

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

**MODÈLE MATHÉMATIQUE
REPRODUISANT UNE SÉQUENCE HOMOGÈNE DE NAGE
CHEZ UN POISSON LARVAIRE**

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ À

L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

comme exigence partielle

du programme de maîtrise gestion de la faune et de ses habitats

PAR

MARTIN PELLETIER

SEPTEMBRE 2010

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.

REMERCIEMENTS

Le retour aux études universitaires ne se réalise pas tout seul surtout après avoir passé douze ans sur le marché du travail. Accumuler un baccalauréat et une maîtrise dans un même élan exige que les personnes qui nous entourent deviennent des collaborateurs et de bons motivateurs. C'est pourquoi j'ai un très grand respect pour chaque personne qui m'a aidé à cheminer dans mes études de premier et de deuxième cycles.

Je dois un grand crédit à Thomas Grünbaum pour avoir fourni ses enregistrements vidéo sur lesquels j'ai basé tout mon travail. Je tiens à remercier mes collaborateurs de longue date à propos de mes travaux de recherche sur la modélisation de la nage chez les poissons. Mon directeur Richard Cloutier a toujours démontré sa très grande confiance en moi. Mario Lavoie a démontré sa passion à propos de mon sujet de recherche et n'a ménagé aucune ressource pour terminer la modélisation. Jean Brousseau a toujours été perspicace et logique face aux différentes étapes de développement du projet. J'ai épargné beaucoup d'efforts et de temps grâce à ses orientations pertinentes.

Dans ce projet de longue haleine, les membres de la famille participent indirectement à ma réussite par leur soutien exemplaire et parfois à certains sacrifices de leur part, comme un changement de ville et les nombreuses restrictions monétaires. Merci à Michaël et Maritza pour leur patience face au projet de leur père, même s'ils ne comprenaient pas nécessairement le but pratique pour eux. Annick est une merveilleuse femme dont j'apprécie son soutien quotidien et sa confiance inébranlable en moi. J'ai la même pensée pour Annie, qui m'a connu alors que j'étais prêt à tout lâcher. Elle a su trouver toutes les ressources afin de me supporter dans mes difficultés et elle m'a offert le cadeau de me faire connaître Micheline. J'ai beaucoup d'affection pour Micheline qui m'a toujours apporté l'aide nécessaire pour surpasser les difficultés pédagogiques et personnelles. J'ai un remerciement spécial pour Kaven qui a toujours cru en mes capacités et qui m'a offert de nombreuses discussions exaltantes. Je remercie Laurence Fischer-Rousseau pour son aide à propos de la méthode des points marqueurs et pour ses discussions constructives. Je tiens à remercier le reste des nombreuses personnes qui ont apporté leur contribution de près ou de loin.

Je tiens à offrir un remerciement tout spécial aux employés de l'UQAR que j'ai cotoyé durant toutes ces années. Leur soutien sincère et leur générosité sans limites ont permis de me rendre jusqu'à la fin de ma maîtrise.

RÉSUMÉ

La nage exécutée par les poissons a été estimée seulement par quelques mathématiciens et de manière entièrement théorique. Aucune étude n'a tenté de vérifier expérimentalement les modèles théoriques de nage. Cette situation nous force à développer notre propre modèle mathématique de nage qui peut reproduire une séquence de nage réelle, particulièrement chez les larves de poissons. À notre connaissance, nous fournissons la première évaluation des performances prédictives du modèle de nage qui fait autorité dans la littérature, soit le modèle des corps minces de Lighthill qui est décrit à partir des années 1960. Les résultats démontrent que la précision de notre modèle est supérieure à l'équation de nage proposée par Lighthill.

Notre approche inductive utilisée dans la reproduction d'un mouvement de nage à partir d'une séquence ordonnée de postures est innovatrice. La nage des alevins d'Omble chevalier (*Salvelinus alpinus*) de 94 jours post-éclosion est filmée, numérisée par des coordonnées et traitée afin d'obtenir les paramètres du modèle mathématique qui reproduit ensuite le mouvement. Le modèle est développé par des ajustements successifs de la précision, ce qui représente une approche différente au modèle de Lighthill. Le nouveau modèle de nage est testé à l'aide de 19 séquences de nage en provenance de quatre individus pour deux régimes de nage. La précision, la facilité d'utilisation, l'adaptation et la robustesse sont démontrées. Même si le modèle est testé sur une base restreinte, les résultats portent à croire que le modèle peut s'appliquer plus généralement. Maintenant que le modèle est développé, il pourra certainement servir à comparer des individus, des groupes et des espèces.

En plus de fournir des informations quantitatives, le modèle mathématique de nage que nous proposons permet de réaliser une association entre les paramètres mathématiques et les paramètres biologiques. Les interprétations biologiques relevées à partir du modèle démontrent sa capacité à détecter des comportements inattendus chez les alevins d'Omble chevalier. Le nouveau modèle permet d'identifier les paramètres de nage qui jouent le rôle d'**accélérateur**, de **gouvernail**, de **changement de vitesse** ainsi que le **modèle de l'espèce**. En plus, un lien est fait entre les paramètres de l'équation et le mode de nage utilisé par le poisson.

Notre modèle représente une avancée parmi les approches concurrentes pour développer des équations de nage qui quantifient le mouvement d'un animal. L'interprétation des caractéristiques ondulatoires qui ont lieu sur le corps d'un poisson permet d'identifier les habiletés et les stratégies développées par l'individu pour se déplacer efficacement dans l'eau. Comprendre ces aspects permettra de mieux suivre l'évolution écomorphologique observée dans la phylogénie des poissons.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	III
RÉSUMÉ.....	V
TABLE DES MATIÈRES.....	VII
LISTE DES TABLEAUX.....	XI
LISTE DES FIGURES.....	XIII
INTRODUCTION.....	I
CHAPITRE I	
MATÉRIEL ET MÉTHODES.....	11
1.1. PROTOCOLE EXPÉRIMENTAL UTILISÉ POUR FILMER LE MOUVEMENT DE NAGE..	11
1.1.1. MILIEU ET PLAN EXPÉRIMENTAL	11
1.1.2. DÉTAILS SUR LES VIDÉOS ENREGISTRÉS	12
1.2. PRÉLÈVEMENT DES INFORMATIONS QUANTITATIVES SUR DES IMAGES VIDÉO	13
1.2.1. UTILISATION D'UN SYSTÈME DE COORDONNÉES EUCLIDIENNES	13
1.2.2. NUMÉRISATION DES DONNÉES MORPHOMÉTRIQUES.....	16
1.2.3. NUMÉRISATION DES DONNÉES CINÉMATIQUES.....	17
1.3. ÉVALUATION DE LA MÉTHODE DE LOCALISATION DES POINTS MARQUEURS	19
1.3.1. BRUIT ASSOCIÉ À LA LOCALISATION DES POINTS MARQUEURS	19
1.3.2. RÉPÉTITIVITÉ DANS LE POSITIONNEMENT	22
1.3.3. VARIABILITÉ DANS LES COMPARAISONS ENTRE DEUX POINTS	23
1.3.4. PRÉCISION DANS L'ESTIMATION DES COORDONNÉES D'UN POINT.....	24
1.4. SÉLECTION DES SÉQUENCES DE NAGE.....	25
1.4.1. DÉFINITION D'UN BATTEMENT COMPLET DE LA NAGEOIRE CAUDALE	25
1.4.2. CRITÈRES DE SÉLECTION DES SÉQUENCES HOMOGENÈME DE NAGE.....	26
1.5. REPRODUCTION D'UNE SÉQUENCE DE NAGE	28
1.5.1. DONNÉES NUMÉRISÉES	28
1.5.2. ÉQUATION MATHÉMATIQUE DE NAGE.....	30
1.6. ADIMENSIONNALISATION DE L'ÉQUATION	31
1.6.1. PARAMÈTRE L_{MAX}	31
1.6.2. PARAMÈTRE S	32
1.6.3. PARAMÈTRE T	32

CHAPITRE 2

DÉVELOPPEMENT DU MODÈLE MATHÉMATIQUE.....	35
2.1. DÉVELOPPEMENT D'UNE ÉQUATION DE NAGE.....	35
2.1.1. STRUCTURE APPROPRIÉE POUR L'ÉQUATION MATHÉMATIQUE DE NAGE.....	35
2.1.2. PRINCIPAUX PARAMÈTRES DE NAGE.....	37
2.1.3. PARAMÉTRISATION DE L'ÉQUATION.....	38
2.1.4. CALCULS UTILISÉS POUR DÉFINIR LES PARAMÈTRES DE L'ÉQUATION.....	40
2.2. DÉDUIRE DES PARAMÈTRES PHYSIQUES DE NAGE.....	54
2.2.1. NOMBRE DE REYNOLDS.....	54
2.2.2. GLISSEMENT.....	55
2.2.3. VITESSE DE DÉPLACEMENT DE L'ONDE SUR LE CORPS.....	56
2.2.4. FRÉQUENCE DE BATTEMENT DE LA NAGEOIRE CAUDALE.....	57
2.2.5. CAPACITÉ À QUALIFIER LE MODE DE NAGE.....	59
2.2.6. VITESSES MOYENNES DES DIFFÉRENTES PARTIES DU CORPS.....	61

CHAPITRE 3

RÉSULTATS.....	63
3.1. ÉVALUATION DES PERFORMANCES PRÉDICTIVES DU MODÈLE.....	63
3.1.1. PERFORMANCE PRÉDICTIVE DU MODÈLE POUR CHAQUE POINT.....	63
3.1.2. PERFORMANCE D'AJUSTEMENT D'UNE COURBE POUR CHAQUE IMAGE.....	64
3.2. ÉVALUATION DU MODÈLE MATHÉMATIQUE.....	68
3.2.1. CALIBRATION DU MODÈLE.....	68
3.2.2. ÉVALUATION DES PARAMÈTRES LES PLUS PERTINENTS.....	69
3.2.3. ÉVALUATION DE LA SENSIBILITÉ DU MODÈLE.....	69
3.2.4. VÉRIFICATION DE LA TRANSFÉRABILITÉ DU MODÈLE.....	70
3.2.5. VALIDATION DU MODÈLE.....	71
3.3. COMPARAISON AVEC L'ÉQUATION DE LIGHTHILL.....	72
3.3.1. DESCRIPTION DE L'ÉQUATION RÉALISÉE PAR LIGHTHILL.....	72
3.3.2. DESCRIPTION DES PARAMÈTRES DE L'ÉQUATION RÉALISÉE PAR LIGHTHILL.....	74
3.3.3. COMPARAISONS DE NOS RÉSULTATS AVEC CEUX DE LIGHTHILL.....	75

CHAPITRE 4

DISCUSSION.....	79
4.1. ASPECT MATHÉMATIQUE.....	79
4.2. ASPECTS BIOLOGIQUES.....	83
4.3. ASPECTS MÉCANIQUES.....	93
4.4. AMÉLIORATION DU MODÈLE.....	96

CONCLUSION.....	99
BIBLIOGRAPHIE.....	103
APPENDICE 1.....	113

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1	Indicateurs de qualité et classement des séquences de nage	27
Tableau 2	Calcul des vitesses moyennes de points marqueurs suivis sur le corps de l'individu B2.....	62
Tableau 3	Comparaison entre les paramètres mathématiques de notre équation de nage et leurs correspondances biologiques	87

LISTE DES FIGURES

Figure 1	Assemblage vidéo au-dessus de la table de nage	12
Figure 2	Notre système de coordonnées.....	15
Figure 3	Localisation des points marqueurs et leurs significations.....	16
Figure 4	Exemple d'un tableau de coordonnées pour une seule image.....	17
Figure 5	La localisation d'un point marqueur exige parfois une prise de décision..	20
Figure 6	Localisation des points marqueurs médians.....	21
Figure 7	La séquence de nage est sélectionnée parmi une série d'images	25
Figure 8	Étapes pour reconstituer une séquence de nage	29
Figure 9	Mesure de la longueur maximale	31
Figure 10	Méthode d'ajustement du paramètre t	33
Figure 11	Déterminer la fonction $g(s, t)$ par une enveloppe d'amplitude	43
Figure 12	Représentation du déplacement latéral total, maximum et minimum.....	45
Figure 13	Valeurs du déplacement latéral minimum (k_{\min}) pour chaque individu	46
Figure 14	Valeurs du déplacement latéral maximum (k_{\max}) pour chaque individu ...	47
Figure 15	Détermination du paramètre Ω	48
Figure 16	Valeur du paramètre Ω pour tous les candidats étudiés et pour toutes leurs séquences de nage	50
Figure 17	Détermination du paramètre D_{phs}	51
Figure 18	Variations dans l'intervalle de temps théorique (phase) entre chacune des images consécutives des séquences de nage.....	52
Figure 19	Variations dans l'intervalle de temps théorique (phase) entre chacune des images consécutives des séquences de nage.....	53
Figure 20	Calculs de glissement pour chacun des individus étudiés et pour chacune des séquences de nage.....	56
Figure 21	Vitesse de déplacement de l'onde sur le corps des larves calculée pour tous les individus et pour chacune de leurs séquences de nage étudiées ...	57

Figure 22 Fréquence de battement de la nageoire caudale (Hz) calculée pour tous les individus et pour chacune des séquences de nage étudiées	58
Figure 23 L'onde propulsive produite était calculée par deux variables différentes, soit L_{ond} et L_{corps}	59
Figure 24 La portion propulsive de l'onde est mesurée sur le corps de la larve, entre le début de l'onde (intersection) et son sommet situé au pédoncule.	61
Figure 25 Comparaisons entre les valeurs estimées par le modèle et les données expérimentales sur les quatre individus étudiés	64
Figure 26 Graphique de toutes les configurations numérisées et estimées sur l'individu B2 pour la séquence de nage #9	65
Figure 27 Graphique des configurations de l'individu A1 pour la séquence de nage #1	66
Figure 28 Comparaison entre les courbes estimées par le modèle et les courbes numérisées sur les individus étudiés et pour toutes les séquences de nage	67
Figure 29 Comparaison des performances prédictives sur les valeurs du déplacement latéral estimé par les deux modèles	76
Figure 30 Comparaison de l'erreur d'ajustement entre les valeurs expérimentales et celles estimées par les deux modèles	77

INTRODUCTION

Le sujet de la locomotion animale fascine la pensée humaine depuis plusieurs générations (Hou *et coll.*, 2007). Personne ne sait à quelles lois hydrodynamiques la nage obéit, ni comment reconnaître les mécanismes de haute efficacité ou de production de fortes poussées qui sont utilisés par les nageurs (Liu, 2002). Chez les vertébrés, des interactions existent entre les modifications géométriques tridimensionnelles du corps et le mode de nage, mais la manière dont ces interactions affectent la propulsion n'est toujours pas connue (Liu, 2002). Jusqu'à maintenant, les causes de leur extraordinaire efficacité dans la propulsion (Block et Stevens, 2001; Evans et Webb, 1998), l'accélération et les manœuvres (Pough *et coll.*, 2002) demeurent peu connues. La complexité des fonctions d'un organisme vivant semble défier notre capacité à comprendre l'évolution de la locomotion animale (McHenry et Patek, 2004). Devenir capable de simplifier les conditions complexes de la locomotion naturelle apportera une meilleure compréhension des mécanismes qui permettent aux animaux de naviguer avec succès dans leur environnement (Liao, 2004).

Les poissons dépendent de la nage pour la recherche de nourriture, la protection contre des prédateurs, la reproduction et pour trouver des lieux de repos (Pearson et Misiaszek, 2002; Pakkasmaa et Piironen, 2001; Hale, 1999; Osse et van den Boogaart, 1999). Ces activités très variées forcent les poissons à répondre à un développement qui a lieu dans un contexte de compromis (Sfakiotakis *et coll.*, 1999). Un paramètre important

pour la survie de plusieurs espèces aquatiques est la performance de nage (Ohlberger *et coll.*, 2005; Plaut, 2001). Depuis plus de 530 millions d'années, la sélection naturelle limite les systèmes mécaniques qui ne sont pas nécessairement optimaux chez les poissons, mais deviennent très efficaces en ce qui concerne l'habitat et le mode de vie pour chaque espèce (Lauder et Drucker, 2004).

La nage est un terme à sens large pour un ensemble complexe de mouvements adaptatifs dans lequel les poissons réalisent de nombreuses activités nécessaires à la survie dans les divers habitats (Evans et Webb, 1998). Du point de vue évolutif, il est avantageux de développer des modes de nage qui limitent le plus possible le coût énergétique puisqu'il est élevé, spécialement chez les petits organismes (Verhagen, 2004). Le mouvement de nage est caractérisé par le passage d'une onde le long de la structure de propulsion (Sfakiotakis *et coll.*, 1999) et l'origine de la nageoire caudale est considérée comme une innovation évolutive fondamentale puisqu'il augmente la production de la poussée (Lauder, 2000; Fish, 2002).

Par l'intermédiaire des contractions séquentielles des myomères de chaque côté du corps (Liem *et coll.*, 2003; Coughlin, 2002; Pough *et coll.*, 2002), une ondulation axiale est induite le long du corps et un mouvement ondulatoire de la nageoire caudale est généré (Coughlin, 2002). Comme la colonne vertébrale est relativement solide pour fournir une résistance à la compression, le corps se courbe au lieu de raccourcir (Pough *et coll.*, 2002).

L'onde augmente graduellement en amplitude lorsqu'elle se déplace de l'avant du tronc vers l'arrière (Barrett *et coll.*, 1999; Grillner *et coll.*, 1995) pour que le corps et la nageoire caudale exercent une force sur le liquide environnant qui est relativement incompressible (Liem *et coll.*, 2003; Pough *et coll.*, 2002). Le mouvement vers l'avant est possible par la création d'ondulations rythmiques d'une partie du corps ou des nageoires qui sont plus rapides que la vitesse de déplacement du poisson (Müller *et coll.*, 2002; Grillner *et coll.*, 1995). Les ondulations rythmiques du squelette axial (tronc et nageoire caudale) représentent le mode de nage primitif des poissons (Coughlin, 2002) et la forme la plus fréquente pour la nage des poissons (Fish, 2002). La nage ondulatoire est utilisée par une grande proportion de poissons adultes et représente un « standard » pour les larves (Müller et van Leeuwen, 2004).

La nage axiale varie en fonction d'une grande diversité de formes corporelles et de modes de nage (Coughlin, 2002). Même lorsque les nageurs utilisent des mouvements similaires de propulsion, les mécanismes de propulsion ne sont pas nécessairement identiques (Müller *et coll.*, 2008). Des classifications basées sur la diversité des modes de locomotion des poissons sont développées selon les structures employées (corps, nageoires paires ou impaires, classification par Webb, 1984, cité par Blake, 2004; Sparenberg, 2002; Sfakiotakis *et coll.*, 1999), les caractéristiques mécaniques et cinématiques (ondulation axiale ou propulsion par les nageoires, classification par Breder, 1926, cité par Blake, 2004; Sparenberg, 2002; Sfakiotakis *et coll.*, 1999), l'intensité et la durée des activités (nage de croisière ou de transition, classification par Beamish, 1978, cité par Blake, 2004).

En considérant seulement le mode de propulsion généré par une ondulation du corps, un continuum des modes de nage est inclus entre les modes anguilliforme et thunniforme (Blake, 2004; Coughlin, 2002; Müller *et coll.*, 2001; Sfakiotakis *et coll.*, 1999). La poussée vers l'avant du mode anguilliforme est générée par des courbes de grandes amplitudes qui débutent juste derrière la tête et continuent jusqu'à la nageoire caudale (Coughlin, 2002; Müller *et coll.*, 2001). À l'opposé, le mode thunniforme démontre une faible courbure du corps et génère une poussée vers l'avant principalement par la nageoire caudale. Les courbures du corps ne communiquent pas la poussée directement à l'eau environnante, mais par l'oscillation d'une nageoire caudale à profil haut et étroit (Coughlin, 2002; Cheng et Chahine, 2001; Müller *et coll.*, 2001). Deux modes intermédiaires sont décrits comme étant carangiforme et subcarangiforme (Blake, 2004; Coughlin, 2002; Cheng et Chahine, 2001; Sfakiotakis *et coll.*, 1999). La propulsion carangiforme est employée par la plupart des poissons et démontre une ondulation d'une amplitude évidente seulement dans la partie postérieure du poisson : environ le tiers du corps ainsi que la nageoire caudale (Sparenberg, 2002; Sfakiotakis *et coll.*, 1999). Dans ce mode, la nageoire caudale commence à devenir la principale source de poussée (Coughlin, 2002; Cheng et Chahine, 2001; Müller *et coll.*, 2001; Sfakiotakis *et coll.*, 1999). Le mode subcarangiforme ondule le corps dans sa moitié postérieure ainsi que la nageoire caudale (Sparenberg, 2002; Sfakiotakis *et coll.*, 1999). Les alevins d'Omble chevalier (*Salvelinus alpinus*) utilisent la nage anguilliforme et la nage subcarangiforme aux stades juvéniles et adultes.

