



Université du Québec
à Rimouski

**Étude de la morphologie et de la squelettogenèse chez le
thon rouge d'Atlantique (*Thunnus thynnus*),
élevé en captivité**

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de Maîtrise en Gestion de la faune et de ses habitats
en vue de l'obtention du grade de Maître ès arts

PAR

© ÉLODIE LIBERT

Mai 2015

Composition du jury:

Alain Caron, président du jury, Université du Québec à Rimouski

Richard Cloutier, directeur de recherche, Université du Québec à Rimouski

**Fernando de la Gándara, codirecteur de recherche, Instituto Español de Oceanografía
de Murcia, Espagne**

Thomas Grünbaum, examinateur externe, Université de Montréal

Dépôt initial le 15 janvier 2015

Dépôt final 26 mai 2015

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de son travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, l'auteur autorise l'Université du Québec à Rimouski à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de son travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'auteur conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont il possède un exemplaire.

Je dédie ce mémoire à mes
parents et mon conjoint qui ont été mes
plus grands soutiens dans ce projet.

REMERCIEMENTS

Nous remercions les techniciens de l'Instituto Español de Oceanografía, Paqui Esteban, José Antonio Jiménez, Manuel Pérez Sánchez et Bruno Bea qui ont participé à l'élevage et la préparation des spécimens utilisés dans cette étude. Nous remercions également l'entreprise Caladeros del Mediterráneo et le groupe Ricardo Fuentes e Hijos, fournisseurs de nourriture pour l'élevage.

Je voudrais remercier du fond du cœur, mon directeur de recherche Richard Cloutier d'avoir accepté de me suivre dans cette aventure mais aussi pour son enthousiasme, ses précieux conseils, son soutien, sa confiance et sa générosité. J'adresse ma sincère reconnaissance à mon co-directeur Fernando de la Gándara pour son investissement dans le projet, ses connaissances expérimentées sur l'aquaculture, sa gentillesse et son accueil chaleureux lors du Congrès en Espagne. Je remercie Alain Caron et Thomas Grünbaum pour avoir accepté d'être membres du jury de mon mémoire.

Je voudrais souligner la merveilleuse aide technique apportée par Jonathan Coudé au sein du laboratoire. Je remercie l'équipe du Département sociétés, territoires et développement qui ont géré l'acheminement des spécimens utilisés dans ce projet, de l'Espagne à Rimouski. Merci au Dr Gloria Arratia et au Dr Macie B. Walker pour leurs conseils et leurs connaissances qui m'ont été forts utiles pour l'avancée de mon projet. Je remercie également Thomas Grünbaum et Nathalie LeFrançois, jury sur mon devis de maîtrise, qui m'ont permis de poursuivre mon projet dans la bonne direction.

Un énorme merci à mes collègues de laboratoire Catherine Morel, Emilie Lebel, Vincent Ender Roy, Daniel Potvin-Leduc, Olivier Larouche, Caroline Lehoux, Michelle

Leduc-Lapierre, Marion Chevrinai, Marie-Éve Hamel, Roxane Noël, Laurence Fischer-Rousseau, pour leur soutien et tous ces moments partagés, chargés de bons souvenirs et plus particulièrement Cyrena Riley pour ses précieux conseils, ses lectures attentives et ses encouragements. Merci à Véronique Potvin pour son réconfort et Diane Jean qui a été une personne importante dans les moments difficiles.

Mes pensées se tournent bien évidemment vers mes parents qui m'ont permis de réaliser ce projet ambitieux et qui ont toujours cru en moi. J'envoie également plein d'amour à Martin qui m'a soutenue, encouragée et supportée pendant mes moments de mauvaises humeurs. Je remercie Sophie, Mathilde, Gaël et tous mes amis pour leur motivation. Enfin, une pensée pour ma petite famille et les étoiles qui m'ont portées bonheur tout le long de mon parcours.

RÉSUMÉ

Le thon rouge d'Atlantique (*Thunnus thynnus*) est une espèce d'intérêt commercial important. L'élevage du thon rouge d'Atlantique a débuté il y a une dizaine d'années dans le but de palier à la surexploitation des populations naturelles de thon rouge tout en répondant à la demande mondiale. Cette aquaculture, encore jeune, n'est pas totalement maîtrisée. Durant la production, on observe un taux de mortalité de plus de 99% des individus entre le stade œuf et le stade juvénile. On observe une mortalité importante les premiers 24 jours post-éclosion. Une des hypothèses concernant les causes potentielles de cette mortalité massive serait la présence de malformations squelettiques, déjà observées chez de nombreux poissons d'élevage. Afin de vérifier la présence de malformations squelettiques, il est important de connaître la morphologie et le développement « normal » du squelette. Les objectifs de notre étude est de décrire la morphologie et le développement du squelette postcrânien de *T. thynnus*. La morphologie et la séquence de développement de tous les éléments squelettiques postcrâniens ont été décrits à l'aide d'une série ontogénétique de *T. thynnus* (44 larves et 60 juvéniles) colorés à l'aide d'une double coloration au bleu alcian et alizarine rouge, provenant de l'élevage de l'Instituto Español de Oceanografía (IEO), à Mazarrón (SE Espagne). Nous avons décrit la morphologie complète (419 éléments) du squelette postcrânien d'un juvénile âgé de 28 jours post-éclosion. Notre étude a permis de clarifier les homologies d'éléments chez *T. thynnus* jamais ou rarement observés chez une espèce de Scombroidei. Nous avons décrit de manière détaillée les centres et directions de développement des éléments squelettiques postcrâniens durant la condensation, la chondrification et l'ossification chez *T. thynnus*. Nous avons également mis en évidence des seuils critiques de formation des éléments squelettiques durant la chondrification et l'ossification. Ces seuils critiques correspondent à la mise en place de la nage thunniforme et de l'alimentation piscivore. Notre étude est la première description complète de la morphologie et du développement du squelette postcrânien chez *T. thynnus* mais aussi chez un Scombroidei. Notre étude semblerait être la plus détaillée concernant le développement squelettique postcrânien chez un poisson.

Mots clés: Morphologie, Squelettogénèse, *Thunnus thynnus*, Aquaculture, Cartilage, Os, Ontogénie, Ossification, Téléostéens, Thunnini.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	ix
RÉSUMÉ	xi
TABLE DES MATIÈRES	xiii
LISTE DES TABLEAUX	xv
LISTE DES FIGURES	xvii
LISTE DES ABRÉVIATIONS	xix
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
CHAPITRE 1. ÉTUDE DE LA MORPHOLOGIE ET DE SQUELETTOGENÈSE CHEZ LE THON ROUGE D'ATLANTIQUE (<i>THUNNUS THYNNUS</i>), ÉLEVÉ EN CAPTIVITÉ.	7
1.1 RÉSUMÉ DE L'ARTICLE EN ANGLAIS	7
1.2 ÉTUDE DE LA MORPHOLOGIE ET DE LA SQUELETTOGENÈSE CHEZ LE THON ROUGE D'ATLANTIQUE (<i>THUNNUS THYNNUS</i>), ÉLEVÉ EN CAPTIVITÉ.....	8
Résumé	8
Introduction	9
Matériel et Méthodes	10
Animaux expérimentaux	10
Préparation des spécimens	12
Analyses statistiques	14
Résultats	14
Description morphologique.....	14

· Squelettogenèse	23
Discussion	33
Morphologie	34
Squelettogenèse	42
Limites et futures recherches	54
Remerciements.....	55
Références citées.....	56
CHAPITRE 2. CONCLUSION.....	63
ANNEXE	69
BIBLIOGRAPHIE	97

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Niveaux d'importance de la description des systèmes squelettiques postcrâniens chez les espèces de Scombroidei décrits dans la littérature.	69
Tableau 2. Ordre d'apparition des systèmes squelettiques postcrâniens chez les Scombroidei.	72

LISTE DES FIGURES

Fig. 1. Phylogénie des Scombroidei	73
Fig. 2. Squelette postcrânien de <i>Thunnus thynnus</i> à 28 jpe	74
Fig. 3. Nageoires et ceinture pectorales de <i>Thunnus thynnus</i> (28 jpe) en vue latérale gauche	75
Fig. 4. Nageoires et ceinture pelviennes de <i>Thunnus thynnus</i> (28 jpe) en vue dorsale	76
Fig. 5. Nageoire dorsale 1 de <i>Thunnus thynnus</i> (28 jpe) en vue latérale	76
Fig. 6. Nageoire dorsale 2 de <i>Thunnus thynnus</i> (28 jpe) en vue latérale	77
Fig. 7. Nageoire anale de <i>Thunnus thynnus</i> (28 jpe) en vue latérale	77
Fig. 8. Pinnules <i>Thunnus thynnus</i> (28 jpe) en vue latérale	78
Fig. 9. Éperon osseux au niveau de la dernière pinnule dorsale d'un spécimen de <i>Thunnus thynnus</i> (41 jpe).....	78
Fig. 10. Nageoire caudale de <i>Thunnus thynnus</i> (28 jpe) en vue latérale.	79
Fig. 11. Séquence de développement des éléments de la ceinture et des nageoires pectorales de <i>Thunnus thynnus</i> , en fonction du LS ₅₀ basée sur 104 larves et juvéniles, entre 3,0 et 240 mm LS.....	80
Fig. 12. Séquence de développement des éléments du squelette axial de <i>Thunnus thynnus</i> , en fonction du LS ₅₀ basée sur 104 larves et juvéniles, entre 3,0 et 240 mm LS	83

Fig. 13. Séquence de développement des éléments de la nageoire dorsale 1 de <i>Thunnus thynnus</i> , en fonction du LS ₅₀ basée sur 104 larves et juvéniles, entre 3,0 et 240 mm LS	85
Fig. 14. Développement du radial proximal 1 de la nageoire dorsale 1 de <i>Thunnus thynnus</i>	86
Fig. 15. Séquence de développement des éléments de la nageoire caudale de <i>Thunnus thynnus</i> , en fonction du LS ₅₀ basée sur 104 larves et juvéniles, entre 3,0 et 240 mm LS	87
Fig. 16. Fusion des éléments de la nageoire caudale de <i>Thunnus thynnus</i>	88
Fig. 17. Séquence de développement des éléments de la ceinture et des nageoires pelviennes de <i>Thunnus thynnus</i> , en fonction du LS ₅₀ basée sur 104 larves et juvéniles, entre 3,0 et 240 mm LS	89
Fig. 18. Séquence de développement des éléments de la nageoire dorsale 2 de <i>Thunnus thynnus</i> , en fonction du LS ₅₀ basée sur 104 larves et juvéniles, entre 3,0 et 240 mm LS	89
Fig. 19. Séquence de développement des éléments des pinnules dorsales de <i>Thunnus thynnus</i> , en fonction du LS ₅₀ basée sur 104 larves et juvéniles, entre 3,0 et 240 mm LS	90
Fig. 20. Séquence de développement de la nageoire anale de <i>Thunnus thynnus</i> , en fonction du LS ₅₀ basée sur 104 larves et juvéniles, entre 3,0 et 240 mm LS	91
Fig. 21. Développement du radial proximal 1 de la nageoire anale de <i>Thunnus thynnus</i>	92
Fig. 22. Séquence de développement des pinnules ventrales de <i>Thunnus thynnus</i> , en fonction du LS ₅₀ basée sur 104 larves et juvéniles, entre 3,0 et 240 mm LS	93
Fig. 23. Graphiques cumulatifs de l'apparition du nombre d'éléments squelettiques durant la chondrification et l'ossification de <i>Thunnus thynnus</i>	94
Fig. 24. Synthèse schématique des centres et directions de développement durant la chondrification et l'ossification du squelette postcrânien de <i>T. thynnus</i>	95

LISTE DES ABRÉVIATIONS

A.c: amas cartilagineux

A.h: arc hémal

A.n: arc neural

A.n.s: arc neural spécialisé

A.rd.d: ailette du radial distal

A.rd.p: ailette du radial proximal

Bpt: basiptérygium

C: centra

Cl: cleithrum

Cô: côte

Cor: coracoïde

D1: nageoire dorsale 1

D2: nageoire dorsale 2

É.c: élément cartilagineux

É.d: élément distal

É.h: épine hémale

É.n: épine neurale

É.tub: élément osseux tubulaire

Ep: épural

Éper: éperon

Épipl: épipleural

F.sca: foramen scapulaire

jpe: jour post-éclosion

Phy: parahypural

Pl.antdor: plaque antérodorsale

Pl.hy: plaque hypural

Postcl: postcleithrum

Posttp: posttemporal

Pp: parapophyse

Pr.ant: processus antérieur

Pr.interpel: processus interpelvien

PU: préural

Q: quille

R.é: rayon épineux

R.m: rayon mou

Rd: radial

Rd.d: radial distal

Rd.m: radial médian

Rd.p: radial proximal

Sca: scapula

Supcl: supracleithrum

Suptp: supratemporal

Uro: urostyle

Uron: uroneural

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Les thonidés représentent un groupe sans valeur taxonomique composé des genres *Thunnus*, *Euthynnus*, *Auxis*, *Sarda* et des espèces de maquereaux. Les thonidés sont extrêmement convoités au sein de la pêcherie avec une valeur commerciale impressionnante de 6 milliards de dollars US et 4 millions de tonnes capturés chaque année (de la Gándara *et al.*, 2009). Parmi ce groupe, on retrouve le thon rouge d'Atlantique (*Thunnus thynnus*) dont la valeur commerciale peut atteindre les prix les plus hauts sur le marché de la pêche, soit de 45 dollars US le kilo en moyenne jusqu'à 150 dollars US le kilo pour les spécimens les plus exceptionnels (Fromentin, 2003; Mylonas *et al.*, 2010). L'intérêt grandissant pour cette espèce a entraîné une surexploitation des populations naturelles, se traduisant par l'augmentation importante des taux de capture à partir des années 70 (ICCAT, 2014). Les années 1994 à 2008 ont été considérées comme la période la plus importante de la surexploitation de *T. thynnus* (ICCAT, 2014). Cette surexploitation a également été favorisée par l'expansion des fermes d'engraissement basées sur la capture de spécimens sauvages. En 2008, selon la Commission Internationale pour la Conservation des thonidés d'Atlantique (ICATT), la Méditerranée comptait 58 fermes d'engraissement dépassant de 60% le taux de capture autorisé. Cette surexploitation a provoqué une importante diminution des stocks naturels, plaçant le thon rouge d'Atlantique comme « espèce en danger » (Collette *et al.*, 2011). Depuis 2012, l'espèce n'est plus considérée en danger grâce aux actions menées par l'ICCAT qui ont permis de réduire les quotas de pêche à 12 900 tonnes/an en 2010, contre 50 000 tonnes/an au milieu des années 1990 (20 minutes, 2014). Les stocks naturels de thon rouge d'Atlantique étant en augmentation, les membres de l'ICCAT ont décidé en novembre 2014 d'augmenter les quotas de pêche de 13 500 tonnes/an (2014) à 23 155 tonnes/an (2017) (Valo, 2014). Cependant cette augmentation du taux de capture ne prend pas en considération le conseil des scientifiques qui est de rester à 12 900 tonnes/an (20 minutes, 2014). En effet,

selon les études effectuées, les stocks de thon rouge restent encore très faibles. De plus, de nombreuses incertitudes pèsent sur cette évaluation des stocks dont la plus importante est le volume des pêches illégales. Selon la WWF, plus de 18 000 tonnes de thon rouge ont été vendues illégalement entre 2000 et 2010 et selon le Pew Environment Group, la différence entre les prises de thon rouge et les quantités présentes sur le marché est de 112 000 tonnes entre 2005 et 2011 (20 minutes, 2014). Ainsi, l'avenir du thon rouge d'Atlantique reste encore incertain.

Face à une demande commerciale grandissante et une mise en danger de l'espèce causée par une forte surexploitation, l'idée de domestiquer le thon rouge d'Atlantique est née. Le but de cette domestication consiste à obtenir un cycle de vie complet en milieu contrôlé, du stade de l'œuf au stade adulte, comme cela existe déjà pour le thon rouge du Pacifique (*Thunnus orientalis*) (Sawada *et al.*, 2005). Les individus provenant de piscicultures autonomes pourraient être vendus sur le marché permettant ainsi une diminution de la pression de pêche en milieu naturel, essentielle à la survie de l'espèce tout en répondant à la demande mondiale (de la Gándara *et al.*, 2010). Depuis une dizaine d'années, la coopération de nombreux chercheurs, à travers des projets comme DOTT (Domestication of *Thunnus thynnus*), REPRODOTT (Reproduction of the Bluefin Tuna in Captivity - feasibility study for the domestication of *Thunnus thynnus*) et SELFDOTT (From capture based to SELF-sustained aquaculture and Domestication of bluefin tuna, *Thunnus thynnus*), a permis de nombreuses avancées dans le domaine de l'élevage du thon rouge d'Atlantique (de la Gándara *et al.*, 2009, 2010; de la Gándara, 2012a et b). Aujourd'hui, les différents élevages mis en place sont capables d'obtenir des œufs sans induction hormonale, à partir d'adultes capturés en milieu naturel et élevés au large dans des cages flottantes. La ponte se produit généralement entre mai et juillet, vers 4h du matin, lorsque les températures extérieures de l'eau se situent entre 20 et 26°C (Ortega *et al.*, 2011). L'éclosion se produit environ 26 à 34 heures suivant la ponte, en fonction de la température. Il faut environ 35 heures, à 25°C, pour observer 50% d'éclosion (F. de la Gándara, communication personnelle). En 2012, 40 millions d'œufs ont été récoltés à partir de pontes spontanées (F. de la Gándara, communication personnelle) contre 60 millions avec induction hormonale en 2010 (de la

Gándara, 2012b). La ponte spontanée de 2012 a été produite par des thons adultes en captivité dans des installations d'élevage à El Gorguel, Cartagena (SE Espagne), appartenant à Caladeros del Mediterráneo SL du Groupe Ricardo Fuentes et Hijos (de la Gándara, 2012b). Les œufs ont été récoltés à l'aide de collecteurs et transportés aux installations de l'Institut Espagnol d'Océanographie (IEO) à Mazarrón (SE Espagne) où les élevages larvaires sont réalisés. L'incubation des œufs est réalisée directement dans des bassins d'élevage larvaire. Ceci permet de minimiser le transport des larves après l'éclosion de l'incubateur vers le bassin d'élevage, qui fragilise les larves. Les larves sont nourries avec des rotifères enrichis avec Origreen-Skretting (2-16 jpe), puis avec des nauplius d'*Artemia* sp. enrichies (14-20 jpe), puis avec des larves de dorade (*Sparus aurata*) (18-30 jpe) et enfin avec du poisson haché (*Ammodytes tobianus*) ou avec des granulés expérimentaux (à partir de 25 jpe) (de la Gándara, 2012b; F. de la Gándara, communication personnelle). L'élevage du thon rouge d'Atlantique a permis actuellement d'obtenir un cycle quasi clos soit du stade œuf au stade juvénile. En ce qui concerne le stade adulte, il faudra attendre encore quelques années afin que les plus gros juvéniles produits deviennent matures sexuellement pour se reproduire et clore le cycle (F. de la Gándara, communication personnelle).

Même si un élevage autonome du thon rouge d'Atlantique semble possible, le taux de mortalité durant la production est alarmant. En effet, on constate une mortalité massive de plus de 99%, les 24 premiers jours post-éclosion (de la Gándara, 2012a). La mortalité des individus est observée tout le long du développement (i.e., ontogénie) des individus de *T. thynnus* (de la Gándara, 2012b).

Plusieurs causes de mortalité ont été observées durant la production aquacole pendant les deux premiers mois du développement (de la Gándara *et al.*, 2010) : la malnutrition, le cannibalisme et la collision contre les parois des bassins (de la Gándara, 2012b). Cependant, ces événements ne semblent pas expliquer à eux-seuls le taux important de mortalité, observé durant la production. Une hypothèse concernant la cause potentielle de mortalité des individus est la présence de malformations squelettiques. En effet, il a été démontré que la présence de malformations squelettiques est une cause importante de mortalité chez les

poissons d'élevage (Noble *et al.*, 2012). L'apparition des malformations squelettiques est observable tout le long du développement du stade embryon au stade adulte (Gavia *et al.*, 2002; Noble *et al.*, 2012) et plus particulièrement, associé au développement du système squelettique qui joue un rôle important dans la survie de l'animal (Liem *et al.*, 2001; Hall, 2005). Pour être capable d'observer l'apparition des malformations durant le développement, la connaissance de la morphologie et du développement « normal » des structures est requise (Gavia *et al.*, 2002). Toutefois, cette information est inexistante pour *T. thynnus*.

De nombreuses études ont été effectuées sur la description morphologique du squelette chez les Scombroidei. Nous nous sommes concentrés uniquement sur les études concernant la description morphologique des systèmes postcrâniens (Tableau 1). Les Scombroidei est un sous-ordre composé de six familles, dont la famille des Scombridae auxquels appartient les Thunnini, dont *T. thynnus* (Tableau 1, Fig. 1). S'il existe de nombreuses études sur la description du squelette postcrânien chez les Scombroidei, il n'en existe aucune concernant la description complète de la morphologie du squelette postcrânien de *T. thynnus*. Cependant, le développement squelettique de *T. thynnus* ne peut se baser sur la description morphologique d'une autre espèce, même proche phylogénétiquement. Ceci est confirmé par le fait que les études effectuées sur les Scombroidei (Tableau 1) montrent une différence quant au nombre d'éléments (e.g., rayons, vertèbres) et à la position relative des éléments (e.g., 1^{ère} parapophyse, 1^{er} arc hémal, 1^{ère} épine hémale) qui sont utilisés comme critères d'identification des diverses espèces de Scombroidei (Rivas, 1954; Leccia, 1958; Matsumoto, 1960; Jones et Silas, 1961; Gibbs et Collette, 1967; Potthoff et Richards, 1970; Potthoff, 1974; Collette et Chao, 1975; Devaraj, 1975; Collette et Nauen, 1983 et Hattour, 2000).

De nombreuses études ont été réalisées sur le développement squelettique postcrânien chez différentes espèces de poisson. Le poisson zèbre (*Danio rerio*) est le poisson dont le développement squelettique postcrânien est considéré comme le plus détaillé actuellement (Cubbage et Mabee, 1996; Grandel et Schulte-Merker, 1998; Bird et Mabee, 2003).

Toutefois, l'anatomie postcrânienne du *D. rerio* est clairement distincte de celle de *T. thynnus*.

Plusieurs études ont été effectuées sur le développement squelettique chez des représentants de différentes familles composant les Scombroidei dont les Thunnini auxquels appartient *T. thynnus* (Kramer, 1960; Potthoff, 1975 et Potthoff *et al.*, 1980, 1982 et 1986; Kohno *et al.*, 1984). Toutefois, ces études sont basées sur des séries ontogénétiques incomplètes et peu précises. Parmi ces études, certaines décrivent de façon peu détaillée le développement squelettique tandis que les autres, dont le développement squelettique est plus détaillé, ne prennent pas en compte la totalité des systèmes squelettiques postcrâniens, ni les fusions et divisions des éléments.

Le développement squelettique postcrânien de *T. thynnus* n'a jamais fait l'objet d'une étude complète et approfondie. Dans la littérature, un seul article concerne une faible partie du squelette de *T. thynnus* soit, la rapidité de développement des hypuraux de la nageoire caudale du thon rouge d'Atlantique comparativement aux autres espèces de *Thunnus* (Potthoff, 1974).

Afin de vérifier l'hypothèse selon laquelle les malformations squelettiques postcrâniennes seraient potentiellement responsables de la mortalité massive des individus de *T. thynnus*, durant leur développement, et ainsi de participer à long terme à l'amélioration de la production aquacole de *T. thynnus*, il est important de connaître parfaitement la morphologie et le développement « normal » du squelette de *T. thynnus*. Face au manque réel d'informations concernant la morphologie et le développement squelettique de cette espèce, notre étude a pour objectifs de : (1) décrire la morphologie du squelette postcrânien chez le thon rouge d'Atlantique, *T. thynnus* et (2) décrire la squelettogenèse du squelette postcrânien de *T. thynnus*.

Notre étude est novatrice dans le sens où elle fournit la toute première description morphologique et développementale complète du squelette postcrânien d'un juvénile (les

spécimens adultes n'étant pas accessibles) de thon rouge d'Atlantique. Notre étude constitue également une base fondamentale nécessaire à l'amélioration de l'aquaculture du thon rouge d'Atlantique.

Afin de réaliser cette étude, nous avons obtenu un nombre important de spécimens de *T. thynnus*, élevés en captivité, soit au total 1141 (767 provenant des pontes de 2012 et 347 provenant des pontes de 2013), qui nous ont été fournis par l'Institut Espagnol d'Océanographie (IEO) à Mazarrón (SE Espagne). Des observations *in toto* ont été réalisées sur 104 de ces spécimens, ayant subits une double coloration, afin de décrire la morphologie ainsi que la squelettogenèse postcrânienne de cette espèce

CHAPITRE 1. ÉTUDE DE LA MORPHOLOGIE ET DE SQUELETOGENÈSE CHEZ LE THON ROUGE D'ATLANTIQUE (*THUNNUS THYNNUS*), ÉLEVÉ EN CAPTIVITÉ.

Par Élodie Libert, Richard Cloutier, Fernando de la Gándara et Aurélio Ortega

1.1 RÉSUMÉ DE L'ARTICLE EN ANGLAIS

The rearing of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*), started about ten years ago, faces a major problem concerning a mortality rate of over 99%, during larval and juvenile stages. One of the potential causes of massive mortality could be the presence of skeletal malformations; this problem has already been encountered for many reared fish. In order to verify the presence of skeletal malformations in *T. thynnus*, it is important to understand the « normal » morphology and development of its skeleton. The morphology and developmental sequence of 419 postcranial skeletal elements were described using an ontogenetic series of cleared and double stained specimens of *T. thynnus* (44 larvae and 60 juveniles), reared at the Spanish Institute of Oceanography at Mazarrón (SE Spain). Our study has clarified the homologies of various skeletal elements of *T. thynnus* rarely or never observed in a Scombroidei species. We have described developmental and centers directions of the postcranial skeletal elements during condensation, chondrification and ossification. We have also identified critical periods during chondrification and ossification. These critical thresholds correspond to the establishment of the thunniform swimming and piscivorous diet. Our study is the first complete description of the morphology and postcranial skeletal development in *T. thynnus* but also of a member of the Scombroidei.

Keywords: Morphology, skeletogenesis, Atlantic bluefin tuna, Aquaculture, Cartilage, Bone, Ontogeny, Ossification, Teleost, Thunnini.

1.2 ÉTUDE DE LA MORPHOLOGIE ET DE LA SQUELETTOGENÈSE CHEZ LE THON ROUGE D'ATLANTIQUE (*THUNNUS THYNNUS*), ÉLEVÉ EN CAPTIVITÉ

Résumé

L'élevage du thon rouge d'Atlantique (*Thunnus thynnus*), mis en place il y a une dizaine d'années, est confronté à un problème majeur soit un taux de mortalité de plus de 99% durant les stades larvaires et juvéniles. Une des causes potentielles de cette mortalité massive serait la présence de malformations squelettiques; problème déjà rencontré chez de nombreux poissons d'élevage. Afin de vérifier la présence de malformations squelettiques chez *T. thynnus*, il est important de connaître la morphologie et le développement « normal » de son squelette. La morphologie et la séquence de développement des 419 éléments squelettiques postcrâniens ont été décrits à l'aide d'une série ontogénétique de *T. thynnus* (44 larves et 60 juvéniles) colorés à l'aide d'une double coloration au bleu alcian et à l'alizarine rouge, provenant de l'élevage de l'Institut Espagnol d'Océanographie, à Mazarrón (SE Espagne). Notre étude a permis de clarifier les homologues d'éléments chez *T. thynnus* jamais ou rarement observés chez une espèce de Scombroidei. Nous avons décrit de manière détaillée les centres et directions de développement des éléments squelettiques postcrâniens durant la condensation, la chondrification et l'ossification chez *T. thynnus*. Nous avons également mis en évidence des seuils critiques de formation des éléments squelettiques durant la chondrification et l'ossification. Ces seuils critiques correspondent à la mise en place de la nage thunniforme et de l'alimentation piscivore. Notre étude est la première description complète de la morphologie et du développement du squelette postcrânien chez *T. thynnus* et chez un Scombroidei.

Mots clés: Morphologie, Squelettogenèse, *Thunnus thynnus*, Aquaculture, Cartilage, Os, Ontogénie, Ossification, Téléostéens, Thunnini.

Introduction

Le thon rouge d'Atlantique, *Thunnus thynnus*, est considéré comme étant l'une des espèces dont la valeur commerciale est la plus importante sur le marché actuel de la pêche (de la Gándara *et al.*, 2009). Cette grande valeur entraîne une exploitation importante des populations naturelles de *T. thynnus* (ICCAT, 2014). Afin de diminuer l'impact de cette exploitation sur cette espèce, tout en répondant à la demande mondiale, une aquaculture du thon rouge d'Atlantique a été mise en place depuis une dizaine d'années (de la Gándara *et al.*, 2010). Malgré une avancée réelle dans l'élevage de l'espèce, cette aquaculture récente n'est pas maîtrisée. En effet, sur une production annuelle, on constate une mortalité totale de plus de 99% des individus en captivité. Cette mortalité se produit tout au long du développement de l'animal du stade de l'œuf jusqu'au stade juvénile (le stade adulte n'ayant pas encore été atteint en élevage) (de la Gándara, 2012a et b).

Le but de notre étude, à long terme, est de contribuer à l'amélioration de la production aquacole. Pour cela, il est important de comprendre les causes potentielles de mortalité massive des individus en aquaculture. Une hypothèse concernant cette cause potentielle de mortalité est la présence de malformations squelettiques. En effet, il a été démontré que la présence de malformations squelettiques est une cause importante de mortalité chez de nombreux poissons d'élevage (Noble *et al.*, 2012). Pour être capable d'observer l'apparition de malformations, durant le développement, la connaissance de la morphologie et du développement « normal » des structures est requise (Gavia *et al.*, 2002).

Bien que le thon rouge d'Atlantique soit une espèce extrêmement convoitée, elle est paradoxalement mal connue. Entre les années 1900 et 1980, de nombreuses études se sont penchées sur les Scombroidei, sous-ordre auquel appartient le thon rouge d'Atlantique. Plus particulièrement, on retrouve plusieurs études concernant le développement squelettique

chez diverses espèces de Scombroidei (Kramer, 1960; Potthoff, 1975; Potthoff *et al.*, 1980, 1982, 1986; Kohno *et al.*, 1984). Cependant, aucune étude ne traite du développement squelettique de *T. thynnus*.

Afin d'observer de manière détaillée l'apparition des éléments durant la squelettogenèse, il est nécessaire de connaître la totalité des éléments qui composent le squelette postcrânien. Or, il n'existe aucune étude décrivant de manière complète la morphologie du squelette postcrânien de *T. thynnus*. De nombreuses informations ont été publiées sur la morphologie des systèmes squelettiques postcrâniens de différentes espèces de Scombroidei (Tableau 1). Cependant, malgré une proche parenté avec *T. thynnus*, il existe une forte disparité entre les espèces de Scombroidei tels que le nombre d'éléments composant les nageoires, le nombre de vertèbres ainsi que la position des éléments qui sont des critères utilisés dans l'identification des espèces de Scombroidei (Rivas, 1954; Matsumoto, 1960; Jones *et al.*, 1961; Gibbs et Collette, 1967; Leccia, 1968; Potthoff, 1974; Potthoff *et al.*, 1970; Collette et Chao, 1975; Devaraj, 1975; Collette et Nauen, 1983; Hattour, 2000).

Dans cette étude, nous nous intéresserons au squelette postcrânien du thon rouge d'Atlantique, élevé en captivité, entre 0 et 90 jours post-éclosion. Notre premier objectif sera de décrire la morphologie du squelette postcrânien chez le thon rouge d'Atlantique, *T. thynnus* afin de réaliser notre second objectif, qui sera de décrire la squelettogenèse de *T. thynnus*.

