

Évolution / Evolution

La régionalisation morphofonctionnelle de l'axe vertébral chez les Téléostéens en relation avec le mode de nage

François-J. Meunier ^{a,b,*}, Mohamed-Y. Ramzu ^c

^a « Biodiversité et dynamique des communautés aquatiques », USM 0403, département des milieux et peuplements aquatiques, Muséum national d'histoire naturelle, 43, rue Cuvier, 75231 Paris cedex 05, France

^b FRE CNRS MNHN 2696, ostéohistologie comparée, université Pierre-et-Marie-Curie (Paris-6), 4, place Jussieu, 75251 Paris cedex 05, France

^c College of education, department of biology, university of Aden, Khormakser, Aden, Yemen

Reçu le 24 mars 2005 ; accepté après révision le 4 janvier 2006

Disponible sur internet le 20 mars 2006

Rédigé à l'invitation du Comité éditorial

Résumé

L'étude comparée de la longueur, de la largeur et de la hauteur des vertèbres successives qui constituent l'axe vertébral chez l'anguille (*Anguilla anguilla*), la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*), le chinchard (*Trachurus trachurus*) et la bonite (*Sarda orientalis*) permet de confirmer que la colonne vertébrale présente une régionalisation morpho-anatomique plus complexe que la simple division en deux régions troncale et caudale classiquement admise. Avec les données morphologiques obtenues, il est possible de dresser quatre profils vertébraux différents et caractéristiques des quatre modes de nage de type axial ainsi représentés : mode anguilliforme (anguille), mode pseudo-carangiforme (truite), mode carangiforme (chinchard) et mode thunniforme (bonite). Le positionnement relatif des maxima de longueur, hauteur et largeur vertébrales par rapport à la longueur des animaux est caractéristique du mode de nage axial ; très proche de la tête dans le mode anguilliforme, il se situe pratiquement au milieu de la colonne vertébrale dans le mode subcarangiforme, alors qu'il est très postérieur dans les modes thunniforme et carangiforme, qui apparaissent finalement relativement proches. **Pour citer cet article : F.-J. Meunier, M.-Y. Ramzu, C. R. Palevol 5 (2006).**

© 2006 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Abstract

Functional regionalisation of the vertebral axis related to the swimming mode in the Teleostei. The biometrical study of length, height and width of the successive vertebrae constituting the vertebral axis of the eel (*Anguilla anguilla*), the rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*), the skipjack (*Trachurus trachurus*) and the bonite (*Sarda orientalis*) allows us to confirm that the axial skeleton shows a morpho-anatomical regionalization more complicated than the classical division in truncal and caudal parts only. With the morphological data reported here, it is possible to define four vertebral profiles that are different and characteristic of the four groups of axial swimming: anguilliform, subcarangiform, carangiform, and thunniform swimming (respectively exemplified by the eel, trout, skipjack and tuna). The relative rank of the maximal vertebral length, height and width according to body length of the fishes is characteristic of the axial swimming groups; close to the head in the anguilliform group, it is localized near the

* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : meunier@mnhn.fr (F.-J. Meunier).

middle of the vertebral axis in the subcarangiform one and very posteriorly in the two last ones (carangiform and thunniform) that look relatively similar. **To cite this article: F.-J. Meunier, M.-Y. Ramzu, C. R. Palevol 5 (2006).**

© 2006 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Mots clés : Teleostei ; Colonne vertébrale ; Régionalisation morphofonctionnelle ; Morphologie ; Nage

Keywords: Teleostei; Vertebral axis; Morphofunctional regionalisation; Morphology; Swimming; Axial mode

Abridged English version

Swimming of fish has first been studied by a famous pioneer, É.J. Marey [41] and then by several followers [1,25,39]. As Teleostei form a very rich taxon (more than 28 000 species) with species that have invaded numerous biotopes, ichthyologists have picked out and ordered the various swimming modes that they observed in the field [6,43,44,50,53,60,61,63]. So, in Teleostei, two main swimming modes are described: the axial one that involves oscillations of part of the body as propulsive force and the paraxial one in which the propulsive force results from pectoral fins or any unpaired fin except the caudal [6,35,53,60]. The axial swimming is itself subdivided into four groups: anguilliform (as the eel), subcarangiform (as the trout), carangiform (as the skipjack) and thunniform (as the tuna) [6,35,53,60]. During swimming, various anatomical systems, other than skeleton and muscles, are involved, like tendons (transmission of muscular forces to axial bones) [38], skin (control of the current in the boundary layer, lowering of the frictional drag...) [21,23,57,62] and fat [4,9,40,45,46] and gas-bladder [7,9,16,34] (buoyancy). Most of the recent studies deal essentially with hydrodynamics [2,3,11,15,20,26,51,54,55,59,63,64] and muscle organisation and function [5,8,17,19,20,27,37,56,58], the skeleton being, in our opinion, relatively disregarded, although the vertebral axis transmits the propulsive strength of swimming from the caudal region to the head [18,24,36]. Moreover, the skeleton sustains the vertical septum [53] and muscles [35,44,51,56]. So, the vertebral skeleton forms an essential and elaborate morpho-functional entity characterised by the repetitive character of its constitutive units, the amphicoelic vertebrae [12–14,33], which are linked by intervertebral ligaments and chordal tissue [13,14,42,52].