Les changements de tailles et du régime alimentaire durant le stade larvaire des poissons impliquent des changements morphologiques caractéristiques (Hale, 1999) qui modifient beaucoup l'écoulement de l'eau autour du corps (Osse et van den Boogaart, 1999). Cette différence dans l'écoulement entraîne un ajustement des comportements du poisson (Osse et van den Boogaart, 1999) qui apparaît sous des styles de nage différents, de même que sous des changements morphologiques (Müller et van Leeuwen, 2004). Par exemple, les Ombles chevaliers au stade larvaire utilisent la nage anguilliforme puisque le corps est allongé, haut, mince et possède une nageoire caudale. Durant cette période, les éléments squelettiques sont en formation, alors le corps est plutôt mou et flexible, ce qui favorise la nage anguilliforme (Osse et van den Boogaart, 1999; Sfakiotakis *et coll.*, 1999). Lorsque le stade adulte est atteint, la morphologie est assez différente pour convenir au classement de nage subcarangiforme. À ce moment, le corps est plus rigide et possède une nageoire caudale efficace (Osse et van den Boogaart, 1999; Sfakiotakis *et coll.*, 1999).

Gray fournit dans les années 1930 les premières analyses cinématiques et quantitatives sur les mouvements du corps d'un poisson qui nage et réussit à associer ces mouvements aux forces qui propulsent le poisson vers l'avant (Lauder et Tytell, 2004). Gray utilise des images prélevées dans un film qui enregistre un poisson qui nage pour visualiser les déformations du corps. Il s'assure de connaître de façon précise l'intervalle de temps entre chaque image pour calculer les vitesses de chaque point sur le corps du poisson (Lauder et Tytell, 2004). Sur chaque image, Gray observe les positions maximales des courbes du corps pour suivre l'onde qui se déplace le long du corps (Lauder et Tytell, 2004).

En 1933, Gray utilise les patrons de courbures chez les anguilles pour inférer comment des muscles agissent sur chaque segment corporel afin de le placer à un angle approprié pour générer une poussée (Lauder et Tytell, 2004).

Inspiré des analyses cinématiques de Gray, Lighthill développe sa théorie des poissons minces à petites amplitudes, donc plus appropriée pour la nage anguilliforme (Lighthill, 1960). Cette théorie est à la base des études biofluidynamiques (Dong et Lu, 2005) qui permettent d'évaluer les forces réactives entre les ondulations du corps du poisson et l'eau environnante (Dong et Lu, 2005; Lauder et Tytell, 2004). Cette théorie suppose que les forces réactives sont les seules à s'exercer sur le corps du poisson en mouvement et elles sont causées par l'inertie de l'eau mise en mouvement (Sparenberg, 2002). Une décennie plus tard, Lighthill modifie sa théorie des corps minces pour étudier les modes de nage anguilliforme et carangiforme et l'appelle la théorie des corps allongés à grandes amplitudes (Cheng et Chahine, 2001; Sfakiotakis, *et coll.*, 1999). Cette théorie est adoptée fréquemment dans les études qui décrivent une nage *idéale* ou *probable* chez les poissons adultes. Il faut noter que cette équation provient d'une démarche entièrement théorique effectuée dans les années 60 et qui n'a jamais été vérifiée par des études expérimentales depuis. Plusieurs hypothèses étaient à la base de cette théorie (Lighthill, 1960), dont : 1) le poisson était défini par un corps d'une épaisseur nulle, mais d'une densité égale à celle de l'eau; 2) le profil du corps du poisson variait lentement de la tête vers la nageoire caudale; 3) le poisson avait une nageoire caudale verticale, mais aucune nageoire dorsale ni ventrale; 4) l'écoulement de l'eau autour du corps n'était pas perturbé; 5)

le poisson évolue dans un milieu liquide homogène; 6) et la vitesse de déplacement de l'onde sur le corps était plus grande que la vitesse de déplacement du poisson dans l'eau.

Depuis plus d'une décennie, plusieurs auteurs ont mentionné la pertinence et la nécessité de développer une méthode d'analyse des aspects mécaniques du mouvement de nage. Même si l'importance de l'analyse fonctionnelle du mouvement est reconnue depuis longtemps, les méthodes quantitatives ne sont pas véritablement développées pour identifier les différences dans les mouvements (Adams et Cerney, 2007). Une étude quantitative sur les variations de la forme du corps qui est basée sur des données numérisées représente alors une avancée remarquable sur le plan des approches théoriques actuelles (Adams et Cerney, 2007). Le principal problème des abstractions théoriques mathématiques sur des analyses fonctionnelles est qu'il n'existe aucune validation expérimentale dans la littérature (Sparenberg, 2002). Drucker et Lauder (1999) relèvent qu'aucune attention n'est accordée expérimentalement sur un processus de modélisation de la forme de l'ondulation du corps d'un poisson au cours de la nage. Karbowski *et coll.* (2006) sont les seuls à avoir réalisé une équation de nage construite à partir de données expérimentales. Malheureusement, l'équation de Karbowski est construite selon une série d'hypothèses qui ne sont pas encore validées. La structure du modèle est relativement complexe et difficile à être utilisée lors d'une comparaison entre les différentes situations de nage.

Pour les animaux qui se déplacent dans l'eau, la recherche actuelle sur la cinématique de la locomotion, de la dynamique musculaire et des analyses de la dynamique des fluides débute par les indices physiques de la locomotion dans l'eau, combinée aux analyses détaillées de ces données expérimentales (Lauder et Tytell, 2004). Wu (2001) applique une variante des études aérodynamiques d'une surface oscillante pour réaliser une théorie linéaire des surfaces portantes flexibles dans la locomotion (Cheng et Chahine, 2001; Sfakiotakis *et coll.*, 1999), autant chez les ailes des oiseaux que chez les nageoires hautes et étroites des poissons rapides (Hou *et coll.*, 2007). Désormais, la méthode de l'élément frontière (« boundary element method », BEM, décrite dans Cheng et Chahine, 2001) et l'équation de Navier-Stokes (Dong et Lu, 2005) sont utilisées régulièrement pour étudier l'écoulement dynamique de l'eau autour du poisson. Également originaire de l'ingénierie, la méthode du « digital particle image velocimetry » (DPIV) permet de quantifier des forces locomotrices sur des animaux qui nagent librement dans l'eau (Drucker et Lauder, 2002). Le DPIV mesure les forces de propulsion sur les nageoires paires (p.e., pectorales par Drucker et Lauder, 1999) aussi bien que l'écoulement de l'eau dans le sillage du poisson (p.e., Müller *et coll.*, 1997; Videler *et coll.*, 1999). Le principal avantage de cette méthode est d'éviter les hypothèses simplificatrices telles qu'exigées par la modélisation théorique (Drucker et Lauder, 2002).

Comprendre les phénomènes hydrodynamiques autour du poisson ne représente pas une finalité pour les biologistes puisqu'ils sont plutôt intéressés sur les raisons qui permettent aux poissons de réaliser les mouvements de leurs corps et la vitesse de nage,

donc sur la fonction des muscles utilisés dans la nage (Pedley et Hill, 1999). Les systèmes mécaniques et de contrôles sont liés ensemble, alors une théorie hydrodynamique ne fournit qu'une petite partie des connaissances désirées (Pedley et Hill, 1999). Une image de l'écoulement de l'eau derrière le poisson est inutile pour établir la relation entre le mouvement du corps et l'écoulement sans obtenir auparavant une description cinématique de la nage (Müller, 2001). Webb (2006) constate que des méthodes de mesures plus systématiques et plus précises doivent être développées sur les mouvements de nage afin de pouvoir déterminer quels sont les facteurs clés (p. e., profil du corps et la taille) qui peuvent améliorer la compréhension de la nage des poissons. Autrement dit, une étude détaillée de la forme de l'onde du corps de la larve est nécessaire pour formuler un ensemble de conditions fonctionnelles que doit remplir le système locomoteur afin de générer la dynamique de nage observée (Müller et van Leeuwen, 2004). Pedley et Hill (1999) suggèrent d'étudier la manière dont les poissons atteignent leurs remarquables performances de nage par l'approche suivante : (1) mesurer les paramètres cinématiques (déplacement de l'onde, les mouvements des nageoires, etc.), (2) calculer les phénomènes hydrodynamiques et (3) utiliser les résultats pour estimer la distribution des moments de courbure appliqués par les muscles locomoteurs.

Lauder (2009) relève que les approches mathématiques sont d'excellentes voies pour simplifier les structures biologiques et les patrons de mouvements. Notre revue de littérature ne permet pas de trouver une équation vérifiée expérimentalement ou qui est induite sur des données expérimentales de la forme de l'onde observée sur le corps d'un

poisson. L'équation théorique la plus utilisée est sans contredit celle de Lighthill (1960). Plutôt que de modifier la paramétrisation de l'équation de Lighthill afin de l'ajuster à la nage de larves de poissons réelles, nous avons utilisé une approche inductive pour obtenir une équation mathématique de nage. Cette approche inductive vise à intégrer dans une équation mathématique tous les paramètres qui sont jugés importants et nécessaires à la compréhension du mouvement de nage. Ces paramètres sont sélectionnés, en premier lieu, pour caractériser l'onde observée sur le corps du sujet et permettre ensuite de les réunir à une interprétation biologique. Deux avantages semblent associés à cette approche : (1) pouvoir préciser l'équation pour les cas expérimentaux à étudier plutôt que de générer un modèle qui est plus général, mais non applicable pour des données expérimentales ; (2) éviter les hypothèses simplificatrices comme celles exigées par les modèles théoriques. Les résultats très satisfaisants de notre modèle permettent de suggérer l'approche inductive comme une avancée parmi les approches concurrentes.

L'objectif général de ce travail est de proposer un modèle mathématique descriptif pour reproduire une séquence homogène de nage chez les alevins d'Omble chevalier. Le premier sous-objectif est de développer une procédure dans laquelle l'équation mathématique de nage contient des paramètres quantitatifs qui sont adaptés pour être interprétés biologiquement. Le deuxième sous-objectif est de valider le modèle pour chaque séquence de nage étudiée. Cette validation est évaluée par la performance prédictive (précision) du modèle et sera aussi comparée aux performances du modèle de Lighthill (1960).

CHAPITRE 1

MATÉRIEL ET MÉTHODES

1.1. *Protocole expérimental utilisé pour filmer le mouvement de nage*

1.1.1. Milieu et plan expérimental

Les vidéos utilisées ont été enregistrées pendant un protocole expérimental expliqué en détail par Grünbaum *et coll.* (2007). Le montage expérimental utilisait une table de nage avec un système de recirculation d'eau (Aquabiotech Inc., Québec, Canada) conçu avec huit canaux dans lesquels la vitesse du courant était connue et maintenue constante. Le montage est décrit en détail par Grünbaum *et coll.* (2008). Chaque canal était équipé avec un moteur pour contrôler la vitesse de l'eau ($0,15 \pm 0,01$ cm/s à $10 \pm 0,1$ cm/s). Des grillages stabilisateurs étaient installés à l'avant et à l'arrière des canaux pour obtenir un écoulement laminaire. Les canaux étaient contrôlés indépendamment pour la température de l'eau en recirculation (de $5 \pm 0,1$ °C à $30 \pm 0,1$ °C avec un système central de refroidissement au glycol).

Ce protocole expérimental incluait quatre traitements de vitesse de courant, qui étaient maintenues constants tout au long de l'expérience (3,2 cm/s; 1,6 cm/s; 0,8 cm/s et 0,4 cm/s) avec deux canaux (réplicats) pour chaque vitesse.

1.1.2. Détails sur les vidéos enregistrés

La condition d'élevage des alevins est décrite par Grünbaum *et coll.* (2007). Les vidéos de nage de routine montrent la nage des alevins de l'Ombre chevalier (*Salvelinus alpinus*) âgés de 3 à 100 jours post-éclosion. Ces vidéos sont enregistrées à l'aide d'une caméra numérique CCD QICAM 12 (NAC Hi-Dcam II) qui est fixée au-dessus du centre du canal à une distance d'environ 40 cm (figure 1).

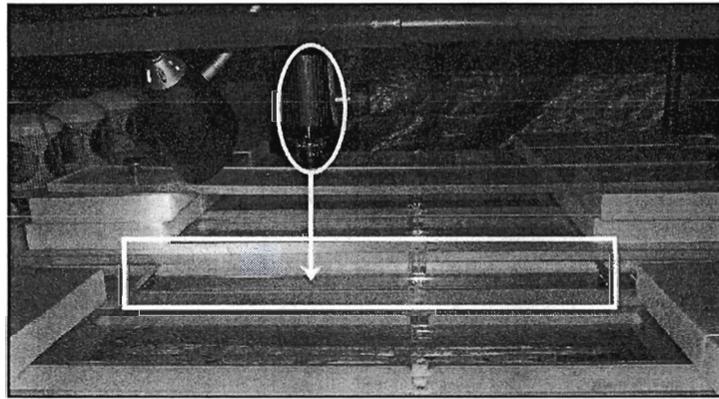


Figure 1 : Assemblage vidéo au-dessus de la table de nage. Une caméra numérique est fixée au-dessus du centre du canal filmé (couvercle enlevé) (Grünbaum, données non publiées, 2005).

La fréquence d'enregistrement varie de 2 à 3 jours pour chaque canal durant les 100 jours de l'expérience. La période d'enregistrement des clips vidéo est sélectionnée de façon totalement aléatoire, autrement dit les mouvements de nage des alevins ne sont pas vérifiés pour correspondre aux critères d'évaluation des séquences de nage. Ces vidéos de 200 images consécutives pour une durée totale d'un peu plus de 6 secondes montrent des séquences de nage de 20 à 30 battements consécutifs de la nageoire caudale. Une paire d'images consécutives est séparée par un intervalle de temps de près de 33 ms dont le

champ de l'image est fixé dans un cadre numérique de 672 pixels carrés horizontaux (axe des ordonnées) et de 512 pixels carrés verticaux (axe des abscisses).

Les comportements de nage observés sont naturels et sans conditionnement. La présence d'un courant à vitesse constante favorise l'observation des alevins en nage continue et à une vitesse relativement stable.

1.2. Prélèvement des informations quantitatives sur des images vidéo

1.2.1. Utilisation d'un système de coordonnées euclidiennes

L'utilisation de pixels situés dans un système de coordonnées euclidiennes apporte six caractéristiques importantes dans l'étude des séquences de nage sélectionnées. (1) Les coordonnées ainsi que les mesures calculées sont conservées dans un cadre de référence considéré comme absolu pour toutes les mesures individuelles de la nage. Le travail de modélisation ainsi que la réalisation des comparaisons entre les individus deviennent plus faciles. (2) Il permet d'utiliser les pixels pour quantifier les différents paramètres de nage. (3) Il favorise la description du mouvement de nage exécuté durant les séquences numérisées par ces mêmes paramètres quantifiés. (4) Il devient possible de quantifier la fiabilité et la précision des résultats calculés par le modèle. (5) La distance en pixel peut facilement être convertie en une mesure métrique plus classique (p.e., cm). (6) Les valeurs de déplacement latéral sont adimensionnalisées (valeurs entre 0 et 1) dans le modèle, pour

éviter les différences d'échelles dans la longueur, les positions et l'orientation (similaire au travail d'Adams et Cerney, 2007).

Les images sont prises par des ajustements identiques de la caméra pour l'ensemble des échantillons retenus. Puisque les données proviennent d'images numérisées, le pixel (carré) est la référence. Également, les alevins ont tendance à se déplacer près du fond du canal ou à une profondeur relativement constante durant toute la durée de la séquence de nage, donc la surface de chaque pixel pour chaque image est relativement similaire. Pour ces raisons, il devient possible de comparer les pixels sans ajustement. Une transformation des unités se calcule facilement puisqu'un centimètre équivaut à 70 pixels.

L'utilisation de points marqueurs permet de considérer quelques-uns des pixels de l'image jugés comme pertinents à suivre (p.e., profils extérieurs, ligne médiane). Des coordonnées euclidiennes (x , y , t) sont obtenues pour chacun de ces points marqueurs et pour chacune des images à l'aide du logiciel TPSdig réalisé par James F. Rohlf (version 2, du 24 novembre 2004).

Puisque nous travaillons à partir d'une vue dorsale, la déviation du corps est latérale, se produit en deux dimensions spatiales (x et y) et dans une dimension temporelle (t). Le système de coordonnées euclidiennes est défini par deux axes qui sont originaires à la pointe du museau (McHenry et Lauder, 2006; Liao *et coll.*, 2003; Long *et coll.*, 2002;

Wolfgang *et coll.*, 1999). L'axe des abscisses est positif le long d'une ligne médiane droite et virtuelle selon ce plan de coordonnées. Le museau devient l'origine (0,0) et la nageoire caudale correspond alors à la valeur la plus élevée de cet axe (figure 2). L'axe des ordonnées est perpendiculaire à la ligne médiane du corps selon une vue dorsale. Les valeurs de y peuvent être positives ou négatives puisque l'origine se trouve à la pointe du museau (Karbowski *et coll.*, 2006; McHenry et Lauder, 2006; Farnell *et coll.*, 2005; Liao *et coll.*, 2003; Sparenberg, 2002).

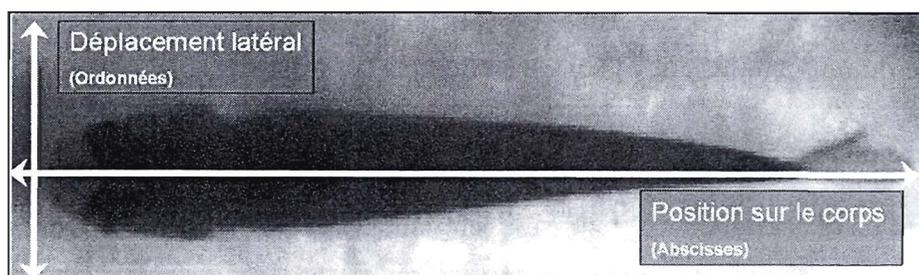


Figure 2 : Notre système de coordonnées.

Cheng et Chahine (2001) décomposent le mouvement du corps d'un poisson en deux parties : un mouvement rigide du corps (déplacement dans le cadre ou par rapport à la direction de l'eau) et une déformation souple le long du corps. Pour effectuer la modélisation du comportement de nage, notre modèle est construit en ne considérant que le système de coordonnées relatif aux mouvements du corps entre les images. Étant donné que les axes débutent toujours au bout du museau, les coordonnées obtenues pour chaque point étudié ne tiennent plus compte du mouvement de la larve dans le cadre de l'image. De cette façon, l'effet de déplacement dans le cadre de l'image est éliminé tout en conservant les caractéristiques du mouvement de l'alevin. La déformation souple du corps qui est décrite correspond seulement à l'ondulation générée par les forces de contractions musculaires du

corps. Le déplacement relatif dans l'image doit être considéré quand même lors de l'interprétation biologique du mouvement de nage.

1.2.2. Numérisation des données morphométriques

Un total de 17 ou 18 points marqueurs sont localisés manuellement pour décrire la ligne médiane du poisson (estimation de la colonne vertébrale, sauf dans la région de la tête et des rayons de la nageoire caudale) (figure 3). Le premier point du corps est fixé sur la pointe du museau, les autres sont sélectionnés pour des distances consécutives de 20 pixels sur l'axe des abscisses. Le dernier point est une exception, car il marque l'extrémité de la nageoire caudale, donc la distance est inférieure ou égale à 20 pixels par rapport au point précédent. Le même principe est utilisé pour décrire le profil du corps à l'aide de 14 ou 15 points marqueurs de chaque côté (figure 3).