Matériel et Méthodes

Animaux expérimentaux

Notre étude s'intéresse à la morphologie et au développement du squelette de *T. thynnus*, élevé en captivité. Plus particulièrement, notre population cible correspond aux larves et juvéniles de thon rouge d'Atlantique (*Thunnus thynnus*) provenant de l'élevage effectué par

l'Institut Espagnol d'Océanographie (IEO) à Mazarrón (SE Espagne). L'élevage a été réalisé dans le cadre d'un partenariat avec l'entreprise Caladeros del Mediterráneo S.L., appartenant au Groupe Ricardo Fuentes et Hijos, qui a fourni les œufs fécondés. La population statistique utilisée pour cette étude correspond à 1141 larves et juvéniles soit morts naturellement, soit euthanasiés à l'aide d'une solution d'huile de clou de girofle. Ces spécimens proviennent des pontes naturelles, prélevées en milieu naturel, dans la baie d'El Gorguel (Cartagena, Espagne) de 2012 et 2013. Plus particulièrement, 767 spécimens larvaires et juvéniles âgés de 0 à 90 jours post-éclosion (jpe) proviennent de la ponte de 2012 (début juin à début juillet). La ponte de 2013 (fin juin à début juillet), utilisée afin de compléter la séquence développementale de 2012, a fourni 374 spécimens de 21 à 51 jpe. Le jour 0 post-éclosion correspond à l'éclosion des œufs soit environ 35 heures suivant la ponte, en fonction de la température de l'eau, suivant la ponte qui se produit vers 4 h du matin (Ortega et *al.*, 2011; F. de la Gándara, communication personnelle). Les oeufs et les larves de moins de 15 jpe sont élevés dans des bassins de 5 m³ (2,8 m de diamètre et 8 m de profondeur) ou dans des bassins de 1,5 m³ (1,5 m de diamètre et 0,85 m de profondeur) contenant de « l'eau verte » qui est composée d'eau salée et de micro-algues. Les larves de 15 à 24 jpe sont élevées dans des bassins de 5 m³ (2,8 m de diamètre et 8 m de profondeur) ou de 45 m³ (5 m de diamètre et 2,3 m de profondeur) contenant de « l'eau verte ». Le sevrage des larves est effectué à partir de 24 jpe (F. de la Gándara, communication personnelle). Les larves de plus de 24 jpe sont élevées dans des bassins de 20 m³ (4 m de diamètre et 2 m de profondeur) contenant de l'eau claire. Les conditions environnementales des bassins sont comme suit (de la Gándara, 2012b) : température = ~24,4 °C, salinité = ~36,6 ppm, pH = ~7,9, saturation en O₂ = ~100%, concentration en O₂ = ~6,7 mg L⁻¹, Red-Ox = ~306 mV et N-NH₃ et N-NO₂ = ~0. Les larves et juvéniles sont nourris comme suit : (1) rotifères enrichis avec Origreen-Skretting (2-16 jpe), (2) nauplius d'*Artemia* sp. enrichies (14-20 jpe), (3) larves de dorade (*Sparus aurata*) (18-30 jpe) et (4) poisson haché (*Ammodytes tobianus*) ou des granulés expérimentaux (à partir de 25 jpe) (de la Gándara, 2012b, F. de la Gándara, communication personnelle). Les spécimens choisis comme échantillonnage correspondent à 104 individus dont 44 larves

[comprises entre 2,8 et 11,0 mm de longueur standard (LS)] et 60 juvéniles (compris entre 6,7 et 241,9 mm LS) démontrant les meilleures conditions anatomiques externes.

Préparation des spécimens

Les spécimens âgées de 0 à 90 jpe ont été préalablement fixés dans une solution composée de formaline 40% et conservés dans de l'éthanol 70%. La durée de fixation des spécimens est de 24 heures pour les plus petits, de 48 heures pour les spécimens < 80 mm, de 3 jours pour les spécimens entre 80 et 100 mm et de 5 jours pour les spécimens >100. Les 104 spécimens sélectionnés comme échantillon ont été colorés en utilisant le bleu alcian pour le cartilage et l'alizarine rouge pour l'os. La méthode de double coloration est basée sur le protocole de Dingerkus et Uhler (1977), modifié par Potthoff (1984).

La longueur standard des spécimens, en millimètres, a été mesurée sur les images (Canon EOS 1100D) des spécimens avant coloration à l'aide d'ImageJ (Version 1.46r, 2012, National Institut of Health, USA). La longueur standard plutôt que l'âge est utilisée comme proxy pour la croissance. L'âge est une métrique plus sensible aux variations environnementales/expérimentales que la taille pour l'étude du développement (Fuiman *et al.*, 1998; Grünbaum *et al.*, 2012). Le stade juvénile est défini par la présence d'écailles argentées sur le corps (F.de la Gándara, communication personnelle). Les observations anatomiques ont été effectuées à l'aide d'un microscope binoculaire LEICA MZ16A. Les photos ont été prises à l'aide d'une caméra digitale AmScope MU1000 caméra utilisant le logiciel Toupview (Version 3.7, AmScope, 2013) montée sur un microscope binoculaire LEICA MZ16A. Les photos ont été ensuite retouchées sur le logiciel Adobe Photoshop Element (Version 9.0.3, Adobe Systems Incorporated, 2013) afin d'en améliorer les contrastes et la balance des couleurs. Les dessins du squelette postcrânien ont été réalisés à l'aide d'une caméra lucida montée sur un stéréomicroscope Leica MS9.5. Les dessins ont ensuite été vectorisés à l'aide du logiciel Inkscape (Version 0.48, Free Software Foundation, 1990). La terminologie des éléments squelettiques ainsi que la définition des différents systèmes squelettiques sont basées majoritairement sur celle du thon noir d'Atlantique effectuée par Potthoff (1975).

La terminologie des éléments de la ceinture et des nageoires pelviennes est basée sur l'étude de Collette et Chao (1975). La terminologie des éléments de la ceinture et des nageoires pectorales est basée sur Arratia (1997).

Les éléments qui composent le squelette se forment en passant par trois grandes phases de développement : la condensation mésenchymateuse, la chondrification (i.e., formation du cartilage) et l'ossification. Certains éléments squelettiques ne subissent pas la chondrification mais passent directement de la condensation à l'ossification. L'observation de ces phases de développement est basée à la fois sur la coloration (absence de coloration : condensation; apparition de la coloration bleu : chondrification; apparition de la coloration rouge : ossification) et sur la texture de l'élément observé. L'observation de la texture de l'élément a été compilée à la présence de coloration afin de pallier aux problèmes liés à la coloration utilisée. En effet, la méthode de coloration de Pothoff (1984) utilise de l'acide, responsable potentiellement de déminéralisation, qui limite la fixation de l'alizarine rouge sur les structures osseuses (Walker et Kimmel, 2007). Une phase supplémentaire, dite intermédiaire, entre la chondrification et l'ossification a été observée. Un élément en phase intermédiaire possède une texture osseuse et commence à se minéraliser mais pas de façon assez importante pour que l'alizarine rouge se fixe. Ainsi la présence de texture osseuse avec une absence de coloration rouge peut être interprétée soit comme une phase intermédiaire, soit comme une déminéralisation due à double coloration avec acide. C'est pourquoi nous avons décidé de ne pas traiter cette phase intermédiaire afin d'éviter les biais liés à une erreur d'interprétation dans notre étude.

L'étude du développement squelettique s'intéresse aux phases de développement mais également à la séquence de développement. La séquence de développement correspond à : l'ordre d'apparition des éléments squelettiques, aux centres et directions de développement ainsi qu'à la durée et aux périodes critiques de développement. Parallèlement à l'observation de la séquence de développement, des observations ont été effectuées au niveau de la flexion de la notochorde et au niveau des événements de fusion et division de certains éléments du squelette postcrânien pendant le développement.

Analyses statistiques

Afin d'obtenir une séquence de développement des 419 éléments composant le squelette postcrânien, des régressions logistiques entre la longueur standard et la phase de développement [condensation (si observée), chondrification et ossification] d'une structure donnée, ont été générées à l'aide des données binaires (absence/présence) du développement squelettique. Ces régressions permettent d'obtenir une LS estimée à laquelle la moitié des individus possède l'élément développé soit la longueur standard 50 (LS₅₀). La méthode de LS₅₀ utilisée est celle utilisée par Fischer-Rousseau *et al.* (2009) et Grünbaum *et al.* (2012). Les conditions d'application de ces analyses ont été testées et validées. Afin de vérifier si nos modèles de régressions logistiques étaient meilleurs que le modèle nul (i.e, un modèle sans variable indépendante) nous avons utilisé le test du χ^2 . Le seuil de significativité utilisé pour ce test est $p < 0,05$. Ainsi, seuls les éléments squelettiques respectant cette condition ont été considérés dans l'analyse. Les résultats furent significatifs pour les 419 éléments pour les trois phases de développement (i.e., condensation, chondrification et ossification). Les régressions ont été effectuées dans le logiciel R (Version 3.0.1, The R Foundation for Statistical Computing, 2013, Vienna, Austria).

Résultats

Au total, 419 éléments squelettiques ont été identifiés. Neuf systèmes squelettiques sont décrits : la ceinture et les nageoires pectorales, la ceinture et les nageoires pelviennes, la nageoire dorsale 1, la nageoire dorsale 2, la nageoire anale, les pinnules dorsales, les pinnules ventrales, le squelette axial et la nageoire caudale. Nous avons utilisé un juvénile (28 jpe, 28,0 mm LS) afin d'illustrer le squelette postcrânien.

Description morphologique

Dans cette partie, nous décrivons la morphologie de chacun de ces systèmes. Nous débuterons par les nageoires paires soit la ceinture et les nageoires pectorales et la ceinture et les nageoires pelviennes. Nous décrivons ensuite les nageoires médianes soit les nageoires

dorsale 1, dorsale 2 et anales ainsi que les pinnules dorsales et ventrales. Nous terminerons par le squelette axial et la nageoire caudale.

Les nageoires paires

La ceinture et les nageoires pectorales

La nageoire pectorale est située à mi-hauteur du flan à la limite antérieure du tronc. La nageoire pectorale, de forme triangulaire, est formée de 33 à 35 rayons mous segmentés. Les rayons des nageoires pectorales s'étendent, en longueur, au maximum jusqu'au 2/3 de la nageoire dorsale 1 [Fig. 2]. Cinq radiaux, de forme rectangulaire, augmentent en longueur dorso-ventralement. Les radiaux 1 à 3 s'articulent avec le coracoïde, alors que le radial 4 s'articule avec la scapula. Le 5^{ème} radial est très peu développé et fusionne proximale avec la scapula [Fig. 3].

La ceinture pectorale est composée de neuf paires d'os: le supratemporal, le posttemporal, l'os tubulaire, le supracleithrum, le cleithrum, deux postcleithra, la scapula et le coracoïde [Fig. 3]. Le supratemporal est un os très mince en forme de Y, situé juste sous la peau. Le supratemporal possède sur sa face interne un segment du canal de la ligne latérale. Le supratemporal vient chevaucher la partie antérieure du posttemporal [Fig. 3]. Le posttemporal est allongé et relie la ceinture pectorale au crâne. Le posttemporal possède deux processus antérieurs : le processus médian et le processus latéral. Le processus médian forme antérieurement une projection très allongée et fine. Le processus latéral, beaucoup moins développé que le processus médian, forme une légère projection arrondie. Postérieurement, le posttemporal possède un corps aplati qui présente une encoche à son extrémité postérieure. L'os tubulaire droit est incliné dans le même axe que le posttemporal. Le canal de la ligne latérale se poursuit postérieurement dans cet élément osseux tubulaire. Le supracleithrum est de forme elliptique dont la partie antérieure est plus épaisse que la partie postérieure. Il possède sur sa partie dorsale latérale, un sillon allant de son extrémité dorsale à son extrémité ventrale. La surface latérale antéro-dorsale du supracleithrum s'articule avec la surface

médiale ventropostérieure du posttemporal. La surface ventro-postérieure du supracleithrum vient chevaucher la surface dorso-antérieure du cleithrum. Le cleithrum, long et légèrement incurvé, est l'os principal de la ceinture pectorale. Il possède antéro-dorsalement une épine et postéro-dorsalement une plaque plus épaisse que le reste de l'élément. Le corps principal du cleithrum est composé d'une aile externe et d'une aile interne. L'aile externe est formée par l'épine antéro-dorsale et vient se terminer à la base du corps principal du cleithrum. La surface restante forme l'aile interne. Le postcleithrum 1, de forme convexe, est chevauché par la plaque postéro-dorsale du cleithrum. Le postcleithrum 2 est une épine osseuse dont la partie distale postérieure se prolonge pour former une aile. L'extrémité antérieure de l'épine du postcleithrum 2 s'articule avec la partie ventro-postérieure du postcleithrum 2 [Fig. 3]. La scapula est de forme trapézoïdale et perforée ventralement en son centre par le foramen scapulaire [Fig. 3]. La partie antérieure de la scapula vient s'articuler sur l'aile interne du cleithrum à la base de la plaque postéro-dorsale. La bordure postérieure de la scapula est contigüe avec la bordure antérieure du coracoïde. Le coracoïde est long, grossièrement de forme triangulaire, avec une extrémité distale en forme de large plaque. Cette large plaque possède antéro-dorsalement une projection de forme rectangulaire tandis que postéro-dorsalement elle porte une projection conique.

La ceinture et les nageoires pelviennes

Les nageoires pelviennes sont situées médio-ventralement dans la partie antérieure du tronc. L'insertion des nageoires pelviennes est localisée postérieurement à la position d'insertion des nageoires pectorales. Plus précisément, l'extrémité proximale du rayon épineux est alignée avec l'extrémité distale du radial 1 de la nageoire pectorale. La nageoire pelvienne est composée de 5 rayons mous segmentés et d'un rayon épineux non-segmenté latéral qui sont directement articulés à la ceinture pelvienne. La moitié proximale des rayons mous est non segmentée, alors que la partie distale est segmentée et avec bifurcation. L'ensemble des rayons forme un éventail dont le rayon mou et le rayon épineux, à chaque extrémité, sont plus courts et le rayon mou le plus au centre de la nageoire est le plus long

[Fig. 4]. La nageoire pelvienne possède un radial situé à la base du rayon mou le plus médial qui est fusionné avec le basiptérygium.

La ceinture pelvienne est composée d'une paire d'os longs et fins: les basiptérygia. La partie antérieure du basiptérygium se situe au niveau de la ceinture pectorale entre les parties ventrales des cleithra. Le basiptérygium est composé d'une plaque antéro-dorsale et d'un processus osseux formant antérieurement le processus antérieur et postérieurement le processus interpelvien [Fig. 4]. La plaque antéro-dorsale possède une aile externe, une aile ventrale et une aile interne. L'aile externe s'étend tout le long de la plaque antéro-dorsale. L'aile externe émerge de l'aile ventrale et possède un axe situé sur le même plan que l'aile ventrale. L'aile ventrale présente sur deux tiers de la plaque antéro-dorsale a une forme ovoïde en position horizontale. L'aile interne, visible en vue ventrale, est présente antérieurement sur un quart de la longueur de la plaque antéro-dorsale. L'aile interne, possédant un axe situé sur le même plan que l'aile ventrale, est reconnaissable par la présence d'un épaississement antérieur. La moitié postérieure de l'aile interne se replie vers l'extérieur. Le long et fin processus osseux est attaché à l'extrémité antérieure de la plaque antéro-dorsale à l'aide d'une languette osseuse bien visible ventralement. Les deux processus osseux sont liés médialement à l'aide d'une suture ankylosée. Ces deux processus s'étendent antérieurement jusqu'à environ un quart de la longueur du plus long rayon afin de former un processus antérieur. De même, ceux-ci s'étendent postérieurement à environ la moitié de la plaque antéro-dorsale pour former un processus interpelvien [Fig. 4].

Les nageoires médianes

La nageoire dorsale 1

La nageoire dorsale 1 est une nageoire à rayons épineux située juste en arrière de la tête, dont l'insertion antérieure se situe à un tiers de la longueur totale du corps de l'animal. Elle est composée de 14 radiaux proximaux, 14 radiaux distaux et 15 rayons épineux. Il est à noter que chez un individu sur 56 observés, 15 radiaux proximaux, 15 radiaux distaux et

16 rayons épineux ont été observés. Les radiaux proximaux sont inclinés postéro-dorsalement et s'insèrent entre les 15 premières épines neurales de la colonne vertébrale [Fig. 2]. La position d'insertion des trois premiers radiaux proximaux varie entre les épines neurales 1 à 3. Les radiaux proximaux 4 à 14 sont toujours associés aux épines neurales 4 à 14. Le radial proximal 1 possède une large ailette sur son extrémité distale antérieure [Fig. 5]. Le second radial proximal est similaire aux autres mais parfois il peut présenter des formes variables tout comme le premier radial proximal [Fig. 5]. On constate la présence d'une double ailette sur l'extrémité distale des radiaux proximaux 2 (excepté lorsque qu'il possède une forme atypique) à 14. De même, on constate la présence d'une aile sur la partie ventrale des radiaux proximaux 1 à 14. L'extrémité distale des radiaux proximaux se courbe postérieurement, de façon graduelle suivant une direction postéro-antérieure. Les derniers radiaux proximaux sont presque droits. Les radiaux distaux sont semi-arrondis et surmontés par une double ailette latérale. Chaque radial proximal s'articule à un radial distal, lui-même associé à un rayon épineux. Une exception est à noter concernant le radial proximal 1 qui est associé à deux rayons épineux. Le premier rayon épineux est directement articulé avec le radial proximal 1 à l'aide d'une articulation cartilagineuse tandis que le second rayon épineux est associé au radial proximal 1 par le biais du radial distal 1. Les rayons épineux diminuent en longueur antéropostérieurement. Lorsque les rayons épineux se replient, les doubles ailettes des radiaux proximaux et distaux limitent les mouvements latéraux [Fig. 5].

La nageoire dorsale 2

La nageoire dorsale 2 se localise à la moitié de la longueur totale du corps de l'animal, entre les épines neurales 15 et 23. La nageoire dorsale 2 est positionnée légèrement plus haut que la nageoire dorsale 1. La nageoire dorsale 2 est composée de 14 radiaux proximaux, 14 radiaux distaux et 14 rayons dont 13 segmentés [Fig. 2]. Contrairement à la nageoire dorsale 1, l'extrémité distale des radiaux proximaux s'incurvent postérieurement, de manière graduelle dans une direction antéro-postérieure [Fig. 6]. Les radiaux proximaux 1 à 12 possèdent des ailettes dorsales et ventrales, alors que les radiaux proximaux 13 et 14 ne possèdent que les ailettes ventrales. Le nombre de radiaux proximaux insérés entre les épines

neurales varie de 1 à 3 d'un individu à l'autre. Chaque radial proximal est associé à un radial distal. Les radiaux distaux de la nageoire dorsale 2 sont plus petits que ceux de la nageoire dorsale 1 et de forme semi-arrondies. Les radiaux distaux supportent chacun un rayon. Les rayons 2 à 14 de la nageoire dorsale 2 présentent une à plusieurs bifurcations antéro-postérieurement. Les rayons diminuent en longueur du centre vers les extrémités de la nageoire [Fig. 6].

La nageoire anale

La nageoire anale est une image miroir de la nageoire dorsale 2 avec quelques différences mineures [Fig. 2]. La nageoire anale possède 13 radiaux proximaux, 15 radiaux distaux et 15 rayons dont 13 segmentés [Fig. 7]. On a constaté chez quatre individus sur 56 observés une nageoire anale avec 12 ou 14 radiaux proximaux, radiaux distaux et rayons. Les radiaux proximaux sont inclinés et s'insèrent entre les épines hémiales des vertèbres 19 à 25 [Fig. 2]. Les radiaux proximaux 1 à 13 possèdent une aile ventrale. Les radiaux proximaux 1 à 11 possèdent une aile dorsale. L'extrémité distale des radiaux proximaux s'incurve postérieurement, de manière graduelle dans une direction antéro-postérieure. Le nombre de radiaux proximaux insérés entre les épines hémiales varie entre 1 et 3 d'un individu à l'autre. Chaque radial proximal est associé à un radial distal. Le premier radial proximal de la nageoire anale est beaucoup plus allongé que les autres radiaux proximaux. De plus, il possède une extrémité distale élargie avec une aile projetée antérieurement. Cette large extrémité distale permet au radial proximal 1 de supporter trois radiaux distaux associés chacun à un rayon. Occasionnellement, le radial proximal 1 supporte un quatrième rayon (4 individus sur 57 observés). Comme dans le cas du premier rayon de la nageoire dorsale 2, les deux premiers rayons de la nageoire anale sont non segmentés. Les rayons 13 à 15 de la nageoire anale présentent également une à plusieurs bifurcations antéro-postérieurement. Comme observé sur la nageoire dorsale 2, les rayons diminuent en longueur du centre vers les extrémités de la nageoire [Fig. 7].

Les pinnules dorsales et ventrales

La nageoire dorsale 2 et la nageoire anale sont suivies postérieurement d'une série de pinnules qui s'étendent jusqu'au début de la nageoire caudale [Fig. 2]. On observe majoritairement huit pinnules dorsales et sept ventrales [Fig. 2 et 8a, b]. Dans de rares cas, on peut observer neuf pinnules dorsales (six sur 56 individus observés) et huit pinnules ventrales (trois sur 56 individus observés). Les pinnules dorsales sont insérées entre les épines neurales 23 et 35, alors que les pinnules ventrales sont associées aux épines hémiales 25 à 35 [Fig. 2]. Contrairement à la nageoire dorsale 2 et la nageoire anale, il n'y a pas de variation quant à la position d'insertion. Chaque pinnule est associée à un radial proximal, un radial médian, un radial distal et un rayon segmenté. Les radiaux proximaux, tout comme ceux de la nageoire dorsale 2 et de la nageoire anale, sont courbés postérieurement à leurs extrémités distales. Seuls les deux derniers radiaux proximaux sont presque droits. On constate la présence d'une aile ventrale sur les radiaux proximaux 1 et 2 des pinnules dorsales et ventrales, parfois même sur le radial proximal 3 des pinnules dorsales. Les radiaux médians ont une forme de sablier allongé et se situent entre les radiaux proximaux et les radiaux distaux. On constate, au niveau de la dernière pinnule dorsale et ventrale, la présence d'un éperon à l'extrémité distale de l'articulation cartilagineuse entre le radial médian et le radial distal. Cette épine se situe ventralement, à l'opposé du rayon [Fig. 9]. Les radiaux distaux sont similaires morphologiquement à ceux de la nageoire dorsale 2 et de la nageoire anale. Les rayons des pinnules sont distincts des rayons des autres nageoires. Ces rayons segmentés sont courts et à bifurcations multiples; celles-ci sont présentes dès le premier segment. Ces rayons possèdent de une à quatre bifurcations. La dernière pinnule dorsale et ventrale possède deux rayons plutôt qu'un comme chez les autres pinnules. Les rayons diminuent en longueur antéro-postérieurement [Fig. 8a, b].

Le squelette axial et la nageoire caudale

Le squelette axial

Le squelette axial est composé majoritairement de 35 vertèbres. Douze des 56 spécimens observés possèdent une condition différente; on retrouve 34 (cinq individus) ou 36 (sept individus) vertèbres. Chacune des vertèbres possède un centrum en forme de large sablier. Le premier centrum est plus étroit que tous les autres. Chacun des 35 centra est associé à un arc neural et une épine neurale. Les épines neurales sont toujours allongées et légèrement inclinées postérieurement afin de s'insérer entre les radiaux proximaux des nageoires dorsales. Cependant, les épines neurales associées aux pinnules dorsales s'inclinent et se raccourcissent de façon importante dans une direction antéro-postérieure. La dernière épine se retrouve quasi-parallèle à l'axe de la colonne vertébrale. Les arcs neuraux possèdent tous un foramen latéral associé aux nerfs spinaux. La première parapophyse apparaît sur la vertèbre 5. Les parapophyses s'allongent et s'inclinent ventralement de façon graduelle antéro-postérieurement jusqu'à la vertèbre 9. À partir de la vertèbre 10, les parapophyses se rejoignent et fusionnent, formant le premier arc hémal. Les arcs hémaux sont présents des vertèbres 10 à 35. Les arcs hémaux 10 à 24, contrairement aux arcs neuraux, sont ouverts latéralement et ne possèdent pas de foramen clos. Les arcs hémaux situés après l'arc hémal 25 sont fermés et possèdent un foramen latéral. La première épine hémale apparaît à la vertèbre 13. Les épines hémales 13 à 18 s'allongent graduellement distalement. À partir de la vertèbre 19, les épines s'allongent fortement afin de venir s'insérer entre les radiaux proximaux de la nageoire anale. Les épines hémales associées aux pinnules ventrales s'inclinent et se raccourcissent de façon importante dans une direction antéro-postérieure [Fig. 2]. Quinze ou 16 côtes sont présentes généralement à partir de la troisième ou quatrième vertèbre et ce, jusqu'à la vertèbre 18. Les trois premières côtes sont directement fusionnées au centra. À partir de la quatrième, les côtes s'attachent à l'extrémité des parapophyses puis des arcs hémaux et enfin des épines hémales. Ces côtes sont bifides. Les côtes se raccourcissent de plus en plus dans une direction antéro-postérieure. Les os épipleuraux sont présents de chaque côté de la partie antérieure des centra 1 à 32. Les os épipleuraux se

raccourcissent graduellement antéro-postérieurement. On constate la présence d'une crête triangulaire osseuse sur chacune des faces latérales des centra 32 à 36. Chacune des crêtes sont indépendantes les unes des autres. Ainsi, on observe deux rangées de cinq crêtes de chaque côtés des centra 32 à 36. Ces deux rangées de crêtes forment ce qu'on appelle, la quille latérale. La première vertèbre caudale, soit le centrum de la vertèbre préurale 4, présente également une partie de cette quille. La quille est bien visible sur le centrum 34 cependant, plus on s'éloigne bidirectionnellement du centre moins celle-ci est développée.

La nageoire caudale

La nageoire caudale est composée de trois vertèbres préurales, un urostyle, un uroneural, deux épuraux, un parahypural et six hypuraux. Les vertèbres préurales 4 et 3 se composent chacune d'un centrum associé dorsalement à un arc neural et une épine neurale et ventralement à un arc hémal et une épine hémale. Les épines neurales et hémales de ces vertèbres sont beaucoup plus allongées et moins inclinées que les dernières vertèbres qui les précèdent. Les épines neurales et hémales des préuraux 3 et 2 ne sont pas fusiformes à leur extrémité distale, mais davantage de forme rectangulaire. Préural 2 est formé d'un centrum associé à un arc neural spécialisé auquel est fusionné, dorsalement, l'épural 2. L'arc neural spécialisé a une forme semi-carrée tandis que l'épural est un os de forme allongée. Ventralement, le préural 2 possède un arc et une épine hémale. L'épine est de forme similaire à celle des épines du préural 3. Tandis que les centra des trois préuraux possèdent une forme classique de sablier, l'urostyle est en forme de corne [Fig. 10]. L'urostyle s'articule ventralement avec le parahypural. Le parahypural est relativement similaire aux épines hémales des préuraux 3 et 2 excepté que celui-ci a une base moins arrondie. Il possède également un parahypurapophyse qui s'étend jusqu'à la plaque hypurale. La vertèbre préurale 2 porte dorsalement l'uroneural, lui-même associé à l'épural 1. L'uroneural est de forme quadrilatérale dont le coin postéro-dorsal se développe en une épine fusiforme. L'épine de l'uroneural s'étend jusqu'à environ la moitié de la plaque hypurale. L'uroneural est fusionné avec l'urostyle. L'épural 1 est similaire à l'épural 2 mais est plus court. La plaque hypurale, en forme d'éventail, correspond à la fusion de six hypuraux et fusionne avec l'urostyle. Une

suture correspondant à la limite entre les hypuraux 1+2 et les hypuraux 3+4+5+6 est toujours présente au centre de la plaque [Fig. 10]. La nageoire caudale possède une cinquantaine de rayons segmentés. Ils s'étendent des extrémités des épines neurales et hémales du préural 4 jusqu'au milieu de la plaque hypurale. On constate la présence d'éléments distaux, généralement de forme triangulaire, aux extrémités des épines neurales et hémales des préuraux 3 et 2. Les rayons sont disposés de façon à former deux demi-éventails. Les rayons qui se situent vers le milieu de la plaque hypurale développent des ramifications et deviennent plus courts.

Squelettogenèse

La formation des premiers éléments squelettiques postcrâniens débute à partir de 3,3 mm LS₅₀ soit chez des larves de 1 jpe. Le premier système squelettique à se développer est le système pectoral soit la ceinture et les nageoires pectorales (3,3 mm LS₅₀), suivi de l'initiation du squelette axial (4,6 mm LS₅₀), de la nageoire dorsale 1 (4,8 mm LS₅₀), de la nageoire caudale (4,8 mm LS₅₀), du système pelvien (5,0 mm LS₅₀), de la nageoire dorsale 2 (6,1 mm LS₅₀), des pinnules dorsales (6,3 mm LS₅₀), de la nageoire anale (6,7 mm LS₅₀) et des pinnules ventrales (6,9 mm LS₅₀). Dans cette partie, nous décrirons chacun de ces systèmes, indépendamment, durant les trois phases de développement soit la condensation mésenchymateuse, la chondrification et l'ossification. Pour chaque phase, nous décrirons la tendance générale de la séquence développementale, puis les particularités observées. Enfin, nous mettrons en évidence les centres et directions de développement des éléments postcrâniens. Toutes les tailles sont données en terme de LS₅₀.

Le système pectoral

Une longue phase de condensation est disponible seulement pour le postcleithrum 1 (6,0 mm LS₅₀) et les rayons qui se condensent dorso-ventralement (6,3 mm LS₅₀) [Fig. 11].

La chondrification de la ceinture pectorale se déroule entre 3,3 et 6,4 mm LS₅₀. Le cleithrum, le coracoïde et la scapula se chondrifient simultanément à 3,3 mm LS₅₀. Le postcleithrum 1, le supratemporal et l'élément osseux tubulaire ne montrent pas de phase

cartilagineuse. Deux périodes distinctes de chondrification caractérisent les éléments pectoraux: la première à 3,3 mm LS₅₀ (cleithrum, coracoïde et scapula), la seconde, plus tardive, entre 4,8 et 6,3 mm LS₅₀ (posttemporal, supracleithrum et postcleithrum 2) [Fig. 11]. Le foramen scapulaire commence à se former à 5,1 mm LS₅₀. Le délai entre la chondrification et l'ossification du cleithrum, du posttemporal, du postcleithrum 2 et du supracleithrum est court [Fig. 11].

La chondrification des éléments endosquelettiques de la nageoire pectorale débute en même temps que ceux de la ceinture pectorale à 3,3 mm LS₅₀ [Fig. 11]. Le disque endosquelettique subit une première division au niveau médial à 3,4 mm LS₅₀, ce qui donne naissance aux radiaux 1-2 et 3-5. La seconde division (4,7 mm LS₅₀) correspond à l'individualisation des radiaux 1 et 2. L'individualisation des radiaux 3 et 4 se fait à partir de 7,3 mm LS₅₀. Les individus de plus de 8,0 mm LS₅₀ possèdent cinq radiaux distaux complètement individualisés. On observe que les rayons de la nageoire pectorale se forment tardivement comparativement aux radiaux 1-5 [Fig. 11].

L'ossification de la ceinture pectorale débute avec le cleithrum (4,3 mm LS₅₀) et se termine avec le postcleithrum 1 (15,2 mm LS₅₀). Le coracoïde et la scapula s'ossifient simultanément à 10,7 mm LS. Trois périodes d'ossification ressortent : la première à 4,3 mm LS (cleithrum), la seconde entre 5,7 et 6,7 mm LS₅₀ (posttemporal, postcleithrum 2 et supracleithrum) et la troisième entre 10,7 et 11,2 mm LS₅₀ (coracoïde, scapula, supratemporal et l'élément osseux tubulaire). Le postcleithrum 1 s'ossifie tardivement à 15,2 mm LS₅₀ [Fig. 11].

L'ossification de la nageoire pectorale débute à 8,6 mm LS₅₀ avec les rayons mous qui se développent dorso-ventralement. L'ossification des rayons et du postcleithrum 1 se produit tardivement comparativement aux autres éléments composant le système pectoral. Les radiaux distaux 1 à 5 s'ossifient entre 12,4 et 23,7 mm LS₅₀ dorso-ventralement [Fig. 11]. Le radial 5 fusionne avec la partie distale de la scapula à partir de 12,3 mm LS₅₀.

Le squelette axial

La condensation de quelques arcs neuraux (entre 4,7 et 5,6 mm LS₅₀), parapophyses et arcs hémaux (entre 4,8 et 5,4 mm LS₅₀), épines neurales (entre 5,3 et 6,4 mm LS₅₀) et épines hémales (entre 5,4 et 6,6 mm LS₅₀) suggère une direction de développement semblable à celle de leur chondrification, à l'exception des épines hémales 31 à 35 [Fig. 12a-b]. Le délai entre la condensation et la chondrification est court excepté pour l'épine hémale 35. On observe une condensation simultanée des arcs hémaux 11, 23-24 et 32-33 (4,8 mm LS₅₀) et des épines neurales 8, 10, 14, 16, 19 et 22 (5,3 mm LS₅₀). L'épine neurale 35 se condense tardivement (7,9 mm LS₅₀) comparé aux autres épines neurales; alors que l'épine hémale 35 est la première épine hémale à se condenser (5,4 mm LS₅₀).