The biometric study of length, height and width of the successive vertebrae constituting the vertebral axis of the eel (*Anguilla anguilla* L., 1758), the rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum, 1792), the skipjack (*Trachurus trachurus* L., 1758) and the bonite (*Sarda orientalis* Temminck and Schlegel, 1864) allows construction of typical vertebral profiles for each para-

meter (Fig. 1), as previously demonstrated [10,47,49], and independently of the number of vertebrae. For example, the length profile of the skipjack shows a very significative maximal value for the 20th vertebra (Fig. 2); the profiles of the two other parameters look similar, but with weaker values. The three profiles of the bonite are very similar to the skipjack ones, but with less contrasted values (Fig. 3). For the eel, the profiles are clearly different (Fig. 4) because of the multiplication of the number of vertebrae (more than 100), on the one hand, and above all because of a significative anteriorly position of the maximal values, on the other hand. So our results confirm that the axial skeleton shows a morpho-anatomical regionalization more complicated than the classical division in truncal and caudal parts only and that this regionalization could be reflect the axial swimming mode: anguilliform, subcarangiform, carangiform and thunniform types of swimming (exemplified respectively by the eel, trout, skipjack and bonite). With the relative rank of the maximal vertebral length, height and width according to the body length of the fishes, we calculate an index (I.V. max), the value of which is characteristic of the axial swimming group (Table 1): closed to the head in the anguilliform type of swimming, it is localized near the middle of the vertebral axis in the subcarangiform one and very posteriorly in the two last ones: carangiform and thunniform. We have tested these results with the study of the vertebral axis of adult or subadult specimen belonging to about 20 species, the swimming mode of which being known to be either axial or paraxial. The results are reported in Table 2 and used to construct a graph (Fig. 5) that visualizes clearly the general axial swimming modes close to its four submodels, contrary to the paraxial swimming modes that are relatively spread far away from the line that links the eel to the skipjack-tuna.

These morpho-anatomical characteristics of the vertebral axis according to the swimming mode of fishes are probably linked to biomechanical constraints reflected in bone texture. Indeed, recent histomorphometrical studies in several salmonids have shown, for instance, that length and thickness of the bony trabeculae, os-

seous compacity and rate of mineralisation of vertebral bone tissue are also regionalised [28–30]. More quantitative studies are required to test this hypothesis of a bony fine architecture linked to the swimming mode and to precise a first preliminary study of the question [47].

1. Introduction

Dans son œuvre sur le mouvement chez les animaux, Marey [41] ne s'est pas contenté d'analyser et de décrire le fonctionnement des organes impliqués dans la locomotion terrestre, il a aussi étudié la nage des poissons. C'est donc lui qui est à l'origine de toute une lignée d'auteurs qui vont permettre, par leurs travaux, de mieux comprendre le déplacement des poissons dans l'eau. Certains de ces pionniers furent également d'habiles expérimentateurs, comme Houssay [25] et Magnan [39], qui multiplièrent le nombre de modèles étudiés. Le milieu aquatique est un fluide qui offre une importante résistance aux déplacements, contrairement au milieu aérien. Les espèces de poissons présentes dans la nature actuelle (appartenant pratiquement au seul taxon des Teleostei) sont très nombreuses (plus de 28 000 ; Fishbase) et très diversifiées ; elles ont développé différentes adaptations à la nage en fonction de diverses contraintes écomorphologiques leur permettant d'utiliser au mieux les nombreuses niches écologiques disponibles [35,53,60]. Pour mieux comprendre les différentes modalités de leur locomotion, il a donc été indispensable d'effectuer des regroupements d'espèces en fonction des modes de nage qu'elles pratiquent [6,35,43,44,59–61,63].

Chez les Téléostéens, les auteurs ont défini quatre grands modes de nage de type axial (anguilliforme, sub-carangiforme, carangiforme et thunniforme), auxquels s'ajoutent quelques modes très spécialisés, de type paraxial notamment [6,35,60]. Chacun de ces modes se caractérise par une morphologie externe différente [35] et des spécificités hydrodynamiques [1,42,59,60]. Lors de la nage des poissons, sont mis en jeu différents processus faisant appel à l'intervention de divers compartiments anatomiques, autres que le squelette et la musculature, comme les tendons (transmission des forces musculaires au squelette axial) [38], la peau (régularisation de l'écoulement dans la couche limite, réduction des forces de frottement...) [21,23,57,62] et les lipides [4,9,16,40,45,46] et la vessie natatoire [7,9,16,34] (rôle dans la flottabilité). Nombre de travaux récents consacrés à la nage des Téléostéens s'attachent essentiellement à l'étude de ses aspects hydrodynamiques

[2,3,11,15,20,26,51,54,55,59,63,64], mais aussi à l'organisation et au fonctionnement de la musculature motrice [5,8,17,19,20,27,37,56,58]. L'étude du compartiment squelettique est plus ou moins négligée, bien que la colonne vertébrale joue un rôle mécanique important, notamment dans la transmission, vers l'extrémité antérieure du corps, des forces exercées par l'eau sur le tronc et la queue en réponse aux mouvements de nage [18,24,36]. Par ailleurs, le squelette axial soutient le septum vertical [53] et sert, plus ou moins directement, de point d'appui à la musculature [35,44,51,56] par l'intermédiaire des myoseptes et subit des flexions latérales, sous l'action des muscles, lors des mouvements locomoteurs [63]. La colonne vertébrale forme donc un système morphofonctionnel complexe, caractérisé par la répétition d'unités constitutives, les vertèbres, reliées les unes aux autres par des ligaments [13,14,33,42,52]. Elle doit être flexible latéralement pour permettre les mouvements ondulatoires de la nage et incompressible en direction longitudinale pour transmettre la force de propulsion de la queue, avec un minimum de perte énergétique consécutive à sa déformation élastique [53,55,57,59].

De premiers travaux, menés essentiellement sur les Salmonidae, ont montré que la simple division anatomique de la colonne vertébrale en deux entités structurales : troncale (= précaudale) et caudale [31,48,49], telle qu'elle est classiquement donnée par les anatomistes, ne pouvait pas décrire sa fonction locomotrice. Il semble bien exister une régionalisation morpho-anatomique caractéristique du mode de nage pratiqué par les espèces [10,31,32,50], régionalisation qui peut être décrite et quantifiée objectivement par des paramètres morphologiques simples [48].

Le présent travail constitue une analyse biométrique des vertèbres tout au long du rachis de quelques espèces caractéristiques du taxon des Téléostéens, permettant de déterminer des descripteurs morphologiques susceptibles d'être mis en relation avec le mode de nage et de vérifier s'il y a concordance entre ces descripteurs et les morphotypes définis par Lindsey [35].