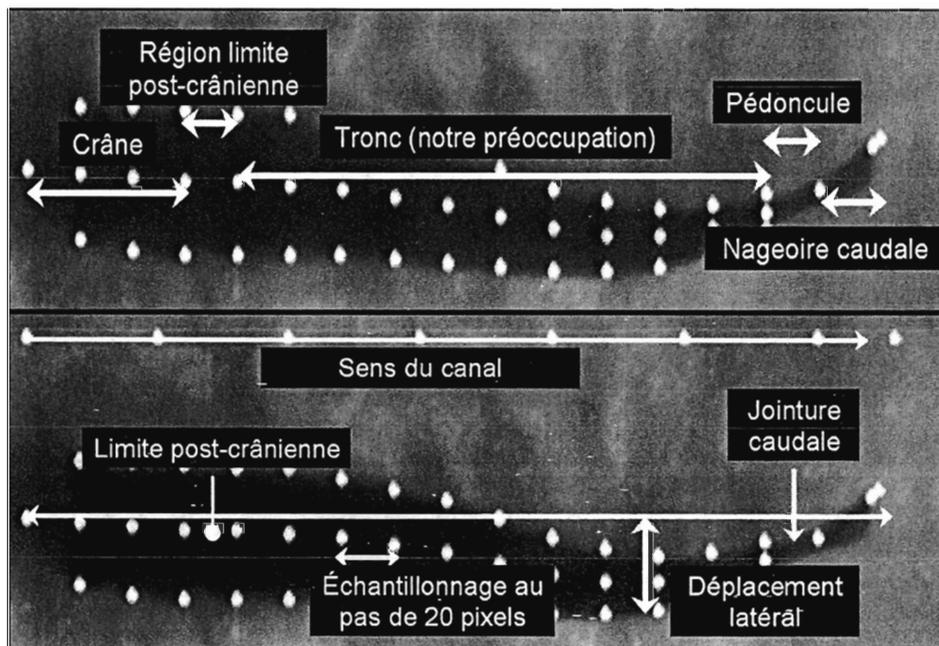


Figure 3 : Localisation des points marqueurs et leurs significations.

1.2.3. Numérisation des données cinématiques

Un défi de la modélisation et de la construction du modèle de nage est de quantifier des paramètres à partir des seules séquences vidéo disponibles. Pour atteindre cet objectif, les images de chaque échantillon de nage sont traitées par la localisation de points marqueurs (figure 4). Ces coordonnées sont ensuite compilées dans une matrice qui inclue le numéro de l'individu étudié, du numéro de la séquence, du nom du point marqueur, les valeurs brutes de x , de y , et les valeurs corrigées de x et de y (figure 4). Les fichiers de coordonnées obtenus par le logiciel TPSdig sont ensuite traités dans un fichier Excel (version 5,1) afin de générer les matrices. Le déplacement latéral des points ciblés sur la colonne vertébrale peut ainsi être suivi dans le temps et selon chacune des séquences de nage.

				459	445
	Point	Axe x	Axe y	x corr	y corr
	1	459	450	0	5
	2	439	448	20	3
	3	419	447	40	2
	4	399	446	60	1
	5	379	445	80	0
	6	359	444	100	-1
	7	339	444	120	-1
	8	319	443	140	-2
	9	299	443	160	-2
	10	279	443	180	-2
	11	259	443	200	-2
	12	239	444	220	-1
	13	219	445	240	0
	14	199	446	260	1
	15	179	447	280	2
	16	159	449	300	4
	17	139	454	320	4
	18	128	454	331	4

Figure 4 : Exemple d'un tableau de coordonnées pour une seule image. Les coordonnées initiales de tous les points marqueurs sont présentées dans un tableau (colonnes axe x et y). Dans les deux colonnes de droite (x corr et y corr), les coordonnées sont corrigées afin de tenir compte de la position des axes selon notre système de coordonnées.

Une normalisation des valeurs est réalisée pour tous les points afin de permettre la comparaison entre les différents individus et entre les images consécutives. Pour ce faire, une correction des valeurs en x et y est effectuée. La valeur en x du museau est considérée comme l'origine de l'axe des abscisses, donc la valeur originale capturée dans l'image devient la valeur à soustraire pour tous les autres points du corps de l'alevin et de la séquence. Pour la correction des valeurs sur l'axe des ordonnées, un point est sélectionné sur la colonne vertébrale pour devenir un centre de référence sur les valeurs en y . Comme la tête montre un mouvement différent de l'onde observée sur le corps, nous avons convenu d'utiliser le premier point connu au niveau du tronc et le plus près possible de la limite post-crânienne (LPC). Les vérifications démontrent que les valeurs entre ce point de référence et le point de tête le plus près du LPC diffèrent de 1 pixel ou moins. Alors, la valeur en y du point suivant la position du LPC est sélectionnée pour être réajustée à 0. Ensuite, les autres points sont corrigés selon la même différence.

Le déplacement latéral des points marqueurs doit être suivi au niveau de la ligne médiane du corps et sur l'ensemble des images de la séquence étudiée pour faire apparaître clairement les caractéristiques du mouvement ondulatoire du squelette axial. Le modèle est basé sur cette observation et cherche à le reproduire le plus fidèlement possible. Un principe semblable est utilisé par Anderson *et coll.* (2001).

1.3. *Évaluation de la méthode de localisation des points marqueurs*

Les biais associés à la localisation des points marqueurs doivent être évalués afin d'estimer la fiabilité des résultats fournis par le modèle. Les biais sont calculés à partir d'un individu de 94 jours post-éclosion qui nagent dans un traitement rapide (1,6 cm/s).

Notre procédure utilise plusieurs groupes d'échantillons distincts constitués pour chacune des opérations de modélisation (similaire à celle décrite par Fukuda et Hiramatsu, 2008). Un premier échantillon avait servi à la calibration des paramètres. Cet échantillon correspondait à une seule séquence de nage pour un individu (#2 à 94 jours post-éclosion) filmée dans un canal (A) et un traitement particulier (3,2 cm/s). Un deuxième groupe de données a été constitué afin de valider le modèle. Ce groupe était composé de trois individus de deux traitements différents (94 jours post-éclosion dans les traitements 3,2 et 1,6 cm/s). Un troisième groupe a été utilisé pour comparer le modèle validé durant les étapes de la transférabilité. Ce groupe a été formé par deux individus de 94 jours post-éclosion, qui ont été filmés dans un canal différent du même traitement (le répliquat de A et B).

1.3.1. Bruit associé à la localisation des points marqueurs

La localisation d'un point marqueur implique parfois un choix entre plusieurs positions possibles parce que le contraste dans les images vidéo étudiées n'est pas parfait

(figure 5A). Le biais est minimisé puisqu'un seul expérimentateur pose tous les points marqueurs. Lors de la localisation des points marqueurs qui servent à définir le profil extérieur du corps de l'alevin, le principal critère est que la moitié de la surface du point marqueur doit recouvrir une partie foncée des pixels et une région plus pâle pour l'autre moitié (figure 5B). Pour nos échantillons, la partie pâle montre une valeur d'intensité de contraste d'environ 115 alors que la partie foncée indique plutôt une valeur autour de 101 sur une échelle de 256 tons de gris (figure 5B). Ces mesures d'intensité de contraste sont réalisées par le même logiciel utilisé dans la localisation des points marqueurs.

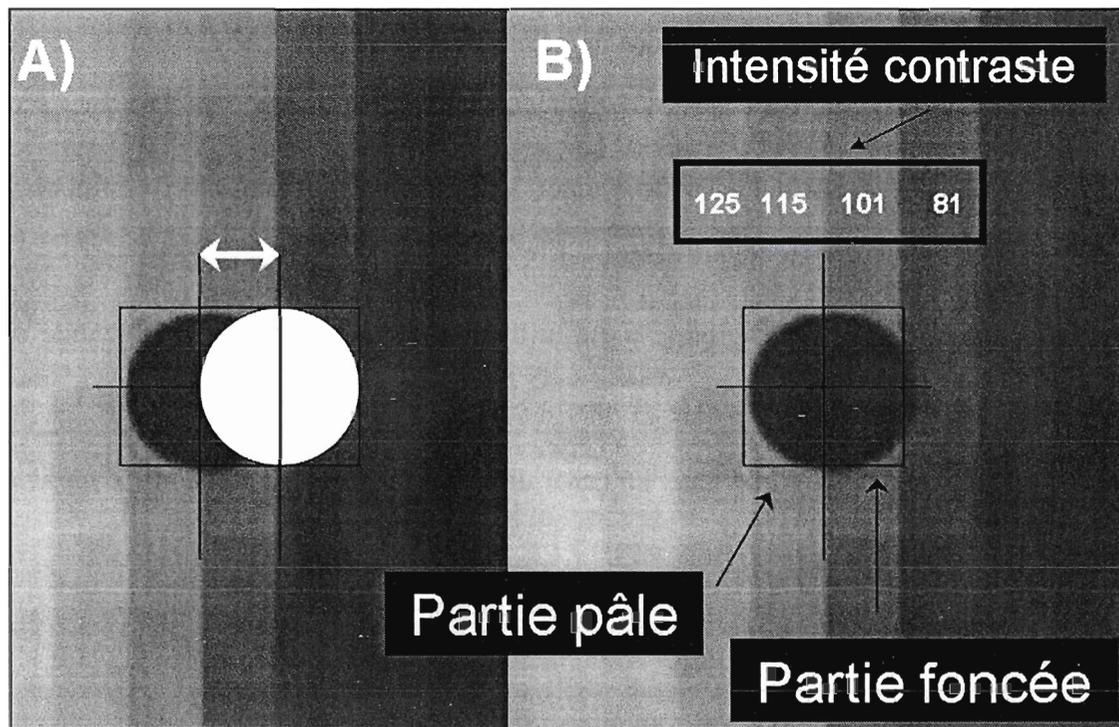


Figure 5 : La localisation d'un point marqueur exige parfois une prise de décision.

La valeur médiane est utilisée entre les profils extérieurs pour localiser les points marqueurs qui estiment la position de la colonne vertébrale (seulement sur le tronc). Cette vérification est effectuée visuellement ainsi que par un calcul (figure 6). La distance totale est mesurée entre les deux points qui délimitent le profil extérieur du corps de la larve. Ainsi, le point médian peut être calculé pour estimer la position du squelette axial (ou le milieu de la tête). Un choix entre deux positions doit être effectué dans le cas d'une distance à unité impaire : la valeur unitaire la plus proche doit être sélectionnée, que ce soit dans la direction inférieure ou supérieure.

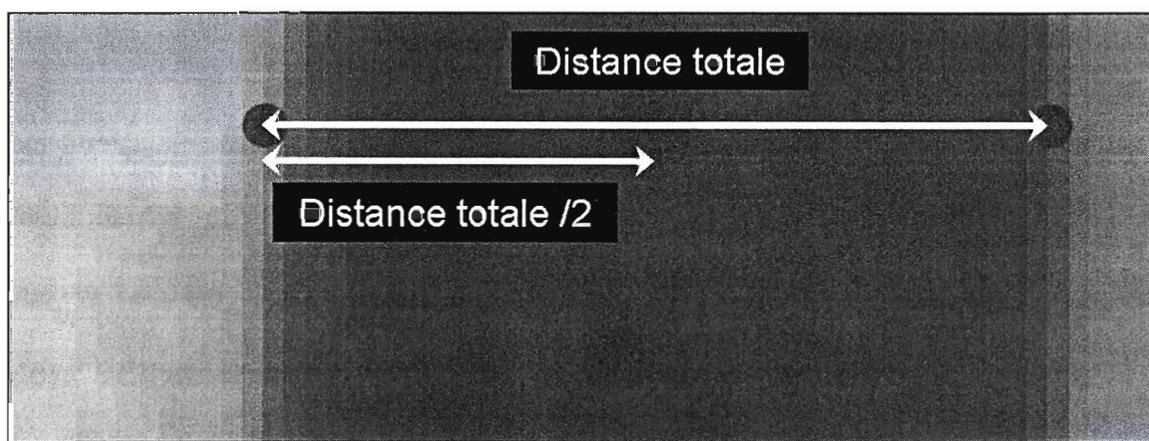


Figure 6 : Localisation des points marqueurs médians.

La précision des valeurs de la coordonnée d'un point marqueur varie de ± 1 pixel sur l'axe des ordonnées. Nous pouvons estimer qu'une comparaison entre deux points apporte une imprécision qui varie entre 0 et 2 pixels (seulement en ordonnées) par l'addition des deux imprécisions. Autrement dit, le **bruit** associé à la localisation des points médians est estimé à 2 pixels ou moins.

Une échelle d'évaluation est conçue pour interpréter les comparaisons entre deux points marqueurs (p. ex., entre une donnée réelle et une estimation du modèle). Une différence entre deux points marqueurs inférieure ou égale à 2 pixels est jugée comme *excellente* puisqu'elle est équivalente au bruit associé à la localisation des points marqueurs. Une différence de 2 à 4 pixels est évaluée comme *satisfaisante* (deux fois le bruit) alors qu'une différence supérieure à 4 pixels est considérée comme *insatisfaisante* et exige une analyse de la situation.

1.3.2. Répétitivité dans le positionnement

Le test de *répétitivité* cherche à évaluer l'effet de l'expérimentateur lors de la localisation des points marqueurs. Pour réaliser ce test, sept images différentes sont sélectionnées aléatoirement parmi l'ensemble de la séquence de nage échantillonnée sur l'individu du deuxième groupe d'échantillons. Sur chacune des images, la ligne médiane est localisée par 18 points marqueurs. Pour chaque image, cette opération est réalisée à cinq reprises dans un intervalle minimum de 6 jours. Le calcul des différences est basé sur les cinq réplicats de chacun des points. La valeur maximale et la valeur minimale de l'ordonnée sont notées pour chaque point. Ensuite, une simple soustraction entre ces deux valeurs est évaluée comme suit : une *répétitivité* élevée (≤ 2 pixels) indique que l'expérimentateur pose les points marqueurs de façon rigoureusement identique à chaque fois. Dans le cas contraire, l'expérimentateur apporte un trop grand biais pour considérer les séries de coordonnées comme fiables.

Les résultats obtenus pour l'ensemble des images étudiées sont comptabilisés pour 126 points (18 points * 7 images). La différence entre les répliquats est inférieure ou égale à 2 pixels pour 96,03 % des points. Les points extrêmes du corps (points #1 et #18) sont considérés comme imprécis (différence > 2 pixels) dans plusieurs cas (4 cas à 3 pixels et 1 seul cas à 4 pixels), toutefois ces points ne sont pas utilisés dans les analyses ultérieures du modèle développé.

1.3.3. Variabilité dans les comparaisons entre deux points

Cette évaluation vise à vérifier la *variabilité* des résultats causée par l'opération de localisation des points marqueurs. Le calcul de variabilité pour localiser des points marqueurs est effectué selon trois étapes. En premier lieu, il est nécessaire de calculer l'amplitude du déplacement latéral pour un côté du corps de l'alevin. Cette amplitude représente la différence entre la valeur maximale et minimale du déplacement latéral pour un point particulier sur l'axe des abscisses. Ensuite, le même calcul est effectué pour le côté opposé. Finalement, la différence entre les deux amplitudes est évaluée. Une *faible variabilité* d'erreur (≤ 2 pixels) indique que le pointage de cette position sur le corps est fiable alors qu'une valeur plus élevée démontre une incertitude associée à cette région du corps. Pour accomplir cette vérification, toutes les séquences de nage de l'individu du deuxième groupe d'échantillons sont utilisées. Sur chacune des images, le profil du corps est pointé à l'aide de 14 points marqueurs par côté.

Un nombre total de 140 points (14 paires de points x 10 séquences) est utilisé. Pour tous ces points étudiés, 89% des différences présentent une *faible variabilité* (≤ 2 pixels). Les points définissant la tête montrent des différences importantes dans la largeur de celle-ci durant les séquences de nage. Une combinaison de deux facteurs est suggérée comme la source de ces différences : (1) le constat du mouvement d'ouverture des opercules (2) et un angle de la tête est observé par rapport à l'axe des abscisses. Toutefois, ces points (# 1, 2, 3 et 4) ne sont pas utilisés dans le modèle.

1.3.4. Précision dans l'estimation des coordonnées d'un point

L'évaluation de la précision examine l'erreur possiblement induite pour localiser des points marqueurs qui estiment la position des points médians. Ces estimations sont comparées au calcul de la position médiane entre les profils extérieurs du corps de l'alevin. L'individu du deuxième groupe d'échantillon est utilisé pour cette évaluation.

Tout d'abord, les 18 points de la ligne médiane sont estimés par calculs et représentent exactement la moitié de la distance entre les profils latéraux du corps. Ensuite, ces positions estimées sont comparées aux valeurs obtenues par la localisation des points marqueurs sur l'image. Comme 14 points marqueurs sont utilisés pour pointer les profils du corps, alors seulement 14 points du squelette axial peuvent être comparés. Une *excellente précision* (≤ 2 pixels) des estimations est démontrée dans 100% des 1274 points étudiés (14 trios de points * 91 images).

1.4. Sélection des séquences de nage

1.4.1. Définition d'un battement complet de la nageoire caudale

Un battement complet de la nageoire caudale est déterminé par son mouvement de va-et-vient, d'un moment fixé par l'observateur jusqu'à son retour au même endroit. Ce battement complet est désigné comme une séquence de nage déterminée par une série d'images numérisées. Le début de la séquence comprend la première image qui suit un changement de direction de la nageoire caudale pour se terminer à l'image qui précède le prochain changement de direction (figure 7). Le changement de sens sélectionné dans notre étude est toujours du côté gauche du corps (figure 7). Cette définition de la séquence de nage procure un mouvement régulier du corps du poisson qui devient cyclique lorsqu'une boucle infinie est générée en simulation. Comme définition supplémentaire, un cycle de nage équivaut à un battement de la nageoire caudale qui est estimé seulement par le modèle (équation de nage).

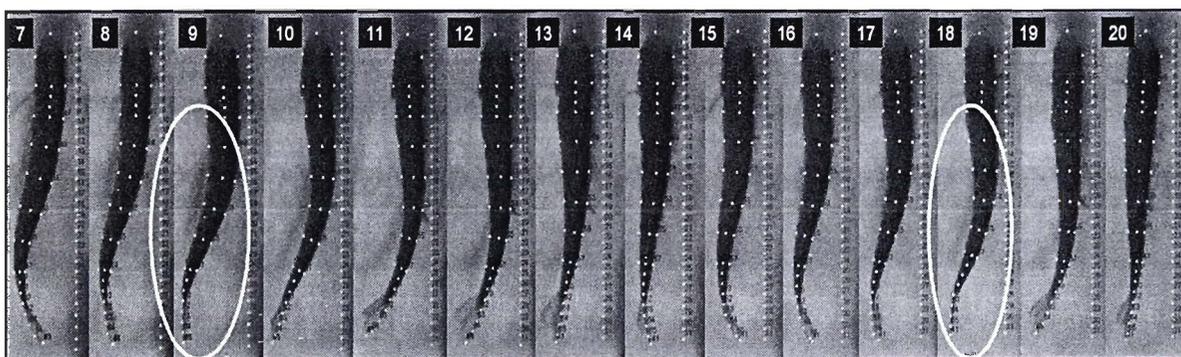


Figure 7 : La séquence de nage est sélectionnée parmi une série d'images. L'image encerclée en rouge marque le début de la séquence alors que l'ellipse bleue souligne la fin.

Au moment du déplacement latéral maximum du corps et de la nageoire caudale, la vitesse du mouvement est faible à cause d'un changement de direction des différentes parties du corps. Par contre, la vitesse de mouvement du corps est maximale lorsque le déplacement latéral minimum était surveillé (corps presque droit). Donc, suivre les déplacements latéraux maximum permet de réduire le risque d'une mauvaise interprétation.

La sélection d'une séquence de nage peut être déterminée par deux approches : (1) une vérification visuelle du moment où le battement de la nageoire caudale change de direction durant le mouvement de nage ; 2) ou en vérifiant les valeurs numériques pour les déplacements latéraux observés sur une partie déterminée du corps du poisson. Dans notre travail, les séquences de nage sont sélectionnées visuellement pour éviter tout risque d'erreur qui peut être induit par les différents traitements exécutés sur les données.