La chondrification des arcs neuraux (entre 4,6 et 5,6 mm LS₅₀) s'effectue antéropostérieurement pour les arcs neuraux 1 à 14 et bidirectionnellement pour les arcs neuraux 15 à 35. La chondrification des parapophyses et arcs hémaux (entre 4,8 et 5,9 mm LS₅₀) s'effectue de manière postéroantérieure de la parapophyse 5 à l'arc hémal 22 et les de manière bidirectionnelle pour les arcs hémaux 23 à 35. Les épines neurales (entre 5,3 et 7,2 mm LS₅₀) et épines hémales (entre 5,3 et 6,9 mm LS₅₀) se chondrifient de manière bidirectionnelle. Les arcs neuraux se chondrifient antéropostérieurement de l'arc neural 1 à 14 et postéro-antérieurement de l'arc neural 35 à 33. Entre ces deux blocs d'arcs neuraux, la chondrification procède de manière bidirectionnelle à partir des arcs neuraux 15-27. Les arcs hémaux 35 et 34 se chondrifient postéro-antérieurement. La chondrification bidirectionnelle des arcs hémaux possède deux centres de développement au niveau (1) des arcs hémaux 12-22 et (2) des arcs hémaux 25-31. La chondrification bidirectionnelle des épines neurales possède deux centres de développement au niveau (1) des épines neurales 7-12 et (2) des épines neurales 18-21. La chondrification bidirectionnelle des épines hémales procède à partir des épines hémales 18-23. On observe une incongruence de développement au niveau de l'épine hémale 34 qui se développe avant l'épine hémale 33 [Fig. 12a-b]. Les épines hémales 19 à 25, associées à la nageoire anale, s'allongent à partir de 6,3 mm LS₅₀. Les épines neurales et hémales 35 se chondrifient tardivement à 8,3 et 7,9 mm LS₅₀ tandis que l'arc

hémal 35 est le tout premier élément du squelette axial à se former à 4,4 mm LS₅₀ [Fig. 12a-b].

L'ossification des arcs neuraux (entre 6,8 et 12,4 mm LS₅₀) s'effectue principalement de manière antéropostérieure; seuls les arcs 15-27 pourraient suggérer une certaine bidirectionnalité tardive. Les parapophyses et arcs hémaux (entre 7,9 et 12,4 mm LS₅₀), les épines neurales (entre 8,2 et 12,8 mm LS₅₀), les épines hémiales (entre 8,8 et 12,8 mm LS₅₀), les centras (entre 7,7 et 9,4 mm LS₅₀), les côtes (à partir de 8,7 mm LS₅₀) et les épipleuraux (17,5 mm LS₅₀) s'ossifient de manière antéropostérieure. La quille s'ossifie de manière bidirectionnelle à partir du centrum 34 (37,6 mm LS₅₀). On observe une incongruence de développement au niveau des épines neurales 7-8 qui s'ossifient avant l'épine neurale 6 et des centras 33-34 qui s'ossifient avant le centrum 32 durant le développement antéropostérieur. Toutes les composantes de la vertèbre 35 s'ossifient tardivement (>14,7 mm LS₅₀) [Fig. 12a-c].

Les héli-arcs neuraux 1 et 2 ne se fusionnent pas et on n'observe aucune présence d'héli-épine pendant la chondrification. Lorsque l'ossification des héli-arcs neuraux 1 et 2 débute, deux héli-épines osseuses se forment sur chaque héli-arc neural. Les héli-arcs et les héli-épines de la vertèbre 1 et 2 fusionnent afin de former les arcs et épines neurales 1 et 2 à 8,4 mm LS₅₀. Les épines neurales (entre 8,2 et 12,8 mm LS₅₀) et hémiales (entre 8,8 et 12,8 mm LS₅₀) s'ossifient de façon particulière : lorsque les arcs neuraux et hémaux amorcent leur ossification, un filament osseux ondulé apparaît au sommet de la partie distale cartilagineuse de l'épine. Les épines neurales et hémiales cartilagineuses s'ossifient proximodistalement jusqu'au filament osseux ondulé, qui semble faire partie intégrante de l'épine neurale et hémiale osseuse. La partie médiane de l'épine conserve des cellules cartilagineuses périphériques qui se résorbent lentement malgré une ossification complète de l'épine. L'inclinaison plus abrupte des dernières épines neurales et hémiales se fait à partir de 12,3 mm LS₅₀.

Les foramens latéraux des arcs hémaux et neuraux, correspondant à une perforation latérale au centre des arcs, se forment à partir de 20,6 mm LS₅₀.

La nageoire dorsale 1

Les directions de condensation des radiaux proximaux (entre 4,8 et 5,7 mm LS₅₀) et des radiaux distaux (entre 5,6 et 8,0 mm LS₅₀) sont semblables à leur chondrification. Les directions de condensation des rayons épineux (entre 5,6 et 7,5 mm LS₅₀), des ailettes des radiaux proximaux (entre 15,2 et 18,6 mm LS₅₀) et des ailettes des radiaux distaux (entre 12,5 et 18,6 mm LS₅₀) sont semblables à leur ossification. Le délai entre le début de la phase de condensation et l'initiation de la chondrification est court, excepté pour les ailettes des radiaux distaux 1, 5 et 7 [Fig. 13a, b].

La chondrification des radiaux proximaux (entre 4,8 et 6,2 mm LS₅₀) et des radiaux distaux (entre 5,6 et 8,2 mm LS₅₀) est antéro-postérieure. On observe une chondrification simultanée des radiaux proximaux 1-5 (à 4,8 mm LS₅₀) et des radiaux distaux 1-3 (à 5,6 mm LS) [Fig. 13a]. Les radiaux proximaux commencent à s'incliner au niveau de leur partie distale à partir de 6,1 mm LS₅₀. À partir de 5,4 mm LS₅₀, le radial proximal 1 des larves commence à prendre une forme similaire à celle observée chez les juvéniles [Fig. 14a, b]. De tous les éléments postcrâniens, les radiaux distaux de la nageoire dorsale 1 présentent le plus fort délai entre la chondrification et l'ossification [Fig. 13a].

L'ossification des rayons épineux (entre 5,6 et 7,8 mm LS₅₀) et des radiaux proximaux (entre 8,7 et 12,4 mm LS₅₀) et distaux (entre 19,0 et 23,7 mm LS₅₀) est antéro-postérieure. Les ailettes des radiaux distaux (entre 11,7 et 19,4 mm LS₅₀) et des ailettes des radiaux proximaux (entre 15,2 et 19,4 mm LS₅₀) s'ossifient bidirectionnellement à partir des radiaux distaux 2-4. L'ossification des ailettes des radiaux proximaux procède à partir des radiaux proximaux 4-9. On constate une incongruence de développement au niveau des radiaux distaux 5 et 7 qui s'ossifient avant le radial distal 4 et au niveau de l'ailette du radial distal 6 qui s'ossifient avant l'ailette 5. L'ailette du radial distal 1 s'ossifie tardivement à 39,0 mm LS₅₀ [Fig. 13a-b].

La nageoire caudale

Le délai entre la condensation des éléments de la nageoire caudale (entre 4,7 et 7,6 mm LS₅₀) et l'initiation de la chondrification est court, excepté pour les éléments distaux. Le délai entre la condensation et l'ossification des rayons mous est plus long [Fig.15].

La chondrification des éléments de la nageoire caudale s'effectue principalement entre 4,8 et 7,1 mm LS₅₀. La chondrification des hypuraux s'effectue antéro-postérieurement, débutant avec l'hypural 1. Les arcs hémaux des préuraux 4 à 2 se développent postéro-antérieurement. Les arcs neuraux des préuraux 4 à 3 et l'arc neural spécialisé, les épines hémales des préuraux 4 à 2 et les épines neurales des préuraux 4 à 3 ainsi que les épuraux 2 et 1 se chondrifient tous antéro-postérieurement. Les éléments distaux se chondrifient tardivement à 10,8 mm LS₅₀ [Fig. 15].

La chondrification des éléments caudaux est associée aux trois phases de flexion de la notochorde : (1) la pré-flexion (entre 3,2 et 5,3 mm LS₅₀), (2) la flexion (entre 5,4 et 6,5 mm LS₅₀) et (3) la post-flexion (>6,6 mm LS₅₀). La fusion des hypuraux 1-2 débute en même temps que la flexion, à 5,4 mm LS₅₀. La base du parahypural et la base de l'hypural 1 fusionnent à partir de 6,1 mm LS₅₀ [Fig. 16 a].

Des amas cellulaires cartilagineux sont présents entre l'épural 1 et l'urostyle chez neuf individus observés entre 6,6 et 8,0 mm LS₅₀ [Fig. 16a].

L'ossification des hypuraux, des arcs neuraux et des épuraux (entre 7,5 et 14,4 mm LS₅₀) se déroule de manière similaire à la chondrification. L'ossification des arcs hémaux des préuraux 4 à 2 procède de manière bidirectionnelle à partir de l'arc hémal de préural 3. Les épines neurales et hémales s'ossifient postéro-antérieurement. Les hypuraux 2-3 et 4-5 se fusionnent à partir de 8,4 mm LS₅₀. L'hypural 6 se fusionne à l'hypural 5 à partir de 8,8 mm LS₅₀. Une fusion de la partie proximale de l'épural 1 avec la partie distale de l'uroneural est visible chez les individus d'environ 8,5 mm LS₅₀ [Fig. 16b]. Le parhypurapophyse du

parahypural se forme à partir de 8,5 mm LS₅₀. Les rayons s'ossifient de manière bidirectionnelle. Les éléments distaux sont les derniers éléments du squelette postcrânien à s'ossifier à 80,3 mm LS₅₀ [Fig. 15].

Les nageoires pelviennes

La condensation du basiptérygium se produit à 4,2 mm LS₅₀, suivi de sa chondrification à 5,0 mm LS₅₀ et de son ossification à 8,7 mm LS₅₀ [Fig. 17]. Le basiptérygium se développe de manière proximo-distale

Le seul radial de la nageoire pelvienne se chondrifie à 6,1 mm LS₅₀ et s'ossifie à 13,0 mm LS₅₀ [Fig. 17]. Le radial distal de la nageoire pelvienne se fusionne au niveau de sa partie proximale avec la partie distale du basiptérygium à partir de 6,2 mm LS₅₀.

Les rayons de la nageoire pelvienne se condensent à partir de 6,1 mm LS₅₀ et s'ossifient à 6,8 mm LS₅₀ [Fig. 17], de manière unidirectionnelle latéro-médiale à partir du rayon épineux. Les rayons sont les premiers éléments des nageoires pelviennes à s'ossifier [Fig. 17].

La nageoire dorsale 2

La direction de condensation des radiaux distaux de la nageoire dorsale 2 (entre 7,2 et 7,7 mm LS₅₀) est semblable à leur direction de chondrification. La direction de condensation du rayon épineux et des rayons mous (entre 7,2 et 7,9 mm LS₅₀) est semblable à leur direction d'ossification. La majorité des rayons mous (5-11 et 13) se condensent simultanément à 7,2 mm LS₅₀. Le délai entre la condensation et la chondrification des radiaux proximaux et distaux est court tandis que le délai entre la condensation et l'ossification des rayons mous est long [Fig. 18].

La chondrification des radiaux proximaux se produit simultanément à 6,1 mm LS₅₀, à l'exception du radial proximal 12 qui se chondrifie plus tardivement à 6,5 mm LS₅₀. La

chondrification des radiaux distaux (entre 7,1 et 7,7 mm LS₅₀) procède de manière bidirectionnelle à partir des radiaux distaux 5-11. On observe une incongruence de développement au niveau du radial distal 13 qui se chondrifie avant le radial distal 12. Les radiaux distaux 5-7, 8-11 et 13 se chondrifient simultanément à 7,1 mm LS₅₀ [Fig. 18]. Les radiaux proximaux commencent à s'incliner au niveau de leur partie distale à partir de 7,3 mm LS₅₀.

L'ossification des rayons de la nageoire dorsale 2 (entre 8,1 et 8,8 mm LS₅₀) procède de manière bidirectionnelle à partir des rayons 3-11. On constate une incongruence de développement au niveau du rayon mou 13 qui s'ossifie avant le rayon 12. Les rayons 5-11 et 13 s'ossifient simultanément à 8,1 mm LS₅₀ [Fig. 18]. L'ossification des radiaux proximaux se produit simultanément à 12,4 mm LS₅₀ à l'exception du radial proximal 12 qui s'ossifie à 13,8 mm LS₅₀. Les radiaux distaux 1 à 7 s'ossifient simultanément à 68,2 mm LS₅₀ tandis que les radiaux distaux 8 à 14 s'ossifient simultanément à 71,2 mm LS₅₀ [Fig. 18].

Les pinnules dorsales

La direction de condensation des radiaux proximaux (entre 6,3 et 7,9 mm LS₅₀) et des radiaux distaux (entre 7,7 et 9,7 mm LS₅₀) associés aux pinnules dorsales est semblable à celle de leur chondrification. La direction de condensation des rayons mous (entre 7,7 et 8,9 mm LS₅₀) est semblable à celle de leur ossification. Le radial médian 2 se condense à 7,2 mm LS₅₀. Le délai entre la condensation et la chondrification des radiaux proximaux, médians et distaux est court ainsi qu'entre la condensation et l'ossification des rayons, excepté pour les rayons 1 et 6-8 [Fig. 19].

La chondrification des radiaux proximaux (entre 6,3 et 8,5 mm LS₅₀), des médians (entre 7,2 et 8,5 mm LS₅₀) et des distaux (entre 7,5 et 10,1 mm LS₅₀) procède de manière antéro-postérieure. On observe une incongruence au niveau du radial proximal/médian/distal 2 qui se chondrifie après le radial proximal/médian/ distal 3 [Fig. 19]. Les radiaux proximaux

s'inclinent postérieurement à partir de 7,3 mm LS₅₀. Durant la période de chondrification, les radiaux proximaux et distaux ne forment qu'une seule pièce.

La direction de l'ossification des rayons mous (entre 8,4 et 11,2 mm LS₅₀) et des radiaux proximaux (entre 12,4 et 17,5 mm LS₅₀) est antéropostérieure. L'ossification des radiaux médians (entre 21,4 et 23,7 mm LS₅₀) procède légèrement de manière bidirectionnelle à partir des radiaux médians 3-6. Le radial médian 1 s'ossifie tardivement à 39,9 mm LS₅₀. L'ossification des radiaux distaux se produit simultanément à 72,4 mm LS₅₀ [Fig. 19]. À partir de 20,6 mm LS₅₀, on observe l'individualisation des radiaux médians par rapport aux radiaux proximaux.

La nageoire anale

La condensation des radiaux proximaux se produit simultanément à 6,6 mm LS₅₀, à l'exception du radial proximal 13 qui se condense tardivement à 9,0 mm LS₅₀. Les radiaux distaux (entre 7,7 et 8,1 mm LS₅₀) se développent postéroantérieurement semblable à la direction de leur chondrification. Les rayons mous (entre 7,7 et 9,0 mm LS₅₀) se développent postéroantérieurement semblable à leur ossification. Les rayons mous 12 et 13 se condensent tardivement à 11,6 mm LS₅₀. Le délai entre la condensation et la chondrification des radiaux proximaux et distaux ainsi qu'entre la condensation et l'ossification des rayons est court [Fig. 20].

La chondrification des radiaux proximaux s'effectue simultanément à 6,7 mm LS₅₀, à l'exception du radial proximal 3 qui se chondrifie à 6,9 mm LS₅₀ et du radial proximal 13 qui se chondrifie tardivement à 9,7 mm LS₅₀. La chondrification des radiaux distaux (entre 7,7 et 8,9 mm LS₅₀) procède principalement de manière bidirectionnelle postéroantérieure à partir des radiaux distaux 11-12, à l'exception du radial distal 13 qui se chondrifie tardivement à 11,6 mm LS₅₀ [Fig. 20].

Les rayons 5-11 s'ossifient simultanément à 8,1 mm LS₅₀. L'ossification des rayons (entre 8,1 et 9,0 mm LS₅₀) procède principalement de manière bidirectionnelle postéroantérieure à partir des rayons 5-11; à l'exception des rayons 12-13 qui s'ossifient tardivement à 12,0 mm LS. L'ossification des radiaux proximaux se produit antéro-postérieurement (entre 11,0 et 13,2 mm LS₅₀). Le radial proximal 13 s'ossifie tardivement à 18,3 mm LS₅₀. Les radiaux distaux 1 à 8 s'ossifient simultanément à 65,3 mm LS₅₀ et les radiaux distaux 9 à 12 à 68,1 mm LS₅₀ tandis que le radial distal 13 s'ossifie à 70,8 mm LS₅₀ [Fig. 20].

Un élément cartilagineux antérieur au radial proximal 1 est présent à 8,2 mm LS₅₀. La position et le fait qu'il soit articulé avec un radial distal et associé à un rayon permet de dire que cet élément cartilagineux correspond à un radial proximal 1a. Ce radial proximal 1a et le radial proximal 1 fusionnent proximale et forment un complexe radial proximal 1-1a (8,3 mm LS₅₀) [Fig. 21a]. Un second petit élément cartilagineux fusionne distalement avec le complexe radial proximal 1-1a à 12,3 mm LS. Tout comme pour le radial proximal 1a, ce second élément cartilagineux possède toutes les caractéristiques d'un radial proximal. Ce second radial proximal est appelé radial proximal 1a' [Fig. 21a]. Les radiaux proximaux 1a', 1a et 1 fusionnent et ne forment plus qu'un seul élément ossifié chez les juvéniles. [Fig. 21b]

Les pinnules ventrales

Les directions de condensation des radiaux proximaux (entre 6,6 et 8,3 mm LS₅₀) et distaux (entre 8,1 et 10,4 mm LS₅₀) sont semblables à leur chondrification et la direction de condensation des rayons mous (entre 8,3 et 9,7 mm LS₅₀) à leur ossification. Le délai entre la condensation et la chondrification ou l'ossification (pour les éléments qui ne se chondrifient pas) est court, excepté pour les rayons 6 et 7 [comparer Fig. 19 et 22].

La chondrification des radiaux proximaux (entre 6,9 et 8,8 mm LS₅₀), médians (entre 7,4 et 8,8 mm LS₅₀) et distaux possède une direction de développement identique à celle observée chez les pinnules dorsales [Fig. 22].

L'ossification des rayons (entre 8,6 et 11,8 mm LS₅₀) et des radiaux proximaux (entre 12,4 et 15,7 mm LS₅₀) possède une direction de développement identique à celle observée chez les pinnules dorsales. L'ossification des radiaux médians (entre 17,1 et 22,4 mm LS₅₀) procède de manière bidirectionnelle à partir de deux centres de développement se situant au niveau des (1) radiaux médians 2-3 et (2) du radial médian 5. Le radial médian 1 s'ossifie tardivement à 27,3 mm LS₅₀. Les radiaux distaux s'ossifient simultanément à 72,4 mm LS₅₀ [Fig. 22].

Les seuils critiques d'apparition des éléments

La chondrification débute avec l'apparition des premiers éléments cartilagineux à 3,3 mm LS₅₀ et se termine avec l'apparition des derniers éléments cartilagineux autour de 11,0 mm LS₅₀. La courbe cumulative du nombre d'éléments présente un seul seuil critique d'apparition de chondrification entre 4,78 et 8,84 mm LS₅₀. Durant cette période, 93% (262 éléments sur 283) des éléments se chondrifient [Fig. 23a]. L'ossification débute avec l'apparition des premiers éléments osseux à 2,8 mm LS₅₀ et se termine avec l'apparition des derniers éléments osseux autour de 75,0 mm LS₅₀. La trajectoire d'ossification, montre deux seuils critiques dont un majeur compris entre 5,51 et 23,01 mm LS₅₀ et un second seuil compris entre 65,14 et 74,35 mm LS₅₀ [Fig. 23b]. Durant le premier seuil critique, l'ossification de 87% (364 éléments sur 419) des éléments se produit, alors que le second seuil compte pour l'ossification de 11% (44 éléments sur 419) des éléments [Fig. 23b]. Le second seuil d'ossification suit de près le premier seuil de chondrification. Le second seuil d'ossification correspond, de manière générale, à l'ossification des radiaux distaux des nageoires dorsale 1, dorsale 2, anale et des pinnules dorsales et ventrales, ainsi que des éléments distaux de la nageoire caudale.

Discussion

Notre étude correspond à la toute première description complète et détaillée de la morphologie du squelette postcrânien du thon rouge d'Atlantique, *T. thynnus*, en faisant

l'étude anatomique la plus détaillée d'un Scombridae (Tableau 1). La comparaison du squelette postcrânien montre une similarité importante entre *T. thynnus* et les autres espèces de Scombroidei étudiées (Tableau 1). Cependant, certains éléments présents chez *T. thynnus* ne sont pas ou rarement observés chez d'autres espèces de Scombroidei. Nos résultats permettent de mettre en évidence de nouveaux éléments squelettiques postcrâniens mais aussi de clarifier certaines homologies. De même, nos observations permettent de venir confirmer plusieurs critères d'identification utilisés pour différencier certaines espèces de Scombroidei.

Notre étude correspond également à la toute première description du développement squelettique postcrânien du thon rouge d'Atlantique, et représente l'étude la plus détaillée concernant l'ensemble du développement squelettique chez un poisson. En effet, nos résultats ont permis de mettre en évidence l'ordre et les seuils critiques d'apparition de 419 éléments composant la totalité du squelette postcrânien. Le déroulement du développement a pu être décrit de façon détaillée grâce à l'identification des centres et directions de condensation (occasionnellement), de chondrification et d'ossification de la totalité des éléments postcrâniens. Notre étude permet également de mettre en évidence des particularités développementales, de clarifier des homologies ainsi que de suggérer la présence de modules basés sur des similarités anatomiques et développementales.

Morphologie

Confirmation et clarification des homologies

Les espèces de Scombroidei possèdent quatre radiaux au niveau de la nageoire pectorale (Allis, 1903; Leccia, 1958; Romeo et Mansueti, 1962; Gnanamuttu, 1966; Gibbs et Collette, 1967; Collette et Chao, 1975; Devaraj, 1975; Potthoff *et al.*, 1980; Kohno *et al.*, 1983) à l'exception de *Xiphias gladius*, *T. atlanticus*, *T. thynnus* et *Scomber japonicus* qui possèdent un cinquième radial (De Sylva, 1955; Potthoff et Kelley, 1982; Konho *et al.*, 1984)

qui fusionne avec la scapula. Nos résultats permettent de confirmer l'homologie du cinquième radial distal au niveau de la nageoire pectorale. Deux possibilités peuvent expliquer la présence de ce cinquième radial: (1) sa présence est unique à *X. gladius*, *T. atlanticus*, *T. thynnus* et *S. japonicus*; (2) son absence chez les autres taxons serait liée au fait que leur description n'est pas basée sur une série ontogénétique mais reflète seulement le phénotype adulte. Vraisemblablement, la deuxième hypothèse semble la plus parcimonieuse.

Un nouvel élément dorsal de la ceinture pectorale, entourant un segment du canal de la ligne latérale, que nous avons nommé os tubulaire, a été identifié pour la première fois chez *T. thynnus*. L'élément tubulaire fusionne avec le posttemporal et devient difficilement discernable chez les individus plus âgés. Les espèces de Scombroidei étudiés précédemment ne possèdent pas cet élément tubulaire (Allis, 1903; Kishinouye, 1923; De Sylva, 1955; Leccia, 1958; Romeo et Mansueti, 1962; Gnanamuttu, 1966; Gibbs et Collette, 1967; Collette et Chao, 1975; Devaraj, 1975; Potthoff *et al.*, 1980, 1982; Kohno *et al.*, 1983, 1984). Vraisemblablement, son absence chez les autres espèces serait liée au fait que leur description n'est pas basée sur une série ontogénétique mais reflète seulement le phénotype adulte.

Aucun radial, au niveau de la nageoire pelvienne, n'a été mentionné chez les espèces de Scombroidei (Kishinouye, 1923; Godsil et Holmberg, 1950; De Sylva, 1955; Leccia, 1958; Gnanamuttu, 1966; Gibbs et Collette, 1967; Collette et Chao, 1975; Devaraj, 1975; Potthoff *et al.*, 1980; Konho *et al.*, 1983, 1984). Nous avons décrit la présence d'un radial, chez des larves de *T. thynnus*, qui fusionne au basiptérygium, le rendant non discernable chez les individus plus âgés. Cependant, il existe des radiaux au niveau des nageoires pelviennes chez plusieurs espèces de téléostéens à l'extérieur des Scombroidei, comme par exemple chez *Danio rerio* (Grandel et Schulte-Merker, 1998). Deux hypothèses peuvent être formulées quant à la présence de ce radial pelvien chez *T. thynnus*: (1) sa présence est unique à *T. thynnus* et correspond à une réversion évolutive, (2) son absence chez les autres taxons serait liée au fait que leur description n'est pas basée sur une série ontogénétique mais reflète seulement le phénotype adulte.

La majorité des études chez les Scombroidei mentionnent uniquement la présence de rayons associés à la nageoire dorsale 2. Seuls Hattour (2000), Leccia (1958), Romeo et Mansueti (1962) et Potthoff (1975) ont observé la présence d'épines et non de rayons dans la partie antérieure de la nageoire dorsale 2. *T. thynnus* et *T. atlanticus* possèdent un rayon épineux et 13 rayons mous (Hattour, 2000; Potthoff, 1975). On retrouve également un rayon épineux et 13 rayons mous chez *Katsuwonus pelamis* (Hattour, 2000). Ce rayon épineux est plus long que le dernier rayon épineux de la nageoire dorsale 1 chez *Thunnus* (Potthoff, 1974). Nos observations confirment la présence d'un rayon épineux associé à la nageoire dorsale 2 ainsi que sa taille relative par rapport au dernier rayon de la nageoire dorsale 1. La présence d'un rayon épineux et de 13 rayons mous au niveau de la nageoire dorsale 2 n'est pas spécifique au genre *Thunnus*. Le problème de distinction entre rayons et épines (De Sylva, 1955) et le peu d'informations disponibles pour la nageoire dorsale 2 s'appliquent également à la nageoire anale. Hattour (2000) a observé chez des spécimens sauvages de *T. thynnus*, provenant de la Méditerranée, deux rayons épineux et 12 rayons mous (13 occasionnellement). La présence de deux rayons épineux et 13 rayons mous pour la nageoire anale ne correspond pas à la tendance générale mentionnée par Hattour (2000). Ainsi, on peut se demander si cette variation méristique résulterait des conditions d'élevage (Taning, 1952).

Les dernières pinnules dorsales et ventrales possèdent deux rayons chez *Rastralliger kanagurta* (Gnanamuttu, 1966). Aucun autre auteur n'a décrit cette particularité chez d'autres espèces de Scombroidei. La dernière pinnule dorsale et la dernière pinnule ventrale possèdent également un éperon osseux qui selon Potthoff (1975) correspond à un quatrième radial. L'articulation de cet éperon avec le cartilage terminal du radial distal ainsi que la présence de protubérances latérales à l'éperon suggèrent fortement qu'il ne s'agit pas d'un radial. Cet éperon osseux est également observé chez *Scomber scombrus* (Kramer, 1960), *Scomberomorus*, *Sarda*, *Auxis*, *Euthynnus* et *Katsuwonus* (Potthoff, 1975). On observe la présence de deux rayons ainsi que de l'éperon associés aux dernières pinnules chez tous nos individus de *T. thynnus*.

La majorité des espèces de Scombroidei possèdent cinq hypuraux qui se fusionnent au cours de l'ontogénie afin de former la plaque hypurale. Collette et Chao (1975) n'observent pas une fusion complète de l'hypural 5 chez les bonites ainsi que chez les grands thons (e.g., *Auxis*, *Thunnus*). Notre série ontogénétique démontre la présence non pas de cinq mais bien six hypuraux. L'hypural 5 est difficilement discernable car il fusionne rapidement et de manière complète avec l'hypural 4. De plus, on observe une fusion complète tardive de l'hypural 6 (soit le cinquième chez les autres Scombroidei). La présence de six hypuraux chez d'autres poissons dérivés (Monod, 1968; Lauder et Liem, 1983) suggère que les autres espèces de Scombroidei pourraient aussi posséder six hypuraux. Nous suggérons que l'absence d'observation de six hypuraux chez les autres Scombroidei serait liée au fait que l'hypural 5 est entièrement fusionné avec l'hypural 4 et que la délimitation de la fusion est difficilement interprétable en l'absence de série ontogénétique.

Chez les Scombroidei, seuls les Sardini et Thunnini possèdent une quille osseuse au niveau du pédoncule caudal (Starks, 1910; Collette et Nauen, 1983). Les autres familles de Scombroidei possèdent une quille membraneuse ou aucune quille. *Euthynnus alleteratus* (Thunnini) possède une quille osseuse sur les vertèbres 33 à 36, bien visible au niveau du centrum 35 (Romeo et Mansueti, 1962; Hattour, 2000). *Thunnus* possède une quille solide entre deux petites quilles (Collette et Nauen., 1983). La présence d'une quille osseuse entre les centra 32 et 35, soit au niveau des centras antérieurs à la nageoire caudale, est confirmée chez *T. thynnus*.

Délimitation de différents systèmes squelettiques postcrâniens

La distinction entre les deux nageoires dorsales ainsi que les limites entre la nageoire dorsale 2 et les pinnules dorsales, ainsi qu'entre la nageoire anale et les pinnules ventrales chez les Scombridae n'est pas toujours évidente. Chez *T. thynnus*, les nageoires dorsales 1 et 2 sont rapprochées comparativement aux maquereaux (*Scomber scombrus*, *S. japonicus*, *S.*

colias) et auxides (*Auxis thazard*, *A. colias*) (Hattour, 2000). De plus, les nageoires dorsale 2 et anale sont continues avec les pinnules dorsales et ventrales, respectivement. Ainsi, il est difficile de définir correctement la limite entre les nageoires et les pinnules. La distinction entre la première et la deuxième nageoires dorsales est relativement claire chez *T. thynnus* : la nageoire dorsale 1 est la seule à posséder des ailettes au niveau distal des radiaux proximaux et distaux et à être composée uniquement de rayons épineux. Le dernier rayon épineux de la nageoire dorsale 1 est court comparativement au premier rayon épineux de la nageoire dorsale 2.

Gibbs et Collette (1967) et Godsil (1950) reportent la présence d'une nageoire dorsale 2 plus haute que la nageoire dorsale 1 chez *Thunnus* excepté pour *T. alalunga* dont la nageoire dorsale 2 est plus basse que la nageoire dorsale 1. Nos observations chez *T. thynnus* confirment la présence d'une nageoire dorsale 2 plus haute que la nageoire dorsale 1. Ainsi, une position plus haute de la nageoire dorsale 2 par rapport à la première nageoire dorsale n'est pas spécifique au genre *Thunnus* mais à certaines espèces du genre. Ces caractéristiques morphologiques permettent de délimiter clairement les deux nageoires dorsales.

Les pinnules dorsales et ventrales se distinguent clairement des nageoires dorsale 2 et anale par la présence de radiaux médians associés à chacune des pinnules. Cette caractéristique permet de distinguer les pinnules des nageoires dorsale 2 et anale.

Potthoff *et al.* (1970, 1975, 1986) illustre les épines neurales et hémiales des vertèbres préurales, chez la majorité des Scombroidei, montrant une morphologie plus allongées et non incurvées comme les dernières épines neurales et hémiales. De plus, ces épines neurales et hémiales portent les rayons de la nageoire caudale, contrairement aux épines neurales et hémiales, raccourcies et brusquement incurvées, qui les précèdent. Cette particularité morphologique n'est pas spécifique à *T. thynnus* ni au genre *Thunnus*. Cependant, cette caractéristique permet de délimiter la nageoire caudale du système axial.

Critères d'identification

Le nombre de rayons épineux et mous par nageoires, le nombre de vertèbres, ainsi que la position de la première parapophyse, du premier arc hémal et de la première épine hémale sont utilisés comme critères d'identification de différents genres et espèces de Scombroidei. Nos résultats permettent de confirmer certains de ces critères ce qui est d'autant plus important dans le contexte où il s'agit d'une espèce vulnérable (ou menacée).

La nageoire dorsale 1 est une nageoire à rayons épineux chez la totalité des espèces de Scombroidei (Kishinouye, 1923; Schaefer et Marr, 1948; Godsil *et al.*, 1950, 1954; Rivas, 1954; De Sylva, 1955; Leccia, 1958; Kramer, 1960; Matsumoto, 1960; Jones et Silas, 1961; Romeo et Mansueti, 1962; Gnanamuttu, 1966; Gibbs et Collette, 1967; Potthoff *et al.*, 1970, 1974, 1975, 1980, 1986; Collette et Chao, 1975; Devaraj, 1975; Collette et Nauen, 1983; Konho *et al.*, 1984; Hattour, 2000). Le nombre de rayon épineux chez *Thunnus* varie entre 11 et 15 (Rivas, 1954; De Sylva, 1955; Potthoff, 1970, 1974, 1975; et Collette et Nauen, 1983). Le nombre de rayons épineux chez *T. thynnus* varie selon les auteurs entre 13 et 15 (Rivas, 1954; Potthoff *et al.*, 1970, 1974; Hattour, 2000). Tous nos spécimens de *T. thynnus* possèdent 15 rayons épineux (condition rare selon Rivas, 1954).