2. Matériel et méthodes

2.1. Matériel

Un lot de huit anguilles (*Anguilla anguilla* L., 1758), de longueur standard comprise entre 48,5 et 50,5 cm, a été choisi pour le mode de nage axial anguilliforme. Les anguilles ayant plus d'une centaine de vertèbres, après vérification sur un animal de l'évolution des valeurs de

Tableau 1

Indice vertébral maximum (valeurs moyennes) pour LO (longueur), HA (hauteur) et LA (largeur) chez les quatre espèces représentant les quatre types fondamentaux de nage axiale (entre parenthèses : nombre de spécimens)

Vertebral index (mean values) for LO (length), HA (height) and LA (width) in the four experimental species corresponding to the four basic modes of axial swimming (in brackets: number of specimens).

Espèce	LO	HA	LA	Nombre V
<i>Anguilla anguilla</i>	30,4	39,1	6,9	115
<i>Onchorhynchus mykiss</i>	68,3	64,9	50,8	62
<i>Trachurus trachurus</i>	82,6	86,9	86,9	23
<i>Sarda orientalis</i>	83,2	80,5	74	43

chacun des trois paramètres, nous avons mesuré chacune des vingt premières vertèbres, puis celles dont le rang se termine par un 5 et un 0 jusqu'à la dernière. Pour le mode de nage sub-carangiforme, on se reportera au travail de Ramzu et Meunier [48] effectué sur la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum, 1792), qui possède une moyenne de 61 vertèbres. Le mode carangiforme a été analysé à partir d'un échantillon de neuf chinchards (*Trachurus trachurus* L. 1758) de longueur standard comprise entre 30,2 et 31,8 cm. Les chinchards ont un nombre fixe de vertèbres égal à 23. Le mode thunniforme a été étudié sur un lot de cinq spécimens (*Sarda orientalis* Temminck et Schlegel, 1864), de longueur standard comprise entre 36,7 et 38,8 cm. Ces animaux ont 43–44 vertèbres.

Pour tester l'intérêt des profils vertébraux comme moyen de déterminer le type de nage d'un poisson téléostéen, nous avons effectué des mesures sur un exemplaire adulte de près d'une vingtaine d'espèces présentant des modes de nages variés (voir Tableau 2).

2.2. Méthodes

Les poissons ont été ébouillantés, puis décharnés. Leurs colonnes vertébrales sont ensuite brossées à l'eau courante, puis séchées. Les vertèbres sont séparées les unes des autres, numérotées et mesurées avec un pied à coulisse au 1/100, à affichage digital. Trois mesures (ou paramètres vertébraux) ont été prises : la longueur le long de la ligne médio-ventrale gauche (= LO), la hauteur sur la face antérieure de la vertèbre (= HA) et la largeur également sur la face antérieure (= LA).

Pour faciliter les comparaisons entre taxons de position phylogénétique plus ou moins éloignée et pratiquant des modes de nage similaires ou, au contraire différents, un indice de positionnement des valeurs maximales de chacun des paramètres (IV_{\max}) est calculé :

Tableau 2

Indice vertébral maximum pour LO (longueur), HA (hauteur) et LA (largeur) chez divers téléostéens

Vertebral index for LO (length), HA (height) and LA (width) in various teleostean fishes compared to the four experimental species, data from [10] et data from [32]

Espèce		LO	HA	LA
<i>Anguilla anguilla</i>	Aa	30,4	39,1	6,9
<i>Muraena helena</i>	Mh	36,9	54,2	25,4
<i>Scleropages formosus</i>	Sf	10	35	38
<i>Lota lota</i> ^a			6,8	
<i>Oconrhynchus mykiss</i>	Om	68,3	64,9	51,4
<i>Salmo trutta</i>	St	63,7	63,7	63,7
<i>Salmo salar</i>	Sa	72,9	72,9	67,8
<i>Alosa alosa</i>	Al	60,7	58,5	51,2
<i>Arius thalassinus</i>	At	61,4	57,7	56,8
<i>Clupea harengus</i>	Ch	66,4	54,3	50
<i>Leporinus melanostictus</i>	Lm	65,6	68,7	65,6
<i>Trachurus trachurus</i>	Tt	82,6	86,9	86,9
<i>Carangoides bayad</i>	Cb	82,6	82,6	82,6
<i>Scorberoides lysan</i>	Sl	76	68	68
<i>Selene dorsalis</i>	Sd	82,6	52,1	47,8
<i>Sarda orientalis</i>	So	83,2	80,5	74
<i>Auxis thazard</i>	Au	78,9	52,6	57,8
<i>Scomber scombrus</i>	Ss	74,2	66,1	80,6
<i>Thunnus obesus</i> ^b	To	92,1	63,1	
<i>Thunnus thynnus</i> ^b	Th	89,4	63,1	
<i>Esox lucius</i>	El	65	1,6	3,3
<i>Labrus bergylta</i>	Lb	54	13,5	8,1
<i>Prosomyleus rhomboidalis</i>	Pr	18,2	69,7	60,6
<i>Scarus frenatus</i>	Sc	41,7	45,8	50
<i>Pleuronectes platessa</i>	Pp	90,2	31,4	44,1
<i>Solea vulgaris</i>	Sv	97,6	34,8	25,5

^a données prises dans [10].

^b données prises dans [32].

$IV_{\max} = V_{\max} \times 100/N_v$ (V_{\max} = numéro d'ordre de la vertèbre correspondant à la valeur maximale du paramètre ; N_v = nombre total de vertèbres du rachis).