1.4.2. Critères de sélection des séquences homogène de nage

Une séquence homogène de nage est définie par trois critères : (1) un mouvement régulier de la nageoire caudale doit être observé pendant plusieurs battements consécutifs ; (2) un nombre d'images relativement similaires doit être comptabilisé entre les séquences consécutives de nage ; (3) la larve doit démontrer un faible déplacement dans le cadrage de l'image.

La qualité des séquences de nage est évaluée selon trois catégories : *idéales*, *convenables* ou *inexécutables*. La classe jugée *idéale* représente les séquences parfaitement homogènes de nage, la classe *convenable* montre des séquences relativement homogènes alors que la classe *inexécutable* présente des séquences de nage aux conditions non homogènes (tableau 1). En particulier, le choix d'un minimum de trois battements consécutifs de la nageoire caudale est établi selon la convention retrouvée dans Tytell (2004), Drucker et Lauder (2002) ainsi que Wilga et Lauder (1999). Les séquences utilisées dans notre processus de modélisation sont qualifiées seulement comme *idéales* ou *convenables* puisque toutes les séquences jugées *inexécutables* sont rejetées.

Tableau 1 : Indicateurs de qualité et classement des séquences de nage.

	Idéale	Convenable	Inexécutable
Nombre de battements consécutifs de la nageoire caudale	> 3	= 3	< 2
Nombre d'images par séquence	Identique	Différence ≤ 2	Différence > 2
Déplacement dans l'image (pour les deux axes)	Nul	Faible (≤ 2 pixels)	Forte (> 2 pixels)
Angle du corps par rapport au sens du courant	Aucun	Faible (visuellement)	Angle évident
Mouvement de la nageoire caudale	Régulier	Légère variation	Mouvement brusque

1.5. *Reproduction d'une séquence de nage*

Dans notre étude, deux méthodes sont utilisées pour reproduire une séquence de nage : 1) une reconstruction à partir des données réelles (géométrie numérisée) et 2) l'utilisation d'une équation mathématique dans un modèle de nage (simulation numérique).

Pour simplifier toutes les simulations du corps des larves de poisson, la largeur du corps du sujet est considérée comme invariable durant tous les mouvements du corps effectués durant la nage (Long *et coll.*, 2002; Liu, 2002), ce qui est appuyé par les résultats.

1.5.1. Données numérisées

La reconstitution d'une séquence de nage à partir de données réelles peut être réalisée pour une série de N images consécutives d'un sujet. Le passage d'une image à l'autre génère un mouvement de nage qui est identique aux mesures réelles puisqu'à chaque image, ces points sont déplacés selon les valeurs mesurées durant la nage réelle. Cette opération est la procédure de modélisation morphologique (du squelette axial et le profil du corps) à N moments tel que décrite par Liu (2002).

La première étape consiste à la localisation des points marqueurs sur chacune des images, donc à la numérisation (figure 8A). Ensuite, ces points marqueurs sont reproduits dans notre système de coordonnées (figure 8B). Comme quelques points sont connus par courbes (les points marqueurs), il est nécessaire d'interpoler les points qui sont situés entre ces derniers. Une fonction « spline », offerte par le logiciel Maple® (version 10), permet d'effectuer un « lissage » pour la ligne médiane et le profil du corps. Ce lissage est déterminé par les pentes aux points connus (se transformant en des points charnières) comme aux extrémités de la courbe. Comme cette courbe passe par les points connus, alors cette méthode offre plus de réalisme pour les points interpolés ainsi qu'aux extrémités de la courbe (figure 8C).

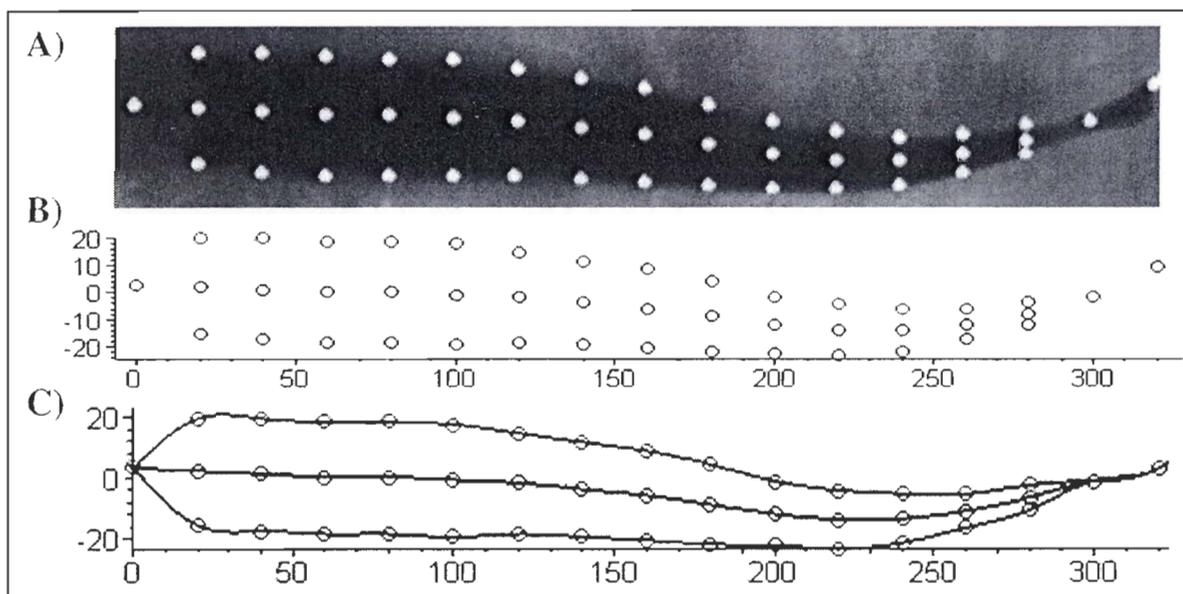


Figure 8 : Étapes pour reconstituer une séquence de nage, de la numérisation de l'image à la simulation réalisée par le modèle.

1.5.2. Équation mathématique de nage

La deuxième méthode de reproduction d'une séquence de nage utilise un modèle de simulation numérique (en 2-D). Un cycle complet de nage peut être réalisé à partir de paramètres quantitatifs et d'une équation de nage. Un axe médian est défini par le modèle afin de reproduire le mouvement ondulatoire de la ligne médiane durant la nage d'une larve de poisson. Cette reconstitution cinématique peut reproduire toutes les courbures de cet axe, dans le temps et dans l'espace (une surface plane), conformément à celles observées dans les vidéos de notre étude. Comme l'équation de nage offre les valeurs des déplacements latéraux pour tous les points sur l'axe des abscisses, le réalisme est atteint sans autre traitement supplémentaire de la courbe (p. e., lissage). Toutefois, deux autres courbes doivent être calculées afin de définir le profil du corps de la larve étudiée.

Wolfgang *et coll.* (1999) nous rappellent qu'à la réalisation d'une description analytique du mouvement, une simulation peut être produite avec un nombre arbitraire de périodes de temps (pas). Donc, les difficultés à reproduire exactement les mouvements du corps sont directement proportionnelles à la définition d'un nombre suffisant de pas dans la simulation.

1.6. Adimensionnalisation de l'équation

Dans le but de normaliser le modèle pour tous les cas à étudier, trois éléments de l'équation sont corrigés en fonction de la longueur du corps (L_{\max}) : le déplacement latéral (k), la fonction g et la fonction f . Dans le même but, l'élément temps (t) doit être corrigé.

1.6.1 Paramètre L_{\max}

La longueur totale maximale (L_{\max}) est mesurée à partir du museau jusqu'à l'extrémité de la nageoire caudale (pixel) sur une image dans laquelle un alevin d'Omble chevalier se retrouve dans une configuration sans courbure (figure 9). Cette procédure est similaire à celle décrite dans Müller *et coll.* (1997).

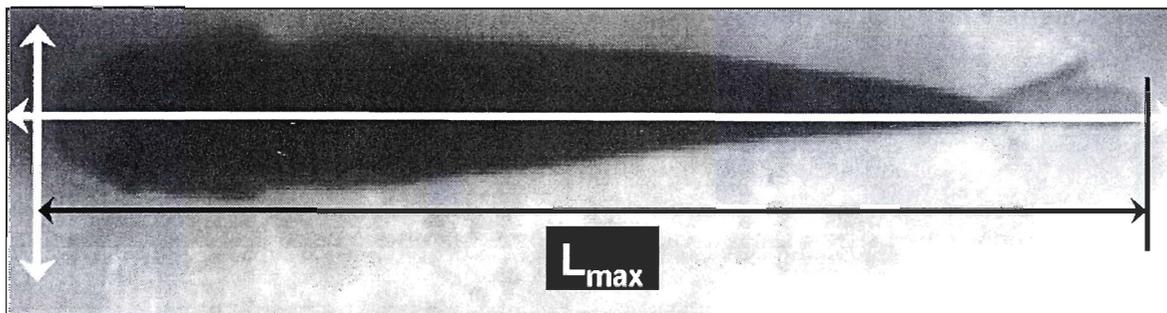


Figure 9 : Mesure de la longueur maximale.

1.6.2 Paramètre S

Les points sur l'axe des abscisses sont corrigés par le calcul suivant :

$$s = x / L_{\max} \quad (1)$$

où x correspond à la valeur du point sélectionné sur l'axe des abscisses (pixel) et L_{\max} à la longueur totale maximale mesurée sur le corps de la larve (pixel).

1.6.3 Paramètre t

Le pas du temps permet de reproduire un mouvement cyclique de la nage. La variable t est normalisée de la façon suivante :

$$t = n / N \quad (2)$$

où n représente un nombre qui varie de façon séquentielle entre 0 et $N - 1$ (sans dimension) alors que N correspond au nombre total d'images de la séquence de nage.

Une étape supplémentaire doit être accomplie pour trouver les valeurs de t lors d'une simulation réalisée par le modèle. L'objectif est de trouver une correspondance entre les configurations réelles et celles estimées par le modèle. Sur un même écran, nous devons

examiner simultanément deux graphiques animés qui sont construits par le logiciel Maple® (version 10), soit un graphique qui représentait le mouvement de nage réel et un autre estimé par le modèle (figure 10). Pour chacun des graphiques animés, il est possible de dérouler image par image le mouvement de nage. Les configurations observées sur le corps de la larve peuvent ainsi être vérifiées visuellement pour trouver une correspondance entre chaque image réelle et celles du modèle. Chaque numéro de l'image réelle est noté avec celui concordant à l'image générée par le modèle. La forme de la courbure et les points d'intersections sur l'axe des abscisses sont les critères de sélections. Dans une moindre importance, la forme et la position de la nageoire caudale doivent aussi être vérifiées.

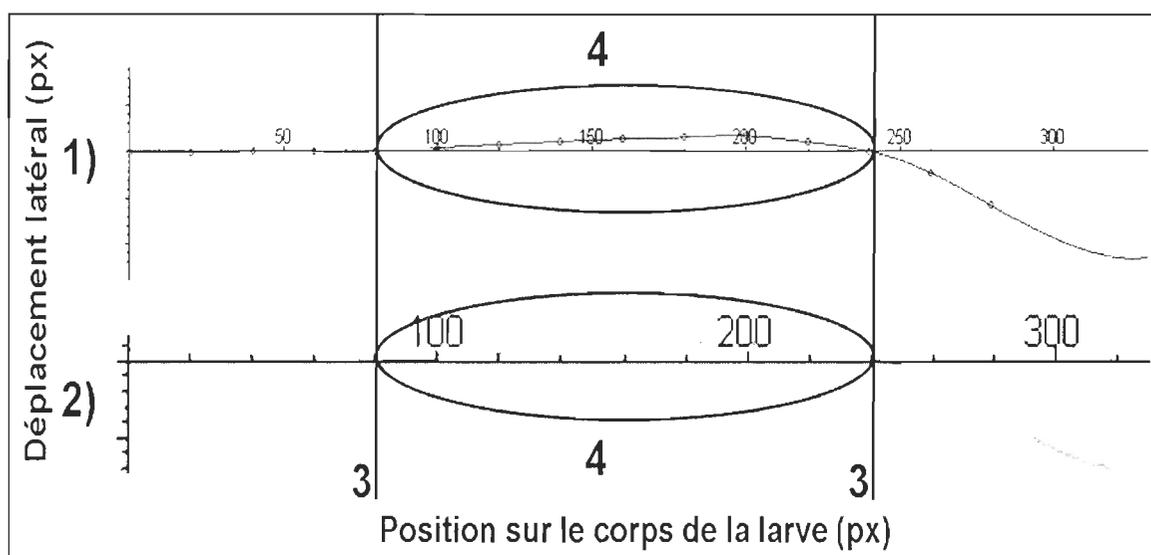


Figure 10 : Méthode d'ajustement du paramètre t . Le graphique en haut (1) représente les configurations estimées par le modèle alors que le graphique du bas (2) reproduit les configurations réelles du corps de la larve. Les points d'intersections sur l'axe des abscisses (3) et la forme de la courbure (4) sont évalués.

CHAPITRE 2

DÉVELOPPEMENT DU MODÈLE MATHÉMATIQUE

2.1. *Développement d'une équation de nage*

2.1.1. Structure appropriée pour l'équation mathématique de nage

L'équation de nage proposée par Lighthill ne correspond pas à nos besoins pour les raisons suivantes : (1) toutes les hypothèses de travail sont inappropriées pour une larve de poisson à l'exception de la vitesse de déplacement de l'onde sur le corps du poisson et (2) l'équation de nage est construite pour les poissons adultes. De plus, l'objectif principal de notre travail est de reproduire et de quantifier avec précision une séquence de nage numérisée chez les alevins d'Ombre chevalier. Pour ces raisons, notre travail de modélisation commence à partir de zéro et une approche inductive est utilisée pour développer une équation mathématique de nage. L'approche inductive est définie comme une méthode de travail qui utilise des informations *a priori* et intuitives pour intégrer les paramètres dans un modèle. Les valeurs de ces paramètres sont trouvées par la méthode des essais éduqués en comparant les estimations du modèle aux données réelles. Ces essais éduqués sont développés par l'étude des variations du modèle pour une certaine différence dans les valeurs de chaque paramètre. Une valeur est d'abord insérée dans l'équation et le résultat est vérifié aux données réelles. Ensuite, une autre valeur est insérée et le résultat est encore vérifié aux données réelles, mais aussi aux résultats précédents. Le comportement du modèle est analysé de cette façon pour trouver les valeurs appropriées pour tous les

paramètres de l'équation. En dernier lieu, une méthode de calcul doit être trouvée et justifiée par une démarche logique (section 2.1.4).

L'équation de Lighthill (1960) et d'autres équations (Karbowski *et coll.*, 2006; McMillen et Holmes, 2006; Farnell *et coll.*, 2005; Cheng et Chahine, 2001) sur le mouvement ondulatoire de la ligne médiane du corps varient sous la forme *cosinusoidale*. Les différences entre les équations de nage apparaissent habituellement dans la description de l'amplitude et des paramètres de l'onde. Les exceptions sont rares, par exemple les équations de Barrett *et coll.* (1999) ainsi que Triantafyllou *et coll.* (2004), qui utilisent la forme *sinusoïdale*. Leurs équations servent à définir le mouvement ondulatoire de leur modèle de poissons mécaniques qui démarrent le mouvement de nage par une posture sans courbure.

Le *cosinus* comme le *sinus* regroupent tous les paramètres qui donnent la possibilité de reproduire le mouvement ondulatoire cyclique observé sur le corps de nos larves de poissons. La seule différence entre les deux fonctions est un déphasage de $\pi/2$. Le *cosinus* donne la valeur maximale du cycle au temps égal à zéro comme dans la séquence de nage réelle de nos larves.

2.1.2. Principaux paramètres de nage

Les paramètres qui influencent le plus une séquence de nage d'une larve de poisson doivent être déterminés avant de définir une équation de nage. Les critères sont d'abord sélectionnés pour leurs pertinences mathématiques et si possible être compréhensibles dans les interprétations biologiques.

Il semble évident de définir les caractéristiques d'une onde dans l'équation d'une fonction *cosinus*, donc l'amplitude et les caractéristiques des courbures observées tout au long de la séquence étudiée doivent être définies. Dans notre cas, c'était les caractéristiques de l'ondulation du squelette axial de la larve de poisson qui devaient être décrites durant toute une séquence complète de nage, soit une durée équivalente à un battement de la nageoire caudale. Les paramètres qui semblaient les plus pertinents dans l'équation mathématique de nage étaient la longueur d'onde maximale, le déplacement latéral maximum du corps ainsi que les valeurs minimales et maximales de déplacement latéral pour tous les points.

Deux points biologiques essentiels qui devaient être pris en compte dans le comportement de nage des larves de poisson étaient le stade de développement. La principale raison est que la flexibilité du squelette axial varie de la tête à la nageoire

caudale, mais aussi dans le temps. Avec ces informations, le modèle pouvait être ajusté pour toute la période d'étude (0 à 100 jours) et possiblement jusqu'à l'âge adulte.

Pour exécuter l'équation dans un cycle complet, il fallait ajouter deux variables : la première était la position sur l'axe des abscisses du point étudié (valeur de x) et la seconde variable était le pas du temps au cours de la séquence (t) de nage. Ce pas de temps était défini comme un moment précis à l'intérieur d'une période de nage. Dans la vidéo de nage, cette valeur correspondait au numéro de l'image alors que dans le modèle, elle déterminait le moment sélectionné dans la phase de l'onde qui était synchronisée à l'image réelle (sections 2.1.4.4).

2.1.3. Paramétrisation de l'équation

L'équation construite pour ce travail est appelée « Empreinte de Nage » (EN). Ce terme est choisi parce que chaque équation décrit une seule séquence de nage, donc une seule réponse de l'organisme dans un contexte particulier. Suite à l'identification des paramètres et des variables qui semblent essentiels dans une équation de nage pour les larves de poissons, nous sommes arrivés à définir l'Empreinte de nage comme suit :

$$\mathbf{EN}(s, t) = k(s) \cdot g(s, t) \cdot \cos[2 \cdot \pi \cdot (\Omega \cdot f(s) - t) + \mathbf{Dphs}] \quad (3)$$

- $\mathbf{EN}(s, t)$ = déviation latérale du corps de la larve selon des déplacements estimés pour chaque point sur le corps (pixel). La valeur de l'axe des ordonnées est déterminée par une valeur adimensionnalisée des abscisses (s) par rapport à la longueur du corps et en fonction du temps (t);
- s = forme adimensionnalisée des points sur l'axe des abscisses par rapport à la longueur du corps pour varier entre 0 et 1 (sans dimension);
- $k(s)$ = valeur maximale ou minimale du déplacement latéral atteinte durant toute la séquence de nage réelle étudiée (pixel);
- $g(s, t)$ = fonction qui décrit les valeurs maximales et minimales du déplacement latéral pour tous les points situés sur l'axe des abscisses. Elle est définie par morceau pour tenir compte des trois parties distinctes du corps (adimensionnalisée entre 0 et 1, sans dimension);
- Ω = rapport de la longueur maximale de l'onde observée sur le corps de la larve sur la longueur maximale théorique définie dans la section 2.1.4.3 (sans dimension);
- $f(s)$ = fonction qui définit la propriété variable du squelette axial. Cette fonction est définie en trois parties et adimensionnalisée pour obtenir des valeurs entre 0 et 1 (sans dimension);
- t = définis le pas du temps et indique un moment précis à l'intérieur d'une période de nage qui est adimensionnalisée entre 0 et 1 (sans dimension);
- \mathbf{Dphs} = déplacement de la courbe (déphasage) sur l'axe des abscisses (sans dimension). Ce paramètre est utile pour synchroniser le début du cycle de nage (modèle) par rapport à la séquence des données réelles.

2.1.4. Calculs utilisés pour définir les paramètres de l'équation

2.1.4.1. Fonctions $g(s, t)$ et $f(s)$

Les fonctions $f(s)$ et $g(s, t)$ sont adimensionnalisées selon la longueur du corps et leurs valeurs se situent entre 0 et 1 (section 1.6).