Le premier radial proximal de la nageoire dorsale 1, en forme de sabre, possède une morphologie différente des autres radiaux proximaux chez le genre *Thunnus* (De Sylva, 1955; Potthoff, 1974, 1975). Gnanamuttu (1966) relève également une particularité morphologique concernant le premier ptérygiophore. Le radial proximal 1 porte deux rayons épineux dont le premier n'est pas articulé par le biais d'un radial distal chez *T. atlanticus* et *R. kanagurta*. Les radiaux proximaux et distaux de ces deux espèces possèdent une ailette au niveau distal sur lesquels viennent s'insérer les rayons épineux lors du repli de la nageoire dorsale 1 (Potthoff, 1975; Gnanamuttu, 1966). Ainsi, les particularités morphologiques mises en évidence chez *T. thynnus* ne sont pas spécifiques au genre *Thunnus* mais se retrouvent aussi chez d'autres espèces de Scombroidei.

Les espèces du genre *Thunnus* possèdent entre 12 et 16 rayons au niveau de la nageoire dorsale 2 (Gibbs et Collette, 1967) et entre 11 et 16 rayons au niveau de la nageoire anale (Matsumoto, 1960). Selon Hattour (2000), *T. thynnus* possède un rayon épineux et 13 rayons mous (12 ou 14 occasionnellement) dans la nageoire dorsale 2, alors que la nageoire anale incorpore deux rayons épineux et 12 rayons mous (13 occasionnellement). La condition de la nageoire dorsale 2, chez tous nos individus, correspond à la tendance générale observée par Hattour (2000), alors qu'elle diffère pour la nageoire anale. D'après les illustrations des nageoires anales réalisées par Potthoff (1986), plusieurs Scombroidei possèdent un radial proximal 1 qui est plus large distalement que les autres radiaux proximaux, qui porte principalement deux ou trois rayons épineux ou mous (Potthoff *et al.*, 1975, 1986). Ces données sont maintenant aussi confirmées par *T. thynnus*.

Le nombre de pinnules chez *T. thynnus* ne fait pas l'unanimité dans la littérature, potentiellement à cause des difficultés de distinctions des limites entre les nageoires et les pinnules. Potthoff (1970) observent huit pinnules dorsales et sept ventrales tandis que les études de Rivas (1954) et Hattour (2000) suggèrent neuf pinnules dorsales et huit pinnules ventrales. Nos observations viennent confirmer celles de Potthoff (1970). Les variations méristiques pour le nombre de rayons de la nageoire dorsale 1, de la nageoire anale et des pinnules dorsales et ventrales pourraient représenter potentiellement des variations géographiques (Taning, 1952) ou seraient due aux conditions d'élevage, puisque les rayons se forment à partir du 11^{ème} jours post-éclosion et les individus sont soumis aux conditions d'élevage. Il est aussi possible que ces différences méristiques puissent être liées à un problème dans l'identification ou la reconnaissance des structures. Cependant, on constate que malgré une variation méristique du nombre de rayons des nageoires et pinnules, on conserve une formule générale selon laquelle la nageoire anale possède toujours un ptérygiophore (i.e., radial proximal, radial distal et rayon) de plus que la nageoire dorsale 1 et les pinnules dorsales possède toujours une pinnule de plus que les pinnules ventrales.

Les Scombroidei étudiés possèdent une aile interne, au niveau du basiptérygium, bien développée présente antérieurement bien au-delà d'un quart de la longueur de la plaque antéro-dorsale. Selon Collette et Chao (1975), en comparaison avec l'étude de De Sylva (1955), l'aile interne observée chez *Thunnus* est moins développée que chez *Allothunnus* et les bonites (*Sarda sarda*, *S. chiliensis*, *S. australis* et *Katsuwonus pelamis*). Ainsi, un développement moins important de l'aile interne observé chez *T. thynnus* semble normal et caractéristique du genre.

Le nombre de vertèbres varient entre 31 et 64 (incluant les vertèbres caudales) chez les Scombroïdés (Kohno et Taki, 1983). Les espèces possédant 39 vertèbres sont *Euthynnus alleteratus*, *E. affinis*, *Orcynopsis unicolor* et les espèces du genre *Auxis* et *Thunnus* (Godsil et Holmberg, 1950; De Sylva, 1955; Matsumoto, 1960; Romeo et Mansueti, 1962; Potthoff *et al.*, 1970, 1975; Collette et Nauen, 1983; Hattour, 2000). Ainsi, même si la totalité des espèces du genre *Thunnus* possèdent 39 vertèbres, ce critère n'est pas unique au genre.

Parmi les espèces de Scombroidei étudiés dans la littérature, seul *T. thynnus* possède une première parapophyse au niveau de la 8^{ème} vertèbre et son premier arc hémal au niveau de la 10^{ème} vertèbre (De Sylva, 1955; Gibbs et Collette, 1967; Potthoff *et al.*, 1970, 1974). Concernant la première épine hémale, celle-ci se situe au niveau de la 19^{ème} vertèbre chez *Thunnus* (De Sylva, 1955; Potthoff *et al.*, 1970). Nos observations confirment la présence du premier arc hémal au niveau de la 10^{ème} vertèbre. Cependant, nous observons la première parapophyse au niveau de la 7^{ème} vertèbre, et la première épine hémale au niveau de la 13^{ème} vertèbre. Ceci peut s'expliquer par le fait que la première parapophyse est très peu développée et visible au niveau ventral du 7^{ème} centrum. La présence de la première épine hémale au niveau du 19^{ème} centrum correspond à l'allongement des épines hémales, qui viennent s'insérer avec la nageoire anale. Cette différence résulte potentiellement du fait que les auteurs associent la présence d'épines hémales à l'observation d'un allongement important au début de la nageoire anale or, ce critère d'observation ne correspond pas à la définition réelle d'une épine hémale.

De Sylva (1955) et Gibbs et Collette (1967) observent le raccourcissement et l'aplatissement des dernières épines neurales et hémales chez *Thunnus* (De Sylva, 1955; Potthoff et Richards, 1970; Gibbs et Collette, 1967). Cette particularité est également observée chez le genre *Sarda* (Collette et Chao, 1975). Ces épines neurales et hémales semblent jouer un rôle de renforcement au niveau postérieur du squelette axial.

Les épipleuraux sont articulés sur les centros des Scombroidei excepté pour *Acanthocybium* dont les épipleuraux s'articulent avec les côtes (Conrad et Roman, 1938; Starks, 1909). Les épipleuraux sont présents de la première vertèbre jusqu'aux vertèbres antérieures à la nageoire anale (Starks, 1909). Plus particulièrement chez *Thunnus*, les épipleuraux sont présents jusqu'au 31^{ème} centrum (Gibbs et Collette, 1967). Cependant, *T. thynnus* présente des épipleuraux entre le centra 1 et 32 contrairement aux autres espèces de *Thunnus*. Ainsi, le nombre d'épipleuraux peut être utilisé comme un nouveau critère d'identification.

Squelettogenèse

Taux de développement

Le développement chez *T. thynnus* est rapide et marqué par des seuils critiques de formation des éléments squelettiques. Ainsi, bien que le développement soit rapide, il n'est pas graduel et uniforme, mais bien saltatoire puisque le taux varie au cours de la période étudiée soit entre 0 et 90 jpe. Ce développement accompagné de seuils est observé à la fois pour la chondrification et l'ossification.

La chondrification de plusieurs Scombroidei débute relativement tôt après l'éclosion. Chez *T. atlanticus*, on observe la présence d'éléments cartilagineux, excluant les ceintures et nageoires pectorales et pelviennes, à 5,1 mm LS, chez le plus petit individu observé. À 9,3 mm LS, la totalité des éléments postcrâniens sont chondrifiés, excepté pour le dernier ptérygiophore des pinnules ventrales (Potthoff, 1975). Chez *Scombrolabrax heterolepis*, la

formation de la totalité des éléments postcrâniens se produit entre 3,1 et 6,0 mm LS; seules les pinnules dorsales et ventrales ne sont pas considérées dans l'étude car elles ne sont pas présentes chez *S. heterolepis* (Potthoff *et al.*, 1980). Chez *Xiphias gladius*, la formation de la totalité des éléments cartilagineux postcrâniens, excluant la ceinture et les nageoires pelviennes, se produit entre 3,7 et 9,8 mm LS (Potthoff et Kelley, 1982). Chez *Scomber japonicus*, la formation de la totalité des éléments cartilagineux se fait entre 3,0 et 9,3 mm LS; seules les pinnules dorsales et ventrales ne sont pas entièrement chondrifiées (Konho *et al.*, 1984). On observe donc une chondrification de la majorité des éléments postcrâniens globalement entre 3,1 et 9,8 mm LS chez les espèces de Scombroidei.

Chez *S. japonicus*, l'ossification de la totalité des éléments observés s'effectue entre 3,5 et 24,6 mm LS, excepté pour les pinnules dorsales et ventrales, dont la majorité des éléments sont tout de même ossifiés (Kramer, 1960). *Thunnus atlanticus* montre une complétion de la majorité des éléments osseux postcrâniens observés entre 5,1 mm LS, soit le plus petit individu observé, et 21,8 mm LS; les pinnules ventrales ont toutes leurs rayons ossifiés, cependant les ptérygiophores n'ont pas entamé leur ossification (Potthoff, 1975). Chez *Scombrabrax heterolepis*, l'ossification de la totalité des éléments postcrâniens se fait entre 4,2 et 14,7 mm LS (Potthoff *et al.*, 1980). Chez *Xiphias gladius*, l'ossification de la totalité des éléments postcrâniens, excluant les derniers rayons de la nageoire caudale, se produit entre ~3,7 et 18,2 mm LS (Potthoff et Kelley, 1982). L'ossification du squelette postcrânien chez *Scomber japonicus* se déroule principalement entre 3,6 et 32,2 mm LS (Konho *et al.*, 1984); les radiaux distaux de la nageoire dorsale 2 s'ossifient à partir de 83,8 mm LS. Ainsi, on observe majoritairement une période d'ossification importante entre 3,5 et 24,6 mm LS chez plusieurs espèces de Scombroidei.

Bien que la courbe cumulative d'éléments cartilagineux et osseux n'ait pas été compilée pour les autres espèces, les tailles de début et de fin de complétion de la chondrification et de l'ossification suggèrent des intervalles dans lesquels les seuils doivent se trouver. Les seuils critiques mis en évidence chez *T. thynnus* durant la chondrification et

l'ossification sont relativement semblables à ceux décrits chez d'autres espèces de Scombroidei. Cependant, on constate tout de même une petite différence chez *T. thynnus* qui semble montrer un développement légèrement plus rapide que chez les autres Scombroidei. En effet, les seuils critiques ont un intervalle plus court que ceux décrits chez les autres espèces de Scombroidei. La rapidité de la chondrification de *T. thynnus*, également suggérée chez d'autres Scombroidei, est normale. Il semble donc que les conditions d'élevage n'aient pas d'incidence sur la rapidité de développement et que nos résultats soient généralisables à *T. thynnus* en milieu naturel. Durant l'ossification de *T. thynnus*, le second seuil critique chez *T. thynnus*, entre 64,0 et 72,0 mm LS₅₀, n'a pas été rapporté chez les autres espèces. La majorité des éléments présents durant ce seuil critique correspond aux radiaux distaux des nageoires dorsales et anale, ainsi que des pinnules dorsales et ventrales. Cependant, les études précédentes considèrent principalement la formation des ptérygiophores dans leur ensemble et non pas la formation individualisée de chacun des radiaux proximaux, médians et distaux. Ceci peut expliquer l'absence de ce second seuil dans la littérature. Ceci se confirme avec l'étude de Konho *et al.* (1984) sur *Scomber japonicus* dont les radiaux distaux s'ossifient tardivement à 83,0 mm LS.

Le stade juvénile des spécimens de *T. thynnus* est basé essentiellement sur le début de la squamation reconnaissable par la couleur argentée que prend l'animal et par l'observation générale de la complétion de la flexion de la notochorde (F. de la Gándara, communication personnelle). L'utilisation de ces critères pour définir le stade juvénile est expliquée par le fait que ces critères sont facilement observables dans un contexte d'aquaculture. On constate que la fin de la phase de « flexion » et le début de la phase de « post-flexion » de *T. thynnus* se produit entre 6,5 et 6,6 mm LS₅₀. À 6,7 mm LS₅₀, on constate l'apparition de la squamation et donc du stade juvénile. L'initiation du stade juvénile se produit durant le seuil critique de formation des éléments observée durant l'ossification entre 5,51 et 23,01 mm LS₅₀. Le stade larvaire est globalement associé à la résorption du sac vitellin et du repli natatoire, la flexion de la notochorde et le début de la métamorphose (Kendall, 1984; Urho, 2002; Cloutier, 2009; Cloutier *et al.*, 2009). Lorsque la larve devient juvénile, les trois phases de flexion, soit la

« pré-flexion », « flexion » et « post-flexion » de la notochorde, sont entièrement complétées et on observe le début de la squamation (Kendall., 1984; Cloutier, 2009). Chez *T. thynnus*, la flexion n'est pas entièrement complétée lorsque la larve devient juvénile. Ceci remet en question les critères définis pour identifier les deux stades.

Ordre de formation des systèmes squelettiques postcrâniens

L'ordre de formation des grands systèmes squelettiques postcrâniens a pu être inféré à partir de la littérature pour 35 espèces appartenant aux familles de Scombroidei (incluant quatre tribus de Scombridae) (Tableau 2). De manière générale, (1) le système pectoral ou axial est le premier à se former, (2) suit du système caudal (ou axial), (3) de la nageoire dorsale 1, (4) des nageoires dorsale 2 et anale, (5) et des pinnules dorsales et ventrales. L'ordre de formation des systèmes est déterminé par la formation du premier élément constituant un système et non par sa complétion.

Thunnus thynnus possède un ordre de développement légèrement différent de celui retrouvé majoritairement chez les Scombroidei. De même, ils présentent un ordre de développement qui n'existe chez aucun Scombroidei. Plus particulièrement, si l'on compare avec les espèces de Thunnini, l'ordre de développement est quasi similaire à l'exception de la nageoire dorsale 1 qui se forme avant la nageoire caudale. Cependant, on observe que les premiers systèmes à se former chez la majorité des Scombroidei sont les systèmes pectoral, axial et caudal qui jouent un rôle locomoteur important dans la manœuvrabilité, la stabilité et la propulsion (Tableau 2).

Les nageoires dorsales jouent un rôle important dans la stabilité mais également lors des manœuvres pour tourner et freiner (Drucker, 2004; Standen et Lauder, 2005). Puisque nos spécimens ont été élevés dans des bassins circulaires, ainsi ils étaient contraints d'adapter leur locomotion. Les nageoires dorsales, assumant des fonctions de freinage et manœuvres pour tourner, il est possible que les éléments aient été sollicités plus tôt dans leur développement en milieu expérimental qu'en milieu naturel. Il a été démontré qu'une nage plus rapide implique une ossification plus rapide des éléments sollicités chez certains salmonidés (Cloutier *et al.*, 2010; Grünbaum *et al.*, 2012). Ainsi, il est possible que la

formation précoce du système dorsale 1 résulte d'un tel mécanisme. Il serait ainsi intéressant de réitérer l'étude chez des individus provenant du milieu naturel.

Centres et directions de développement

L'ossification de la ceinture pectorale présente l'un des trois centres de développement répertoriés chez les espèces de Scombroidei étudiées: (1) au niveau du cleithrum (Kramer, 1960; Potthoff *et al.*, 1980, 1982; Khono *et al.*, 1984), (2) au niveau du posttemporal et du supracleithrum (Potthoff et Kelley, 1982; Khono *et al.*, 1984) et (3) au niveau du postcleithrum 2 (Potthoff et Kelley, 1982; Konho *et al.*, 1984). La nageoire pectorale possède les mêmes centres de développement durant l'ossification qu'observés durant la chondrification chez les espèces de Scombroidei étudiées (Potthoff et Kelley, 1982; Khono *et al.*, 1984). On retrouve une certaine similarité concernant les centres et directions de développement chez *T. thynnus*. Cependant, on note une particularité concernant le radial 5 qui est le premier radial à apparaître chez *T. thynnus* tandis qu'il se forme après les autres radiaux de la nageoire pectorale chez les autres Scombroidei (Kohno *et al.*, 1984). Les rayons plus dorsaux s'ossifient vers les rayons ventraux (Kramer, 1960; Potthoff *et al.*, 1980, 1982; Konho *et al.*, 1984).

La chondrification des arcs et épines neurales et hémaux chez les différentes espèces de Scombroidei procède principalement de manière bidirectionnelle à partir de deux centres. Les deux centres de développement des arcs et épines neurales se situent au niveau : (1) des premiers arcs et épines neurales (Potthoff *et al.*, 1980, 1986) et (2) de l'arc neural et de l'épine neurale associés au premier arc hémal. Les deux centres de développement des arcs et épines hémaux se situent au niveau : (1) des dernières parapophyses et les premiers arcs hémaux (Potthoff *et al.*, 1980, 1986) et (2) de l'arc et épine neurales associés au premier arc hémal. L'ossification des éléments du squelette axial s'effectue principalement de manière unidirectionnelle antéropostérieure chez les Scombroidei (Potthoff *et al.*, 1975, 1980, 1982, 1986). Les directions de chondrification et d'ossification, du squelette axial de *T. thynnus*,

concordent globalement avec celles répertoriées chez les Scombroidei. Une exception est observée chez les Scombrini dont la chondrification des arcs neuraux les plus antérieurs est antéropostérieure tandis que le reste des arcs neuraux se développent bidirectionnellement. L'ossification des arcs neuraux est, quant à elle, bidirectionnelle (Kramer, 1960; Potthoff *et al.*, 1986). Les centres de développement des arcs neuraux et hémaux et des épines neurales et hémiales chez *T. thynnus* diffèrent de ce qui est connu chez les Scombridei. Il est probable que les différences soient liées au fait que notre étude est basée sur une série ontogénétique beaucoup plus précise qui mettrait en évidence de nouveaux centres et de nouvelles directions de développement que la majorité des études ontogénétiques fait sur des effectifs réduits ne permet pas.

Les descriptions concernant les nageoires dorsales 1 et 2, la nageoire anale et les pinnules dorsales et ventrales dans la littérature sont peu détaillées. La direction de chondrification des éléments de la nageoire dorsale 1, durant la chondrification est bidirectionnelle ou unidirectionnelle antéropostérieure chez les Scombroidei. On retrouve un développement bidirectionnel des ptérygiophores chez les Scomberomorini à partir des ptérygiophores 2 à 5, les Scombrini à partir des ptérygiophores 5 à 8 et les Scombrilabracidae à partir du centre de la nageoire (Potthoff *et al.*, 1980, 1986). Le développement unidirectionnel antéropostérieur est observé chez les Gempylidae, Trichiuridae, Sardini et Thunnini (Potthoff *et al.*, 1975, 1986). L'ossification des ptérygiophores de *T. atlanticus* (Potthoff, 1975), *S. japonicus* (Kramer, 1960; Konho *et al.*, 1984) et *S. heterolepis* (Potthoff *et al.*, 1980) se déroule de manière unidirectionnelle antéropostérieure. Le développement des rayons épineux est majoritairement bidirectionnel chez les Scombroidei (Kramer, 1960; Potthoff *et al.*, 1975, 1986). Le centre de développement est situé au milieu de la nageoire dorsale chez les Scombrilabracidae et au niveau du premier rayon épineux chez les Scomberomorini, Sardini et Thunnini (Potthoff *et al.*, 1986). Les directions de développement de la nageoire dorsale 1 de *T. thynnus* sont conformes à ce qui est répertorié chez la majorité de Scombroidei. Toutefois, le centre de développement est différent de la

majorité des Scombroidei qui possèdent un centre au niveau du premier rayon épineux contre les rayons épineux 2 ou 3 chez *T. thynnus*.

La chondrification des ptérygiophores de la nageoire dorsale 2 se fait majoritairement de manière bidirectionnelle principalement à partir du milieu de la nageoire dorsale 2 (Kramer, 1960; Potthoff *et al.*, 1975, 1980, 1982, 1986; Konho *et al.*, 1984). Peu d'informations ont été publiées concernant l'ossification de la nageoire dorsale 2. Nous pouvons uniquement constater une ossification antéropostérieure des ptérygiophores chez *S. heterolepis* (Potthoff *et al.*, 1980) et bidirectionnelle chez *T. atlanticus* à partir d'un centre localisé entre les ptérygiophores associés aux vertèbres 15 à 22 (Potthoff, 1975). Une ossification bidirectionnelle des rayons épineux est présente chez la totalité des espèces de Scombroidei étudiés. Le centre de développement est généralement situé au milieu de la nageoire dorsale 2 (Kramer, 1960; Potthoff *et al.*, 1975, 1980, 1982, 1986; Konho *et al.*, 1984). Les centres et directions de développement des éléments de la nageoire dorsale 2, durant la chondrification, sont globalement similaires entre *T. thynnus* et les autres Scombroidei tandis que durant l'ossification, ils sont similaires à *T. atlanticus*. Le manque d'informations sur le développement de la nageoire dorsale 2 durant l'ossification chez d'autres espèces nous empêche de comparer nos données.

Les directions de chondrification et d'ossification des éléments de la nageoire anale sont identiques à ceux de la nageoire dorsale 2 des Scombroidei. Les centres de développement des ptérygiophores et des rayons sont, comme pour la nageoire dorsale 2, principalement situés au milieu de la nageoire anale durant la chondrification et l'ossification (Kramer, 1960; Khono *et al.* 1984; Potthoff *et al.*, 1975, 1980, 1986). Les patrons de chondrification et d'ossification de la nageoire anale chez *T. thynnus* versus les Scombroidei sont identiques à celles décrites pour la nageoire dorsale 2.

Bien qu'ils s'agissent de structures uniques aux Scombroidei, peu d'informations ont été publiées sur le développement des pinnules dorsales et anales. Seul Potthoff (1975)

observe un développement antéropostérieur des pinnules durant la chondrification et l'ossification chez *T. atlanticus*. Les observations de Potthoff concordent avec nos observations chez *T. thynnus*.

Très peu d'études ont décrit, de façon précise, le développement de la nageoire caudale de Scombroidei. Un développement antéropostérieur des hypuraux durant la chondrification et l'ossification est caractéristique de la majorité des Scombroidei décrits (Potthoff *et al.*, 1975, 1982, 1986) incluant *T. thynnus*. Un développement postéro-antérieur du parahypural, des arcs et des épines hémales durant la chondrification se retrouve dans la majorité des Scombroidei (Potthoff *et al.*, 1986) et durant l'ossification chez *T. atlanticus* (Potthoff, 1975). *Thunnus atlanticus* possède un développement antéropostérieur des arcs neuraux et de l'arc neural spécialisé et un développement postéro-antérieur des épines neurales durant la chondrification (Potthoff, 1975). Les épuraux se développent de manière unidirectionnelle antéropostérieure durant la chondrification et l'ossification chez *X. gladius* et *T. atlanticus* (Potthoff *et al.*, 1975 et 1982). Cependant, l'urostyle et le préural 2 s'ossifient simultanément en premier chez *X. gladius* (Potthoff et Kelley, 1982) tandis que l'urostyle s'ossifie avant les préuraux chez *T. atlanticus* (Potthoff, 1975).

Ainsi, les observations obtenues chez la majorité des espèces de Scombroidei concordent avec nos résultats pour *T. thynnus*. On constate cependant que les observations obtenues sur *T. atlanticus* concernant l'ossification des préuraux et de l'urostyle ainsi que du parahypural et des arcs hémaux diffèrent de *T. thynnus*. Les études précédemment effectuées n'étant pas assez précises dans la description du développement de *T. thynnus*, notre étude permet d'obtenir des informations détaillées sur le développement de la nageoire caudale chez cette espèce mais aussi, de manière générale, chez les Scombroidei.

Selon Fierstine (1968) et Hoar et Randall (1978), le pédoncule et la nageoire caudale sont impliqués presque à 100% dans la propulsion de l'animal chez les Scombroidei. Nos observations viennent confirmer l'importance de la nageoire caudale dans la locomotion

thunniforme et particulièrement chez *T. thynnus*, tant au niveau morphologique que développemental. La rigidité de la nageoire caudale de *T. thynnus* est documentée par la fusion des hypuraux, du parahypural et de l'urostyle (lui-même fusionné avec l'uroneural) formant une plaque hypurale (Collette et Chao, 1975; Potthoff, 1975). Ces multiples fusions d'éléments forment un complexe caudal solide qui favorise la propulsion de l'animal. Cette solidité est renforcée par la présence d'une quille caudale (Hoar et Randall, 1978) et d'épines neurales et hémales raccourcies et brusquement incurvées à la jonction entre la fin du squelette axial et le début de la nageoire caudale. La fusion des hypuraux débute avec la flexion de la notochorde entre 11 et 12 jpe (5,4 mm LS). Ceci concorde avec la période à laquelle les larves de *T. thynnus* utilisent une nage plus active de type thunniforme et deviennent piscivore (F. de la Gándara, communication personnelle).

Clarifications d'homologies

Le développement précoce de quelques structures squelettiques (e.g., radial proximal 1 de la nageoire anale) a permis de valider leur homologie. Le radial proximal 1 de la nageoire anale de *T. thynnus* montre la présence d'un élément cartilagineux qui fusionne avec les radiaux proximal 1 au niveau distal. Un troisième élément cartilagineux, moins développé, est présent en avant de ces deux éléments fusionnés. Les deux éléments cartilagineux correspondraient vraisemblablement à deux radiaux proximaux vestigiaux. Ainsi, le radial proximal 1 que nous avons observé chez la majorité des individus de *T. thynnus* correspondrait à la fusion de trois radiaux. Potthoff *et al.* (1986) mentionnent que le radial proximal 1 de la nageoire anale provient de la fusion de radiaux excepté pour les Trichiuridae, les Scombrinis et certaines espèces de Xiphiidae qui possèdent un seul radial. Le radial proximal 1 est associé à deux rayons épineux et un rayon mou chez *T. atlanticus* (Potthoff, 1975), *T. thynnus*, *S. sarda* (Potthoff *et al.*, 1986; Hattour, 2000), *S. cavalla*, *S. maculatus*, *S. regalis* (Leccia, 1958, Potthoff *et al.*, 1986; Hattour, 2000) et *E. alleteratus* (Romeo et Mansueti, 1962; Potthoff *et al.*, 1986; Hattour, 2000). Pour plusieurs groupes de téléostéens, chaque rayon est associé à un radial (Lauder et Liem, 1983). C'est d'ailleurs ce que nos observations supposent avec la présence de trois radiaux chez *T. thynnus*.

Le nombre d'épuraux varie entre un et trois chez les Scombroidei. Les Scombridae sont les seuls à posséder deux épuraux (Potthoff *et al.*, 1986). Cependant, nous avons constaté la présence d'amas de chondrocytes entre l'épural 1 et la notochorde qui fusionnent durant leur phase cartilagineuse. Sachant que certains Scombroidei possèdent trois épuraux et nous basant sur la position de ces amas cartilagineux, nous supposons que ces amas qui se fusionnent correspondraient à un troisième épural qui serait associé à un ural 1 ou à un ural 1+2.

Hypothèses de modules morphologiques

Des similarités morphologiques et développementales ont été observées entre certaines composantes du squelette postcrânien de *T. thynnus*. Ces similarités ne sont pas sans rappeler la notion de modules anatomiques et développementaux déjà répertoriés chez diverses espèces de poissons (Mabee *et al.*, 2002; Cloutier *et al.*, 2010). Les modules sont définis comme étant un réseau d'éléments interagissant entre eux et se comportant comme des unités indépendantes de développement (Mabee *et al.*, 2002). Plus particulièrement, les modules sont le produit de développement d'unités fondamentales qui affichent une intégration morphologique interne, une organisation hiérarchique, un emplacement physique particulier et la capacité à subir une transformation au cours du développement et de l'évolution (Bolker, 2002). Si le développement possède une organisation hiérarchique et modulaire, la morphologie, qui est le produit du développement, devrait aussi avoir une organisation modulaire (Raff, 1996; Raff et Sly, 2000; Buchholtz, 2007).

Les études effectuées sur la modularité au niveau du squelette axial démontrent la présence de modules morphologiques et développementaux (Cappechi, 1997; Polly *et al.*, 2001; Ward et Brainerd, 2007). Les modules reconnus chez différents vertébrés correspondent principalement à des regroupements de vertèbres (Sallan, 2012). Les vertèbres appartenant à un module, ou une région, partagent des particularités anatomiques similaires

ou des traits développementaux. Les caractéristiques morphologiques du squelette axial permettent d'émettre l'hypothèse de la présence de six modules vertébraux distincts chez *T. thynnus* soit: (1) le module cervical (V1-2), (2) le module pré-hémal (V3-9), (3) le module hémal (V10-18), (4) le module hémal-précaudal (V19-24), (5) le module précaudal (V25-35) et (6) le module caudale (préural 4-2 et urostyle). Les deux premières vertèbres sont les seules à ne pas porter de côtes. De plus, les épines neurales de ces deux vertèbres sont les seules à ne pas passer par une phase de chondrification. Les caractéristiques morphologiques et développementales de ces deux vertèbres nous permettent de définir un premier module cervical. Le deuxième module pré-hémal intègre les vertèbres 3 à 9, puisqu'elles sont les seules vertèbres portant des côtes mais ne possédant pas d'arcs hémaux. Le module des vertèbres de la région hémale incorpore les vertèbres 10 à 18 étant les seules vertèbres à porter les côtes et qui possèdent un arc hémal. Le module hémal-précaudal est composé des vertèbres 19 à 24 qui ne portent pas de côtes. Les premières vertèbres possèdent les épines hémales très allongées qui diminuent en taille antéropostérieurement. Le module pré-caudal débute à partir de la vertèbre 25, où on observe la présence des premiers arcs hémaux avec un foramen latéral clos. Les éléments associés aux vertèbres 36 à 39 (vertèbres préurales et l'urostyle) portent les rayons de la nageoire caudale. Les épines neurales et hémales de la vertèbre 36 sont plus longues que les dernières épines neurales et hémales des vertèbres 33 à 35 [Fig. 24].

Comme observé chez *T. thynnus*, les nageoires anales de *T. atlanticus* (De Sylva, 1955; Potthoff, 1975) et de *R. kanagurta* (Gnanamuttu, 1966) sont également une image miroir de la nageoire dorsale 2, non seulement au niveau morphologique mais aussi au niveau du positionnement. Ainsi, en nous basant sur nos observations et l'étude de Mabee *et al.* (2002), nous reconnaissons la similitude anatomique entre les nageoires dorsale 2 et anale ainsi que la similitude dans leur développement. Ainsi, nous suggérons la présence du module développemental Dorsal-Anal et le module de position des nageoires Dorsale-Anale.

La similarité anatomique entre les nageoires dorsale 2 et anale n'est pas seulement en termes des éléments endosquelettiques et de leur position, mais aussi des particularités des rayons. La nageoire dorsale 2 et la nageoire anale possèdent des rayons bifurqués au niveau des derniers radiaux proximaux chez plusieurs espèces de Scombroidei (*T. thynnus*, *T. atlanticus* et *R. kanagurta*). Ces derniers rayons bifurqués voient leur nombre de branches augmenter antéropostérieurement (Potthoff, 1975; Gnanamuttu, 1966). On observe la présence de rayons bifurqués au niveau des pinnules dorsales et ventrales. Les pinnules dorsales et ventrales sont une image miroir l'une de l'autre chez *T. thynnus* et chez les Scombroidei décrits tant au niveau morphologique qu'au niveau du positionnement. Il semble donc qu'il y ait une continuité entre les nageoires dorsales 2 et anales et les pinnules dorsales et ventrales, respectivement. Cependant, les pinnules dorsales et ventrales ne sont pas une image miroir de la nageoire dorsale 2 et de l'anale. En effet, les pinnules possèdent toutes des radiaux médians et des rayons bifurqués, contrairement aux nageoires dorsale 2 et anale. De plus, contrairement aux nageoires dorsale 2 et anale qui se développent bidirectionnellement, les pinnules dorsales et ventrales se développent antéropostérieurement. Ainsi, nous suggérons la présence du module développemental Pinnules dorsales-Pinnules ventrales. Les pinnules dorsales et ventrales seraient un nouvel élément qui serait apparu indépendamment des nageoires dorsale 2 et anale, potentiellement une duplication/divergence modulaire.

Buchholtz (2012) observe chez les cétacés que les limites des modules de la colonne vertébrale correspondent aux limites des nageoires. Les modules hypothétiques décrits chez *T. thynnus*, au niveau du squelette axial, semblent concorder avec l'hypothèse de Buchholtz (2012). La limite entre le « module cervical » et le « module pré-hémal » correspond au début de la nageoire dorsale 1. La limite des « modules hémal et hémal-précaudal » correspond au début de la nageoire anale. Cette limite correspondrait également au début de la nageoire dorsale 2. La limite entre les « modules hémal-précaudal et précaudal » correspond au début des pinnules dorsales et ventrales. Enfin, la limite entre les « modules pré-caudal et caudal » correspond au début de la nageoire caudale [Fig. 24].