3. Résultats

Rappelons que les vertèbres des espèces étudiées, comme celles de tous les téléostéens, sont amphicoèles : le centrum est constitué de deux cônes soudés par leurs pointes. Extérieurement, des formations osseuses de type trabéculaire ou des structures plus massives masquent cette structure en « diablo », pour donner un aspect plus ou moins cylindrique aux corps vertébraux [12–14,33,42]. Les vertèbres sont reliées par un ligament intervertébral non minéralisé qui, avec le tissu chordal, sert d'amortisseur [13,14,42,52]. Les articulations entre deux vertèbres successives sont assurées par un système de zygapophysies (dorsales et/ou ventrales ; antérieures et/ou postérieures), expansions osseuses du

corps vertébral ; ces apophyses limitent plus ou moins les mouvements de deux vertèbres successives et peuvent, comme chez les espèces pratiquant le mode de nage thunniforme, augmenter l'élasticité du pédoncule caudal en rigidifiant l'axe squelettique [22,24]. Elles n'autorisent, en principe, que des mouvements latéraux.

Les études de morphométrie effectuées chez la truite [48,49], dont la colonne vertébrale comporte une soixantaine de vertèbres, ont montré que les 29 vertèbres antérieures, ou vertèbres troncales qui définissent la région abdominale ou troncale (délimitée par la présence des viscères) et les vertèbres suivantes, ou vertèbres caudales, forment un continuum pour chacun des trois paramètres analysés. Effectivement, les valeurs de la LO, comme la HA et la LA, évoluent progressivement d'une vertèbre à la suivante pour former un véritable « profil vertébral » caractéristique (Fig. 1). Le « profil vertébral » de LO montre deux minima, l'un antérieur (vert. N°2), l'autre postérieur, localisé vers les vertèbres 55–58, soit trois à cinq vertèbres avant la dernière. Ce profil montre une valeur maximum dans la zone de transition vertèbres troncales–vertèbres caudales antérieures : vert. 28–32. De même, la hauteur vertébrale diminue légèrement pour les 4–5 premières vertèbres, puis se stabilise, avant de progresser régulièrement vers un maximum légèrement postérieur à celui de la longueur, pour ce qui concerne son emplacement sur l'axe vertébral (Fig. 1), soit les vertèbres 39–41. Elle décroît ensuite régulièrement jusqu'à l'extrémité caudale. La variation de la largeur antérieure vertébrale est assez proche de celle de la hauteur (Fig. 1).

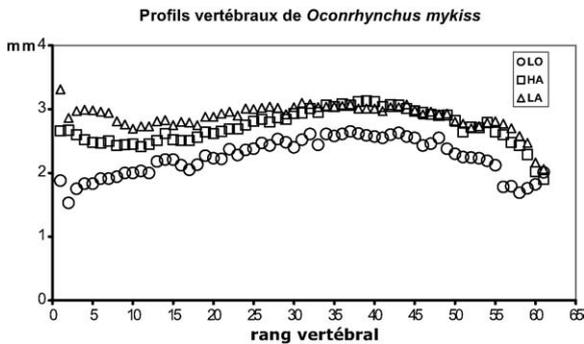


Fig. 1. Profils vertébraux de la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*). Valeurs moyennes (en mm) de la longueur (LO), de la hauteur (HA) et de la largeur (LA) des vertèbres chez un lot de huit poissons, de 20 à 24,3 cm de longueur standard (d'après [48]).
 Fig. 1. Vertebral profiles in the rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*): Mean values (in mm) of length (LO), height (HA) and width (LA) of the vertebrae in a sample of eight 20–24.3-cm-long fishes (standard length) (after [48]).

Les profils vertébraux du chinchard (*Trachurus trachurus*) et de la bonite (*Sarda orientalis*) (Figs. 2 et 3) rappellent quelque peu ceux de la truite avec, toutefois, des spécificités qu'il faut souligner et qui concernent surtout le profil de LO. Ainsi, chez le chinchard, qui ne possède que 23 vertèbres, il existe une valeur maximale très marquée de LO et située assez postérieurement (Fig. 2) au niveau de la vingtième vertèbre. Pour la bonite où la colonne vertébrale comporte 44 vertèbres, cette valeur maximale du paramètre LO est aussi très postérieure sur le rachis, sans toutefois présenter un pic aussi prononcé (Fig. 3) que chez le chinchard. Les deux autres paramètres présentent également une valeur maximale en position postérieure chez les deux espèces,

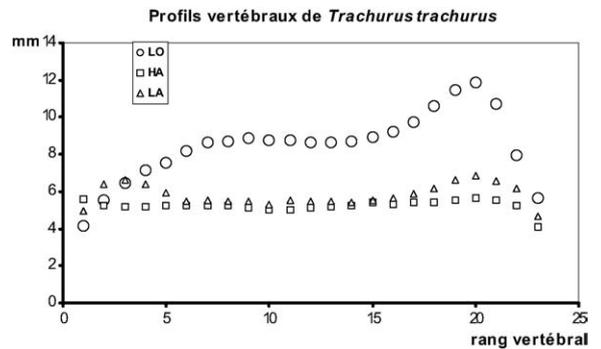


Fig. 2. Profils vertébraux du chinchard (*Trachurus trachurus*). Valeurs moyennes (en mm) de la longueur (LO), de la hauteur (HA) et de la largeur (LA) des vertèbres chez un lot de neuf poissons, de 31,05 cm de longueur totale moyenne.
 Fig. 2. Vertebral profiles in the skipjack (*Trachurus trachurus*). Mean values (in mm) of length (LO), height (HA) and width (LA) of the vertebrae in a sample of nine 31.05-cm-long fishes (mean total length).

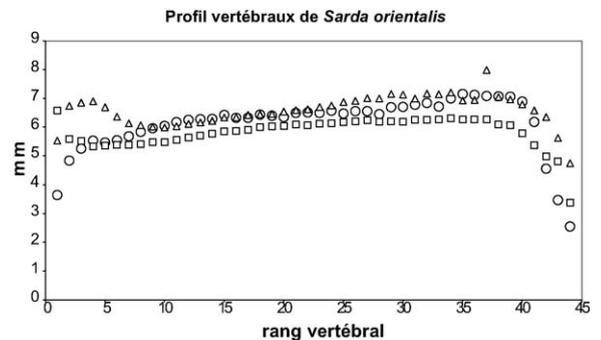


Fig. 3. Profils vertébraux de la bonite (*Sarda orientalis*). Valeurs moyennes (en mm) de la longueur (LO), de la hauteur (HA) et de la largeur (LA) des vertèbres chez un lot de cinq poissons, de 37,8 cm de longueur totale moyenne.
 Fig. 3. Vertebral profiles in the bonite (*Sarda orientalis*). Mean values (in mm) of length (LO), height (HA) and width (LA) of the vertebrae in a sample of five 37.8-cm-long fishes of (mean total length).

