieurs larves d'*Acanthurus* sp., ainsi que Mlle. F. Allizard et Mme. C. Chancogne pour leur assistance technique, respectivement pour les coupes semi-fines et pour le MEB.

RÉFÉRENCES

BERTIN, L.:

- 1944. Modifications proposées dans la nomenclature des écailles et des nageoires. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, **69**: 198-202.
- 1958. Ecailles et sclérifications dermiques. In: *Traité de Zoologie*, (ed.: P. P. Grassé), **13**: 482-504. Masson, Paris.

FRANCILLON-VIEILLOT, H., V. de BUFFRÉNIL, J. CASTANET, J. GÉRAUDIE, F. J.

MEUNIER, J. Y. SIRE, L. ZYLBERBERG & A. de RICQLES:

- 1990. Microstructure and mineralization of Vertebrate skeletal tissues. In: *Skeletal biomineralization: Patterns, processes and evolutionary trends*, Vol. I (ed.: J. G. Carter), pp. 471-530. Van Nostrand Reinhold, New York.

GOODRICH, E. S.:

- 1907. On the scales of fish living and extinct, and their importance in classification. *Proceedings of the Zoological Society of London*, pp. 751-774.

GUIASU, R. C. & R. WINTERBOTTOM:

- 1993. Osteological evidence for the phylogeny of recent genera of surgeonfishes (Percomorpha, Acanthuridae). *Copeia*, (2): 300-312.

MAEKAWA, K. & J. YAMADA:

- 1972. Morphological identification and characterization of cells involved in the growth of the goldfish scale. *Japanese Journal of Ichthyology*, **19**: 1-9.

MEUNIER, F. J.:

- 1983. Les tissus osseux des Ostéichthyens. Structure, genèse, croissance et évolution. *Archives et Documents, Micro-Edition*, Institut d'Ethnologie, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, SN, 82-600-328, 198 pp.
- 1984. Spatial organization and mineralization of the basal plate of elasmoid scales in Osteichthyans. *American Zoologist*, **24**: 953-964.

1987. Os cellulaire, os acellulaire et tissus dérivés chez les Ostéichthyens: les phénomènes de l'acellularisation et de la perte de minéralisation. *L'Année Biologique*, **26**: 201-233.
- 1987-88. Nouvelles données sur l'organisation spatiale des fibres de collagène de la plaque basale des écailles des Téléostéens. *Annales de Sciences Naturelles, Zoologie*, 13^{ème} série, **9**: 113-121.
1997. Structure et minéralisation des écailles de quelques Characiformes de Guyane française. *Revue d'Hydrobiologie tropicale*, (1994), **27**: 407-422.

MEUNIER, F. J. & H. FRANCILLON-VIEILLOT:

1995. Structure et minéralisation des scutes d'*Ostracion lentiginosum* (Teleostei, Tetraodontiforme, Ostraciidae). *Annales de Sciences Naturelles, Zoologie*, 13^{ème} série, **16**: 33-47.
1999. Histological structure of the caudal spine of the surgeonfish *Ctenochaetus striatus* (Quoy & Gaimard, 1825) (Teleostei, Acanthuridae). In: *Proceedings of the 5th Indo-Pacific Fish Conference* (eds.: B. Séret & J.-Y. Sire), pp. 117-124. Nouméa, 1997, Société Française d'Ichtyologie, Paris.

MEUNIER, F. J. & J. CASTANET:

1982. Organisation spatiale des fibres de collagène de la plaque basale des écailles des Téléostéens. *Zoologica Scripta*, **11**: 141-153.

MONOD, T.:

1959. Notes sur l'épine latéro-caudale et la queue de l'*Acanthurus monroviae*. *Bulletin de l'I. F. A. N.*, **21**: 710-734.

NELSON, J. S.:

1994. *Fishes of the world*. 3^{ème} Ed., 600 p. J. Wiley & Son, New-York.

RANDALL, J. E.:

1959. Report of a caudal-spine wound from surgeonfish *Acanthurus lineatus* in the Society Islands. *Wasmann Journal of Biology*, **17**: 245-278.