La limite entre les « modules pré-hémal et hémal » se situe au milieu de la nageoire dorsale 1. Selon Mabee *et al.* (2002), la nageoire dorsale 1, correspondant à un module distinct, est à l'origine une nageoire molle qui se serait dupliquée antérieurement et qui aurait divergée pour donner une nageoire avec des rayons épineux. Chez *T. thynnus*, on ne constate pas de distinction entre une partie épineuse et molle au niveau de la nageoire dorsale 1 puisque la totalité est épineuse. Ainsi, la partie incorporant les rayons mous aurait divergé et serait devenue épineuse au cours de l'évolution. Cependant, s'il a existé une distinction entre les parties épineuse et molle dans le passé évolutif, on peut se demander s'il ne demeurerait pas une trace de cette distinction au niveau modulaire. Ceci semblerait être le cas avec la limite entre les « modules pré-hémal et hémal du squelette axial » qui se situeraient au niveau du milieu de la nageoire dorsale 1 soit potentiellement la zone de distinction entre la partie épineuse et molle de la nageoire dorsale 1 définies par Mabee (2002).

Limites et futures recherches

Notre étude est la première à décrire de manière complète et détaillée la morphologie et le développement du squelette postcrânien du thon rouge d'Atlantique, *Thunnus thynnus*, mais également d'un Scombridae. De même, notre étude semblerait être la première à décrire de manière aussi complète la squelettogenèse de l'ensemble des éléments postcrâniens chez un poisson. Cependant, le développement du squelette postcrânien, décrit pour la condensation, la chondrification et l'ossification, ne prend pas en compte la phase intermédiaire pourtant observée chez nos spécimens de *T. thynnus*. Ceci provient du fait que la phase intermédiaire peut être confondue avec une déminéralisation des éléments du à l'utilisation d'acide dans le protocole de coloration (Dingerkus et Uhler, 1977), biaisant ainsi les observations. Afin de compléter la description du développement squelettique postcrânien de *T. thynnus*, il serait intéressant de réitérer la présente étude avec l'utilisation d'une double coloration sans acide (Walker et Kimmel, 2007) permettant ainsi de considérer la phase intermédiaire. Notre étude est basée sur des spécimens provenant d'aquaculture. Cependant,

même si en comparant avec les données de la littérature sur les Scombroidei, le développement ne semble pas être influencé de façon majeure par les conditions d'élevage, il serait intéressant d'effectuer l'étude sur des spécimens provenant du milieu naturel afin de vérifier si nos résultats sont généralisables à l'espèce.

Nos observations permettent de poser des hypothèses concernant la présence de modules squelettiques chez *T. thynnus*. Cependant, ces hypothèses sont basées uniquement sur les observations morphologiques et développementales et ne font pas l'objet d'analyses tentant de tester la modularité variationnelle. Afin de valider ces hypothèses, il serait intéressant dans une future recherche de se pencher plus attentivement sur l'étude de la modularité au niveau du squelette postcrânien de *T. thynnus*. Durant nos observations, nous avons constaté une présence importante de malformations osseuses chez nos individus. Il a été démontré que la présence de malformations squelettiques est une cause importante de mortalité chez les poissons d'élevage (Noble *et al.*, 2012). Il serait donc pertinent, face à une mortalité massive durant la production de *T. thynnus* d'étudier le type et le pourcentage de malformations présentes au cours du développement. Notre description du développement squelettique réalisée dans notre étude constitue une base importante, essentielle à la compréhension des causes de malformations squelettiques.

Remerciements

Les auteurs remercient l'Institut Espagnol d'Océanographie (IEO) qui nous a fourni les spécimens ainsi que l'entreprise Caladeros del Mediterráneo S.L., appartenant au Groupe Ricardo Fuentes e Hijos, fournisseurs des œufs fécondés. Nous remercions également la Chaire de recherche en Paléontologie et Biologie Évolutive ainsi que le CRSNG (R.C). Merci à T. Grünbaum pour les discussions et les commentaires constructifs.

Références citées

Allis, E. P. (1903). The skull, and the cranial and first spinal muscles and nerves in *Scomber scomber*. *Journal of Morphology* **18**, 45-328.

Arratia, G. (1997). Basal teleosts and teleostean phylogeny. *Palaeo Ichthyologica* **7**, 5-168.

Balon, E. K. (1981). Saltatory processes and altricial to precocial forms in the ontogeny of fishes. *American Zoologist* **21**, 573-596.

Bird, N. C. & Mabee, P. M. (2003). Developmental morphology of the axial skeleton of the zebrafish, *Danio rerio* (Ostariophysi: Cyprinidae). *Developmental Dynamics* **228**, 337-357.

Bolker, J. A. (2000). Modularity in development and why it matters to evo-devo. *American Zoologist* **40**, 770-776.

Buchholtz, E. A. (2007). Modular evolution of the cetacean vertebral column. *Evolution & Development* **9**, 278-289.

Buchholtz, E. A. (2012). Flexibility and constraint: patterning the axial skeleton in mammals. In *From Clone to Bone: The Synergy of Morphological and Molecular Tools in Palaeobiology* (Asher, R. J. & Müller, J., eds.), pp. 230-256. New York: Cambridge University Press.

Capecchi, M. R. (1997). Hox genes and mammalian development. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* **62**, 273-281.

Cloutier, R. (2010). The fossil record of fish ontogenies: Insights into developmental patterns and processes. *Seminars in cell & developmental biology* **21**, 400-413.

Cloutier, R., Caron, A., Grünbaum, T. & Le François, N. R. (2010). Effect of water velocity on the timing of skeletogenesis in the Arctic Charr, *Salvelinus alpinus* (Salmoniformes: Teleostei): An empirical case of developmental plasticity. *International Journal of Zoology* **2010**, 1-15.

Cloutier, R., Béchar, I., Charest, F. & Matton, O. (2009). La contribution des poissons fossiles du parc national de Miguasha à la biologie évolutive du développement. *Le Naturaliste Canadien* **133**, 84-95.

Collette, B. B. & Chao, L. N. (1975). Systematics and morphology of Bonitos (*Sarda*) and their relatives (Scombridae, Sardini). *Fishery Bulletin* **73**, 516-625.

Collette, B. B. & Nauen, C. E. (1983). FAO species catalogue. Scombrids of the world. An annotated and illustrated catalogue of tunas, mackerels, bonitos and related species known to date. *FAO Fisheries Synopsis* **2**, 1-137.

- Collette, B. B., Potthoff, T., Richard, W. J., Uyanagi, S., Russo, J. L. & Nishikawa, Y. (1984). Scombroidei: development and relationships. In *Ontogeny and Systematics of Fishes* (Moser, H. G., Richards, W. J., Cohen, D. M., Fahay, M. P., Kendall, A. W. & Richardson, S. L., eds.), pp. 591–620. Lawrence: ASIH/Allen Press.
- Conrad, G. M. & Roman, E. (1938). The osteology and relationships of the wahoo (*Acanthocybium solandri*), a scombroid fish. *American Museum Novitates* **1000**, 1-32.
- Cubbage, C. C. & Mabee, P. M. (1996). Development of the cranium and paired fins in the zebrafish *Danio rerio* (Ostariophysi, Cyprinidae). *Journal of Morphology* **229**, 121-160.
- de la Gándara, F. (2012a). The challenge of Bluefin tuna domestication. The SELFDOTT project. El reto de domesticar al atún rojo. El proyecto SELFDOTT. En ligne. Avril 2012, p. 1-59. <<http://hdl.handle.net/10508/563>>. Consulté le 2 Octobre 2012.
- de la Gándara, F. (2012b). SELFDOTT REPORT 2010-2011. En ligne, Juin 2013, p. 1-488. <<http://hdl.handle.net/10508/1118>>. Consulté le 17 juillet 2014.
- de la Gándara, F., Mylonas, C. C., Coves, D., Bridges, C. R., Belmonte Rios, A., Vassallo-Agius, R., Rosenfeld, H., Medina, A., Demetrio, G. & Falcon, J. (2009). The challenge of domestication of bluefin tuna *Thunnus thynnus*: highlights of the SELFDOTT project from 2008-2009. In *Sustainable aquaculture of the bluefin and yellowfin tuna: closing the life cycle for commercial production, 2nd Global COE Program Symposium of Kinki University*. Adelaide, Australia. En ligne. Décembre 2009, p. 70-72. <hdl:10670/1.wk9mjd>. Consulté le 2 Octobre 2012.
- de la Gándara, F., Mylonas, C. C., Coves, D., Ortega, A., Bridges, C. R., Belmonte Rios, A., Vassallo-Agius, R., Papandroulakis, N., Rosenfeld, H. & Tandler, A. (2010). Seedling production of Atlantic bluefin tuna (ABFT) *Thunnus thynnus*. The SELFDOTT project. In *Joint International symposium of Kinki University and Setouchi town on the 40th anniversary of Pacific bluefin tuna aquaculture, Towards the sustainable aquaculture of bluefin tuna*. Amami, Japan. En ligne. Octobre 2010, p. 45-52. <<http://archimer.ifremer.fr/doc/00029/14015/11205.pdf>>. Consulté le 2 Octobre 2012.
- de Sylva, D. P. (1955). The osteology and phylogenetic relationships of the blackfin tuna, *Thunnus atlanticus* (Lesson). *Bulletin of Marine Science* **5**, 1-41.
- Devaraj, M. (1975). Osteology and relationships of the Spanish mackerels and seerfishes of the tribe Scomberomorini. *Indian Journal of Fisheries* **22**, 1-67.
- Dingerkus, G. & Uhler, L. D. (1977). Enzyme clearing of alcian blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. *Biotechnic & Histochemistry* **52**, 229-232.
- Fierstine, H. L. & Walters, V. (1968). Studies in locomotion and anatomy of scombroid fishes. *Biological Sciences* **6**, 1-31.

- Fischer-Rousseau, L., Cloutier, R. & Zelditch, M. L. (2009). Morphological integration and developmental progress during fish ontogeny in two contrasting habitats. *Evolution & Development* **11**, 740-753.
- Fromentin, J. M. (2003). The East Atlantic and Mediterranean bluefin tuna stock management: uncertainties and alternatives. *Scientia Marina* **67**, 51-62.
- Fuiman, L. A., Poling, K. R. & Higgs, D. M. (1998). Quantifying developmental progress for comparative studies of larval fishes. *Copeia* **1998**, 602-611.
- Gavaia, P. J., Dinis, M. T. & Cancela, M. (2002). Osteological development and abnormalities of the vertebral column and caudal skeleton in larval and juvenile stages of hatchery-reared Senegal sole (*Solea senegalensis*). *Aquaculture* **211**, 305-323.
- Gibbs, R. H., & Collette, B. B. (1967). Comparative anatomy and systematics of the tunas, genus *Thunnus*. *United States Fish and Wildlife Service. Fishery Bulletin* **66**, 65-130.
- Gnanamuttu, J. (1966). Osteology of the Indian mackerel, *Rastrelliger kanagurta* (Cuvier). *Indian Journal of Fisheries* **13**, 1-26.
- Godsil, H. C. (1954). A descriptive study of certain tuna-like fishes. *State of California Department of Fish and Game Marine Fisheries Branch. Fish Bulletin*, 1-185.
- Godsil, H. & Holmberg, E. K. (1950). A comparison of the Bluefin tunas, genus *Thunnus* from New England, Australia and California. *Scripps Institution of Oceanography Library. Fish Bulletin* **77**, pp. 1-55.
- Grandel, H. & Schulte-Merker, S. (1998). The development of the paired fins in the Zebrafish (*Danio rerio*). *Mechanisms of Development* **79**, 99-120.
- Grünbaum, T., Cloutier, R. & Vincent, B. (2012). Dynamic skeletogenesis in fishes: Insight of exercise training on developmental plasticity. *Developmental Dynamics* **241**, 1507-1524.
- Hall, B. K. (2005). *Bones and Cartilage: Developmental and Evolutionary Skeletal Biology*. San Diego, California: Elsevier Academic Press.
- Hattour, A. (2000). Contribution à l'étude des poissons pélagiques des eaux tunisiennes. Thèse de Doctorat. In *Faculté des sciences de Tunis*, pp. 9-58. Tunisie: Université d'El Manar II.
- Hoar, W. & Randall, D. (1978). *Fish Physiology: Locomotion*. New York Academic Press.
- ICCAT (2014). Rapport ICCAT 2014-2015 (I). En ligne. 2014, p. 87-120. <https://www.iccat.int/Documents/SCRS/ExecSum/BFT_FR.pdf>. Consulté le 29 Novembre 2014.

- Jones, S. & Silas, E. (1961). On fishes of the subfamily Scomberomorinae (family Scombridae) from Indian waters. *Indian Journal of Fisheries* **8**, 189-206.
- Kendall, A. W. (1984). Early life history stages of fishes and their characters. In *Ontogeny and Systematics of Fishes* (Moser, H. G., Richards, W. J., Cohen, D. M., Fahay, M. P., Kendall, A. W. & Richardson, S. L., eds.), pp. 11-22. Lawrence: ASIH/Allen Press.
- Kishinouye, K. (1923). Contributions to comparative study of the so-called scombroid fishes. *Journal of the College of Agriculture. Imperial University of Tokyo* **8**, 293-475.
- Kohno, H. & Taki, Y. (1983). Comments on the development of fin-supports in fishes. *Japanese Journal of Ichthyology* **30**, 284-290.
- Kohno, H., Shimizu, M. & Nose, Y. (1984). Morphological aspects of the development of swimming and feeding functions in larval *Scomber japonicus*. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries* **50**, 1125-1137.
- Kramer, D. (1960). Development of eggs and larvae of Pacific mackerel and distribution and abundance of larvae. *Fisheries* **1**, 393-438.
- Lauder, G. V. & Drucker, E. G. (2004). Morphology and experimental hydrodynamics of fish fin control surfaces. *Oceanic Engineering* **29**, 556-571.
- Lauder, G. V. & Liem, K. F. (1983). The evolution and interrelationships of the actinopterygian fishes. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* **150**, 95-197.
- Leccia, F. M. (1958). The comparative osteology of the scombroid fishes of the genus *Scomberomorus* from Florida. *Bulletin of Marine Science* **8**, 299-341.
- Liem, K. F., Walker, W. F., Bemis, W. E. & Grande, L. (2001). *Functional Anatomy of the Vertebrates: An Evolutionary Perspective*. Orlando: Harcourt College Publishers.
- Mabee, P. M., Crotwell, P. L., Bird, N. C. & Burke, A. C. (2002). Evolution of median fin modules in the axial skeleton of fishes. *Journal of Experimental Zoology (Molecular Evolution Development)* **294**, 77-90.
- Monod, T. (1968). *Le complexe urophore des poissons téléostéens*. Dakar, Afrique noire: IFAN.
- Matsumoto, W. M. (1960). Notes on the Hawaiian frigate mackerel of the genus *Auxis*. *Pacific Science* **14**, 173-177.
- Mylonas, C. C., de la Gándara, F., Corriero, A. & Ríos, A. B. (2010). Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) farming and fattening in the Mediterranean Sea. *Reviews in Fisheries Science* **18**, 266-280.

Noble, C., Jones, H. A. C., Damsgård, B., Flood, M. J., Midling, K. Ø., Roque, A., Sæther, B.-S. & Cottee, S. Y. (2012). Injuries and deformities in fish: their potential impacts upon aquacultural production and welfare. *Fish Physiology and Biochemistry* **38**, 61-83.

Ortega, A., Seoka, M., Belmonte, A., Prieto, J. R., Viguri, J. & de la Gándara, F. (2011). Cultivo larvario de atún rojo (*Thunnus thynnus*) en el Centro Oceanográfico de Murcia (IEO). In *XIII Congreso Nacional de Acuicultura*, p. 2. Castelldefels: la Fundación Observatorio Español de Acuicultura.

Polly, P. D., Head, J. J. & Cohn, M. J. (2001). Testing modularity and dissociation: the evolution of regional proportions in snakes. In *Beyond Heterochrony: The Evolution of Development* (Zelditch, M. L., ed.), pp. 305-335. New York: Wiley-Liss, Inc.

Potthoff, T. (1974). Osteological development and variation in young tunas, genus *Thunnus* (Pisces, Scombridae), from the Atlantic Ocean. *Fishery Bulletin* **72**, 563-588.

Potthoff, T. (1975). Development and structure of the caudal complex, the vertebral column, and the pterygiophores in the blackfin tuna (*Thunnus atlanticus*, Pisces, Scombridae). *Bulletin of Marine Science* **25**, 205-231.

Potthoff, T. (1984). Clearing and staining techniques. In *Ontogeny and Systematics of Fishes* (Moser, H. G., Richards, W. J., Cohen, D. M., Fahay, M. P., Kendall, A. W. & Richardson, S. L., eds.), pp. 35-37. Lawrence: ASIH/Allen Press.

Potthoff, T. & Kelley, S. (1982). Development of the vertebral column, fins and fin supports, branchiostegal rays, and squamation in the swordfish, *Xiphias gladius*. *Fishery Bulletin* **80**, 161-186.

Potthoff, T. & Richards, W. J. (1970). Juvenile bluefin tuna, *Thunnus thynnus* (Linnaeus), and other scombrids taken by terns in the Dry Tortugas, Florida. *Bulletin of Marine Science* **20**, 389-413.

Potthoff, T., Kelley, S. & Javech, J. C. (1986). Cartilage and bone development in scombroid fishes. *Fishery Bulletin* **84**, 647-678.

Potthoff, T., Richards, W. J. & Ueyanagi, S. (1980). Development of *Scombrobrax heterolepis* (Pisces, Scombrobracidae) and comments on familial relationships. *Bulletin of Marine Science* **30**, 329-357.

Raff, R. A. (1996). *The Shape of Life: Genes, Development, and the Evolution of Animal Form*. Chicago: University of Chicago Press.

Raff, R. A. & Sly, B. J. (2000). Modularity and dissociation in the evolution of gene expression territories in development. *Evolution & Development* **2**, 102-113.

- Rivas, L. R. (1954). A preliminary report on the spawning of the western North Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) in the Straits of Florida. *Bulletin of Marine Science* **4**, 302-322.
- Romeo, J. & Mansueti, A. J. (1962). Little tuna, *Euthynnus alletteratus*, in Northern Chesapeake Bay, Maryland, with an illustration of its skeleton. *Chesapeake Science* **3**, 257-263.
- Sallan, L. C. (2012). Tetrapod-like axial regionalization in an early ray-finned fish. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **279**, 3264-3271.
- Sawada, Y., Okada, T., Miyashita, S., Murata, O. & Kumai, H. (2005). Completion of the Pacific bluefin tuna *Thunnus orientalis* (Temminck et Schlegel) life cycle. *Aquaculture Research* **36**, 413-421.
- Schaefer, M. B. & Marr, J. C. (1948). Juvenile *Euthynnus lineatus* and *Auxis thazard* from the Pacific Ocean of Central America. *Pacific Science* **2**, 262-271.
- Standen, E. & Lauder, G. (2005). Dorsal and anal fin function in bluegill sunfish *Lepomis macrochirus*: three-dimensional kinematics during propulsion and maneuvering. *Journal of Experimental Biology* **208**, 2753-2763.
- Starks, E. C. (1910). The osteology and mutual relationships of the fishes belonging to the family Scombroidae. *Journal of Morphology* **21**, 77-99.
- Starks, E. C. (1911). *Osteology of certain Scombroid fishes. The Osteological Characters of the Scombroid fishes of the Families Gempylidae, Lepidopidae, and Trichiuridae*. California: Stanford University.
- Taning, Å. V. (1952). Experimental study of meristic characters in fishes. *Biological Reviews* **27**, 169-193.
- Urho, L. (2002). Characters of larvae-what are they? *Folia Zoologica* **51**, 161-186.
- Valo, M. (2014). Les quotas de pêche de thon rouge en Méditerranée relevés pour trois ans. In *Le Monde*, En ligne. 11 Novembre. <<http://www.lemonde.fr/planete/article/2014/2011/2017/les-quotas-de-peche-de-thon-rouge-en-mediter> http://www.lemonde.fr/planete/article/2014/11/17/les-quotas-de-peche-de-thon-rouge-en-mediterranee-relevés-pour-trois-ans_4524841_3244.html>. Consulté le 29 novembre 2014.
- Walker, M. & Kimmel, C. (2007). A two-color acid-free cartilage and bone stain for zebrafish larvae. *Biotechnic & Histochemistry* **82**, 23-28.
- Ward, A. B. & Brainerd, E. L. (2007). Evolution of axial patterning in elongate fishes. *Biological Journal of the Linnean Society* **90**, 97-116.

20 minutes (2014). Thon rouge: nouvelle bataille pour maintenir les quotas de pêche. In *20 minutes*. En ligne. 19 Novembre. <<http://www.20minutes.fr/planete/1045704-20121119-thon-rouge-quotas-peche-augmentes-2013-2014>>. Consulté le 29 Novembre 2014.

CHAPITRE 2. CONCLUSION

Nous avons décrit la morphologie complète du squelette postcrânien du thon rouge d'Atlantique. La comparaison entre la morphologie de *T. thynnus* et d'autres espèces de Scombroidei, décrites dans la littérature, nous montre majoritairement une similarité. Cependant, l'utilisation d'un grand nombre de spécimens d'âges différents, dans le cadre de notre étude, comparativement, aux études réalisées sur la morphologie d'autres espèces de Scombroidei, qui se basent uniquement sur le phénotype adulte, permet de mettre en évidence des éléments jamais observés chez les Scombroidei. Nous avons ainsi observé un os tubulaire au niveau la ceinture pectorale, un radial au niveau de la nageoire pelvienne et un sixième hypural au niveau de la nageoire caudale.

Nous avons aussi contribué à clarifier la présence de rayons et d'épines au niveau des nageoires, qui est un problème académique important (De Sylva, 1955). C'est pourquoi la majorité des études parlent uniquement de rayons concernant les nageoires dorsale 2 et anale. Notre étude permet donc de répondre à ce problème en confirmant la présence de rayons épineux au niveau antérieur des nageoires dorsale 2 (1 rayon épineux sur le premier radial proximal) et anale (2 rayons épineux et 1 rayon mou sur le premier proximal) non seulement chez *T. thynnus*, mais également chez les espèces de Scombroidei en général. La continuité entre les nageoires dorsales 1 et 2 et les pinnules dorsales ainsi qu'entre la nageoire anale et les pinnules ventrales rend difficile la délimitation exacte des systèmes squelettiques chez *T. thynnus* et d'autres espèces de Scombroidei. Notre étude contribue à définir les limites exactes entre ces systèmes. Ainsi, notre étude participe à l'amélioration des connaissances concernant les homologues des éléments squelettiques chez *T. thynnus* spécifiquement mais également chez les espèces de Scombroidei de façon générale.

Nous avons permis de clarifier certains critères d'identification spécifiques tels que le nombre de rayons des nageoires, le nombre de vertèbres ainsi que la position du premier arc hémal et de la première parapophyse et épine hémale (Rivas, 1954; Gibbs et Collette, Matsumoto, 1960; Jones et Silas, 1961; 1967; Leccia, 1968; Potthoff, 1970 et 1974; Collette *et al.*, 1975; Devaraj, 1975; Collette et Nauen, 1983 et Hattour, 2000). Concernant les rayons, nous avons observé 14 rayons (1 épineux et 13 mous) pour la nageoire dorsale 2; 14 rayons épineux pour la nageoire dorsale 1, 13 rayons pour la nageoire anale (2 rayons épineux et 11 rayons mous), ainsi que la présence de 8 pinnules dorsales et 7 ventrales, comme critères d'identification de *T. thynnus*. Nous avons aussi constaté la présence de 39 vertèbres et observé la première parapophyse au niveau de la vertèbre 7, le premier arc hémal au niveau de la vertèbre 10 et la première épine hémale sur la vertèbre 13. Nous avons apporté un nouveau critère d'identification potentiel de *T. thynnus* soit la présence d'épipleuraux sur les centra 1 à 32.

Le caractère novateur de notre étude est le fait que celle-ci est la première à décrire la morphologie complète du squelette postcrânien de *T. thynnus*, mais aussi la description morphologique la plus complète chez un Scombroidei.

Le deuxième objectif de cette étude était de décrire le développement squelettique postcrânien de *T. thynnus*. La description de ce développement squelettique met en évidence un seuil critique de formation des éléments entre 4,78 et 8,84 mm LS durant la chondrification et deux seuils critiques entre 5,51 et 23,01 mm LS et 65,14 et 74,35 mm LS durant l'ossification. L'identification de ces seuils critiques joue un rôle important en aquaculture. En effet, ces sauts dans le développement sont souvent associés à des changements majeurs physiologiques et écologiques (Balon, 1981; Kovác, 2002). Durant cette période, les individus sont plus facilement sujets à des problèmes de développement tels que des malformations squelettiques, qui peuvent être létales (Noble *et al.*, 2012). Ainsi, c'est durant ces périodes que les éleveurs doivent être attentifs afin de minimiser tout évènement pouvant entraîner l'apparition de problèmes squelettiques (e.g., variation ou

changement drastique des conditions environnementales, transport des individus) afin de diminuer le taux de mortalité des spécimens.

Notre étude permet également de décrire l'ordre d'apparition des systèmes squelettiques chez *T. thynnus* qui ne correspond ni à la tendance générale ni à aucune espèce de Scombroidei observée dans la littérature.

De manière plus détaillée, nos observations ont permis d'obtenir l'ordre de formation des éléments ainsi que les centres et les directions du développement squelettique postcrânien du thon rouge d'Atlantique durant les périodes de condensation mésenchymateuse, la chondrification et d'ossification. Malgré la croissance rapide de *T. thynnus*, nous avons pu observer la période de condensation mésenchymateuse d'une quantité importante d'éléments, nous permettant de déterminer des centres et des directions de développement majoritairement similaires à ceux pour la chondrification, ce qui n'a jamais été fait auparavant dans l'étude du développement squelettique chez un poisson.

Concernant les directions de développement observées chez *T. thynnus* durant la chondrification et l'ossification, celles-ci sont majoritairement similaires à la tendance générale observée chez les autres espèces de Scombroidei. Ainsi, nous retrouvons majoritairement une chondrification bidirectionnelle des éléments du système axial, de la nageoire dorsale 2 et de la nageoire anale et unidirectionnelle pour les éléments de la nageoire dorsale 1, des pinnules dorsales et ventrales (unidirectionnelle antéropostérieure) et les éléments de la nageoire caudale (unidirectionnelle antéro-postérieure et postéro-antérieure). L'ossification est majoritairement unidirectionnelle pour les éléments du système axial, de la nageoire dorsale 1, des pinnules dorsales et ventrales (unidirectionnelle antéropostérieure) et de la nageoire caudale (unidirectionnelle antéropostérieure et postéro-antérieure) et majoritairement bidirectionnelle pour les éléments des nageoires dorsale 2 et anale.

Concernant les centres de développement, nous retrouvons un nombre important de centres de développement en commun entre *T. thynnus* et plusieurs espèces de Scombroidei. Cependant, notre étude, plus précise et détaillée que celles réalisées sur les Scombroidei, nous fournit de nouvelles informations jamais observées. Tout d'abord, nous avons constaté des différences dans les centres de développement ainsi que de nouveaux centres,

particulièrement au niveau des éléments du squelette axial. Ces nouveaux centres de développement ont mis en évidence des différences dans les directions de développement, particulièrement pour les arcs neuraux qui s'ossifient de manière unidirectionnelle et bidirectionnelle. Ensuite, nous avons pu déterminer les centres et les directions de développement des radiaux proximaux, distaux, médians (pour les pinnules) et des ailettes proximales et distales (pour la nageoire dorsale 1) contrairement aux études précédentes qui parlent globalement de ptérygiophores. Ceci nous a permis de constater des particularités comme l'ossification bidirectionnelle des ailettes proximales et distales de la nageoire dorsale 1 contrairement aux autres éléments qui composent cette nageoire. Ces ailettes sont les seules avec les rayons épineux à ne pas passer par une période de chondrification. De même, les radiaux médians des pinnules dorsales et ventrales s'ossifient bidirectionnellement contrairement aux autres éléments composant les pinnules.

Nos résultats sur la squelettogenèse contribuent à clarifier l'homologie de certaines structures anatomiques. Nous avons observé la présence de trois éléments cartilagineux formant le radial proximal 1 de la nageoire anale contrairement à deux éléments observés par les auteurs précédents. La présence de trois éléments cartilagineux est pertinente face à la présence de trois rayons au niveau du radial proximal 1 qui seraient logiquement associés à chacun de ces éléments. Nous avons également observé la présence d'amas cartilagineux entre l'épural 1 et la notochorde qui sembleraient correspondre à un troisième épural. Un épural 3 n'a pourtant jamais été observé chez les Scombridae. Cependant, la présence d'un troisième épural chez d'autres espèces de Scombroidei en dehors des Scombridae a été observée et semblerait confirmer notre observation quant à la présence d'un épural supplémentaire durant l'ontogénie de *T. thynnus* qui serait alors caractéristique de l'espèce.

La description détaillée de la chondrification et de l'ossification du squelette axial, nous permet de constater une particularité développementale des épines neurales et hémiales. Les épines neurales 1 et 2 ne présentent pas de phase de chondrification, ce qui n'a jamais été observé chez une autre espèce de Scombroidei. De même, nous constatons une ossification particulière des épines neurales et hémiales observée uniquement par le passé chez *Thunnus atlanticus* et qui serait donc potentiellement caractéristique du genre *Thunnus*.

Notre étude montre une relation positive entre la fusion des éléments de la nageoire caudale et la flexion de la notochorde qui correspond à la mise en place de la nage thunniforme et du mode alimentaire piscivore (de la Gándara, communication personnelle). Ainsi, notre étude vient confirmer l'importance de la fusion des éléments, en un complexe caudale solide, dans la locomotion de l'animal. L'initiation de la fusion et de la flexion de la notochorde correspond au début du premier seuil critique mis en évidence durant l'ossification. Enfin, les études effectuées sur la définition des stades larvaires et juvéniles chez les poissons se basent sur des critères dont la flexion de la notochorde et la squamation (Kendall, 1984). Le stade juvénile est caractérisé par le début de la squamation et à ce stade la phase de post-flexion est nettement terminée (Kendall, 1984). Cependant, lorsque nos individus deviennent des juvéniles, c'est-à-dire à l'apparition de la squamation, la phase de post-flexion est à peine entamée. Ainsi, nos observations viennent remettre en cause les critères d'identification des stades de développement.

Le caractère novateur de notre étude réside dans le fait que celle-ci est la première à décrire non seulement la squelettogenèse du squelette postcrânien de *T. thynnus* mais constitue aussi la description du développement squelettique postcrânien la plus complète chez un Scombroidei. Notre étude présente également un grand intérêt dans le sens où celle-ci semble être l'étude la plus complète et détaillée du développement squelettique chez un poisson. Ainsi, notre étude permet d'apporter de nouvelles connaissances sur le thon rouge d'Atlantique mais participe également à l'enrichissement des connaissances sur les Scombroidei tant au niveau morphologique que développementale et de compléter les informations concernant le développement squelettique postcrânien chez les poissons.

L'utilisation d'un protocole de coloration avec acide (Potthoff, 1984) provoque, chez plusieurs de nos spécimens, une déminéralisation caractérisée par la présence d'un élément avec une texture osseuse translucide, caractéristique également de la phase intermédiaire entre la chondrification et l'ossification. Afin d'éviter les biais d'observation, la phase intermédiaire n'a donc pas été décrite dans la présente étude. Il serait alors intéressant de réitérer l'étude en utilisant un protocole de coloration sans acide (Walker et Kimmel, 2007). Une seconde limite se pose dans notre étude quant à l'utilisation d'individus provenant

d'aquaculture. Il serait intéressant d'effectuer l'étude sur des spécimens provenant du milieu naturel afin de vérifier si nos résultats sont généralisables à l'espèce.

La description morphologique et développementale du squelette postcrânien semble montrer la présence de modules anatomiques et développementaux. Les nageoires dorsale 2 et anale possèdent une morphologie et un développement majoritairement similaire. Ce constat est fait également pour les pinnules dorsales et ventrales. Nous suggérons la présence du module développemental Dorsal-Anal et le module de position des nageoires dorsale-anale. Nous suggérons également la présence du module développemental Pinnules dorsale-Pinnules ventrales et le module de position des pinnules dorsales-ventrales. Les pinnules dorsales et ventrales seraient un nouvel élément qui serait apparu indépendamment des nageoires dorsale 2 et anale, potentiellement une duplication modulaire.

De même, les observations morphologiques nous permettent de poser des hypothèses concernant la présence de modules anatomiques au niveau du squelette axial. Ainsi, on observerait (1) le module cervical (V1-2), (2) le module pré-hémal (V3-9), (3) le module hémal (V10-18), (4) le module hémal-précaudal (V19-24), (5) le module précaudal (V25-35) et (6) le module caudal (préural 4-2 et urostyle). Cependant, ces hypothèses sont basées uniquement sur les observations morphologiques et développementales. Afin de tester ces hypothèses, il serait intéressant dans une future recherche de valider la modularité en incluant des analyses statistiques. Enfin, de nombreuses études sur le squelette de poissons d'élevage ont observé la présence importante de malformations squelettiques, cause de mortalité des individus (Noble *et al.*, 2012). Il serait donc pertinent, face à la mortalité massive des individus de *T. thynnus* durant la production, d'effectuer une telle étude. Notre étude apporte de nouvelles connaissances tant au niveau morphologique que développemental et constitue une base importante à la compréhension des causes de malformations squelettiques chez une espèce commercialement importante, le thon rouge d'Atlantique.