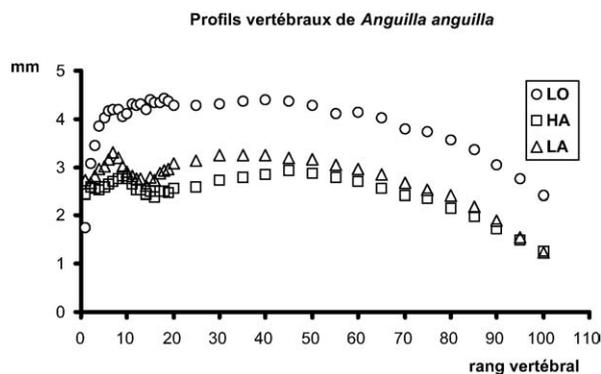


Fig. 4. Profils vertébraux de l'anguille (*Anguilla anguilla*). Valeurs moyennes (en mm) de la longueur (LO), de la hauteur (HA) et de la largeur (LA) des vertèbres chez un lot de huit poissons, de 49,5 cm de longueur totale moyenne.

Fig. 4. Vertebral profiles in the eel (*Anguilla anguilla*). Mean values (in mm) of length (LO), height (HA) and width (LA) of the vertebrae in a sample of eight 49.5-cm-long fishes (mean total length).

la LA montrant une deuxième valeur élevée à l'avant du rachis (Figs. 2 et 3).

Chez l'anguille, l'allongement du corps a entraîné une multiplication du nombre de vertèbres, qui dépasse 100. Les trois profils sont nettement différents de ceux de la truite (Fig. 4). Chacun des trois paramètres montre une valeur maximale située en position antérieure : 20^e vertèbre pour LO et 10^e pour HA et LA ; pour ces deux dernières, les valeurs maximales sont suivies d'une baisse, puis d'une remontée vers un deuxième maximum, mais inférieur au premier. Ensuite, les valeurs des trois paramètres vertébraux baissent plus ou moins régulièrement vers l'arrière de l'axe vertébral.

4. Discussion

L'analyse de la variation de la longueur, de la hauteur et de la largeur des vertèbres le long du rachis des quatre espèces, caractérisant les quatre modes de nage axiale, confirme que l'organisation de la colonne vertébrale est plus complexe que ne le laisse supposer l'étude morphologique de la structure des arcs hémaux, qui aboutit à une simple division en deux territoires : troncal et caudal. Cette étude biométrique suggère une division de l'axe vertébral en différentes régions morphofonctionnelles. L'emplacement sur le rachis des maxima pour chacun des paramètres est visualisé par le calcul de l'« indice IV_{max} », dont les valeurs sont reportées dans le Tableau 1.

Les particularités des quatre ensembles de profils peuvent être mises en relation avec le mode de nage. Le mode de nage de la truite est dit sub-carangiforme

[35] ; les ondulations du corps créant la force de propulsion ont une grande amplitude et une longueur d'onde réduite [59]. Ce mode est intermédiaire entre, d'une part, le mode anguilliforme de l'anguille, chez qui la plus grande partie du corps est soumise aux ondes d'oscillation, avec une forte amplitude sur le corps entier et, d'autre part, le mode carangiforme du chinchard, chez qui le maximum de l'amplitude de l'onde de mouvement se porte sur le tiers postérieur du corps [35,59]. Or, on constate que le positionnement de « IV_{max} » semble corrélé avec le mode de nage, notamment celui de LO, puisque qu'il est d'autant plus postérieur sur le rachis que les ondulations du corps sont réduites à la région postérieure du corps. Dans le mode thunniforme, les valeurs de « IV_{max} » sont, comme chez le chinchard, en position postérieure, les différences de valeurs étant probablement le résultat d'un nombre de vertèbres significativement plus grand chez les thons.

Si la localisation de ces indices sur l'axe rachidien peut être reliée à la longueur de la portion ondulante du corps qui assure la propulsion du poisson, on doit pouvoir tester leur position chez d'autres espèces. C'est bien ce que nous montrent les valeurs obtenues pour les différentes espèces analysées dans cette étude (Tableau 2). Une représentation graphique des valeurs de « IV_{max} » HA en fonction de « IV_{max} » LO (Fig. 5) ou, mieux encore, sur un graphe à trois axes intégrant « IV_{max} » LA (non illustré ici) visualise clairement ce résultat. Les taxons connus pour pratiquer l'un des quatre modes de nage axial montrent bien des valeurs d'indice (IV_{max}) voisines de celles des espèces types de notre étude : Osteoglossidae, Muraenidae, pour le mode anguilliforme ; divers Salmonidae, Clupeidae, Anostomidae et Ariidae pour le mode pseudo-carangiforme ; divers Carangidae pour le mode carangiforme ; divers Scombridae pour le mode thunniforme. Remarquons que chez la lote d'eau douce (*Lota lota*), que l'on peut considérer comme appartenant au mode de nage anguilliforme, le maximum de la hauteur vertébrale (seule mesure disponible pour cette espèce [10]) se situe nettement à l'avant du rachis, comme pour l'anguille (Tableau 2). Parmi la famille des Carangidae, *Selene dorsalis*, qui est une espèce haute et comprimée, montre des indices HA et LA nettement plus faibles que chez le chinchard, ce qui traduit des modalités de nage spécialisée et quelque peu éloignée d'une nage carangiforme (Tableau 2 ; Fig. 5). Par ailleurs, l'analyse des trois paramètres, effectuée chez quelques exemples de téléostéens pratiquant des modes de nage de type péral, montre des valeurs d'indices significativement éloignées de celles des modes de nage axiale (Tableau 2 ; Fig. 5).