La fonction $f(s)$ est conçue de manière à fournir une valeur qui semble décrire le mieux la variation de la flexibilité de la colonne vertébrale tout au long du corps et dans le cadre d'un cycle de nage. Pour y parvenir, la démarche est testée sur un individu qui appartient au premier groupe d'échantillons (94 jours post-éclosion et dans le traitement le plus rapide, soit 3,2 cm/s). La fonction est trouvée par des ajustements de courbes non linéaires selon la méthode des essais éduqués. Cette méthode demande de tester plusieurs formes de courbe pour la fonction $f(s)$ puis les résultats du modèle sont comparés aux données réelles. Pendant que la valeur de $f(s)$ est ajustée, tous les paramètres de l'équation restent invariables. Lorsque la forme de la courbe permet de reproduire le mouvement souhaité du corps de la larve, la valeur la plus proche est cherchée pour cette fonction. Après plusieurs essais, la valeur de s^5 est considérée comme une bonne estimation de cette fonction afin de reproduire le mouvement du tronc de la larve étudiée.

La fonction $f(s)$ est définie en trois parties pour considérer les caractéristiques distinctes du corps (tête, tronc et nageoire caudale) et chaque portion est définie de manière

différente. La tête est une structure rigide à cause du crâne et le point à la limite post-crânienne (LPC) représente un pivot qui produit une symétrie des points entre les deux côtés de ce pivot. Ainsi, la relation qui reproduit le mouvement de la tête doit être linéaire et inverse, c'est-à-dire que la valeur en y du museau diminue lorsque la valeur en x augmente. La valeur maximale en ordonnée est toujours au bout du museau alors que la valeur se situe près de zéro au niveau du point LPC. Comme le tronc de la larve représente la seule portion qui nous intéresse dans le cadre de ce travail, alors la définition de cette relation n'est pas étudiée plus longuement. Dans notre modèle, la relation linéaire est identique pour tous les individus, c'est-à-dire :

$$\mathbf{f(s)} [\mathbf{Relation\ Tête}] = \mathbf{TC} * [(s - Tt) / (0 - Tt)] \quad (4)$$

dans laquelle \mathbf{TC} définit le rapport entre la valeur numérisée du déplacement latéral maximum (ordonnée) à la limite post-crânienne durant toute la séquence de nage et la valeur de $\mathbf{k_{max}}$ pour cette séquence. De plus, \mathbf{Tt} désigne le rapport entre la valeur (abscisse) de la position de la limite post-crânienne sur la longueur maximale de la larve.

Pour reproduire le mouvement ondulatoire de la nageoire caudale, la valeur de s^5 est conservée et ajustée à la position (ordonnée) du pédoncule durant le mouvement de nage. Ainsi, la nageoire caudale est définie par :

$$f(s) [\text{Relation caudale}] = Crps^5 + CQ \cdot [(s - Crps) / (1 - Crps)] \quad (5)$$

où **Crps** désigne le rapport entre la valeur (abscisse) de la position du pédoncule et la longueur maximale de la larve. La variable **CQ** définit le rapport entre la valeur numérisée du déplacement latéral maximal (ordonnée) au pédoncule durant toute la séquence de nage et la valeur de **k_{max}** pour cette séquence.

La procédure devient plus complexe pour reproduire le déplacement latéral du tronc. Une fonction doit être développée pour devenir la plus compacte possible tout en permettant d'inclure la plus grande quantité d'informations possible (nombre de points marqueurs). Une méthode est développée pour exprimer les 18 points médians dans une seule fonction qui est composée du plus petit nombre de paramètres possibles. Une fonction $g(s,t)$ permet d'inclure tous ces points marqueurs sous forme d'une enveloppe d'amplitudes selon les variables s et t . Pour atteindre ce but, nous avons testé et défini une enveloppe d'amplitudes pour toute la longueur du squelette axial sur un individu qui appartient au premier groupe d'échantillons.

Par cette enveloppe d'amplitudes, l'ensemble des valeurs du déplacement latéral est regroupé pour tous les points médians et pour toutes les images de la séquence de nage (figure 11). Ensuite, deux courbes qui épousent chacune des formes extérieures de l'enveloppe d'amplitude sont définies. Dans le cas où l'enveloppe extérieure est définie

dans le côté positif du système de coordonnées, alors la fonction est nommée g_{\max} puisqu'elle inclut toutes les valeurs maximales positives du déplacement latéral. À l'opposé, la fonction g_{\min} est définie dans le côté négatif du système de coordonnées. Lorsque le modèle estime le déplacement latéral des points médians, la fonction g_{\max} est sélectionnée pour les valeurs positives du *cosinus* et g_{\min} pour les valeurs négatives. Lorsque la valeur du *cosinus* est égale à zéro, il est approprié d'utiliser g_{\max} . Ces deux fonctions sont définies à chaque individu, mais aussi pour chacune des séquences de nage. Ces courbes sont des fonctions « spline » qui sont calculées par le logiciel Maple® et sont définies par un polynôme de 3^e degré.

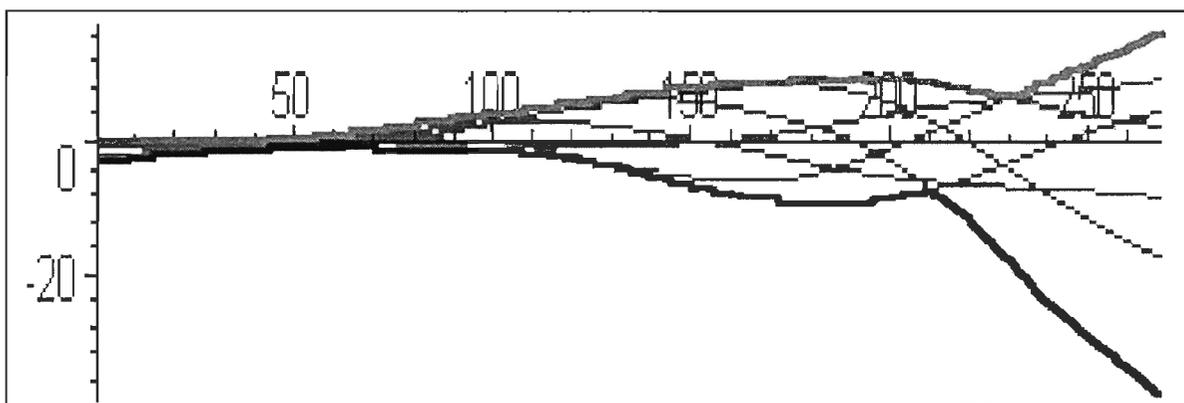


Figure 11 : Déterminer la fonction $g(s, t)$ par une enveloppe d'amplitude. La courbe g_{\max} est tracée en haut du graphique (courbe pâle) alors que la courbe g_{\min} apparaît au bas (courbe foncée).

La fonction $g(s, t)$ est définie en trois parties (tête, tronc et nageoire caudale) pour considérer les caractéristiques distinctes du corps. Par les caractéristiques de la tête, la relation qui reproduit son mouvement doit être linéaire et inverse, c'est-à-dire que la valeur en y du museau diminue lorsque la valeur en x augmente. La valeur maximale en ordonnée est toujours au bout du museau alors que la valeur se situe près de zéro au niveau du point

LPC. À noter que seulement la partie du tronc (entre la limite post-crânienne et le pédoncule) est vérifiée dans ce travail, alors le mouvement de la tête n'est pas étudié plus longuement.

Actuellement, notre modèle décrit le déplacement latéral de la tête de manière identique pour tous les individus :

$$g(s, t) \text{ [Relation tête]} = M \cdot [(s - Tt) / (O - Tt)] \quad (6)$$

dans laquelle **M** définit le rapport entre la valeur numérisée du déplacement latéral maximum (ordonnée) au bout du museau durant toute la séquence de nage et la valeur de **k_{max}** pour cette séquence. Enfin, **Tt** désigne le rapport entre la valeur (abscisse) de la limite post-crânienne et la longueur maximale de la larve.

Puisque les deux fonctions (*f* et *g*) se superposent dans la partie de la nageoire caudale, un lien est fait avec la fonction **f(s)**. De nombreuses tentatives permettent de définir la relation comme suit :

$$g(s, t) \text{ [Relation caudale]} = Crps^5 + CQ \cdot [(s - Crps) / (1 - Crps)] \quad (7)$$

où **Crps** désigne le rapport entre la valeur (abscisse) de la position du pédoncule et la longueur maximale de la larve. La variable **CQ** définit le rapport entre la valeur numérisée

du déplacement latéral maximum (ordonnée) au pédoncule durant toute la séquence de nage et la valeur de k_{\max} pour cette séquence.

2.1.4.2. Paramètre $k(s)$

Le déplacement latéral minimum (k_{\min}) ou maximum (k_{\max}) est simplement défini par la plus grande distance atteinte (valeur en ordonnée) par un point situé sur l'axe des abscisses et durant toute la période de la séquence de nage étudiée. Afin de comprendre les définitions de la valeur du déplacement latéral total (k_{tot}), minimum (k_{\min}) et maximum (k_{\max}), tous les points durant la séquence de nage sont placés sur un même graphique selon leur position respective (figure 12). Visuellement, il devient évident de trouver la valeur du déplacement latéral la plus élevée, que ce soit une valeur positive ou négative.

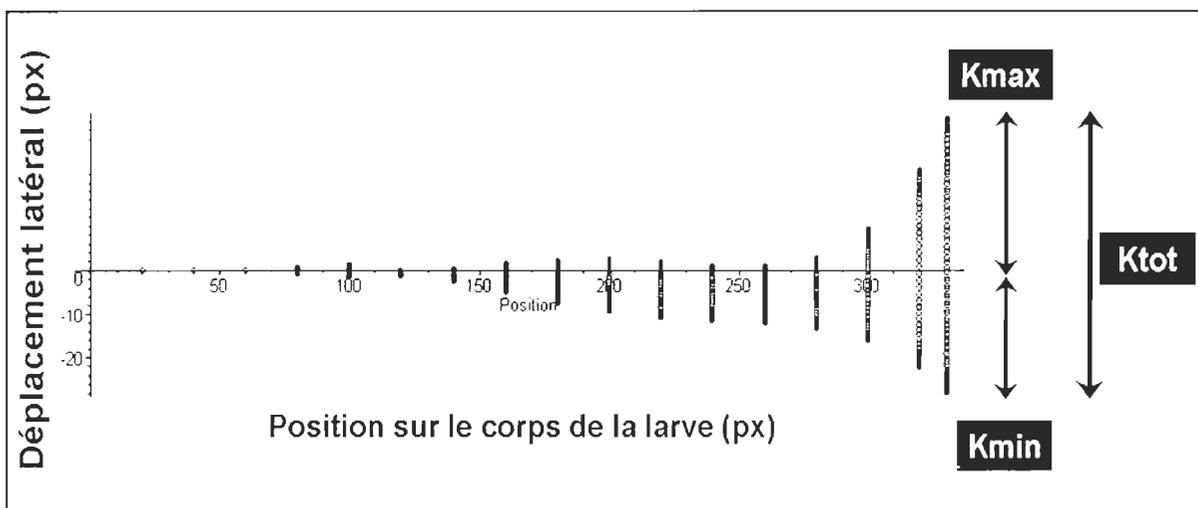


Figure 12 : Représentation du déplacement latéral total, minimum et maximum. Le déplacement latéral peut être quantifié pour chaque point marqueur.

Dans l'exécution du modèle, la sélection du déplacement latéral minimum ou maximum suit les valeurs de la fonction cosinus. Lorsque la valeur de la fonction cosinus est positive ou égale à 0, alors la valeur de k_{\max} doit être utilisée alors que les valeurs négatives de la fonction sont associées à la valeur de k_{\min} . Les valeurs de k_{tot} ne sont pas utilisées dans le modèle, mais seulement pour d'autres analyses.

Les valeurs de déplacement latéral minimum varient peu pour tous les alevins étudiés (figure 13). Le candidat B1 montre les plus fiables variations de déplacement latéral minimum (moy = 7 px ; écart-type = 1 px). Les trois autres individus montrent une faible variation des valeurs de déplacement latéral minimum (< 4 px) lorsque les valeurs exceptionnelles ne sont pas considérées.

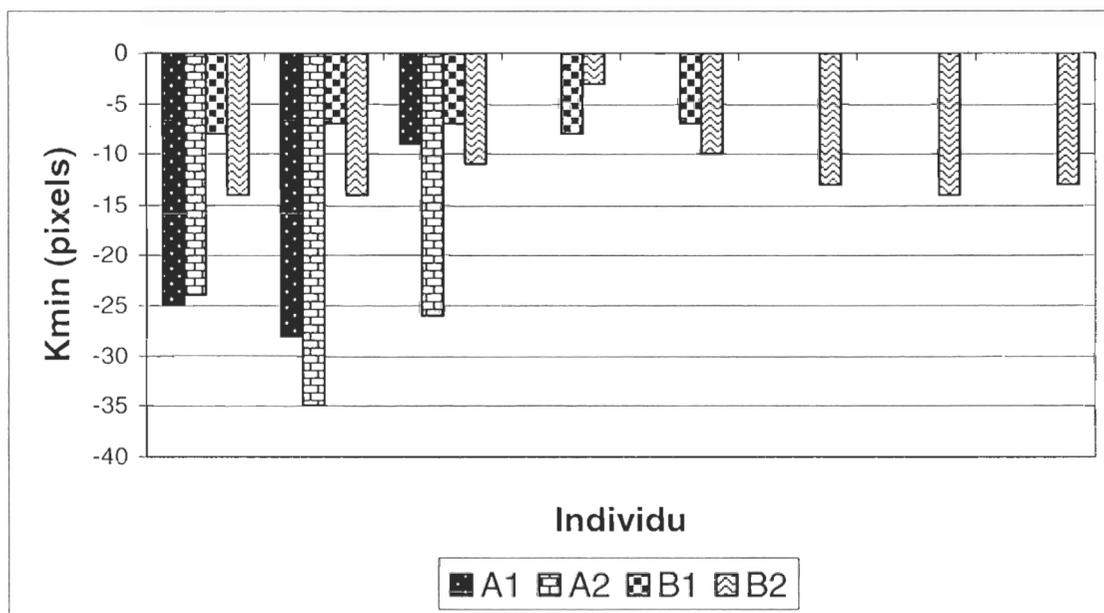


Figure 13 : Valeurs du déplacement latéral minimum (k_{\min}) pour chaque individu et pour toutes les séquences de nage étudiées.

Pour les candidats A2 et B1, les valeurs de déplacement latéral maximum (figure 14) semblent croître régulièrement à chaque séquence consécutive de nage (respectivement 6 à 12 px et de 16 à 30 px). Le cas du candidat B2 semble plus complexe et démontre trois niveaux très différents dans les valeurs de déplacement latéral maximum, soit les 3 premières séquences consécutives de nage (moy = 7,33 px ; écart-type = 0,58 px), les séquences 4 et 5 (moy = 15,5 px ; écart-type = 3,54 px) et les trois dernières (moy = 4,00 px ; écart-type = 0,58 px). L'individu A1 démontre la seule valeur de déplacement latéral maximum (k_{\max}) exceptionnellement élevée (68 px) parmi toutes les séquences de nage.

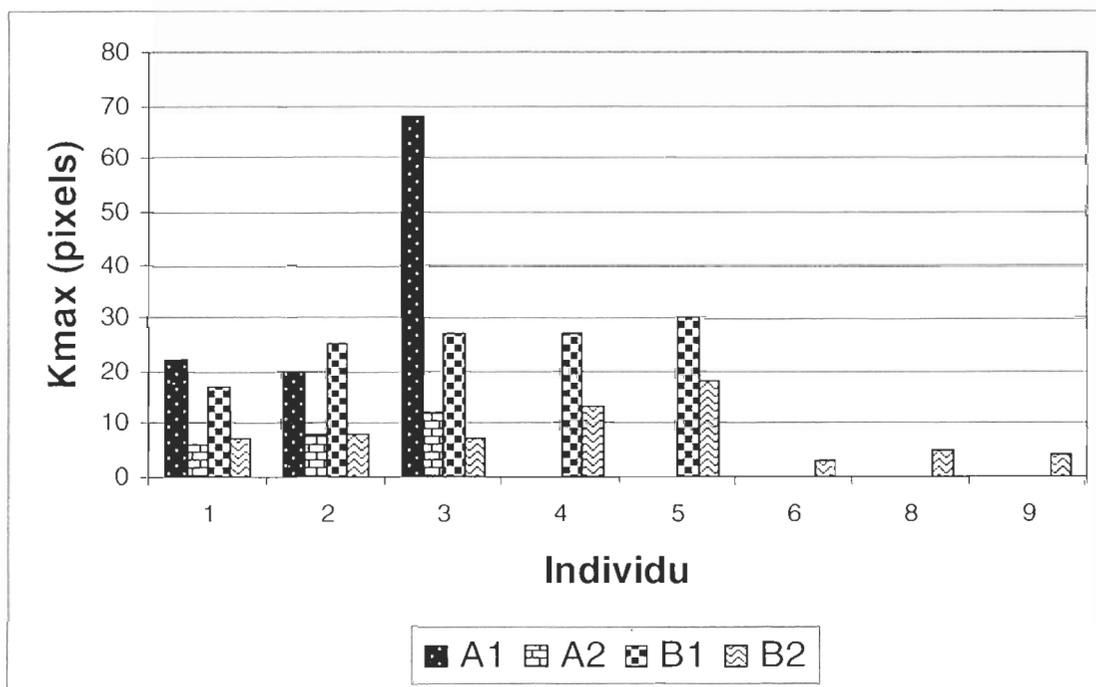


Figure 14 : Valeurs du déplacement latéral maximum (k_{\max}) pour chaque individu et pour toutes les séquences de nage étudiées.

2.1.4.3. Paramètre Ω

Le paramètre Ω caractérise la longueur de l'onde qui apparaît sur le corps de la larve durant un seul battement de la nageoire caudale. Ce paramètre exige des calculs réalisés en plusieurs étapes. Tout d'abord, la longueur du tronc est mesurée puisque les contractions des myomères sur cette portion du corps génèrent l'onde observée. Cette longueur débute au point LPC et se termine au pédoncule. Ensuite, la longueur d'onde observée (λ_{obs}) est sélectionnée visuellement parmi celles de la séquence complète de nage et doit montrer la plus grande distance entre le début de la courbure (intersection où $y = 0$) et le sommet (figure 15).

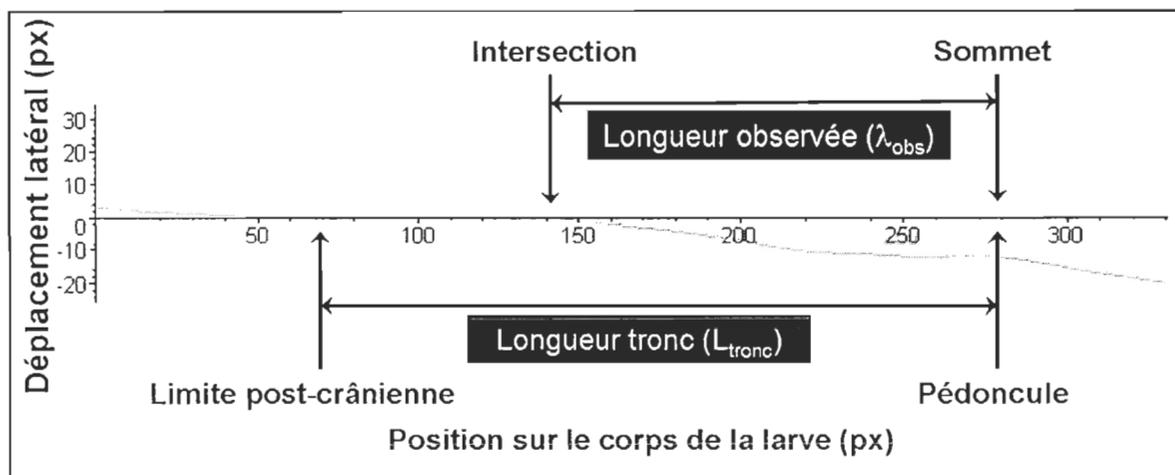


Figure 15 : Détermination du paramètre Ω .