Istiophoridae	<i>I. greyi</i> ⁶	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	++	++
	<i>T. audax</i> ⁶	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	++	++
Xiphiidae	<i>X. gladius</i> ^{1,6,22}	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	++	++

-, très peu détaillé; +, détaillé; ++, bien détaillé.

X, pas d'informations.

(1) Allis, 1903; (2) Stark, 1910; (3) Conrad et Roman, 1938; (4) Schaefer et Marr, 1948; (5) Godsil et Holmberg, 1950; (6) Godsil, 1954; (7) Rivas, 1954; (8) de Sylva, 1955; (9) Leccia, 1958; (10) Jones et Silas, 1960; (11) Kramer, 1960; (12) Matsumoto, 1960; (13) Romeo et Mansueti, 1962; (14) Gnanamuttu, 1966; (15) Gibbs et Collette, 1967; (16) Fiersine *et al.*, 1968; (17) Potthoff et Richards, 1970; (18) Collette et Chao, 1975; (19) Potthoff, 1975; (20) Devaraj, 1975; (21) Potthoff *et al.*, 1980; (22) Potthoff et Kelley, 1982; (23) Collette et Nauen, 1983; (24)

Tableau 2. Ordre d'apparition des systèmes squelettiques postcrâniens chez les Scombroidei.

Systèmes squelettiques postcrâniens												
Famille	Tribu	Pectoral	Axial	Dorsal 1	Caudal	Pelvien	Dorsal 2	Pinnules dorsales	Anal	Pinnules ventrales		
Scombrabrachidae ^{3,5}		1	2	4	3	X	5	X	6	X		
Gempylidae ⁵		X	1	2	3	X	4	5	4	5		
Trichiuridae ⁵		X	1	2	X	X	3	5	4	6		
Scombridae	Scombrini ^{1,5}	1	3	6	2	7	4	7	5	7		
	Scomberomorini ⁵	X	1	3	2	X	4	5	4	5		
	Sardini ⁵	X	1	3	2	X	4	5	4	5		
	Thunnini ^{2,5}	X	1	3	2	X	4	5	6	7		
Istiophoridae ⁵		X	1	3	2	X	4	6	5	6		
Xiphiidae ^{4,5}		1	2	5	4	X	3	6	3	6		
<i>Thynnus thynnus</i>		1	2	3	4	5	6	7	8	9		

1-7, ordre relatif de formation.

X, pas d'informations.

Les données pour *T. thynnus* se basent sur notre étude.

(1) Konho *et al.*, 1984; (2) Potthoff, 1975; (3) Potthoff *et al.*, 1980; (4) Potthoff et Kelley, 1982; (5) Potthoff *et al.*, 1986.

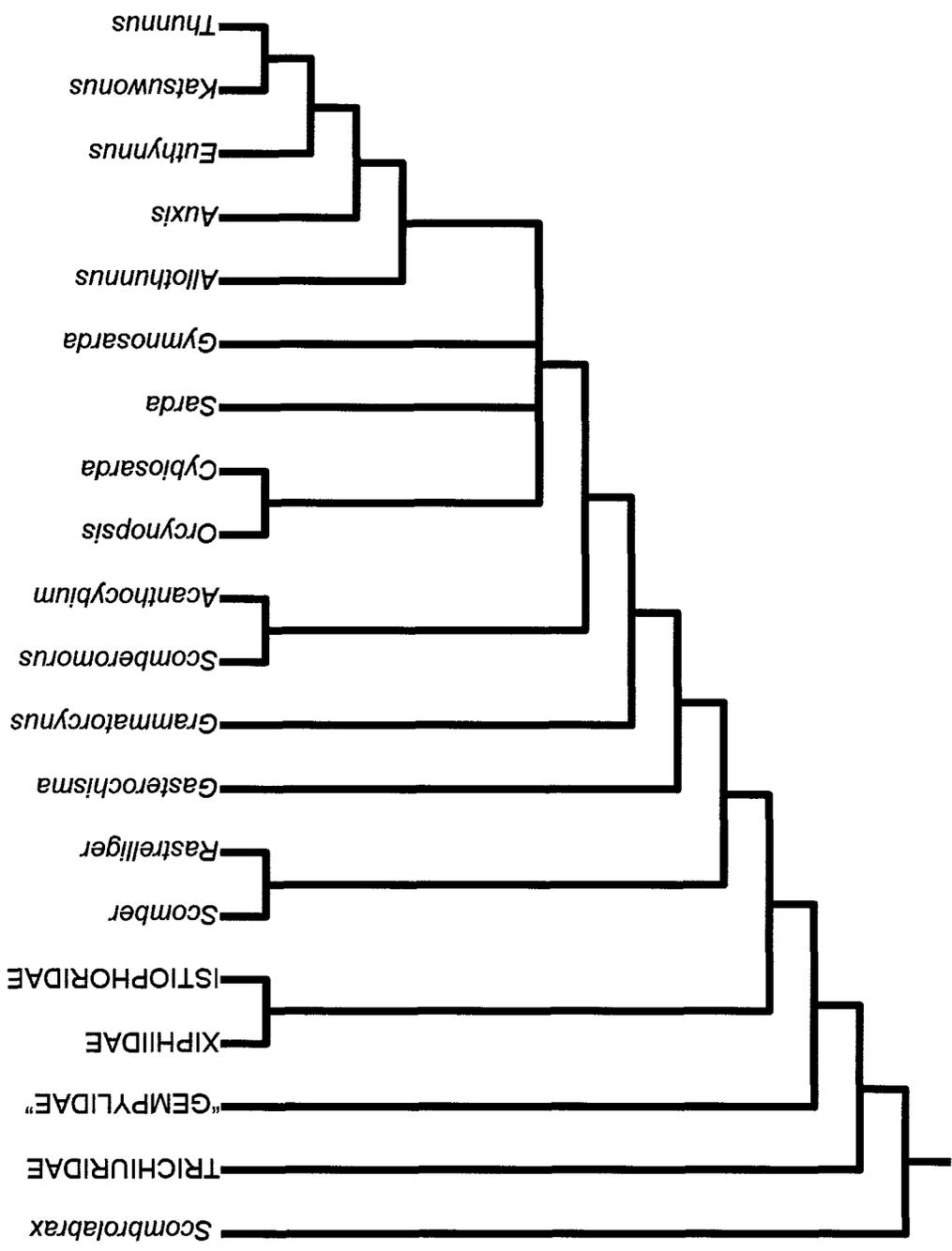


Fig. 1. Phylogénie des Scombroidei. Relations phylogénétiques tirées de Collette *et al.* (1984).

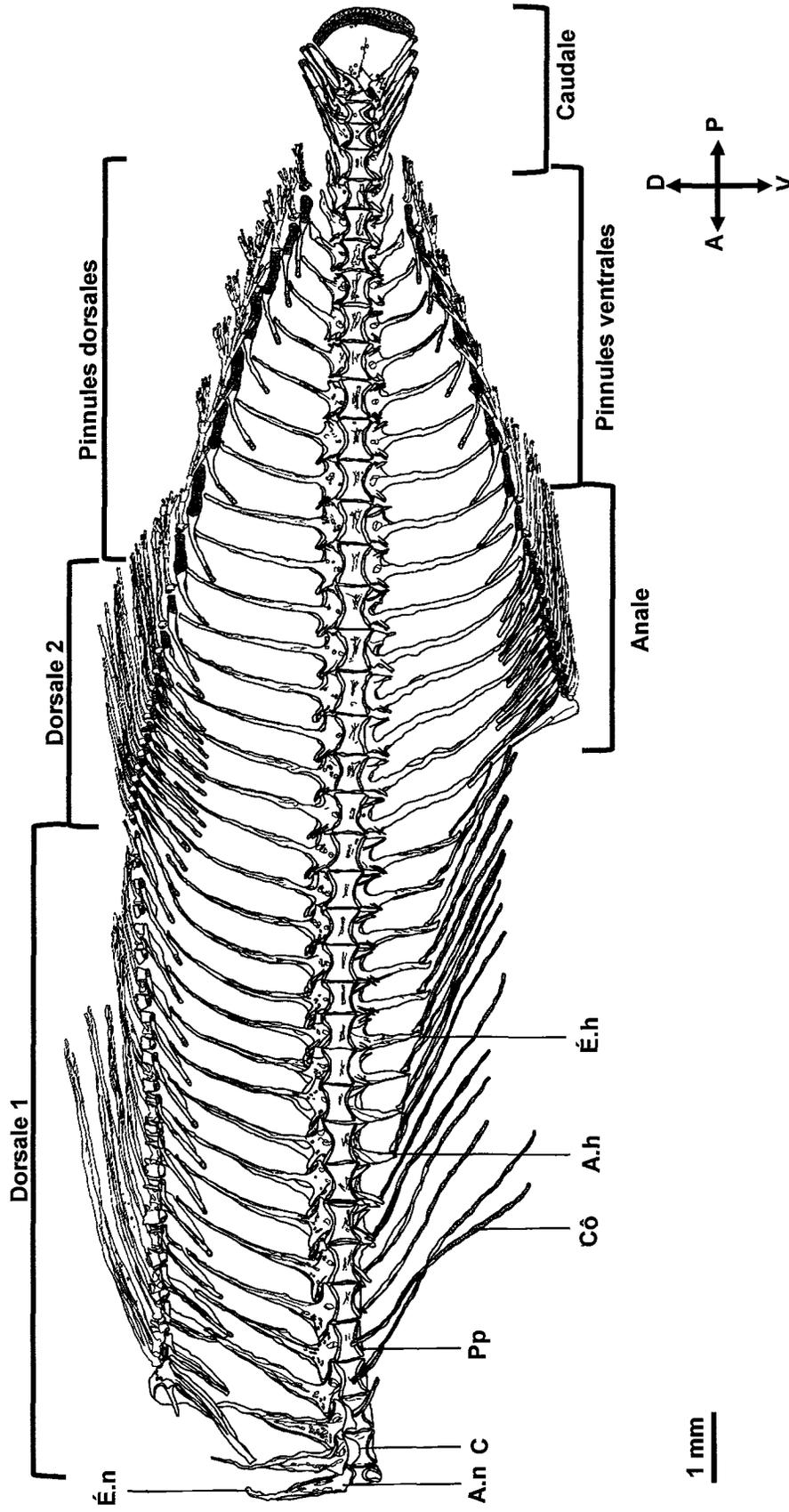
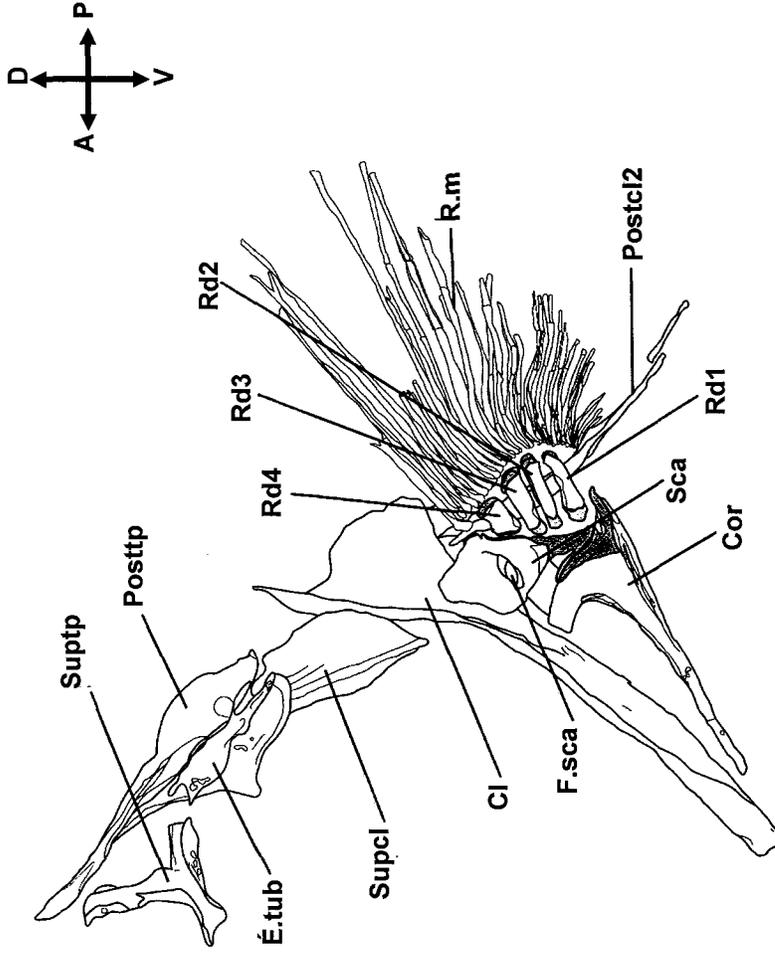


Fig. 2. Squelette postcrânien de *Thunnus thynnus* à 28 jpe. Le blanc correspond à de l'os. Le gris correspond à du cartilage. Les nageoires et ceintures pectorales et pelviennes ainsi que les rayons caudaux sont omis. A.h, arc hémal; A.n, arc neural; C, centra; Côté, côte; É.n, épine neurale; É.h, épine hémale; Pp, parapophyse..



1 mm

Fig. 3. Nageoires et ceinture pectorales de *Thunnus thynnus* (28 jpe) en vue latérale gauche. Le postcleithrum 1 n'est pas présent à ce stade. Le blanc correspond à de l'os. Le gris correspond à du cartilage. Cl, cleithrum; Cor, coracoïde; É.tub, élément osseux tubulaire; F.sca, foramen scapulaire; Postcl2, postcleithrum 2; Posttp, posttemporal; Rd 1-4, radial 1 à 4; R.m, rayon mou; Sca, scapula et radial 5 fusionnés; Supcl, supracleithrum; Suptp, supratemporal.

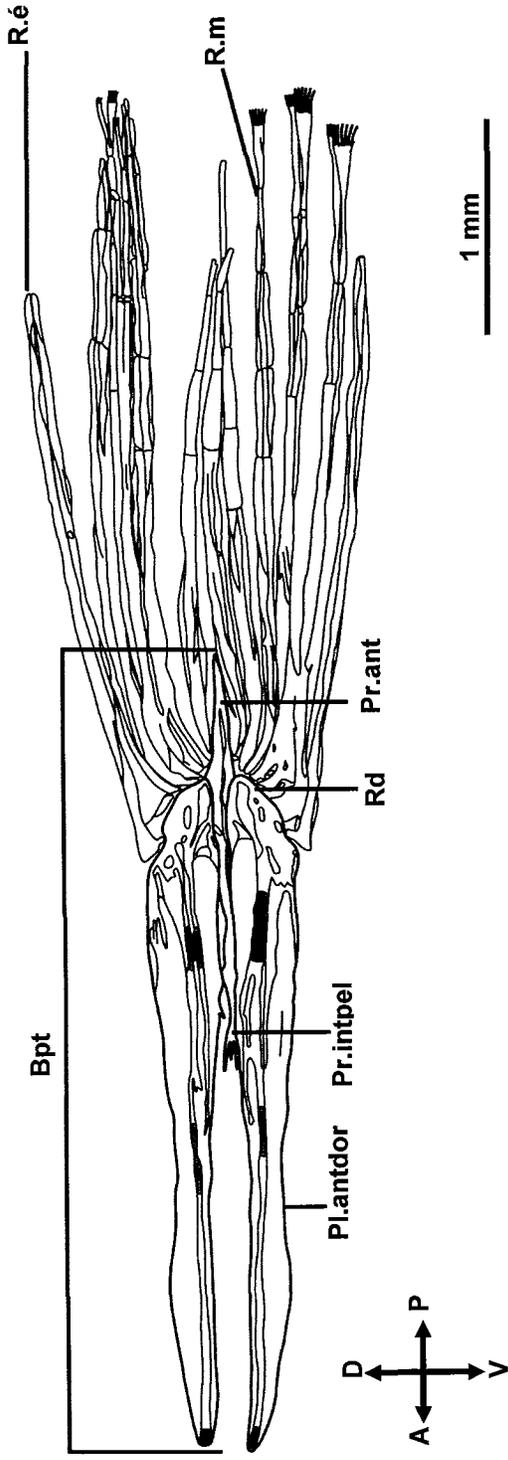


Fig. 4. Nageoires et ceinture pelviennes de *Thunnus thynnus* (28 jpe) en vue dorsale. Le blanc correspond à de l'os. Le gris correspond à du cartilage. Bpt, basiptyrgium; Pl.antdor, plaque antérodorsale; Pr.ant, processus antérieur; Pr.intpel, processus interpelvien; Rd, Radial; R.é, R.é; R.m, R.m

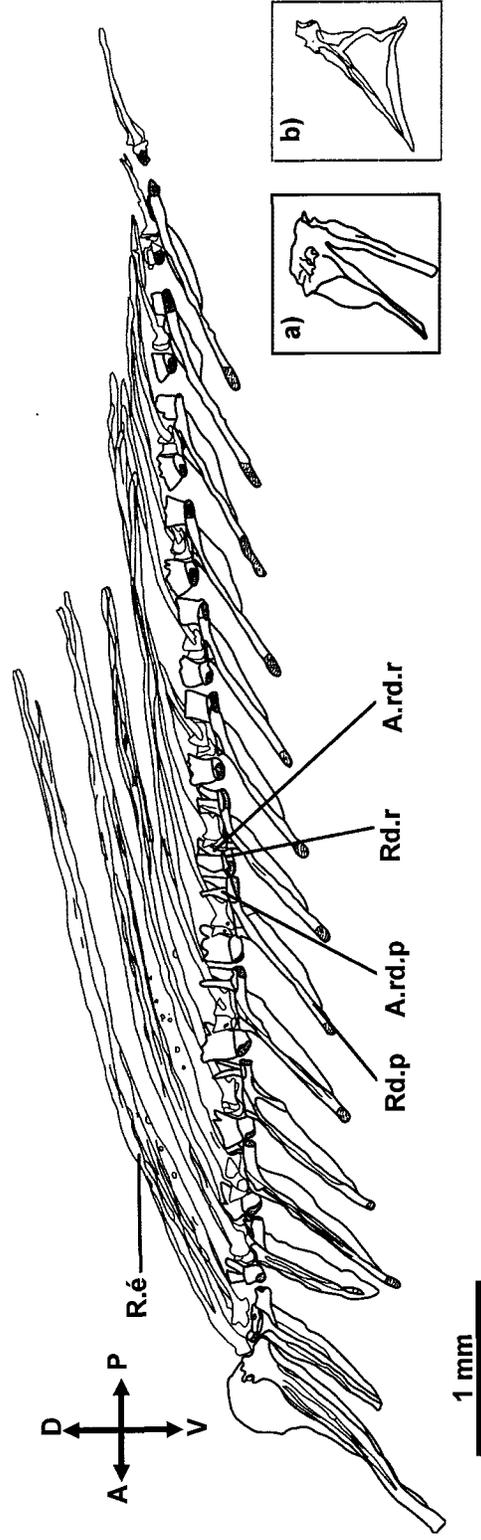


Fig. 5. Nageoire dorsale 1 de *Thunnus thynnus* (28 jpe) en vue latérale. a) Morphologie variable du radial proximal 1, b) Morphologie variable du radial proximal 2. Le blanc correspond à de l'os. Le gris correspond à du cartilage. Ard.d, ailette du radial distal; A.rd.p, ailette du radial proximal; Rd.d, radial distal; Rd.p, radial proximal; R.é, rayon épineux.

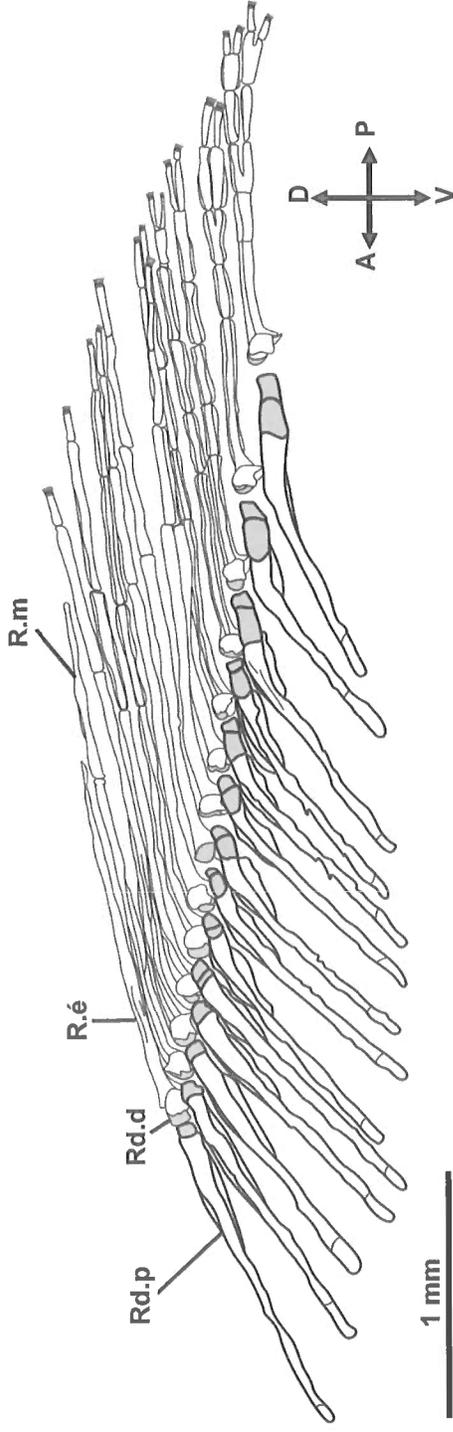


Fig. 6. Nageoire dorsale 2 de *Thunnus thynnus* (28 jpe) en vue latérale. Le blanc correspond à de l'os. Le gris correspond à du cartilage. Rd.p, radial proximal; Rd.d, radial distal; R.é, rayon épineux; R.m, rayon mou.

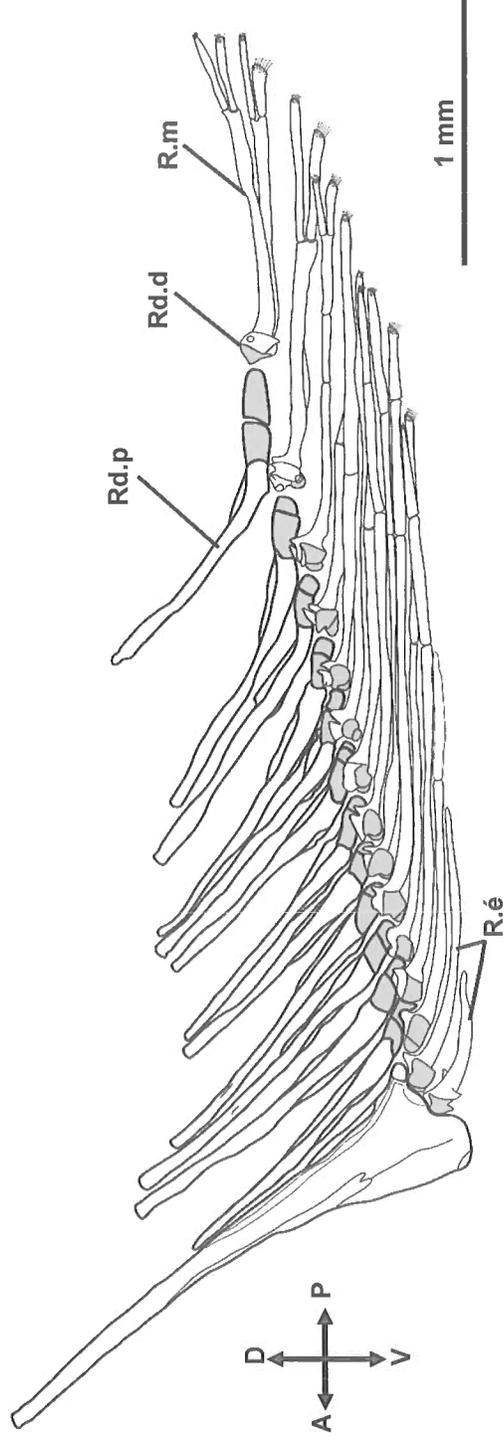


Fig. 7. Nageoire anale de *Thunnus thynnus* (28 jpe) en vue latérale. Le blanc correspond à de l'os. Le gris correspond à du cartilage. Rd.p, radial proximal; Rd.d, radial distal; R.é, rayon épineux; R.m, rayon mou.

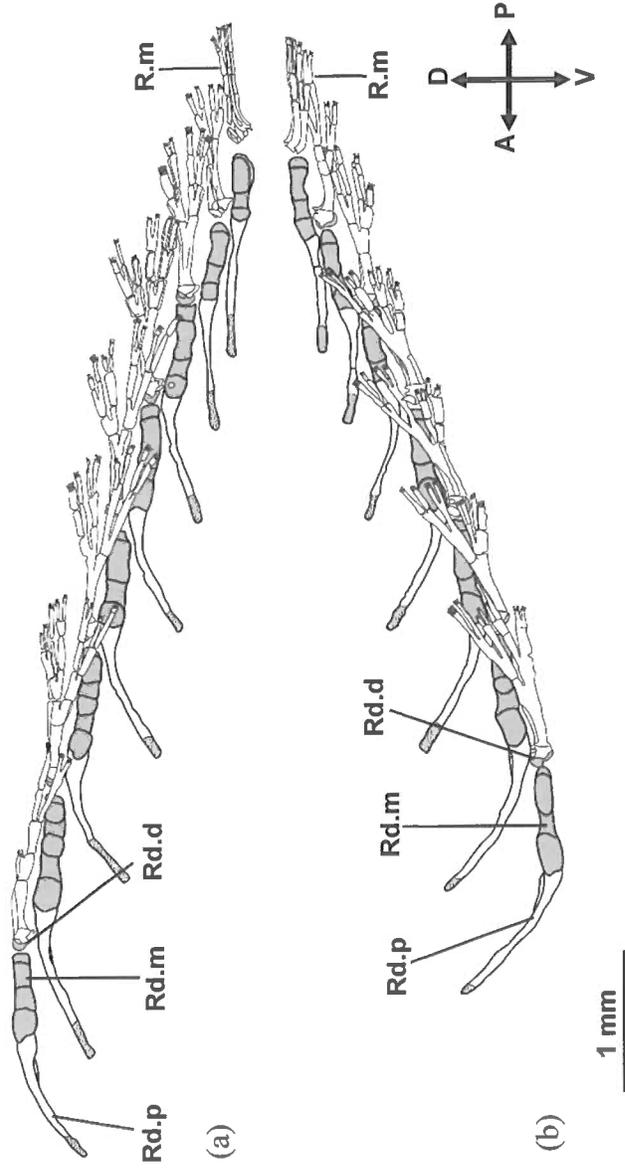


Fig. 8. Pinnules *Thunnus thynnus* (28 jpe) en vue latérale. (a) Pinnules dorsales. (b) Pinnules ventrales. L'alignement antéropostérieur entre les pinnules dorsales et ventrales est respecté, toutefois l'espacement dorso-ventral n'est pas respecté. Le blanc correspond à de l'os. Le gris correspond à du cartilage. Rd.d, radial distal; Rd.m, radial médian; Rd.p, radial proximal; R.m, rayon mou.

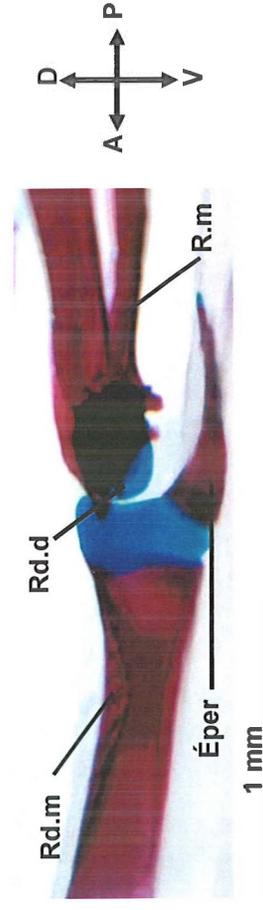


Fig. 9. Éperon osseux au niveau de la dernière pinnule dorsale d'un spécimen de *Thunnus thynnus* (41 jpe). Éperon, éperon; Rd.d, radial distal; Rd.m, radial médian; R.m, rayon mou.

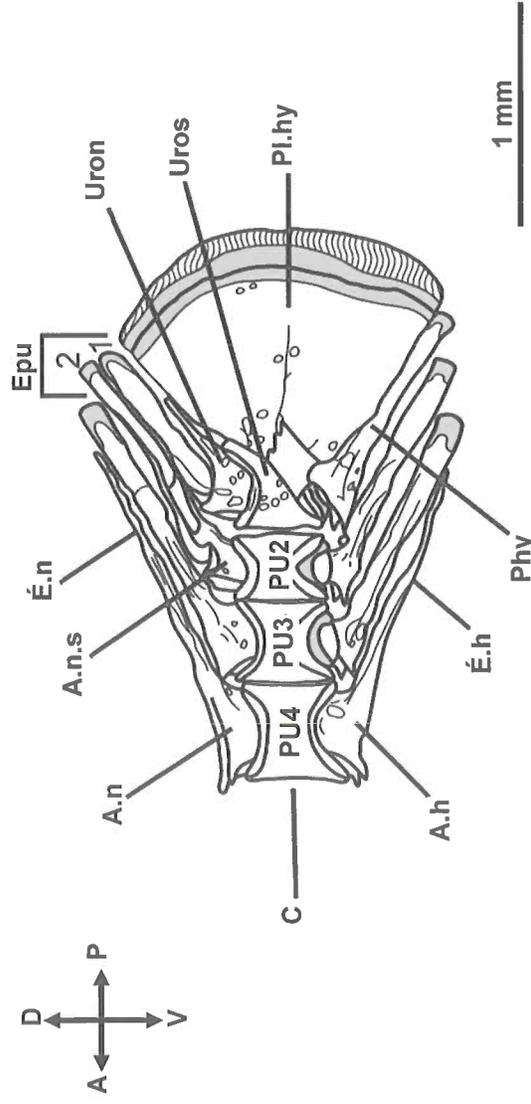


Fig. 10. Nageoire caudale de *Thunnus thynnus* (28 jpe) en vue latérale. Le blanc correspond à de l'os. Le gris correspond à du cartilage. Le hachuré correspond à la phase intermédiaire. A.h, arc hémal; A.n, arc neural; A.n.s, arc neural spécialisé; C, centra; É.d, élément distal; É.h, épine hémale; É.n, épine neurale; Ep1-2, épural 1 et 2; Phy, parahypural; Pl.hy, plaque hypurale; PU2-4, Préural 2-4; Uron, uroneural; Uros, urostyle.