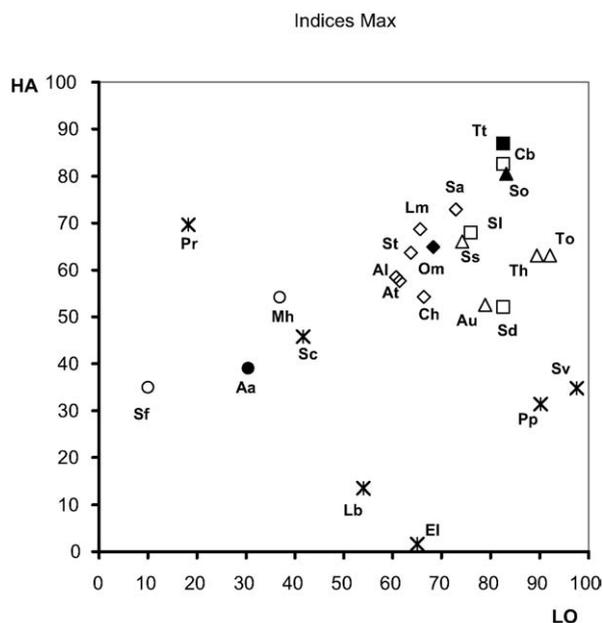


Fig. 5. Graphe des « IV_{max} » de HA en fonction des « IV_{max} » de LO des différentes espèces par rapport aux quatre taxons témoins : anguille, truite, chinchard et bonite (cercle plein = anguille ; cercle creux = mode anguilliforme ; losange plein = truite ; losange creux = mode pseudo-carangiforme ; carré plein = chinchard ; carré creux = mode carangiforme ; triangle plein = bonite ; triangle creux = mode thunniforme ; croix = mode paraxial ; voir la deuxième colonne du Tableau 2 pour la correspondance des abréviations).

Fig. 5. Graph of ' IV_{max} ' HA against ' IV_{max} ' LO of the different species relatively to the four control taxa: eel, trout, skipjack and bonite (black circle = eel; hollow circle = anguilliform mode; black diamond = trout; hollow diamond = pseudo-carangiform mode; black square = skipjack; hollow square = carangiform mode; black triangle = bonite; hollow triangle = thunniform mode; cross = paraxial mode ; see the second column of Table 2 for the abbreviations).

Seul le poisson perroquet (*Scarus frenatus*) se rapproche d'un mode intermédiaire entre l'anguille et la truite. La vieille (*Labrus bergylta*), le coumarou (*Prosomyleus rhomboidalis*), le brochet (*Esox lucius*) et les deux poissons plats (*Solea vulgaris* et *Pleuronectes platessa*), qui pratiquent une nage typiquement de mode paraxial, s'écartent sans conteste des espèces de mode axial.

Ajoutons encore qu'à ces caractéristiques morphométriques des vertèbres semble bien correspondre une véritable typologie de la texture osseuse vertébrale, notamment chez les Salmonidae. De récents travaux d'histomorphométrie osseuse sur les truites commune (*Salmo trutta*) et arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*), comme chez le saumon (*Salmo salar*), montrent, d'une part, que la compacité osseuse et le nombre, la longueur et l'épaisseur des travées osseuses du corps vertébral présentent aussi une régionalisation selon leur emplacement

sur le rachis [28,30] et que, d'autre part, ce dernier est un réservoir mobilisable de minéraux en fonction de certaines contraintes physiologiques [29]. Ces différences histomorphologiques localisées qui semblent également être liées aux contraintes mécaniques exercées sur les vertèbres par le mode de nage pourraient poser, par ailleurs, un certain nombre de problèmes zootechniques dans le secteur de l'aquaculture, lors des phases de grossissement des animaux [30]. Des travaux similaires d'histomorphométrie osseuse quantitative restent à développer pour tester cette hypothèse d'une architecture vertébrale finement corrélée au mode de nage chez les autres modèles envisagés dans la présente étude et préciser ainsi les résultats d'une première approche, essentiellement descriptive [47].

5. Conclusion

L'étude comparée de trois paramètres représentatifs de la morphologie vertébrale (longueur, hauteur et largeur) chez quatre espèces de téléostéens aux modes de nage caractéristiques : l'anguille (*Anguilla anguilla*), la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*), le chinchard (*Trachurus trachurus*) et la bonite (*Sarda orientalis*), permet de confirmer que la colonne vertébrale présente une régionalisation morpho-anatomique plus complexe que la simple division en deux régions troncale et caudale. Cette régionalisation est corrélée aux quatre modes de nage de type axial ainsi représentés (mode anguilliforme, mode pseudo-carangiforme, mode carangiforme et mode thunniforme) par des profils vertébraux différents et caractéristiques de ceux-ci. Le positionnement relatif des maxima de longueur, hauteur et largeur vertébrales par rapport à la longueur des animaux est caractéristique du mode de nage axial ; très proche de la tête dans le mode anguilliforme, il se situe pratiquement au milieu de la colonne vertébrale dans le mode subcarangiforme, alors qu'il est très postérieur dans les modes thunniforme et carangiforme.

Remerciements

Ce travail a bénéficié d'une aide financière du programme « Robotique et entités artificielles : ROBEA » : Projet N°03-01 « Robot Anguille ».

Références

- [1] R.M. Alexander, The history of fish mechanics, in: P.W. Webb, D. Weihs (Eds.), Fish Biomechanics, Praeger, New York, 1983, pp. 1–35.