RICQLÈS, A. de, F. J. MEUNIER, J. CASTANET & H. FRANCILLON-VIEILLOT:

1991. Comparative microstructure of bone. In: *Bone*, Vol. 3 (ed.: B. K. Hall), pp. 1-78. CRC Press, Boca Raton.

ROBERTS, C. D.:

1993. Comparative morphology of spined scales and their phylogenetic significance in the teleostei. *Bulletin of Marine Sciences*, **52**: 60-113.

SCHÖNBÖRNER, A. A., F. J. MEUNIER & J. CASTANET:

1981. The fine structure of calcified Mandl's corpuscles in teleosts fish scales. *Tissue and Cell*, **13**: 589-597.

SIRE, J. Y.:

1985. Fibres d'ancrage et couche limitante externe à la surface des écailles du Cichlidae *Hemichromis bimaculatus* (Téléostéen, Perciforme): données ultrastructurales. *Annales de Sciences Naturelles, Zoologie*, 13^{ème} série, **7**: 163-180.
1987. Structure, formation et régénération des écailles d'un poisson téléostéen, *Hemichromis bimaculatus* (Perciforme, Cichlidé). Thèse de doctorat ès-Sciences, Paris. *Archives et Documents, Micro-Edition*, Institut d'Ethnologie, Muséum national d'Histoire naturelle, SN87-600449, 262 pp.

SIRE, J. Y., A. QUILHAC, J. BOURGUIGNON & F. ALLIZARD:

1997. Evidence for participation of the epidermis in the deposition of superficial layer of scales in Zebrafish (*Danio rerio*): a SEM and TEM study. *Journal of Morphology*, **231**: 161-174.

SIRE, J. Y. & F. J. MEUNIER:

1981. Structure et minéralisation de l'écaille d'*Hemichromis bimaculatus* (Téléostéen, Perciforme, Cichlidé). *Archives de Zoologie expérimentale et générale*, **122**: 133-150.

SIRE, J. Y. & I. ARNULF:

2000. Structure and development of the ctenial spines on the scales of a teleost fish, the cichlid *Cichlasana nigrofasciatum*. *Acta Zoologica*, **81**: 139-158.

SIRE, J. Y. & J. GÉRAUDIE:

1983. Fine structure of the developing scale in the cichlid *Hemichromis bimaculatus* (Pisces, Teleostei, Perciformes). *Acta Zoologica*, **64**: 1-8.

SOUCHÉ, G.:

1935. Contribution à l'étude des épines caudales de l'*Acanthurus chirurgus* Bl. *Bulletin de la Station Biologique d'Arcachon*, **32**: 33-38.

WATERMAN, R. E.:

1970. Fine structure of scale development in the teleost *Brachydanio rerio*. *Anatomical Record*, **168**: 361-380.

WINTERBOTTOM, R.:

1971. Movement of the caudal spine of some surgeonfishes (Acanthuriade, Perciformes). *Copeia*, (3): 562-566.

YAMADA, J.:

1961. Studies on the structure and growth of the scales in the goldfish. *Memories of Faculty of Fisheries, Hokkaido University*, **9**: 181-226.

ZYLBERBERG L., J. GÉRAUDIE, F. J. MEUNIER & J. Y. SIRE:

1992. Biomineralization in the integumental skeleton of the living lower Vertebrates. In: *Bone*, Vol. 4 (ed.: B. K. Hall), pp. 171-224. CRC Press, Boca Raton.

ZYLBERBERG L. & F. J. MEUNIER:

1981. Evidence of denticles and attachment fibres in the superficial layer of scales in two fishes: *Carassius auratus* L. and *Cyprinus carpio* L. (Cyprinidae, Teleostei). *Journal of Zoology, London*, **195**: 459-471.
1996. Ultrastructural data on the participation of melanophores to the formation of the cellular elasmoid scales in *Leporinus friderici* (Teleostei: Ostariophysi, Anostomidae). *Journal of Morphology*, **228**: 155-164.

ZYLBERBERG L. & G NICOLAS:

1982. Ultrastructure of scales in a teleost (*Carassius auratus* L.) after use of rapid freeze-fixation and freeze-substitution. *Cell Tissue Research*, **223**: 349-367.