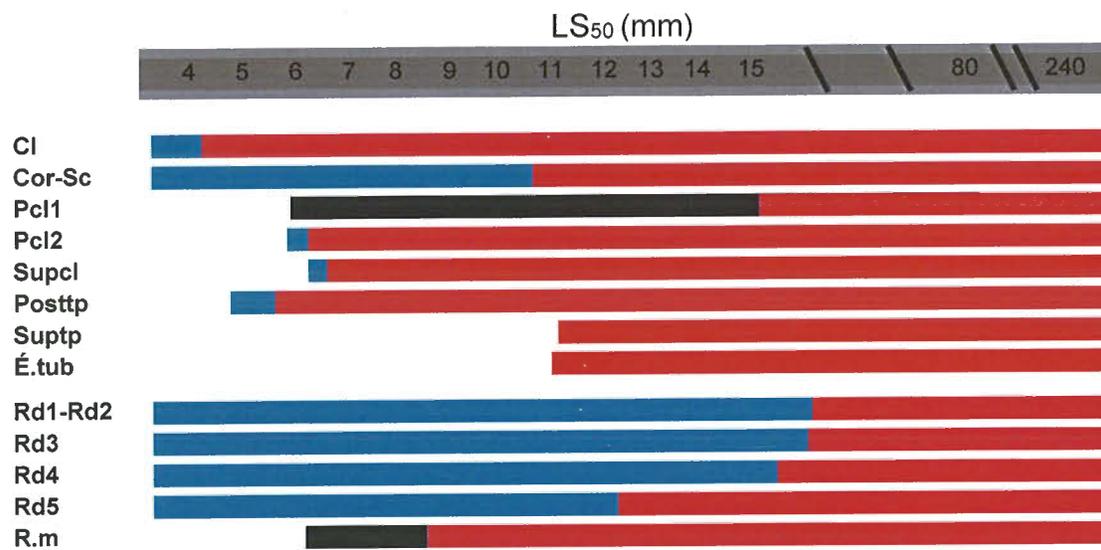
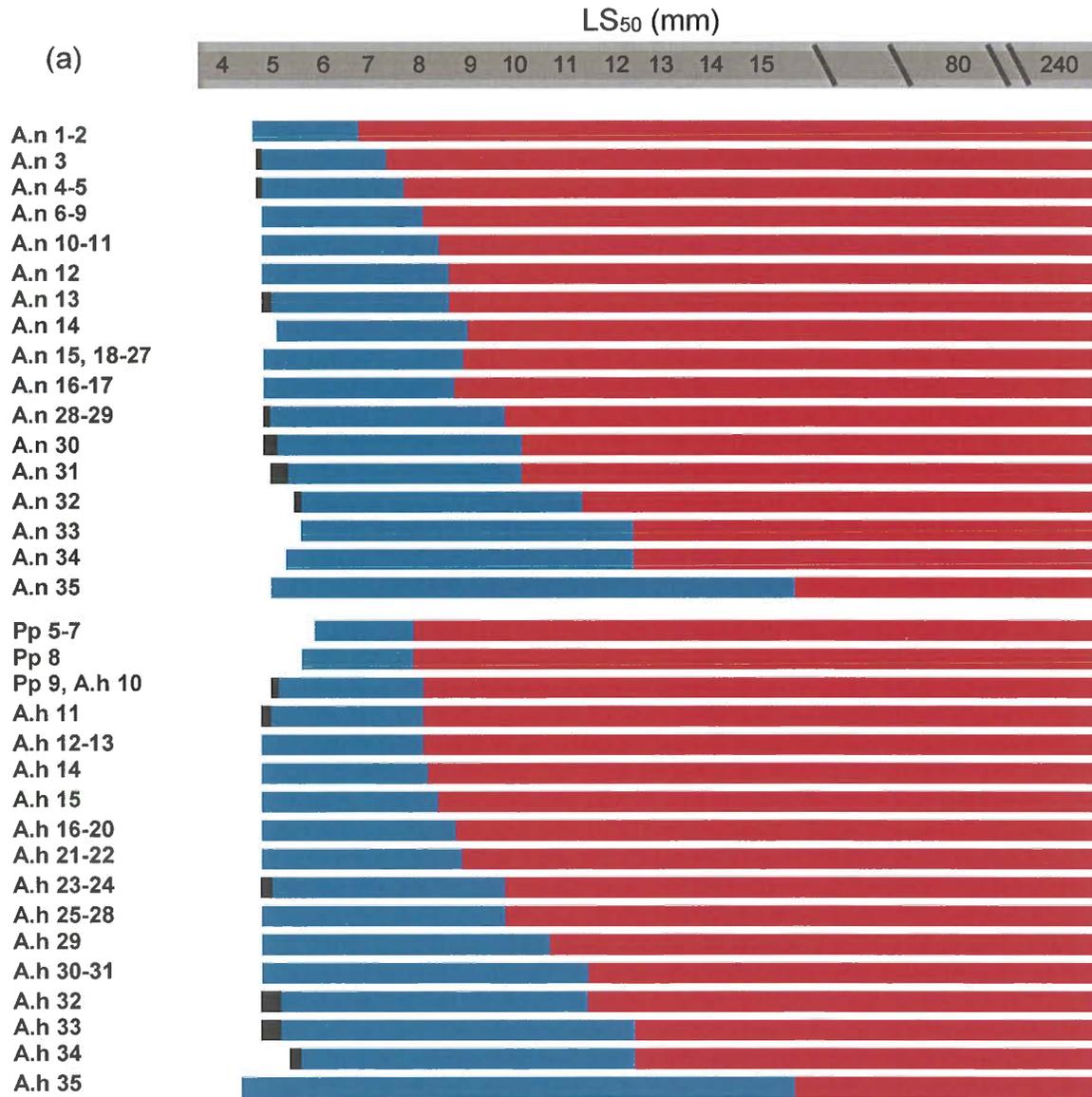
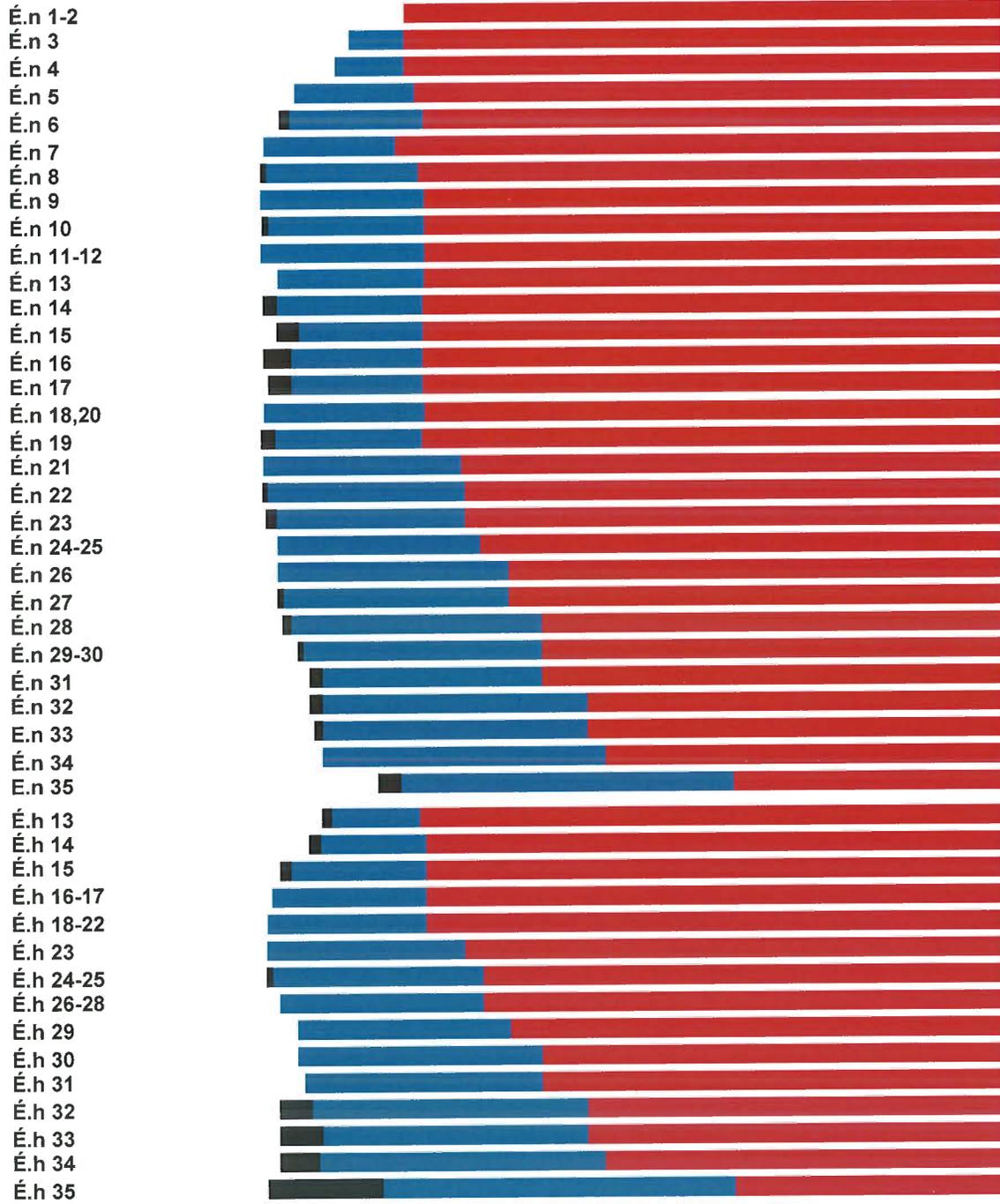


Fig. 11. Séquence de développement des éléments de la ceinture et des nageoires pectorales de *Thunnus thynnus*, en fonction du LS₅₀ basée sur 104 larves et juvéniles, entre 3,0 et 240 mm LS. Les évènements développementaux incorporent la condensation (noir), la chondrification (bleu) et l'ossification (rouge). Cl, cleithrum; Cor, coracoïde; Postcl, postcleithrum; Posttp, posttemporal; Rd, radial; R.m, rayon mou; Sca, scapula; Supcl, supracleithrum; Suptp, supratemporal; É. tub, élément tubulaire.



LS₅₀ (mm)

(b)



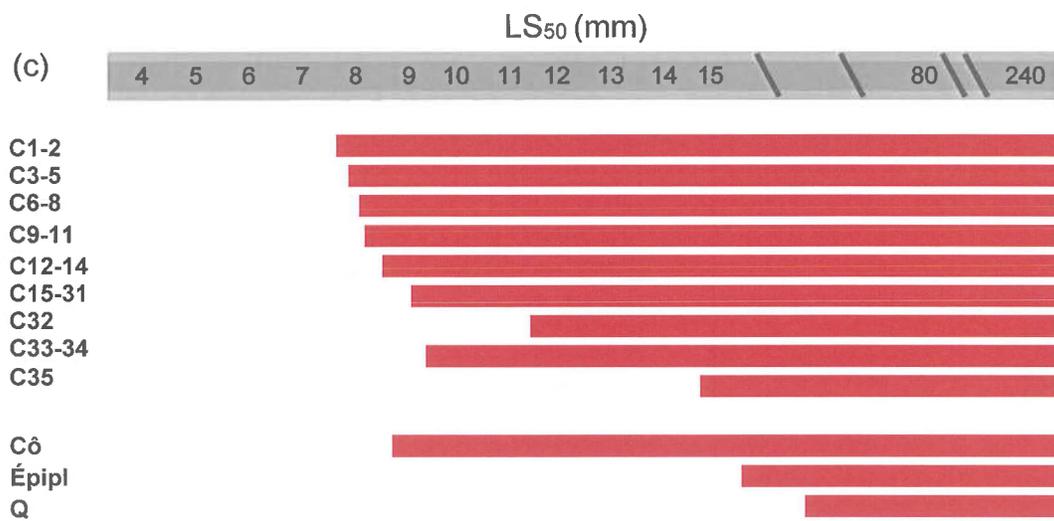
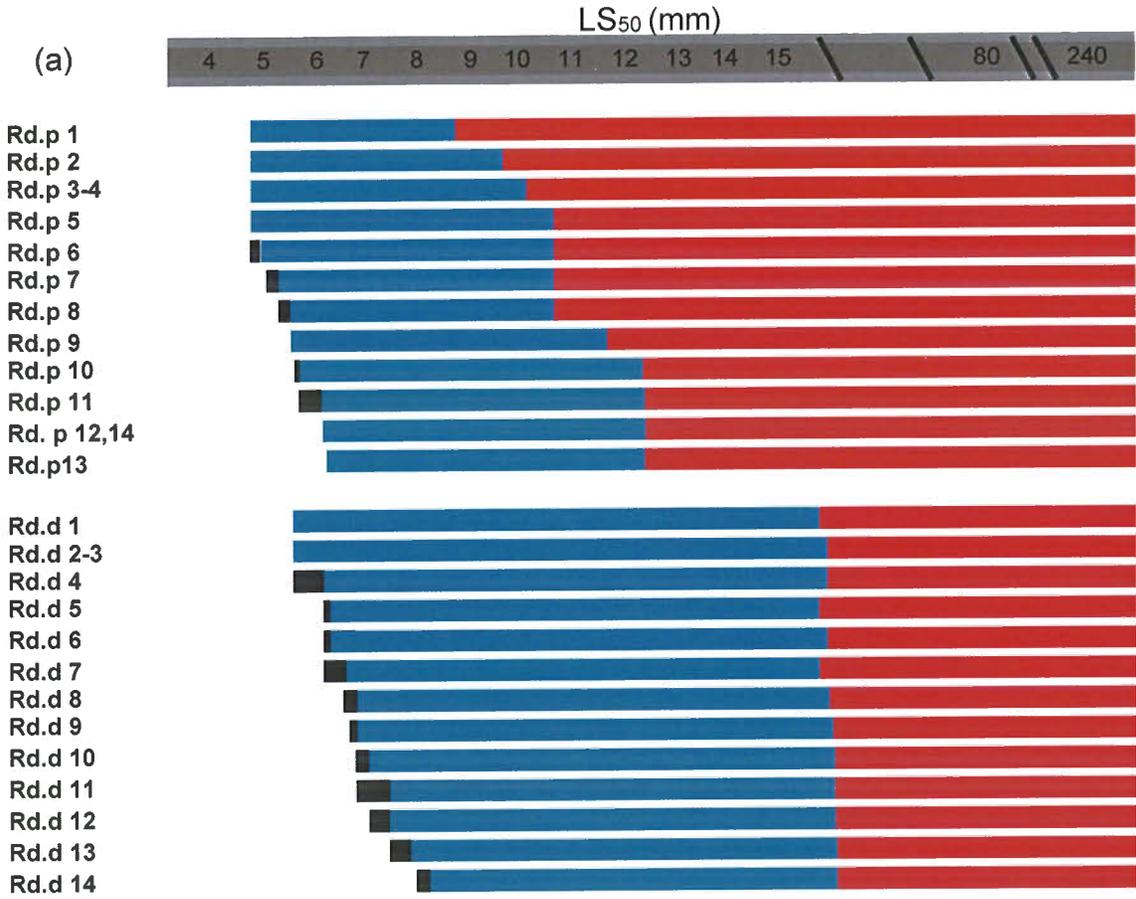


Fig. 12 a, b et c. Séquence de développement des éléments du squelette axial de *Thunnus thynnus*, en fonction du LS₅₀ basée sur 104 larves et juvéniles, entre 3,0 et 240 mm LS. (a) Développement des arcs neuraux, des parapophyses et des arcs hémaux, (b) Développement des épines neurales et hémales, (c) Développement des centra, des côtes, des épipleuraux et de la quille. Les événements développementaux incorporent la condensation (noir), la chondrification (bleu) et l'ossification (rouge). A.h, arc hémal; A.n, arc meural; C, centra; Côt, côte; É.h, épine hémale; É.n, épine neurale; Épipl, épipleurale; Pp, parapophyse; Q, quille.



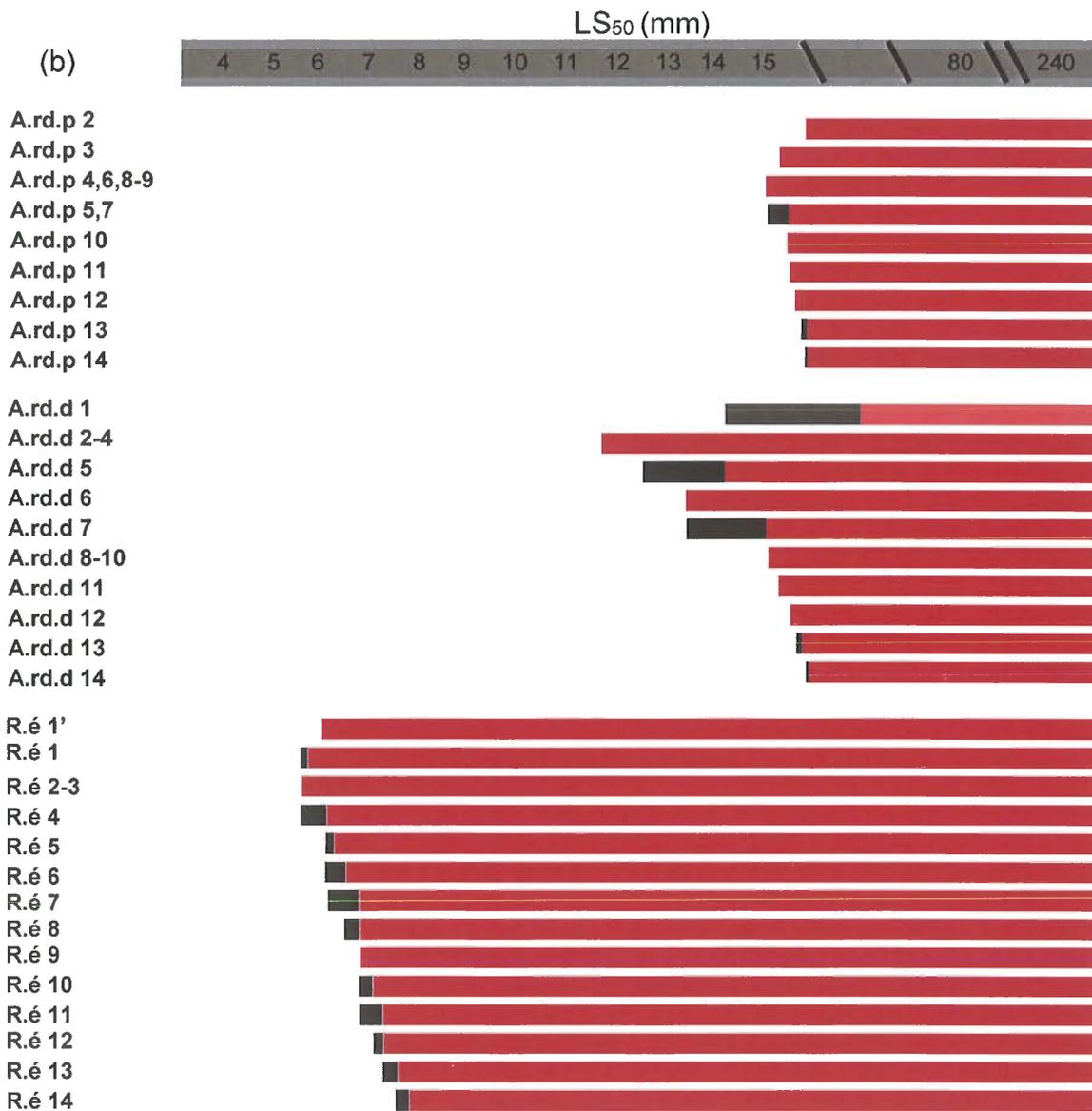


Fig. 13 a et b. Séquence de développement des éléments de la nageoire dorsale 1 de *Thunnus thynnus*, en fonction du LS_{50} basée sur 104 larves et juvéniles, entre 3,0 et 240 mm LS. (a) Développement des radiaux proximaux et distaux, (b) Développement des ailettes des radiaux proximaux et distaux et des rayons épineux. Les événements développementaux incorporent la condensation (noir), la chondrification (bleu) et l'ossification (rouge). A.rd.d, ailette du radial distal; A.rd.p, ailette du radial proximal; Rd.d, radial distal; Rd.p, radial proximal; R.é, rayon épineux.

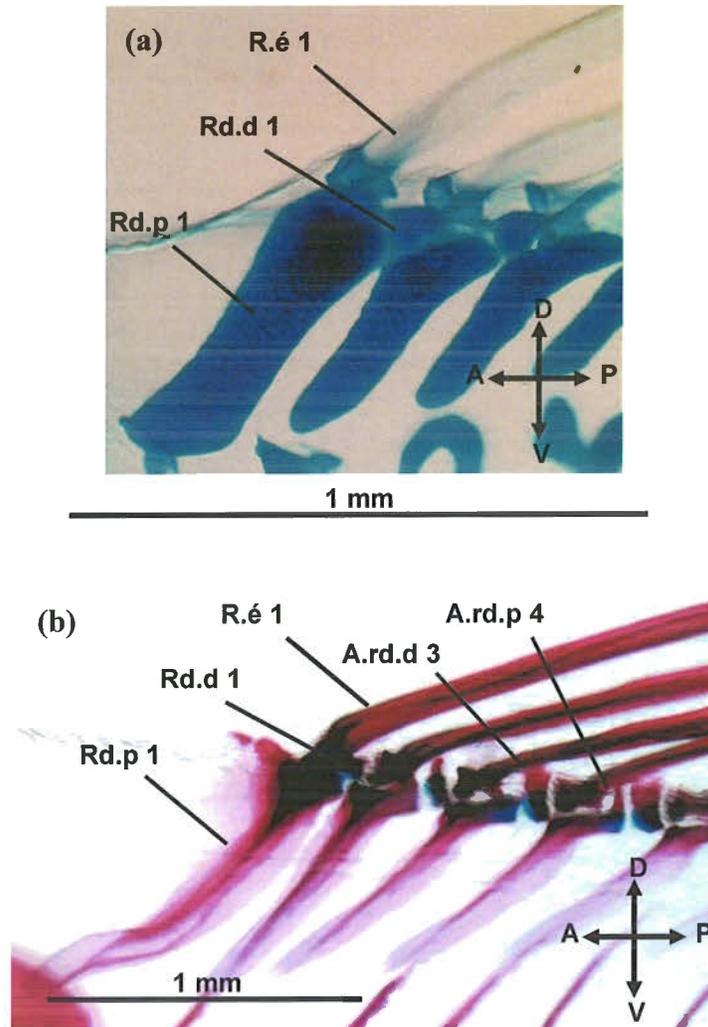


Fig. 14. Développement du radial proximal 1 de la nageoire dorsale 1 de *Thunnus thynnus*. (a) Larve de 21 jpe (chondrification), (b) Juvenile de 28 jpe (ossification). A.rd.d, ailette du radial distal; A.rd.p, ailette du radial proximal; Rd.p, radial proximal; Rd.d, radial distal; R.é, rayon épineux.

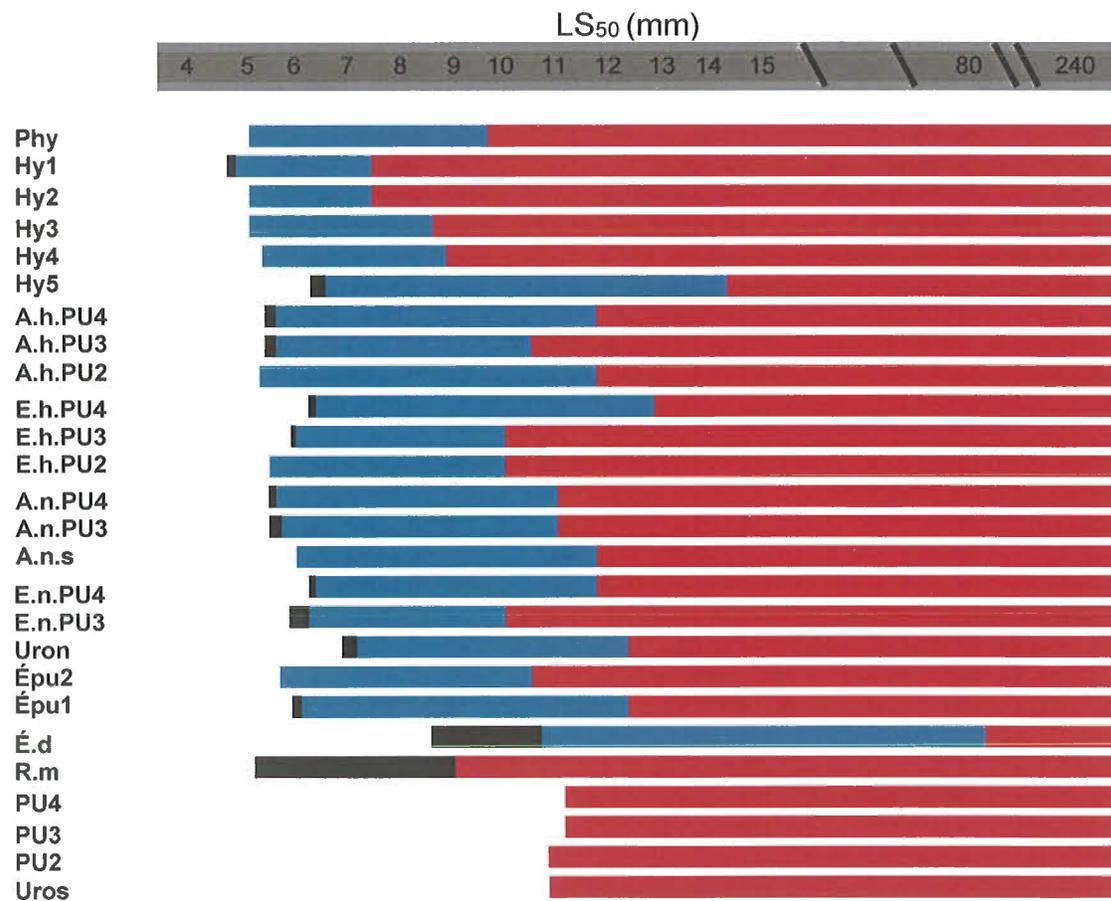


Fig. 15. Séquence de développement des éléments de la nageoire caudale de *Thunnus thynnus*, en fonction du LS₅₀ basée sur 104 larves et juvéniles, entre 3,0 et 240 mm LS. Les évènements développementaux incorporent la condensation (noir), la chondrification (bleu) et l'ossification (rouge). A.h, arc hémal; A.n, arc neural; A.n.s, arc neural spécialisé; C, centra; É.d, élément distal; É.h, épine hémale; É.n, épine neurale; Ep, épural; Hy, hypural; Phy, parahypural; PU, Préural; Uron, uroneural; Uros, urostyle.

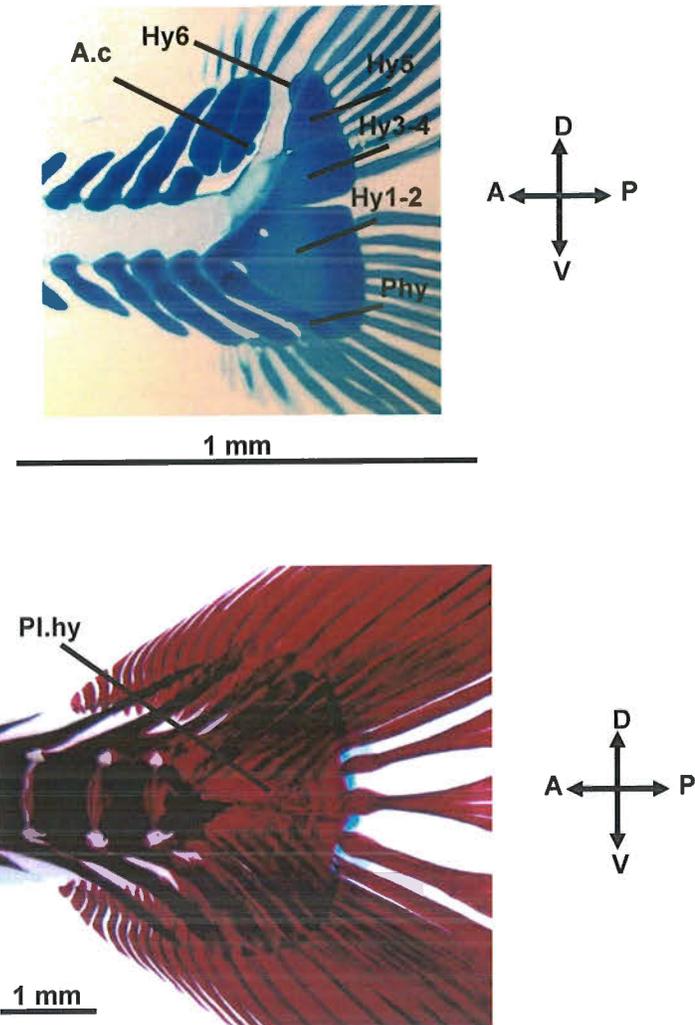


Fig. 16. Fusion des éléments de la nageoire caudale de *Thunnus thynnus*. (a) Larve de 21 jpe (chondrification); (b) Juvénile de 45 jpe (ossification). A.c, amas cartilagineux; Hy1-6, hypural 1-6; Phy, parahypural; Pl.hy, plaque hypurale.

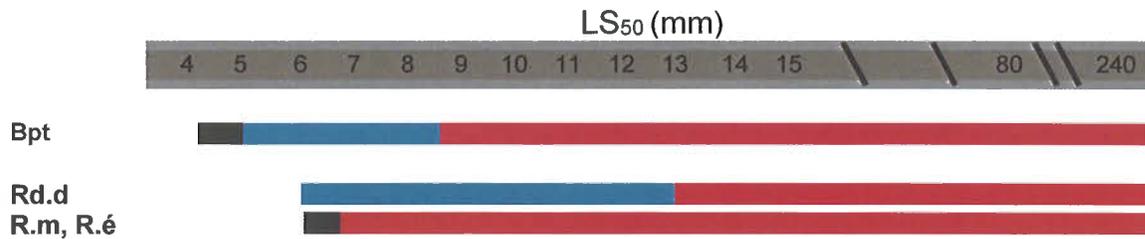


Fig. 17. Séquence de développement des éléments de la ceinture et des nageoires pelviennes de *Thunnus thynnus*, en fonction du LS_{50} basée sur 104 larves et juvéniles, entre 3,0 et 240 mm LS. Les événements développementaux incorporent la condensation (noir), la chondrification (bleu) et l'ossification (rouge). Bpt, basiptérygium; Rd.d, radial distal; R.é, rayon épineux; R.m, rayon mou.

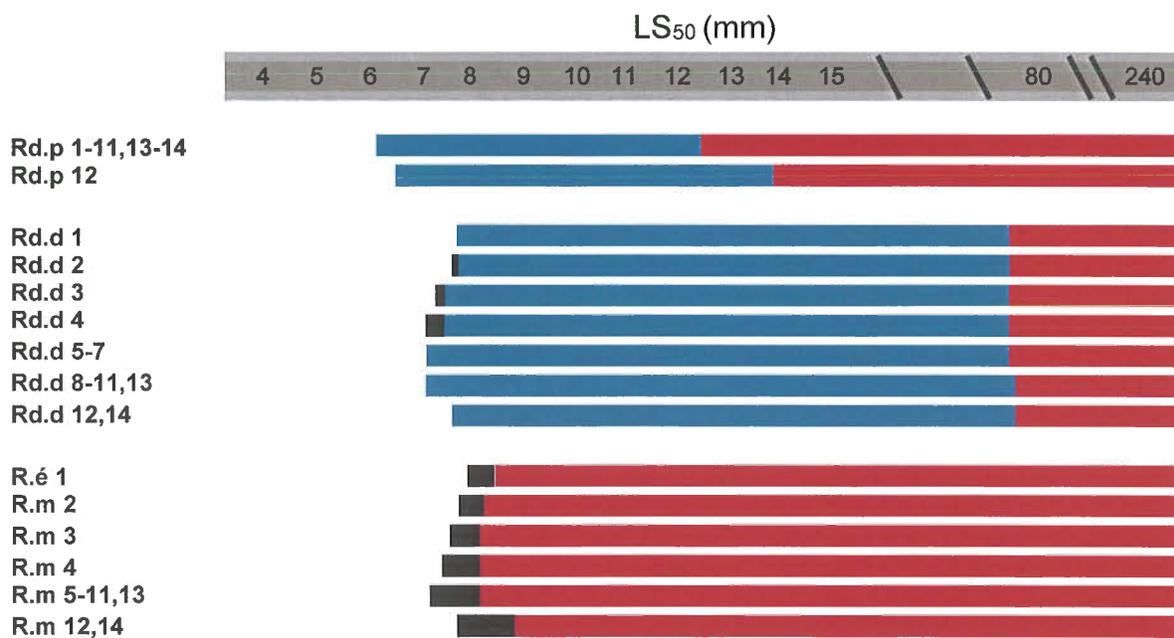


Fig. 18. Séquence de développement des éléments de la nageoire dorsale 2 de *Thunnus thynnus*, en fonction du LS_{50} basée sur 104 larves et juvéniles, entre 3,0 et 240 mm LS. Les événements développementaux incorporent la condensation (noir), la chondrification (bleu) et l'ossification (rouge). Rd.p, radial proximal; Rd.d, radial distal; R.é, rayon épineux; R.m, rayon mou.

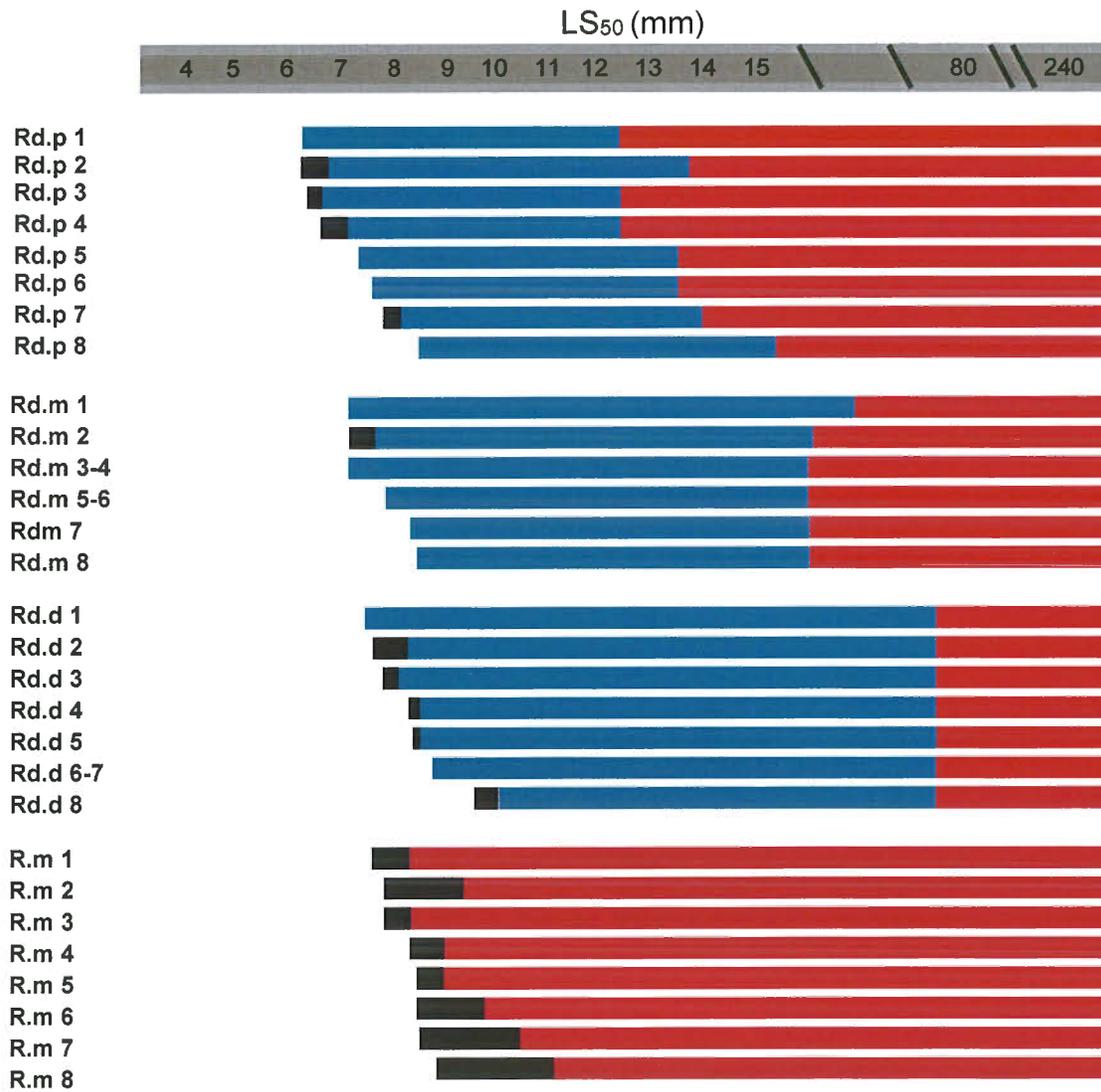


Fig. 19. Séquence de développement des éléments des pinnules dorsales de *Thunnus thynnus*, en fonction du LS_{50} basée sur 104 larves et juvéniles, entre 3,0 et 240 mm LS. Les événements développementaux incorporent la condensation (noir), la chondrification (bleu) et l'ossification (rouge). Rd.p, radial proximal; Rd.m, radial médian; Rd.d, radial distal; R.m, rayon mou.