Théoriquement, le maximum de longueur d'onde est atteint lorsque le début de la courbure débute au point LPC et que le sommet se situe au pédoncule. À ce moment, la courbure représente seulement le quart d'une onde complète, alors la mesure de la longueur

d'onde observée (λ_{obs}) doit être multipliée par 4 (éq. 8). C'est pour cette raison qu'un ajustement du paramètre Ω est réalisé dans l'équation suivante :

$$\Omega = \frac{L_{\text{tronc}}}{\lambda_{\text{obs}} * 4} \quad (8)$$

où L_{tronc} représente la longueur du tronc (pixel) qui peut être calculée par l'équation suivante :

$$L_{\text{tronc}} = L_{\text{max}} - L_{\text{caudale}} - L_{\text{tête}} \quad (9)$$

dans laquelle L_{max} représente la mesure de la longueur totale du corps de la larve, L_{caudale} la longueur de la nageoire caudale et $L_{\text{tête}}$ la longueur de la tête.

Le calcul de la longueur d'onde observée (pixel) sur le tronc de la larve est effectué comme suit :

$$\lambda_{\text{obs}} = \text{sommet} - \text{intersection} \quad (10)$$

où l'élément *sommet* est défini comme la position du sommet de la courbe (pixel), donc du pédoncule, et l'élément *intersection* représente le début de la courbure où $y = 0$.

Un effet de traitement semble présent pour Ω puisque les valeurs de ce paramètre (figure 16) semblent très similaires entre les candidats d'un même traitement, mais différentes entre les deux traitements : les moyennes du traitement A égale 0,39 et 0,38 alors que les moyennes du traitement B égale 0,29 et 0,33. La plus forte valeur est notée pour l'individu B2 (0,45) alors que A1 montre la plus faible valeur (0,33). Les valeurs d' Ω demeurent presque constantes pour les individus A2 et B1 (écart-type = 0,01 pour les deux) alors qu'elles varient davantage pour les individus A1 et B2 (écart-type = 0,05 pour les deux).

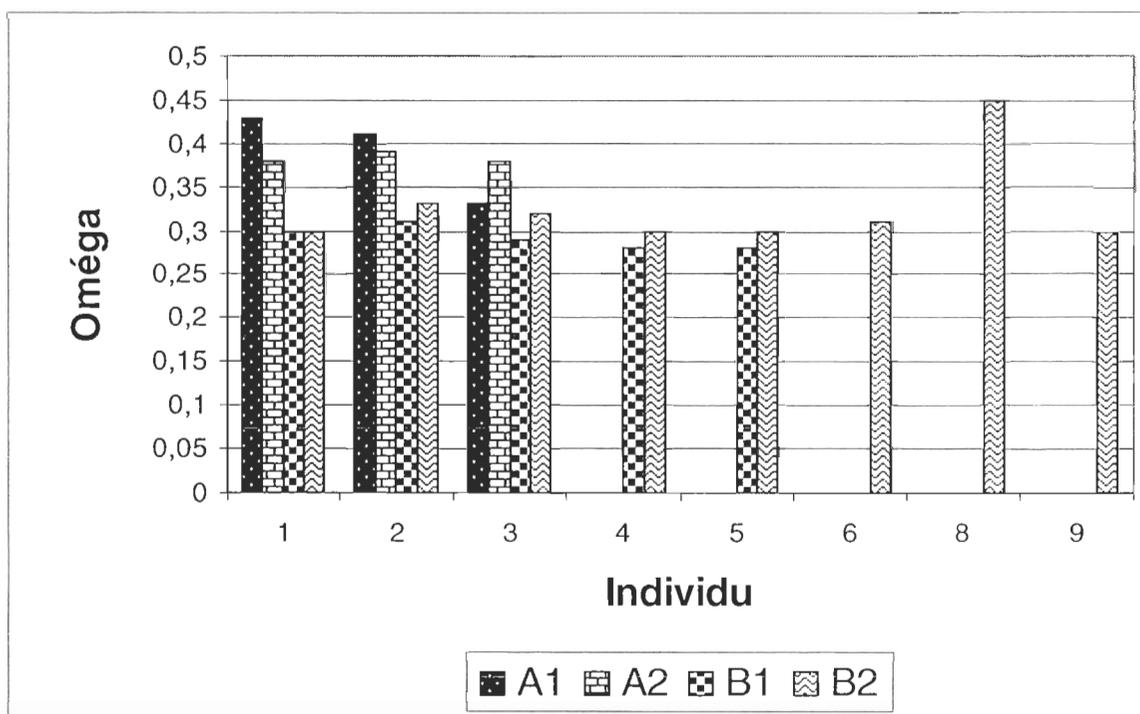


Figure 16 : Valeur du paramètre Ω pour tous les candidats étudiés et pour toutes leurs séquences de nage.

2.1.4.4. Paramètre Dphs

Une synchronisation temporelle est réalisée pour comparer les valeurs estimées par le modèle par rapport aux valeurs réelles (numérisées) du mouvement de nage. Nos recherches démontrent qu'il est inévitable d'ajuster la phase du modèle pour que le départ des deux mouvements de nage soit dans une configuration identique. À l'aide du logiciel Maple® (version 10), les deux graphiques animés du mouvement de nage sont examinés sur un même écran (figure 17). La première image de nage est sélectionnée dans le graphique des données numérisées. Ensuite, les images sont sélectionnées une à la suite de l'autre dans le graphique du modèle de nage afin de trouver une configuration semblable aux données numérisées (figure 17A). La valeur de **Dphs** est ajustée afin d'obtenir une configuration du corps de la larve qui est semblable entre la première image du mouvement de nage estimé par le modèle et celle des données numérisées (figure 17A). À noter que l'ajustement de la phase peut être positif ou négatif, c'est-à-dire en avance ou en recul par rapport à la phase naturelle du *cosinus* (figure 17B).

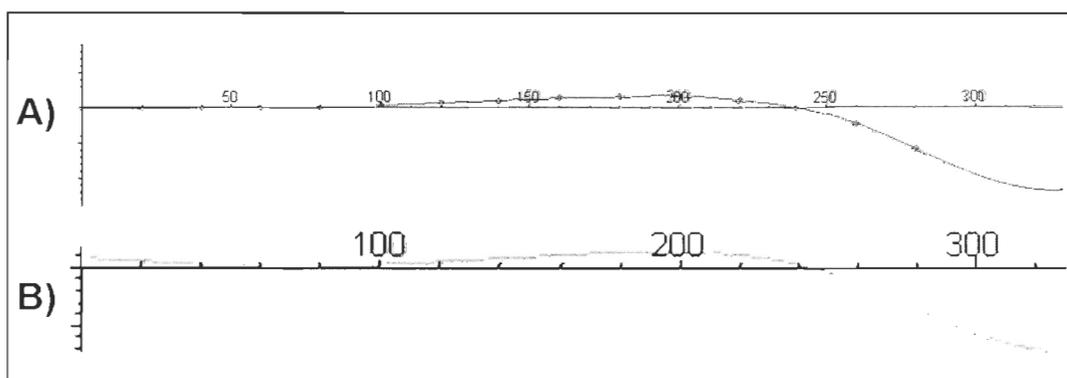


Figure 17 : Détermination du paramètre Dphs. A) Le graphique en haut de l'écran représente les configurations estimées par le modèle (1) alors que le graphique du bas reproduit les configurations réelles du corps de la larve (2). L'objectif est de trouver une configuration du corps estimé par le modèle qui est semblable à celle observée sur la première image de la séquence de nage.

Un patron régulier semble présent dans toutes les séquences de nage de l'individu A1, puisque chaque séquence montre un intervalle de temps relativement constant (de 2,00 à 10,00 % selon la séquence) entre les images consécutives (figure 18). La séquence 3 présente des valeurs du temps de phase relativement faibles par rapport aux deux autres. Chaque séquence montre deux intervalles qui sont beaucoup plus longs que les autres, dans le milieu de la séquence (de 8,00 à 40,00 %) et à la dernière image (entre 30,00 et 40,00 %). Les séquences de nage sont généralement tronquées (2 sur 3) par rapport au cycle complet théorique (seuil à 100,00 %). L'individu A1 montre une très faible valeur du déphasage (< 1,00 %) pour toutes ses séquences de nage excepté la séquence 3, car elle présente un léger déphasage négatif (-1,00 %) au départ de la séquence de nage.

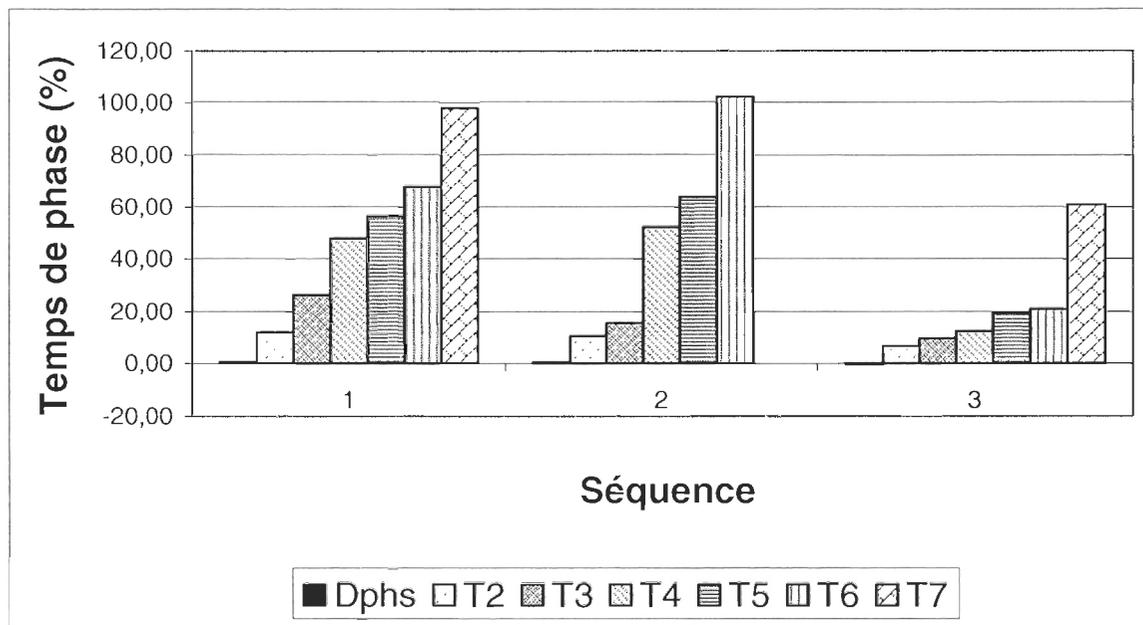


Figure 18 : Variations dans l'intervalle de temps théorique (phase) entre chacune des images consécutives des séquences de nage observées chez l'individu A1.

Les temps de phases ne semblent pas réguliers entre les images consécutives de l'individu B2 (figure 19). Les intervalles de phase qui sont mesurés entre les images consécutives semblent moins variables pour les temps T2, T5, T6 et T7 (< 10 %). Par contre, les temps T3, T4 et T8 sont particulièrement très variables (> 20 %). Toutes les phases de nage sont plus longues (entre 105,00 et 118,00 %) que le cycle complet théorique (seuil à 100,00 %), à l'exception de la séquence 5 qui est la seule à être tronquée (92,00 %). Le début de la phase de nage varie beaucoup entre les séquences de nage (entre 10 et 30 %).

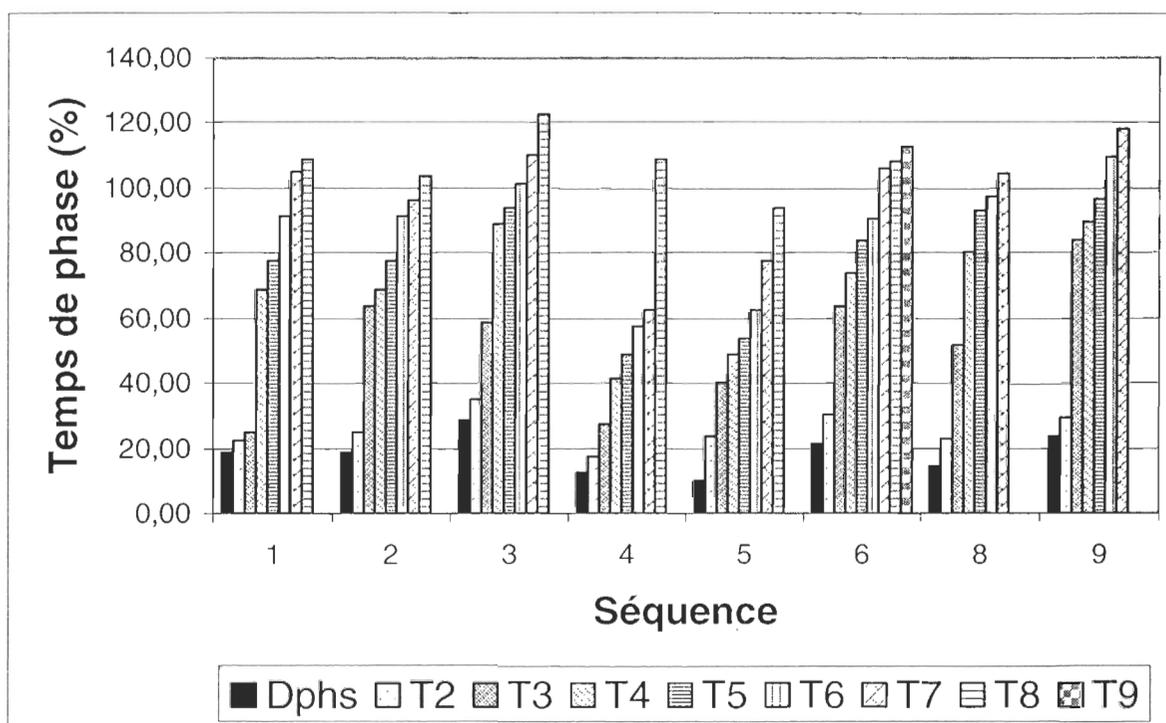


Figure 19 : Variations dans l'intervalle de temps théorique (phase) entre chacune des images consécutives des séquences de nage étudiée chez l'individu B2.

2.2. *Déduire des paramètres physiques de nage*

2.2.1. Nombre de Reynolds

Le nombre de Reynolds représente un indice important sur les caractéristiques dynamiques de l'eau et de leurs interactions avec un objet inséré dans un courant d'eau. Cet indice est abondamment utilisé dans la littérature (p.e., McHenry et Lauder, 2005; Müller et van Leewen, 2004; Triantafyllou *et coll.*, 2002; Wu, 2001; Stamhuis et Videler, 1995). Le calcul du nombre de Reynolds (sans dimension) est effectué comme suit :

$$\text{Re} = \frac{U * L}{\nu} \quad (11)$$

où U représente la vitesse du poisson (m/s), L définit la longueur du poisson (m) et ν détermine la viscosité cinématique de l'eau (m²/s), soit un quotient entre μ la viscosité dynamique (Pa*s) et ρ la masse volumique de l'eau (kg/m³).

Cet indice est calculé pour tous les individus étudiés dans notre travail et démontre que tous les individus nagent dans un régime de transition (entre 500 et 900) à l'exception de A2 qui nage dans un régime d'inertie (993,17). L'individu A2 a atteint ce régime seulement depuis quelques jours puisque le seuil du régime d'inertie débute à 900 et que la valeur de Re varie beaucoup en fonction de la taille, donc est sensible à la croissance de l'individu. Le même principe s'applique aux deux individus du traitement B qui sont presque au seuil du régime visqueux (< 500).

2.2.2. Glissement

Le glissement définit une caractéristique importante dans la nage des poissons puisqu'il permet de décrire le transfert d'énergie entre les contractions musculaires et l'eau environnante. Cet indice est discuté longuement par Müller *et coll.* (2002). L'équation du glissement (sans dimension) est :

$$\text{Glissement} = U / c \quad (12)$$

dans laquelle U définit la vitesse du poisson (cm/s) et c représente la vitesse de déplacement de l'onde sur le corps de la larve (cm/s) dont le calcul est décrit dans la section suivante.

Un effet de traitement est observé pour le taux de glissement (figure 20). Les taux sont beaucoup plus élevés pour les individus du traitement A (entre 0,645 et 0,945) que pour ceux du traitement B (entre 0,359 et 0,483). De plus, le taux varie beaucoup plus entre les deux individus du traitement A (écart-type respectivement de 0,062 et 0,160) que ceux de B (écart-type respectivement de 0,023 et 0,034). Une autre caractéristique particulière du traitement B est la similitude des taux moyens de glissement (respectivement de 0,410 et 0,439). Tous les individus démontrent une valeur exceptionnelle : une plus faible pour A1 et B1 (respectivement 0,645 et 0,359) et une plus élevée pour les individus A2 et B2 (respectivement 0,945 et 0,483).

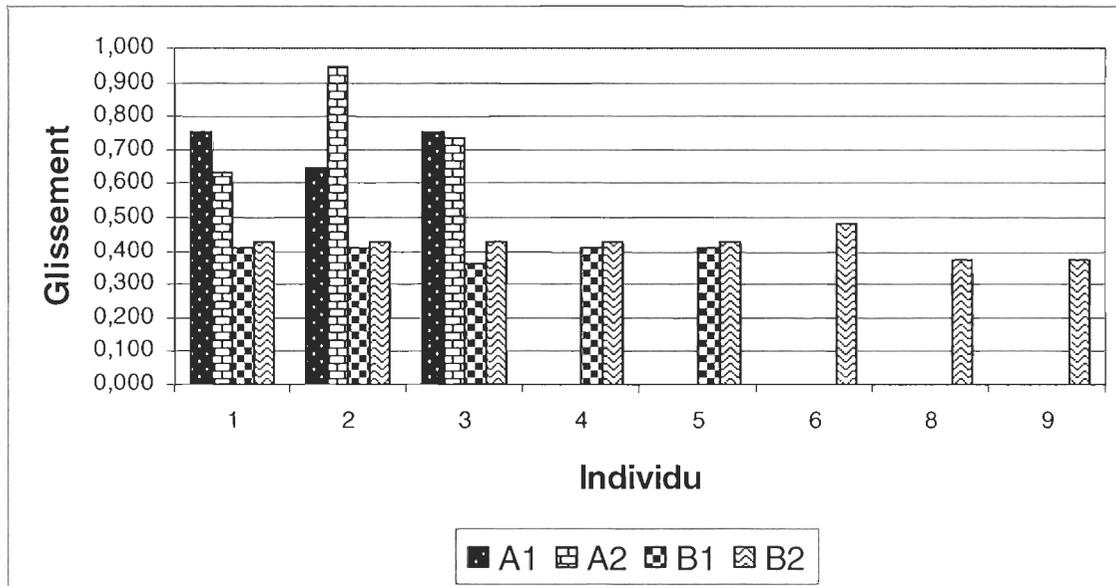


Figure 20 : Calculs de glissement pour chacun des individus étudiés et pour chacune des séquences de nage.

2.2.3. Vitesse de déplacement de l'onde sur le corps

La vitesse de déplacement de l'onde sur le corps se calcule comme suit :

$$c = \lambda_{\text{obs}} * t \quad (13)$$

dans lequel λ_{obs} représente la longueur d'onde observée sur le corps de la larve (section 2.1.4.3) et t est le temps total de la séquence de nage étudiée. Ensuite, la vitesse est convertie en centimètre (1 cm égal à 70 pixels).

Un effet de traitement semble présent pour la vitesse de déplacement de l'onde observée sur le corps du poisson. La moyenne des vitesses par traitement est plus élevée dans A par rapport au B (respectivement 4,36 et 3,91 cm/s) (figure 21). Les vitesses

moyennes sont semblables entre les individus de chacun des traitements A (4,49 et 4,23 cm/s) et B (4,01 et 3,80 cm/s). L'individu A2 montre le plus de variabilité (écart-type de 0,85 cm/s) dans la vitesse de déplacement de l'onde sur le corps de la larve. Cet individu présente la vitesse la plus élevée (5,08 cm/s) et la plus faible (3,39 cm/s). L'individu A1 présente aussi une forte variabilité de l'onde (écart-type de 0,41 cm/s). Les deux individus du traitement B montrent les plus faibles variabilités dans la vitesse de déplacement de l'onde entre toutes les séquences de nage (écart-type respectivement de 0,25 et 0,31 cm/s).