- [2] K. d'Août, P. Aerts, A kinematic comparison of forward and backward swimming in the eel *Anguilla anguilla*, *J. Exp. Biol.* 202 (1999) 1511–1521.
- [3] R. Bainbridge, Caudal fin and body movements in the propulsion of some fish, *J. Exp. Biol.* 40 (1958) 23–56.
- [4] Q. Bone, Buoyancy and hydrodynamic functions of integument in the castor oil fish, *Ruvettus pretiosus* (Pisces: Gempylidae), *Copeia* (1) (1972) 78–87.
- [5] G. Bowtell, T.L. Williams, Anguilliform body dynamics: a continuum model for the interaction between muscle activation and body curvature, *J. Math. Biol.* 32 (1994) 83–91.
- [6] C.M. Breder, The locomotion of fishes, *Zoologica* 4 (1926) 159–256.
- [7] J.L. Butler, W.G. Pearcy, Swimbladder morphology and specific gravity of Myctophids off Oregon, *J. Fish. Res. Bd Can.* 29 (1972) 1145–1150.
- [8] D.J. Coughlin, A. Spiecker, J.M. Schiavi, Red muscle recruitment during steady swimming correlates with rostral-caudal patterns of power production in trout, *Comp. Biochem. Physiol., Part A* 137 (2004) 151–160.
- [9] E.J. Denton, N.B. Marshall, The buoyancy of bathypelagic fishes without a gas-filled swimbladder, *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 37 (1958) 753–767.
- [10] J. Desse, N. Desse-Berset, M. Rocheteau, Les profils rachidiens globaux. Reconstitution de la taille des poissons et appréciation du nombre minimal d'individus à partir des pièces rachidiennes, *Rev. Paléobiol.* 8 (1989) 89–94.
- [11] H. Dewar, J.B. Graham, Studies of tropical tuna swimming performance in a large water tunnel. III. Kinematics, *J. Exp. Biol.* 192 (1994) 45–59.
- [12] E. Ford, Vertebral variation in teleostean fishes, *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 22 (1937) 1–60.
- [13] Y. François, Structure et développement de la vertèbre de *Salmo* et des Téléostéens, *Arch. Zool. Exp. Gén.* 107 (1966) 87–328.
- [14] Y. François, Structures vertébrales des Actinoptérygiens, in: *Problèmes actuels de paléontologie (Évolution des Vertébrés)*, Coll. Int. CNRS, Paris, 1967, pp. 155–172.
- [15] H.R. Frith, R.W. Blake, The mechanical power output and hydromechanical efficiency of northern pike (*Esox lucius*) fast-starts, *J. Exp. Biol.* 198 (1995) 1863–1873.
- [16] J.H. Gee, Ecologic implications of buoyancy control in fish, in: P.W. Webb, D. Weihs (Eds.), *Fish Biomechanics*, Praeger, New York, 1983, pp. 140–176.
- [17] G.B. Gillis, Neuromuscular control of anguilliform locomotion: patterns of red and white muscle activity during swimming in the American eel *Anguilla rostrata*, *J. Exp. Biol.* 201 (1998) 3245–3256.
- [18] W.A. Gosline, Functional morphology of the caudal skeleton in teleostean fishes, *Ichthyol. Res.* 44 (1997) 137–141.
- [19] J.B. Graham, The evolution of thunniform locomotion and heat conservation in scombrid fishes: new insights based on the morphology of *Allothunnus fallai*, *Zool. J. Linn. Soc.* 129 (2000) 419–466.
- [20] D.G. Harper, R.W. Blake, Fast-start performance of rainbow trout *Salmo gairdneri* and northern pike *Esox lucius*, *J. Exp. Biol.* 150 (1990) 321–342.
- [21] M.R. Hebrank, Mechanical properties and locomotor function of eel skin, *Biol. Bull.* 158 (1980) 58–68.
- [22] M.R. Hebrank, Mechanical properties of fish backbones in lateral bending and in tension, *J. Biomech.* 15 (1982) 85–89.
- [23] M.R. Hebrank, J.H. Hebrank, The mechanics of fish skin: Lack of an 'external tendon' role in two teleosts, *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab, Woods Hole* 171 (1986) 236–247.
- [24] J.H. Hebrank, M.R. Hebrank, J.H. Long, B.A. Block, S.A. Wainwright, Backbone mechanics of the blue marlin *Makaira nigricans* (Pisces, Istiophoridae), *J. Exp. Biol.* 148 (1990) 449–459.
- [25] F. Houssay, in: *Forme, puissance et stabilité des Poissons*, Librairie scientifique, Paris, 1912, pp. 1–369.
- [26] J.R. Hunter, Sustained speed of jack mackerel, *Trachurus symmetricus*, *Fish. Bull. (Wash. D. C.)* 69 (1971) 267–271.
- [27] J.R. Hunter, J.R. Zweifel, Swimming speed, tail beat frequency, tail beat amplitude and size in jack mackerel, *Trachurus symmetricus*, and other fishes, *Fish. Bull. (Wash. D. C.)* 69 (1971) 253–255.
- [28] A. Kacem, F.J. Meunier, J.L. Baglinière, Quantitative study of morphological and histological changes in the skeleton of *Salmo salar* L. (Teleostei: Salmonidae) during its anadromous migration. Preliminary results, *J. Fish Biol.* 53 (1998) 1096–1109.
- [29] A. Kacem, S. Gustafsson, F.J. Meunier, Demineralization of the vertebral skeleton in Atlantic salmon *Salmo salar* L., during spawning migration, *Comp. Biochem. Physiol.* 125 (2000) 479–484.
- [30] A. Kacem, F.J. Meunier, J. Aubin, P. Haffray, Caractérisation histo-morphologique des malformations du squelette vertébral chez la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*) après différents traitements de triplodisation, in: *2^{es} Rencontres d'ichtyologie en France*, Soc. Fr. Ichtyol. Cybium 28 (suppl. 1), 2004, pp. 15–23.
- [31] Y. Kubo, H. Asano, Growth type of vertebral centra and the hard tissue observed by microradiography of the rainbow trout, *Nippon Suisan Gakkai Shi* 53 (1987) 1367–1372.
- [32] Y. Kubo, H. Asano, Relative growth pattern and hard tissue of vertebral centra by microradiography of bluefin tuna, bigeye tuna and skipjack, *Nippon Suisan Gakkai Shi* 56 (1990) 1021–1027.
- [33] J. Laerm, The development, function, and design of amphicoelous vertebrae in teleost fishes, *Zool. J. Linn. Soc.* 58 (1976) 237–254.
- [34] R.F. Lee, C.F. Phleger, M.H. Horn, Composition of oil in fish bones: possible function in neutral buoyancy, *Comp. Biochem. Physiol.* 50B (1975) 13–16.
- [35] C.C. Lindsey, Form, function and locomotory habits in fish, in: W.S. Hoar, D.J. Randall (Eds.), *Fish Physiology*, Vol. 7, Academic Press, New York, 1978, pp. 1–100.
- [36] J.H. Long, Stiffness and damping forces in the intervertebral joints of blue marlin (*Makaira nigricans*), *J. Exp. Biol.* 162 (1992) 131–155.
- [37] J.H. Long, Muscles, elastic energy and the dynamics of body stiffness in swimming eels, *Am. Zool.* 38 (1998) 181–202.
- [38] J.H. Long, B. Adcock, R.G. Root, Force transmission via axial tendons in undulating fish: a dynamic analysis, *Comp. Biochem. Physiol., Part A* 133 (2002) 911–929.
- [39] A. Magnan, Les caractéristiques géométriques et physiques des poissons, *Ann. Sci. Nat., Zool., 10^e série* 12 (1929) 5–133 (9 pl.).
- [40] J.J. Magnuson, Hydrostatic equilibrium of *Euthynnus affinis*, a pelagic teleost without a gas bladder, *Copeia* 1 (1970) 56–85.
- [41] É.J. Marey, in: *Movement*, Wm Heinemann, London, 1895, pp. 1–323.