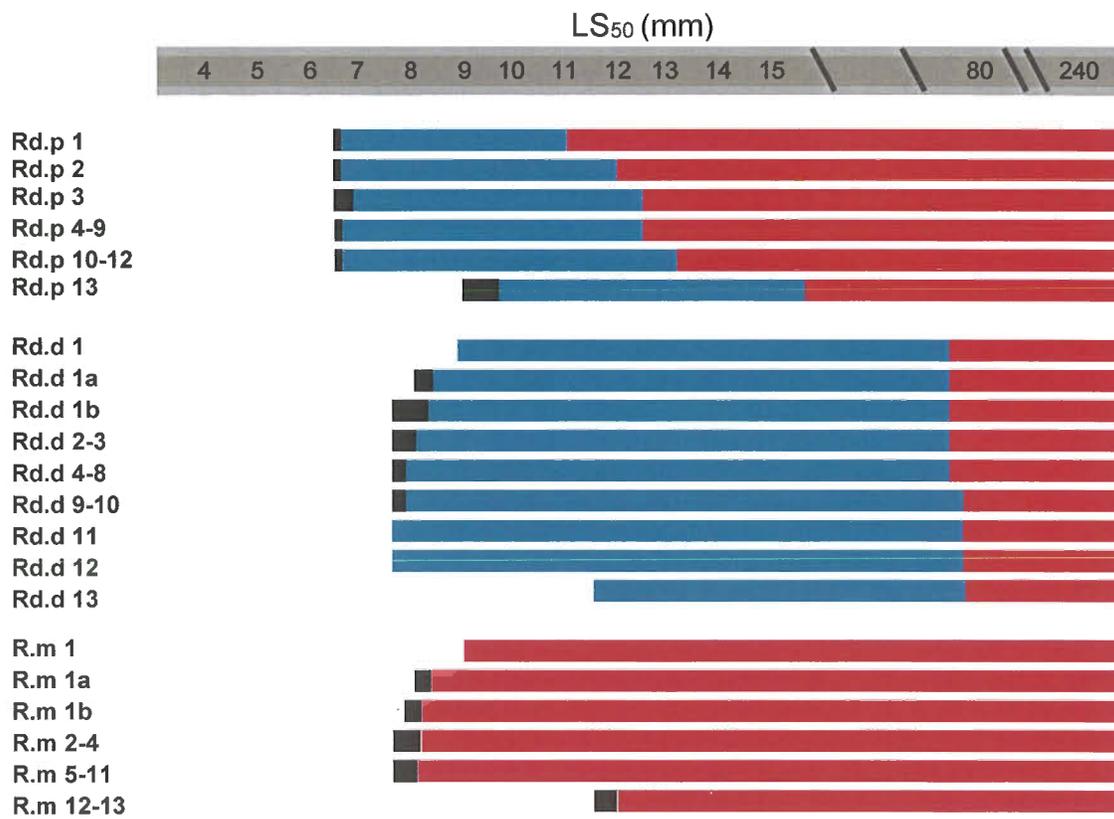


Fig. 20. Séquence de développement de la nageoire anale de *Thunnus thynnus*, en fonction du LS₅₀ basée sur 104 larves et juvéniles, entre 3,0 et 240 mm LS. Les événements développementaux incorporent la condensation (noir), la chondrification (bleu) et l'ossification (rouge). Rd.p, radial proximal; Rd.d, radial distal; R.m, rayon mou.

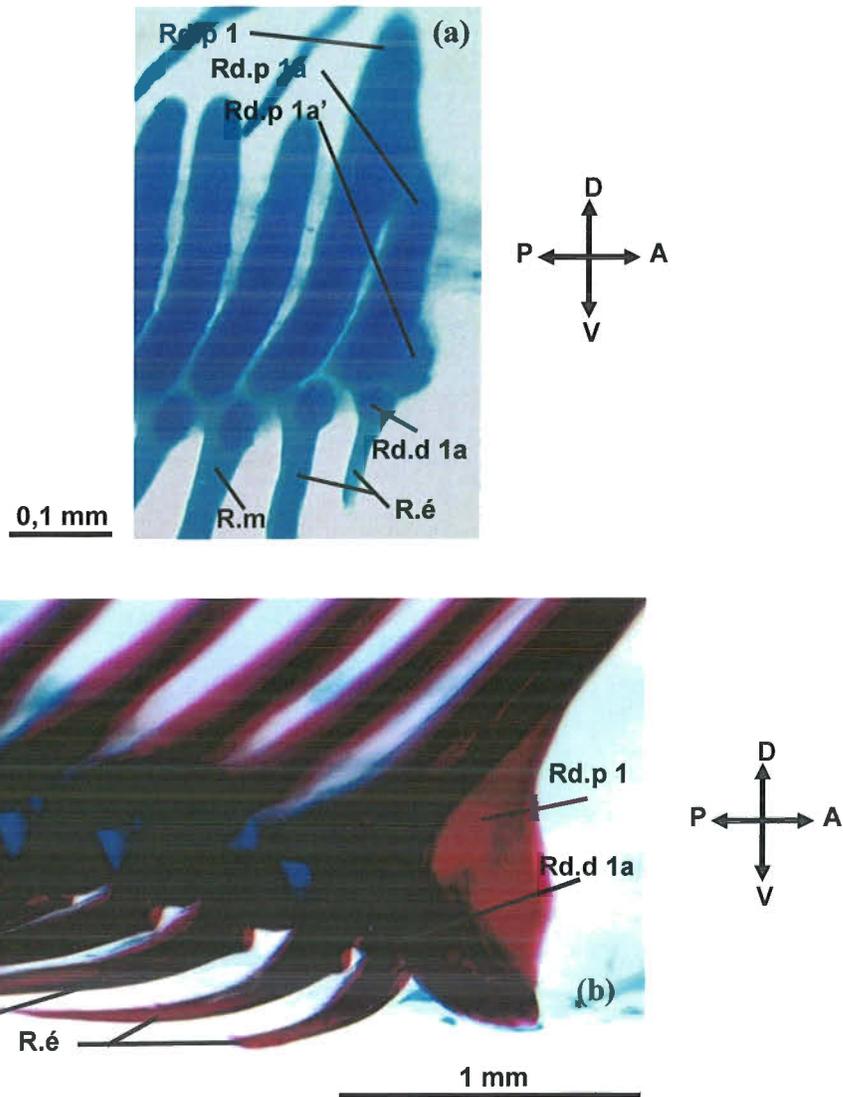


Fig. 21. Développement du radial proximal 1 de la nageoire anale de *Thunnus thynnus*. (a) Larve de 21 jpe (chondrification), (b) Juvénile de 41 jpe (ossification). Rd.p, radial proximal; Rd.d, radial distal; R.é, rayon épineux; R.m, rayon mou.

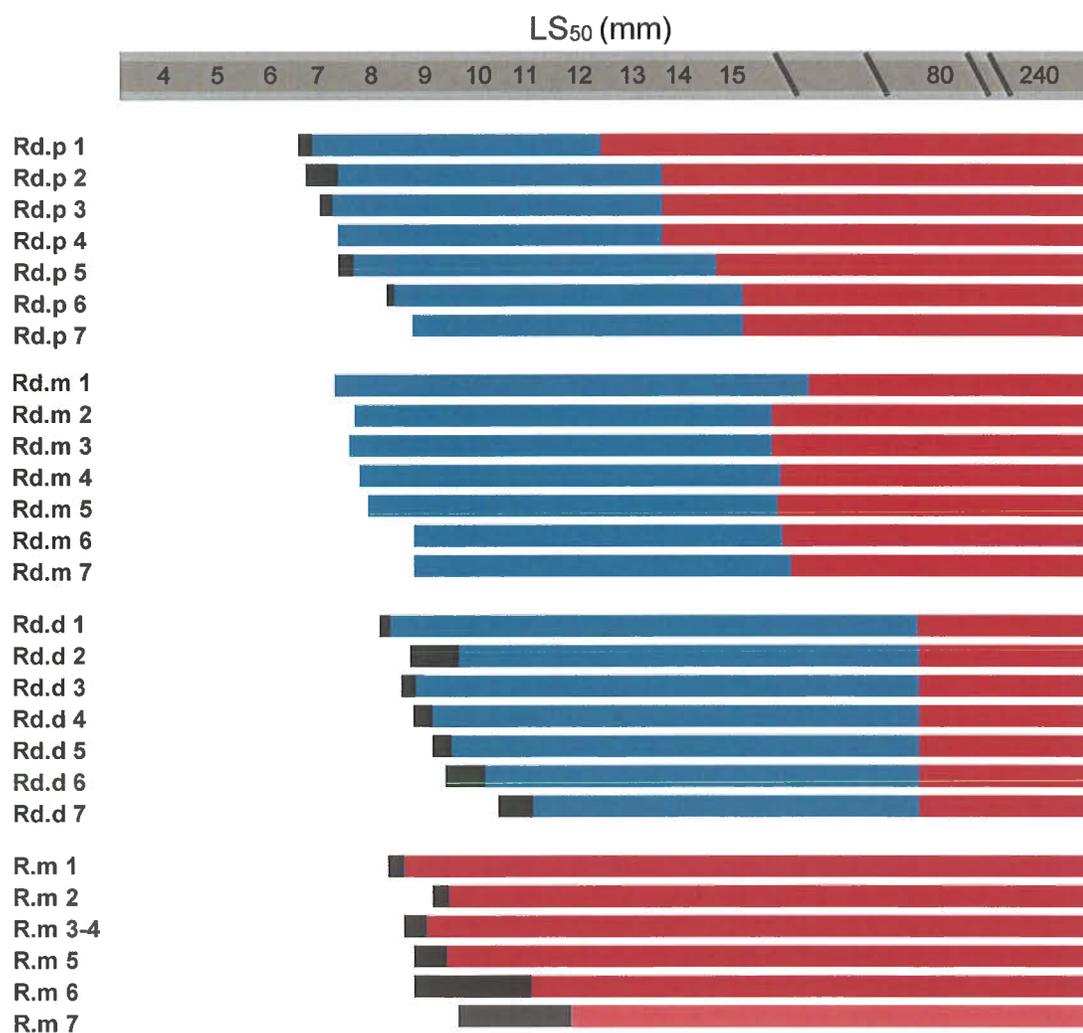


Fig. 22. Séquence de développement des pinnules ventrales de *Thunnus thynnus*, en fonction du LS₅₀ basée sur 104 larves et juvéniles, entre 3,0 et 240 mm LS. Les événements développementaux incorporent la condensation (noir), la chondrification (bleu) et l'ossification (rouge). Rd.p, radial proximal; Rd.d, radial distal; Rd.m, radial médian; R.m, rayon mou.

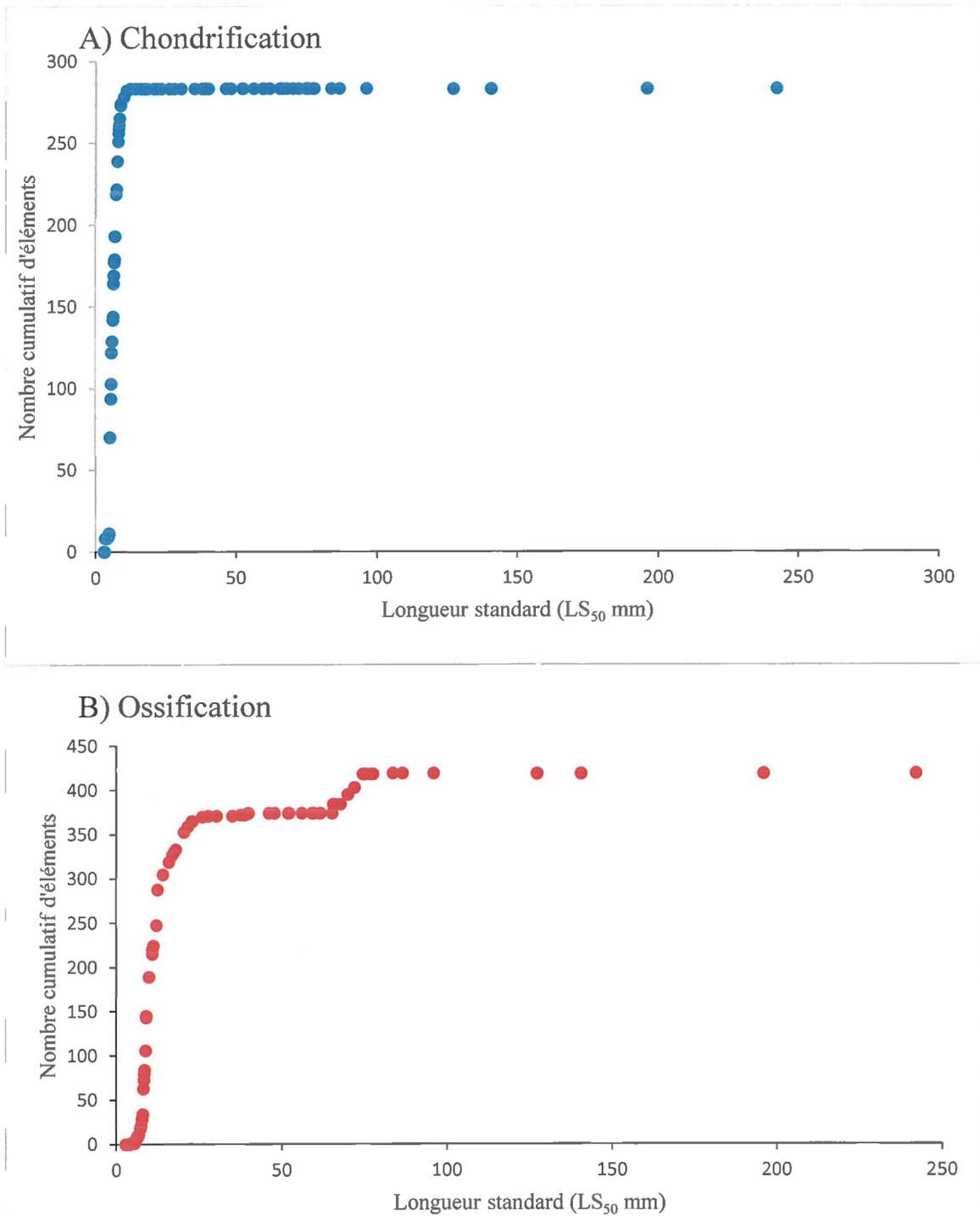


Fig. 23. Graphiques cumulatifs A et B de l'apparition du nombre d'éléments squelettiques durant la chondrification et l'ossification de *Thunnus thynnus*.

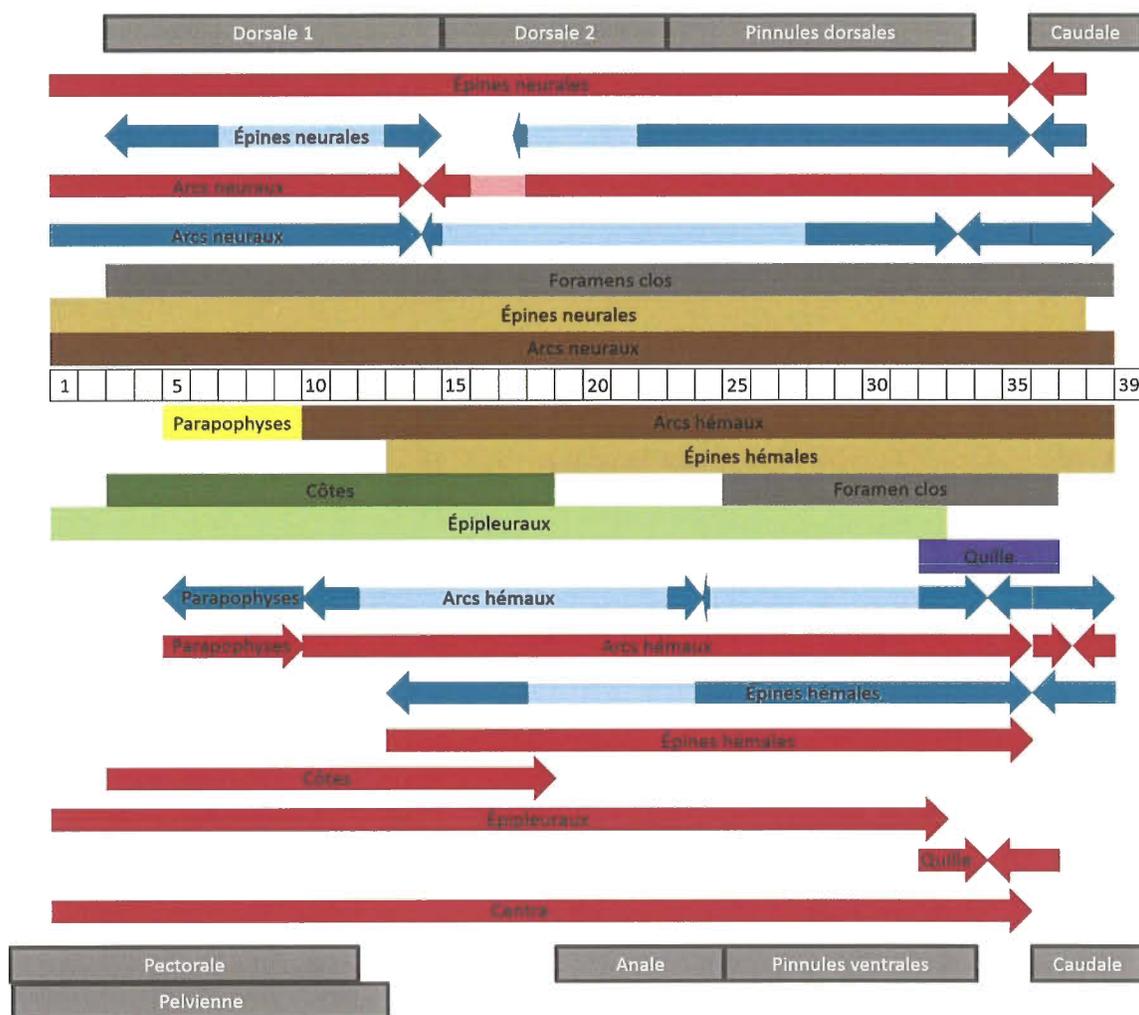


Fig. 24. Synthèse schématique des centres et directions de développement durant la chondrification et l'ossification du squelette postcrânien de *T. thynnus*. Les carrés blancs numérotés correspondent aux 39 centra qui forment le squelette axial et caudal. Les carrés gris, entourés de noir, correspondent à la position des nageoires paires et impaires. Les carrés gris, marrons clairs, marrons foncés, jaunes, verts clairs, verts foncés et violets indiquent la position des éléments inscrits dans ces carrés. La direction de développement est indiquée par les flèches bleues (chondrification) et rouges (ossification). Les centres de développement sont indiqués par les rectangles bleus clairs (chondrification) et rouges clairs (ossification).

BIBLIOGRAPHIE

- Allis, E. P. (1903). The skull, and the cranial and first spinal muscles and nerves in *Scomber scomber*. *Journal of Morphology* **18**, 45-328.
- Balon, E. K. (1981). Saltatory processes and altricial to precocial forms in the ontogeny of fishes. *American Zoologist* **21**, 573-596.
- Bird, N. C. & Mabee, P. M. (2003). Developmental morphology of the axial skeleton of the zebrafish, *Danio rerio* (Ostariophysi: Cyprinidae). *Developmental Dynamics* **228**, 337-357.
- Collette, B. B. & Chao, L. N. (1975). Systematics and morphology of Bonitos (*Sarda*) and their relatives (Scombridae, Sardini). *Fishery Bulletin* **73**, 516-625.
- Collette, B. B. & Nauen, C. E. (1983). FAO species catalogue. Scombrids of the world. An annotated and illustrated catalogue of tunas, mackerels, bonitos and related species known to date. *FAO Fisheries Synopsis* **2**, 1-137.
- Collette, B. B., Amorim, A. F., Boustany, A., Carpenter, K. E., de Oliveira Leite Jr., N., Di Natale, A., Die, D., Fox, W., Fredou, F. L., Graves, J., Viera Hazin, F. H., Hinton, M., Juan Jorda, M., Kada, O., Minte Vera, C., Miyabe, N., Nelson, R., Oxenford, H., Pollard, D., Restrepo, V., Schratwieser, J., Teixeira Lessa, R. P., Pires Ferreira Travassos, P. E. & Uozumi, Y. (2011). *Thunnus thynnus*. *The IUCN Red List of Threatened Species*. En ligne. Février 2011. <<http://www.iucnredlist.org/details/21860/0>>. Consulté le 17 septembre 2012.
- Conrad, G. M. & Roman, E. (1938). The osteology and relationships of the wahoo (*Acanthocybium solandri*), a scombroid fish. *American Museum Novitates* **1000**, 1-32.
- Cubbage, C. C. & Mabee, P. M. (1996). Development of the cranium and paired fins in the zebrafish *Danio rerio* (Ostariophysi, Cyprinidae). *Journal of Morphology* **229**, 121-160.
- de la Gándara, F. (2012a). The challenge of Bluefin tuna domestication. The SELFDOTT project. El reto de domesticar al atún rojo. El proyecto SELFDOTT. En ligne. Avril 2012, p. 1-59. <<http://hdl.handle.net/10508/563>>. Consulté le 2 Octobre 2012.
- de la Gándara, F. (2012b). SELFDOTT REPORT 2010-2011. En ligne, Juin 2013, p. 1-488. <<http://hdl.handle.net/10508/1118>>. Consulté le 17 juillet 2014.

de la Gándara, F., Mylonas, C. C., Coves, D., Bridges, C. R., Belmonte Rios, A., Vassallo-Agius, R., Rosenfeld, H., Medina, A., Demetrio, G. & Falcon, J. (2009). The challenge of domestication of bluefin tuna *Thunnus thynnus*: highlights of the SELFDOTT project from 2008-2009. In *Sustainable aquaculture of the bluefin and yellowfin tuna: closing the life cycle for commercial production, 2nd Global COE Program Symposium of Kinki University*. Adelaide, Australia. En ligne. Décembre 2009, p. 70-72. <hdl:10670/1.wk9mjd>. Consulté le 2 Octobre 2012.

de la Gándara, F., Mylonas, C. C., Coves, D., Ortega, A., Bridges, C. R., Belmonte Rios, A., Vassallo-Agius, R., Papandroulakis, N., Rosenfeld, H. & Tandler, A. (2010). Seedling production of Atlantic bluefin tuna (ABFT) *Thunnus thynnus*. The SELFDOTT project. In *Joint International symposium of Kinki University and Setouchi town on the 40th anniversary of Pacific bluefin tuna aquaculture, Towards the sustainable aquaculture of bluefin tuna*. Amami, Japan. En ligne. Octobre 2010, p. 45-52. <<http://archimer.ifremer.fr/doc/00029/14015/11205.pdf>>. Consulté le 2 Octobre 2012.

de Sylva, D. P. (1955). The osteology and phylogenetic relationships of the blackfin tuna, *Thunnus atlanticus* (Lesson). *Bulletin of Marine Science* **5**, 1-41.

Devaraj, M. (1975). Osteology and relationships of the Spanish mackerels and seerfishes of the tribe Scomberomorini. *Indian Journal of Fisheries* **22**, 1-67.

Fierstine, H. L. & Walters, V. (1968). Studies in locomotion and anatomy of scombroid fishes. *Biological Sciences* **6**, 1-31.

Fromentin, J. M. (2003). The East Atlantic and Mediterranean bluefin tuna stock management: uncertainties and alternatives. *Scientia Marina* **67**, 51-62.

Gavaia, P. J., Dinis, M. T. & Cancela, M. (2002). Osteological development and abnormalities of the vertebral column and caudal skeleton in larval and juvenile stages of hatchery-reared Senegal sole (*Solea senegalensis*). *Aquaculture* **211**, 305-323.

Gibbs, R. H., & Collette, B. B. (1967). Comparative anatomy and systematics of the tunas, genus *Thunnus*. *United States Fish and Wildlife Service. Fishery Bulletin* **66**, 65-130.

Gnanamuttu, J. (1966). Osteology of the Indian mackerel, *Rastrelliger kanagurta* (Cuvier). *Indian Journal of Fisheries* **13**, 1-26.

Godsil, H. C. (1954). A descriptive study of certain tuna-like fishes. *State of California Department of Fish and Game Marine Fisheries Branch. Fish Bulletin*, 1-185.

Godsil, H. & Holmberg, E. K. (1950). A comparison of the Bluefin tunas, genus *Thunnus* from New England, Australia and California. In *Scripps Institution of Oceanography Library. Fish Bulletin* **77**, pp. 1-55.

- Grandel, H. & Schulte-Merker, S. (1998). The development of the paired fins in the Zebrafish (*Danio rerio*). *Mechanisms of Development* **79**, 99-120.
- Hall, B. K. (2005). *Bones and Cartilage: Developmental and Evolutionary Skeletal Biology*. San Diego, California: Elsevier Academic Press.
- Hattour, A. (2000). Contribution à l'étude des poissons pélagiques des eaux tunisiennes. Thèse de Doctorat. In *Faculté des sciences de Tunis*, pp. 9-58. Tunisie: Université d'El Manar II.
- ICCAT (2014). Rapport ICCAT 2014-2015 (I). En ligne. 2014, p. 87-120. <https://www.iccat.int/Documents/SCRS/ExecSum/BFT_FR.pdf>. Consulté le 29 Novembre 2014.
- Jones, S. & Silas, E. (1961). On fishes of the subfamily Scomberomorinae (family Scombridae) from Indian waters. *Indian Journal of Fisheries* **8**, 189-206.
- Kendall, A. W. (1984). Early life history stages of fishes and their characters. In *Ontogeny and Systematics of Fishes* (Moser, H. G., Richards, W. J., Cohen, D. M., Fahay, M. P., Kendall, A. W. & Richardson, S. L., eds.), pp. 11-22. Lawrence: ASIH/Allen Press.
- Kohno, H., Shimizu, M. & Nose, Y. (1984). Morphological aspects of the development of swimming and feeding functions in larval *Scomber japonicus*. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries* **50**, 1125-1137.
- Kováč, V. (2002). Synchrony and heterochrony in ontogeny (of fish). *Journal of theoretical biology* **217**, 499-507.
- Kramer, D. (1960). Development of eggs and larvae of Pacific mackerel and distribution and abundance of larvae. *Fisheries* **1**, 23.
- Leccia, F. M. (1958). The comparative osteology of the scombroid fishes of the genus *Scomberomorus* from Florida. *Bulletin of Marine Science* **8**, 299-341.
- Liem, K. F., Walker, W. F., Bemis, W. E. & Grande, L. (2001). *Functional Anatomy of the Vertebrates: An Evolutionary Perspective*. Orlando: Harcourt College Publishers
- Matsumoto, W. M. (1960). Notes on the Hawaiian frigate mackerel of the genus *Auxis*. *Pacific Science* **14**, 173-177.
- Mylonas, C. C., de la Gándara, F., Corriero, A. & Ríos, A. B. (2010). Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) farming and fattening in the Mediterranean Sea. *Reviews in Fisheries Science* **18**, 266-280.
- Noble, C., Jones, H. A. C., Damsgård, B., Flood, M. J., Midling, K. Ø., Roque, A., Sæther, B.-S. & Cottee, S. Y. (2012). Injuries and deformities in fish: their potential impacts upon aquacultural production and welfare. *Fish Physiology and Biochemistry* **38**, 61-83.

- Ortega, A., Seoka, M., Belmonte, A., Prieto, J. R., Viguri, J. & de la Gándara, F. (2011). Cultivo larvario de atún rojo (*Thunnus thynnus*) en el Centro Oceanográfico de Murcia (IEO). In *XIII Congreso Nacional de Acuicultura*, p. 2. Castelldefels: la Fundación Observatorio Español de Acuicultura.
- Potthoff, T. (1974). Osteological development and variation in young tunas, genus *Thunnus* (Pisces, Scombridae), from the Atlantic Ocean. *Fishery Bulletin* **72**, 563-588.
- Potthoff, T. (1975). Development and structure of the caudal complex, the vertebral column, and the pterygiophores in the blackfin tuna (*Thunnus atlanticus*, Pisces, Scombridae). *Bulletin of Marine Science* **25**, 205-231.
- Potthoff, T. (1984). Clearing and staining techniques. In *Ontogeny and Systematics of Fishes* (Moser, H. G., Richards, W. J., Cohen, D. M., Fahay, M. P., Kendall, A. W. & Richardson, S. L., eds.), pp. 35-37. Lawrence: ASIH/Allen Press.
- Potthoff, T. & Kelley, S. (1982). Development of the vertebral column, fins and fin supports, branchiostegal rays, and squamation in the swordfish, *Xiphias gladius*. *Fishery Bulletin* **80**, 161-186.
- Potthoff, T. & Richards, W. J. (1970). Juvenile bluefin tuna, *Thunnus thynnus* (Linnaeus), and other scombrids taken by terns in the Dry Tortugas, Florida. *Bulletin of Marine Science* **20**, 389-413.
- Potthoff, T., Kelley, S. & Javech, J. C. (1986). Cartilage and bone development in scombroid fishes. *Fishery Bulletin* **84**, 647-678.
- Potthoff, T., Richards, W. J. & Ueyanagi, S. (1980). Development of *Scombrobrax heterolepis* (Pisces, Scombrobracidae) and comments on familial relationships. *Bulletin of Marine Science* **30**, 329-357.
- Rivas, L. R. (1954). A preliminary report on the spawning of the western North Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) in the Straits of Florida. *Bulletin of Marine Science* **4**, 302-322.
- Romeo, J. & Mansueti, A. J. (1962). Little tuna, *Euthynnus alletteratus*, in Northern Chesapeake Bay, Maryland, with an illustration of its skeleton. *Chesapeake Science* **3**, 257-263.
- Sawada, Y., Okada, T., Miyashita, S., Murata, O. & Kumai, H. (2005). Completion of the Pacific bluefin tuna *Thunnus orientalis* (Temminck et Schlegel) life cycle. *Aquaculture Research* **36**, 413-421.
- Starks, E. C. (1910). The osteology and mutual relationships of the fishes belonging to the family Scombroidae. *Journal of Morphology* **21**, 77-99.

Valo, M. (2014). Les quotas de pêche de thon rouge en Méditerranée relevés pour trois ans. In *Le Monde*, En ligne. 11 Novembre. <http://www.lemonde.fr/planete/article/2014/2011/2017/les-quotas-de-peche-de-thon-rouge-en-mediterranee-relevés-pour-trois-ans_4524841_3244.html>. Consulté le 29 novembre 2014.

Walker, M. & Kimmel, C. (2007). A two-color acid-free cartilage and bone stain for zebrafish larvae. *Biotechnic & Histochemistry* **82**, 23-28.

20 minutes (2014). Thon rouge: nouvelle bataille pour maintenir les quotas de pêche. In *20 minutes*. En ligne. 19 Novembre. <<http://www.20minutes.fr/planete/1045704-20121119-thon-rouge-quotas-peche-augmentes-2013-2014>>. Consulté le 29 Novembre 2014.