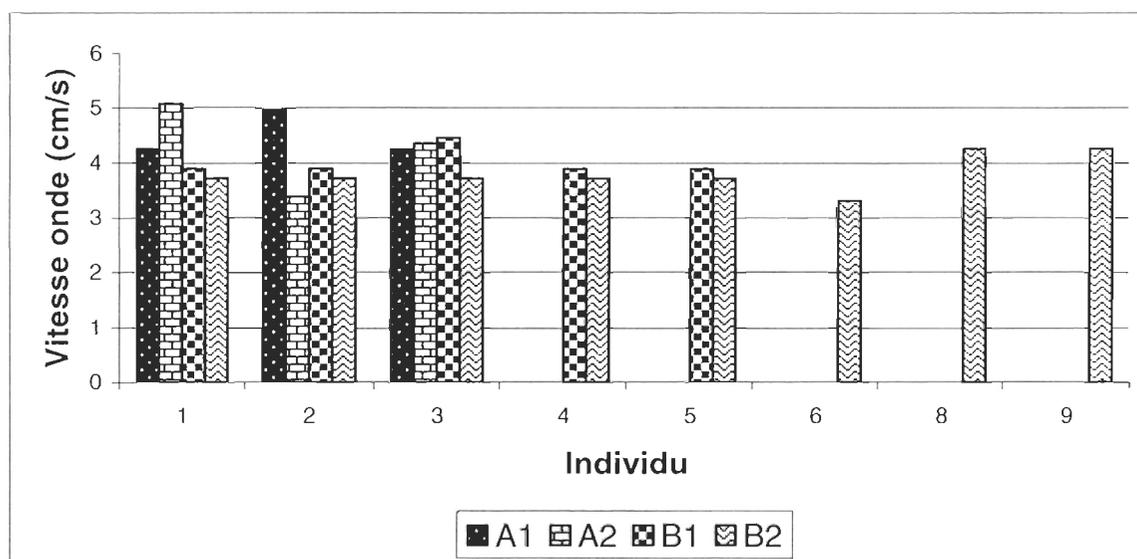


Figure 21 : Vitesse de déplacement de l'onde sur le corps des larves (cm/s) calculée pour tous les individus et pour chacune de leurs séquences de nage étudiées.

2.2.4. Fréquence de battement de la nageoire caudale

La fréquence de battements de la nageoire caudale est une mesure souvent utilisée dans les études (p.e., Müller et van Leewen, 2006; Triantafyllou *et coll.*, 2004; Long *et coll.*, 2002). Cette fréquence (Hz) est calculée comme suit :

$$f = \text{nombre de battements} / \text{durée totale} \quad (14)$$

où le nombre de battements est exprimé sans dimension et la durée totale en seconde. Dans notre cas, chaque séquence de nage équivaut à un battement de la nageoire caudale qui est ensuite divisé par le temps total de la séquence.

Toutes les fréquences de battements de nos individus sont situées entre 3,4 et 5,1 Hz (figure 22). Un effet de traitement semble présent pour les fréquences de battements puisque le traitement A indique des valeurs généralement plus élevées (4,3 Hz) que dans le traitement B (généralement 3,8 Hz). L'individu A2 varie le plus sa fréquence de battement (environ 1,8 Hz) entre toutes ses séquences de nage. Les trois autres individus varient peu leurs fréquences de battement (environ 0,8 Hz).

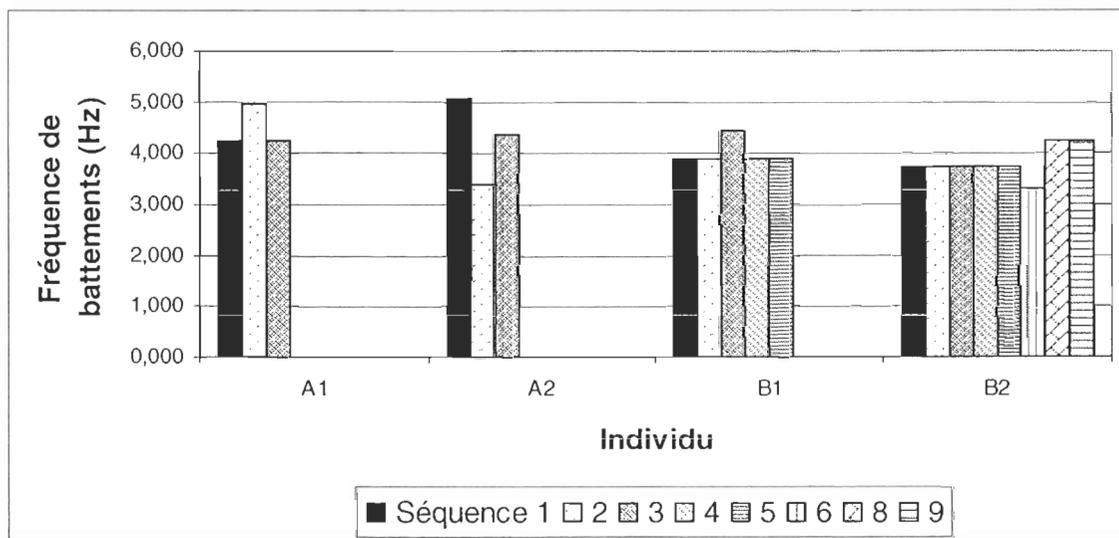


Figure 22 : Fréquence de battement de la nageoire caudale (Hz) calculée pour tous les individus et pour chacune des séquences de nage étudiées.

2.2.5. Capacité à qualifier le mode de nage

De nombreux auteurs (p.e., Blake, 2004; Sparenberg, 2002; Sfakiotakis *et coll.*, 1999) traitent du mode de nage sans apporter de valeurs quantitatives. Nous avons constaté la possibilité de mesurer l'ondulation du corps et calculer ainsi deux indices qui peuvent être associés aux différents modes de nage qualitatives.

Le premier indice proposé est nommé « onde propulsive produite » (OPP) (figure 23) :

$$\text{OPP} = \frac{L_{\text{ond}}}{L_{\text{corps}}} \quad (15)$$

dans lequel L_{ond} représente le maximum de longueur (pixel) du tronc et de la nageoire caudale qui ondule et L_{corps} défini la longueur du corps (pixel) qui inclut le tronc et la nageoire caudale. À notre connaissance, aucun index de ce type n'a été défini auparavant. La longueur d'onde maximale (L_{ond}) est sélectionnée visuellement parmi celles de la séquence complète de nage et doit montrer la plus grande distance entre le début de la courbure (intersection où $y = 0$) et le sommet.

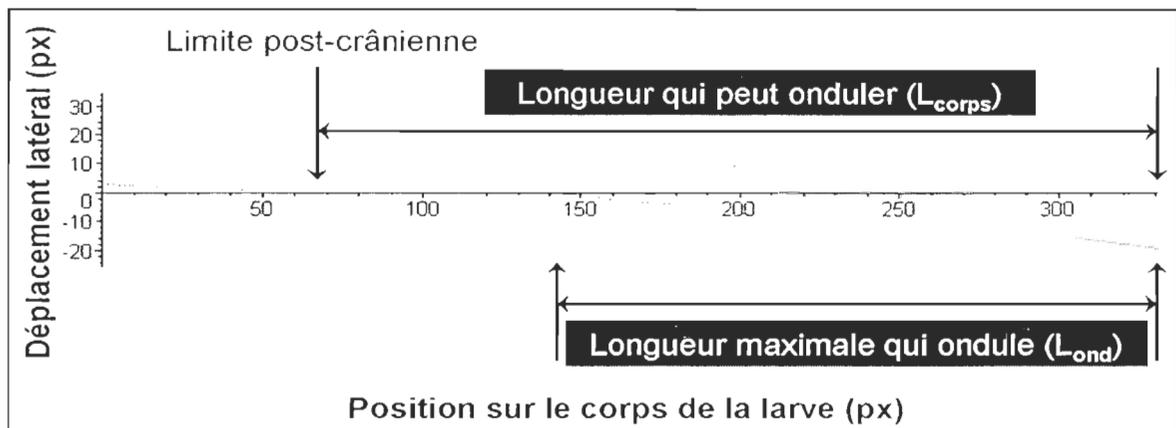


Figure 23 : L'onde propulsive produite était calculée par deux variables différentes, soit L_{ond} et L_{corps} .

Par exemple, un alevin d’Omble chevalier échantillonné à 20 dph montre une OPP de 0,989, soit une ondulation propulsive qui apparaît sur 98,9% de son tronc et de sa nageoire caudale. Cette valeur indique une faible rigidité de tout le tronc, ce qui est compatible avec une nage de style anguilliforme. Dans le cas d’un alevin échantillonné à 94 dph qui montre une OPP de 0,731 (73,10%), alors l’indice permet de constater une plus grande rigidité dans la partie antérieure du tronc, ce qui est caractéristique d’une nage orientée davantage vers le mode carangiforme.

Un deuxième indice proposé est celui de la portion propulsive de l’onde (PPO) qui permet d’interpréter la longueur d’onde générée sur le corps du poisson (figure 24). Nous proposons le calcul de cet indice selon l’équation suivante :

$$\mathbf{PPO} = \frac{\lambda_{\text{obs}}}{\lambda_{\text{cycle}}} \quad (16)$$

où λ_{obs} indique la valeur mesurée de la longueur maximale de l’onde (pixel) numérisée sur le tronc du poisson durant toute la séquence de nage et λ_{cycle} défini la longueur d’onde (pixel) théorique lorsque l’onde est complète (biphasique sur une période de $2 * \pi$). Autrement dit, la valeur de λ_{obs} est extrapolée jusqu’à λ_{cycle} pour obtenir la valeur de la pleine longueur de l’onde dans le cas hypothétique où le corps du poisson est de longueur infinie.

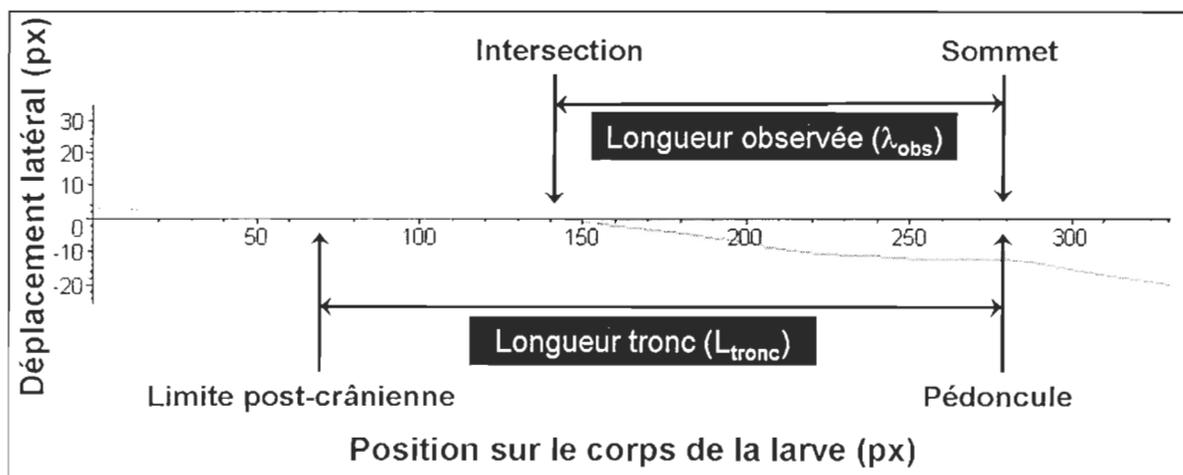


Figure 24 : La portion propulsive de l'onde est mesurée sur le corps de la larve, entre le début de l'onde (intersection) et son sommet situé au pédoncule.

Certains auteurs décrivent la nage anguilliforme comme une onde qui varie entre 1 et 2 longueurs d'onde sur le corps du poisson (Blake, 2004; Tytell, 2004; Sfakiotakis *et coll.*, 1999). Tous nos spécimens échantillonnés à 94 dph montrent une PPO de 0,25 à 0,33 qui est caractéristique de la nage carangiforme.

2.2.6. Vitesses moyennes des différentes parties du corps

Un aspect important dans l'étude des contraintes mécaniques durant la nage des poissons est de suivre les forces mises en présence lors des contractions musculaires. Ces forces peuvent être déduites par le calcul des vitesses et des accélérations pour les différentes parties du corps. Cette vitesse est calculée par la distance parcourue par un point du corps entre deux images consécutives, puis divisée par l'intervalle de temps. À partir de ces données, l'accélération et plusieurs autres paramètres dynamiques de nage peuvent aussi être calculés. Pour démontrer la faisabilité des calculs de vitesses, une séquence de

nage sélectionnée aléatoirement est utilisée pour calculer la vitesse de toutes les parties du corps à partir des coordonnées corrigées (section 1.2.3) de points marqueurs (18). Le tableau 2 énumère les vitesses minimales et maximales de toutes les parties du corps de l'individu B2. La séquence montrée inclut les images #18 à 25 de l'individu B2. Les valeurs les plus élevées sont relevées au niveau de la nageoire caudale. Un décalage relatif de la vitesse est observé entre l'onde générée par les contractions musculaires et les autres parties du corps. À noter que les unités de la vitesse peuvent être en pixel par seconde ou en centimètre par seconde (conversion décrite dans la section 1.2.1).

Tableau 2 : Calcul des vitesses moyennes de points marqueurs suivies sur le corps de l'individu B2. La colonne de gauche indique la position du point marqueur selon l'axe des abscisses. La position 80 px indiquent le premier point marqueur qui suit la limite post-crânienne dont les valeurs en y étaient ajustées à zéro pour normaliser les données. La colonne A représente les vitesses moyennes (cm/s) calculées entre les images # 18 et 19. La colonne B représente les calculs entre les images 19 et 20. Les colonnes C à G suivent la même procédure. Les valeurs de vitesses moyennes minimales sont montrées dans la colonne MIN et les valeurs maximales dans la colonne MAX.

Position	A	B	C	D	E	F	G	MIN	MAX
0	-0,43	-0,43	-0,43	0,00	0,00	0,43	0,43	-0,43	0,43
20	-0,43	-0,43	-0,43	0,00	0,00	0,43	0,00	-0,43	0,43
40	-0,43	-0,43	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	-0,43	0,00
60	0,00	-0,43	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	-0,43	0,00
80	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
100	-0,43	0,43	0,00	0,43	0,00	-0,43	0,43	-0,43	0,43
120	-0,43	0,00	0,43	0,43	0,43	-0,43	0,43	-0,43	0,43
140	-0,86	0,00	0,43	0,86	0,43	0,00	0,43	-0,86	0,86
160	-1,29	0,00	0,43	0,86	1,29	0,00	0,43	-1,29	1,29
180	-1,71	-0,86	0,86	0,86	1,71	0,43	0,43	-1,71	1,71
200	-2,57	-1,29	0,43	1,29	2,14	0,86	0,86	-2,57	2,14
220	-3,00	-1,71	-0,43	1,71	2,14	1,71	0,86	-3,00	2,14
240	-3,00	-2,57	-0,43	0,86	2,57	1,71	1,29	-3,00	2,57
260	-3,00	-2,57	-1,29	0,00	2,14	1,71	1,71	-3,00	2,14
280	-1,71	-3,00	-1,71	-0,86	0,86	1,71	1,29	-3,00	1,71
300	0,00	-5,14	-3,00	-2,14	0,00	3,43	2,14	-5,14	3,43
320	3,00	-8,57	-5,57	-3,86	-1,71	3,43	5,57	-8,57	5,57
327	3,43	-7,71	-3,43	-6,00	-3,43	0,86	6,00	-7,71	6,00

CHAPITRE 3

RÉSULTATS

3.1. *Évaluation des performances prédictives du modèle*

3.1.1. Performance prédictive du modèle pour chaque point

La performance prédictive est évaluée en comparant chaque valeur du déplacement latéral estimée par le modèle au même point numérisé sur l'alevin réel. L'estimation de la précision est interprétée selon l'échelle décrite précédemment dans la section 1.3.1. Lorsque les différences sont plus élevées que 4 pixels, une évaluation plus détaillée est entreprise afin de discriminer la cause probable de cette grande différence : soit des anomalies dans la nage réelle de l'individu ou bien par le manque d'habileté prédictive du modèle.

Le modèle estime les points de manière *excellente* dans un minimum de 64,38 % des points pour chacun des individus (figure 25). Les meilleures performances apparaissent dans le traitement B (76,64 % et 89,52 %). Les individus dans le traitement A montrent des valeurs semblables (respectivement 66,66 % et 64,38 %) pour la précision *excellente* (bandes blanches) du modèle. Dans le traitement A, le modèle estime les valeurs des points de manière *satisfaisante* (bandes pointillées) respectivement pour 18,33 % et 24,24 % alors que dans le traitement B, les proportions sont plus faibles avec respectivement 14,81 % et

9,52 %. Les estimations *insatisfaisantes* (bandes noires) du modèle sont plus nombreuses dans le traitement A (< 15,55 %) que dans le traitement B (< 8,56 %).

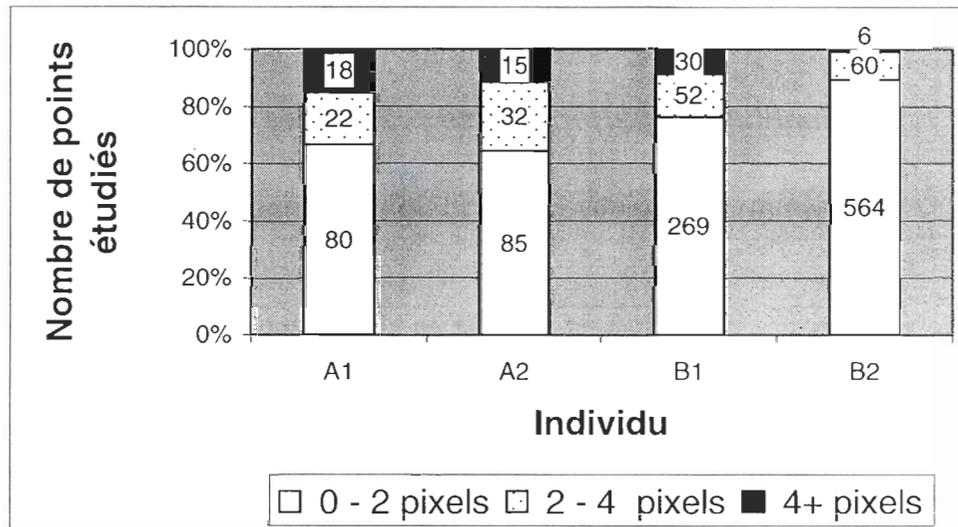


Figure 25 : Comparaisons entre les valeurs estimées par le modèle et les données expérimentales sur les quatre individus étudiés. Les nombres présentés dans chacune des catégories de motifs représentent la quantité de points qui appartient à cette catégorie.

3.1.2. Performance d'ajustement d'une courbe pour chaque image

3.1.2.1 **Vérification visuelle de l'ajustement des courbes définies par le modèle pour chaque séquence de nage d'un individu**

Les configurations numérisées et celles estimées par le modèle sont comparées visuellement et qualitativement sur les graphiques de configuration pour interpréter la séquence de nage de l'alevin étudié. Deux aspects sont évalués par les graphiques de configurations. (1) Un comportement de nage est jugé comme régulier (temporellement) lorsque les configurations semblent espacées par une distance uniforme (figure 26). (2) La séquence de nage est jugée comme symétrique par rapport à la position de repos lorsque les

configurations sont disposées de manière équivalente entre les deux côtés de l'axe des abscisses (contraire de la figure 26). Dans le logiciel Maple®, la couleur d'une courbe indique un temps précis pour une configuration du corps de la larve. Les courbes lisses représentent les configurations numérisées des points médians et les courbes dessinées avec des points montrent les configurations estimées par le modèle de nage. Pour tenir compte de notre mandat, seulement la partie du tronc de l'alevin est étudiée.