- [42] K. Nordvik, H. Kryvi, G.K. Totland, S. Grotmol, The salmon vertebral body develops through mineralization of two preformed tissues that are encompassed by two layers of bone, *J. Anat.* 206 (2005) 103–114.
- [43] J.R. Nursall, Swimming and the origin of paired appendages, *Am. Zool.* 2 (1962) 127–141.
- [44] E. Œhmichen, Locomotion des poissons, in: P.P. Grassé (Ed.), *Traité de Zoologie*, Vol. 13, Masson, Paris, 1958, pp. 818–853.
- [45] C.F. Phleger, Bone lipids of Jamaican reef fishes, *Comp. Biochem. Physiol.* 90B (1988) 279–283.
- [46] C.F. Phleger, P.W. Grimes, Bone lipids of marine fishes, *Physiol. Chem. Phys.* 8 (1976) 447–456.
- [47] M. Ramzu, Vertebral histology in four teleostean species having different modes of axial swimming, in: *Fish Biodiversity*, Proc. 9th Congress of European Ichthyology (CEI9), *Ital. J. Zool. (Modena)* 65 (suppl.) (1999) 449–454.
- [48] M. Ramzu, F.J. Meunier, Descripteurs morphologiques de la zonation de la colonne vertébrale chez la truite arc-en-ciel *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792) (Teleostei, Salmoniforme), *Ann. Sci. Nat.* 3 (1999) 87–97.
- [49] M. Ramzu, F.J. Meunier, D. Schoevaert, Morphological and histological characteristics of the vertebral axis zonation in the trout (*Salmo trutta* L.) (Teleostei, Salmonidae): possible functional implications, *Oceanis* 18 (1992) 85–91.
- [50] S. Renous, in: *Locomotion*, Dunod, Paris, 1994, pp. 1–252.
- [51] H. Rockwell, F.G. Evans, H.C. Pheasant, The comparative morphology of the vertebrate spinal column. Its form as related to function, *J. Morphol.* 63 (1938) 87–117.
- [52] S. Symmons, Notochordal and elastic components of the axial skeleton of fishes and their function in locomotion, *J. Zool.* 189 (1979) 157–206.
- [53] J.J. Videler, in: *Fish swimming*, Chapman & Hall, London, 1993, pp. 1–260.
- [54] J.J. Videler, B.A. Nolet, Costs of swimming measured at optimum speed: scale effects, differences between swimming styles, taxonomic groups and submerged and surface swimming, *Comp. Biochem. Physiol.* 97A (1990) 91–99.
- [55] J.J. Videler, C.S. Wardle, Fish swimming stride by stride: speed limits and endurance, *Rev. Fish Biol. Fish.* 1 (1991) 23–40.
- [56] A.A. Vronskii, L.A. Nikolaitchouk, in: *Morphologie fonctionnelle de la musculature locomotrice du corps des poissons*, La Pensée scientifique, Kiev, 1989, pp. 1–184 (en russe).
- [57] S.A. Wainwright, To bend a fish, in: P.W. Webb, D. Weihs (Eds.), *Fish Biomechanics*, Praeger, New York, 1983, pp. 68–91.
- [58] C.S. Wardle, J.J. Videler, T. Arimoto, J.M. Franco, P. He, The muscle twitch and the maximum swimming speed of giant bluefin tuna, *Thunnus thynnus* L., *J. Fish Biol.* 35 (1989) 129–137.
- [59] P.W. Webb, in: *Hydrodynamique et énergétique de la propulsion des poissons*, Bull. Office des recherches sur les pêcheries du Canada, 1978, pp. 1–160.
- [60] P.W. Webb, Form and function in fish swimming, *Sci. Am.* 251 (1984) 72–82.
- [61] P.W. Webb, Body form, locomotion and foraging in aquatic Vertebrates, *Am. Zool.* 24 (1984) 107–120.
- [62] P.W. Webb, D.H. Hardy, V.L. Mehl, The effect of armored skin on the swimming of longnose gar, *Lepisosteus osseus*, *Can. J. Zool.* 70 (1992) 1173–1179.
- [63] D. Weihs, Design features and mechanics of axial locomotion in fish, *Am. Zool.* 29 (1989) 151–160.
- [64] H.S.H. Yuen, Swimming speeds of yellowfin and skipjack tuna, *Trans. Am. Fish. Soc.* 95 (1966) 203–209.