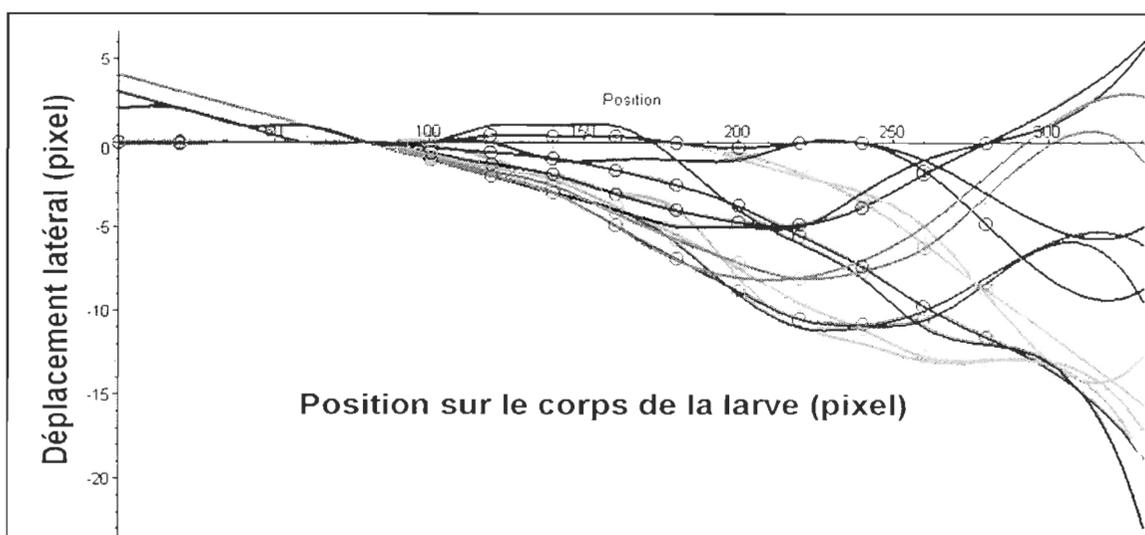


Figure 26 : Graphique de toutes les configurations numérisées et estimées sur l'individu B2 pour la séquence de nage #9. La séquence de nage est asymétrique, comme le montre la concentration des courbes.

3.1.2.2 Évaluation de l'erreur d'ajustement des courbes

L'erreur d'ajustement des courbes est calculée par la différence (en valeur absolue) entre toutes les valeurs de la courbe estimées par le modèle et les valeurs numérisées correspondantes. Cette évaluation est effectuée pour tous les points marqueurs situés sur le

tronc de l'alevin et l'évaluation est jugée selon la différence la plus élevée calculée parmi les points marqueurs de la courbe. Trois types d'erreurs d'ajustement sont observés (figure 27) : (1) *très faibles* lorsque les différences sont tous inférieures ou égales à 2 pixels (flèches noires), (2) *satisfaisants* pour des différences situées entre 2 et 4 pixels (flèches pâles) et (3) *insatisfaisantes* lorsqu'une différence supérieure à 4 pixels est calculée pour au moins un point marqueur (flèche longue et pâle en haut de la figure).

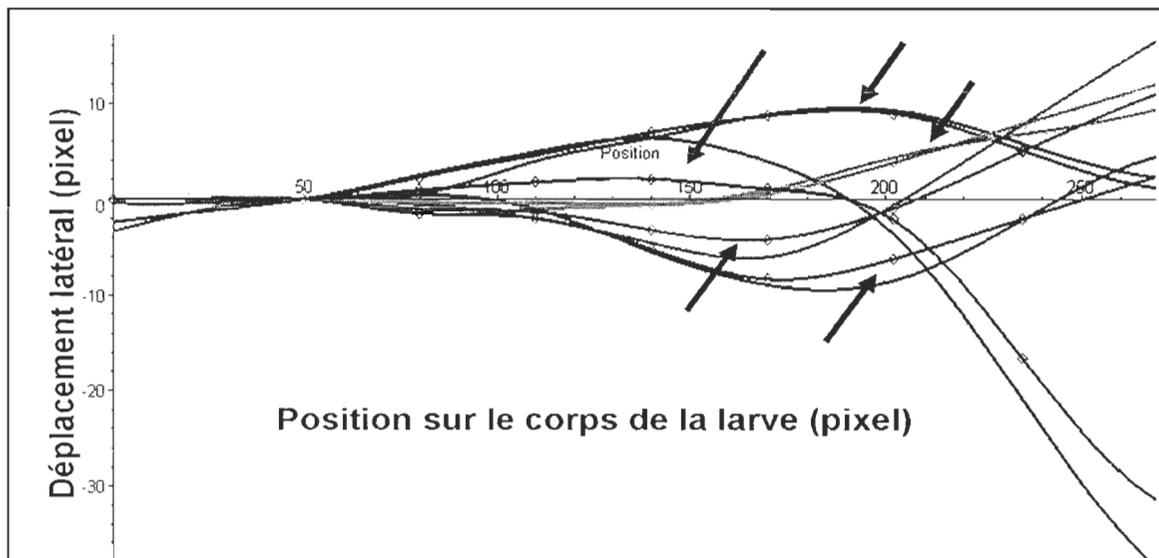


Figure 27 : Graphique des configurations de l'individu A1 pour la séquence de nage #1.

3.1.2.3 Évaluation des erreurs d'ajustement pour les courbes définies par le modèle pour toutes les séquences de nage d'un individu

La capacité du modèle à ajuster les courbes aux données numérisées est évaluée sur tous les individus et pour tous les points médians du tronc de la larve de poisson (estimation de la colonne vertébrale). La comparaison des courbes est effectuée sur tous les points

marqueurs situés sur le tronc des alevins (entre 6 et 10 points selon les individus) puis les résultats sont classés selon la plus forte valeur de différence calculée parmi tous les points de la courbe.

Les erreurs d'ajustement des courbes qui sont réalisées par le modèle semblent présenter un effet de traitement (figure 28). Les individus du traitement B montrent les plus faibles erreurs d'ajustements (bandes blanches) (respectivement 79,49 % et 93,65 %) par rapport aux individus du traitement A (50,00 % et 63,64 %). Les individus du traitement A montrent la plus grande quantité de courbes qui comporte des erreurs d'ajustement *satisfaisantes* (bandes pointillées) (respectivement 35,00 %, 27,27 %, 17,95 % et 6,35 %). La même tendance est relevée pour les erreurs d'ajustements *insatisfaisantes* (bandes noires) des courbes : le traitement A (15,00 % et 9,09 %) versus le traitement B (2,56 % et 0,00 %).

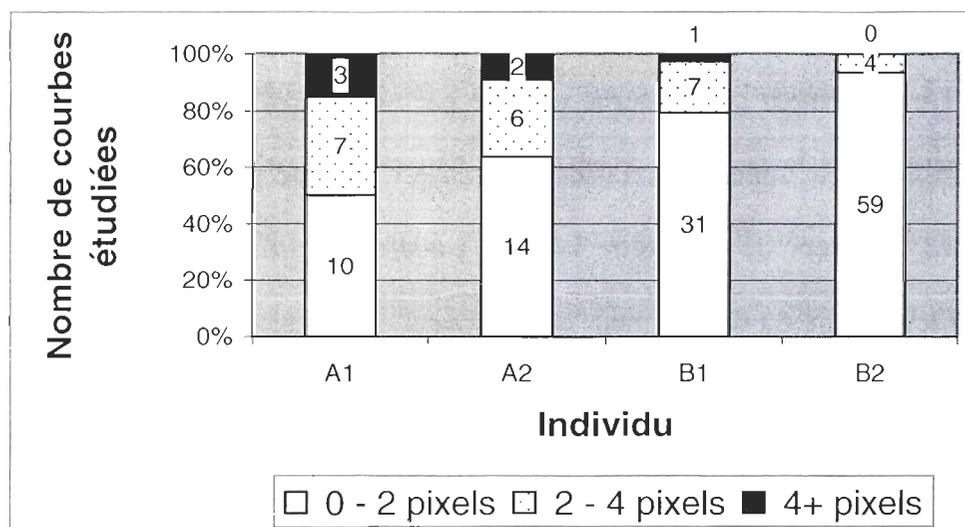


Figure 28 : Comparaison entre les courbes estimées par le modèle et les courbes numérisées sur les individus étudiés et pour toutes les séquences de nage. Les nombres présentés dans chacun des motifs représentent la quantité de points qui appartiennent à cette catégorie.

3.2. *Évaluation du modèle mathématique*

3.2.1 Calibration du modèle

Tous les paramètres du modèle sont estimés pour la première fois par la méthode de la calibration. La calibration est une méthode d'ajustement des valeurs (par estimation) pour chaque paramètre afin que les réponses prédites par le modèle soient ajustées aux valeurs mesurées (Szabo et Arctis, 2008). L'important pour Martens et Dardenne (1998) est de répéter les estimations afin de minimiser le danger de surestimer les valeurs. Dans cette perspective, nous avons procédé de manière semblable en utilisant plusieurs images (4) du premier groupe d'échantillons (individu #1 dans le traitement A) et en estimant à chaque fois les paramètres du modèle. Ces multiples calibrations permettent de mesurer la valeur optimale pour chaque paramètre et de vérifier la pertinence des démarches utilisées la première fois pour estimer ces valeurs.

Un ajustement de la courbe estimée par notre modèle à la configuration de l'onde numérisée sur le squelette axial de l'alevin est effectué pour chacune des images. Tout d'abord, la valeur du paramètre $\mathbf{k}(s)$ est calculée à partir des tableaux de coordonnées, parmi les valeurs du déplacement latéral. Ensuite, un ajustement de la forme de l'onde est réalisé de manière visuelle puisque les variations sont clairement visibles durant les simulations. Les valeurs approximatives d' Ω et de la fonction $\mathbf{f}(s)$ sont cherchées en premier. L'amplitude des déplacements latéraux est améliorée par l'ajout de la fonction $\mathbf{g}(s)$ ainsi que par le déphasage (**Dp**hs).

Martens et Dardenne (1998) mentionnent que les résultats d'un modèle bien calibré doivent fournir une erreur de prédiction faible lorsque la valeur de y est prédite pour de nouveaux échantillons. Ces auteurs suggèrent d'éviter l'utilisation du modèle à des usages trop éloignés des conditions initiales de la calibration. Les deux seules variations identifiées dans nos conditions initiales sont l'individu et le traitement (vitesse du courant). Les conséquences sur la capacité prédictive du modèle sont vérifiées par les tests de sensibilité et de transférabilité (sections 3.2.3 et 3.2.4).

3.2.2. Évaluation des paramètres les plus pertinents

Les paramètres jugés nécessaires à notre étude (section 2.1.3) sont assemblés dans l'équation de nage. Ensuite, l'effet de l'absence (méthode itérative) d'un de ces paramètres dans l'équation est vérifié par rapport à la capacité prédictive du modèle. À chaque essai, la capacité du modèle à reproduire une onde semblable à celle numérisée chez l'alevin est vérifiée. La plupart du temps, une simple vérification visuelle permet de juger la similitude ou la différence sans l'ombre d'un doute. Une comparaison chiffrée est effectuée dans les rares cas de doute.

3.2.3. Évaluation de la sensibilité du modèle

La sensibilité d'un modèle est associée aux corrélations entre les paramètres (Schittkowski, 2008) et aux conditions expérimentales (Martens et Dardenne, 1998). Dans

notre modèle, les paramètres sont indépendants puisqu'ils décrivent des informations qui ne sont pas redondantes entre elles (par exemple, une longueur d'onde est différente de l'amplitude). De plus, les données sont recueillies dans des conditions expérimentales strictement identiques. Par ces faits, le modèle n'est pas considéré comme sensible vis-à-vis des objectifs de notre travail (une seule journée d'enregistrement et pour une seule vitesse de courant).

3.2.4. Vérification de la transférabilité du modèle

Pour le contexte de ce travail, le seul test de transférabilité effectué sur le modèle est en rapport au traitement, c'est-à-dire à la vitesse du courant. Le premier intérêt est de vérifier que les procédures de modélisation sont capables de fonctionner malgré un changement important dans les conditions environnementales. Le deuxième intérêt est de vérifier la capacité du modèle à fournir des informations relativement faciles à interpréter au niveau des comportements de nage qui sont identifiés chez les sujets de différents traitements.

La transférabilité du modèle est vérifiée avec un autre ensemble de données, comme le conseillent Fukuda et Hiramatsu (2008). Pour ce test, un groupe d'échantillons est sélectionnées (deux individus) pour la validation et provient d'un traitement qui est différent (B, soit 1,6 cm/s) de celui employé dans l'étape de la calibration (A, soit 3,2 cm/s).

En conservant les mêmes procédures de modélisation établies dans un autre traitement, le test de transférabilité correspond à une simple vérification des valeurs prédites par le modèle qui sont comparées aux données numérisées. Une erreur prédictive faible indique une bonne transférabilité des capacités prédictives du modèle entre les différents traitements testés. Autrement dit, les procédures de modélisation permettent au modèle de conserver une capacité prédictive très élevée, peu importe le traitement étudié.

Schittkowski (2008) note qu'un modèle peut être limité par une valeur déterminée à l'aide d'une hypothèse. Dans ce cas, les prédictions du modèle peuvent être incompatibles avec la réalité et affecter sa transférabilité. Comme aucune hypothèse n'est utilisée dans le calcul des valeurs de nos paramètres ou dans les cas d'utilisation du modèle, alors le problème relevé par cet auteur ne semble pas applicable à notre modèle.

3.2.5. Validation du modèle

Szabo et Arctis (2008) définissent la validation comme un procédé d'évaluation par lequel les capacités prédictives des modèles mathématiques sont testées et éprouvées. Les tests incluent la définition des mesures de validation et les critères de rejet pour un modèle. Évidemment, lorsque les prédictions satisfont tous les critères, alors le modèle est jugé comme ayant passé le test de validation (Schittkowski, 2008; Szabo et Arctis, 2008; Halachmi *et coll.*, 2005).

Le critère de validation quantitatif le plus simple se présente lorsque les prédictions se retrouvent à l'intérieur des valeurs expérimentales, comme relevé par Szabo et Arctis (2008). Dans ce cas, aucune raison ne peut être trouvée pour rejeter le modèle.

Plusieurs personnes familières avec la nage des poissons ont vérifié qualitativement que les simulations du modèle produisent des mouvements similaires aux sujets réels (comme dans Halachmi *et coll.*, 2005).

3.3. Comparaison avec l'équation de Lighthill

3.3.1. Description de l'équation réalisée par Lighthill

Lighthill (1960) propose une équation de nage dans sa théorie des corps minces et de faibles amplitudes. Il qualifie cette équation comme l'expression théorique de la nage la plus efficace que le poisson peut réaliser, dont l'écriture est :

$$\mathbf{h}(x, t) = f(x) * g(t - x/c) \tag{17}$$

dans laquelle $g(t)$ représente une fonction oscillatoire sous la forme de $\cos \omega t$.

Après les arrangements nécessaires, l'équation devient (formulation notée aussi dans Sparenberg, 2002) :

$$\mathbf{h}(x, t) = f(x) * \cos[\omega(t - x/c)] \quad (18)$$

où $\mathbf{h}(x, t)$ = déplacement latéral estimé pour chaque point situé sur le corps de la larve (valeur de l'axe des ordonnées déterminée pour une valeur des abscisses en fonction du temps) ;

$\mathbf{f}(x)$ = fonction qui définit le déplacement latéral du corps du poisson selon la position sur le corps du poisson, mais qui n'est pas définie par l'auteur. Toutefois, il stipule que cette fonction doit obligatoirement augmenter en amplitude lorsque l'onde se déplace vers l'arrière. **Attention** : cette fonction n'est pas la même que la fonction $\mathbf{f}(s)$ décrite dans notre équation de nage ;

ω = fréquence angulaire;

t = moment étudié dans le cycle de nage;

x = position du point étudié sur l'axe des abscisses, qui est équivalent à une relation linéaire;

c = vitesse de déplacement de l'onde sur le corps du poisson. Selon Lighthill, pour une meilleure efficacité de la nage, cette vitesse doit être supérieure à celle du poisson. Justement, Müller *et coll.* (1997) discutent sur le phénomène de glissement du poisson, c'est-à-dire la différence entre la vitesse de déplacement de l'onde sur le corps et la vitesse de déplacement du poisson. Cette différence peut être à trois niveaux selon les besoins de nage du poisson : vitesse inférieure, égale ou supérieure. Malgré ces constats, aucune démarche de validation expérimentale de l'équation de nage n'est entreprise jusqu'à ce jour.

3.3.2. Description des paramètres de l'équation réalisée par Lighthill

Les valeurs estimées par l'équation de Lighthill sont comparées aux différents points marqueurs ainsi qu'aux estimations faites par notre modèle. Afin de comparer les deux modèles entre eux, l'équation de Lighthill a été corrigée de la façon suivante :

$$\mathbf{h}(s, t) = g(s, t) * \cos[2 * \pi * (-t + \omega * f(s)) + Dphs] \quad (19)$$

dans laquelle :

g(s, t) = déplacement latéral non défini par l'auteur. Afin de permettre une comparaison la plus juste possible entre les deux modèles, nous avons convenu de convertir la fonction f(x) de Lighthill par la fonction g(s,t) définie dans notre équation de nage;

t = moment étudié dans le cycle de nage. Par souci de comparer les bons évènements, nous avons utilisé le moment du cycle de cette équation pour être exactement le même que celui de notre équation de nage;

ω = fréquence angulaire qui est définie par le nombre de battements de la nageoire caudale (par seconde) multipliée par $2 * \pi$. Pour comparer des éléments similaires, nous avons remplacé ce paramètre par la valeur de notre paramètre Oméga. Ainsi, les configurations pouvaient être mieux comparées entre les modèles, sinon le modèle de Lighthill ne produisait pas des configurations de formes similaires à la larve réelle;

s = position du point étudié sur l'axe des abscisses équivalent à une relation linéaire. Pour comparer les mêmes éléments, nous avons converti cette variable par la fonction f(s) de notre équation de nage et par une forme polynomiale définie par morceau (trois morceaux pour les trois parties du corps) du premier degré;

Dphs = déphasage de la courbe du modèle pour correspondre à la première configuration numérisée sur le corps de la larve réelle.

Il faut noter que le modèle de Lighthill ne comportait aucun ajustement de l'onde selon les différentes parties du corps. Pour son modèle, la tête ondulait de la même manière que le reste du corps, ce qui ne concorde pas avec les observations expérimentales. Malgré les modifications apportées à l'équation de Lighthill, peu de configurations estimées par le modèle semblaient similaires aux données numérisées. Pour cette raison, nous avons tenté de réduire encore plus les différences entre les deux modèles. À la fin, nous avons été obligé d'utiliser les mêmes feuilles de programmation Maple® que pour notre modèle, mais en remplaçant seulement la fonction $f(s)$ de notre équation de nage (forme polynomiale du cinquième degré) pour une forme linéaire (polynomiale du premier degré). À partir de cette méthode, il devenait possible de comparer les deux modèles entre eux.

3.3.3. Comparaisons de nos résultats avec ceux de Lighthill

Notre approche inductive permet de définir les paramètres d'amplitude et de courbure de l'onde (éq. 3) d'une manière différente par rapport à l'équation de nage proposée par Lighthill (éq. 18). Des comparaisons sont réalisées entre les deux modèles pour mieux identifier les avantages apportés par notre modèle.

Les performances prédictives des deux modèles sont comparées sur les valeurs estimées du déplacement latéral (figure 29) pour chacun des points marqueurs étudiés. Les individus B1 et B2 (traitement B) sont utilisés puisqu'ils montrent des séquences de nage

homogènes. Chaque valeur du déplacement latéral estimée par un modèle est comparée à la donnée numérisée correspondante puis la différence est évaluée selon les critères d'évaluation établis pour la comparaison entre deux points (section 1.3.1). Les estimations de notre modèle (76,64 % et 89,52 %) sont jugées de précisions *excellentes* (bandes blanches) dans une plus grande proportion de points par rapport au modèle de Lighthill (50,14 % et 64,13 %). Une faible proportion d'estimations *insatisfaisantes* (bandes noires) est générée par notre modèle (8,55 % et 0,95 %) par rapport au modèle de Lighthill (23,93 % et 11,43 %). La même tendance est relevée pour les précisions jugées *satisfaisantes* (bandes pointillées) dans des proportions de 14,81 % et 9,52 % pour notre modèle alors qu'elles sont de 25,93 % et 24,44 % pour le modèle de Lighthill.

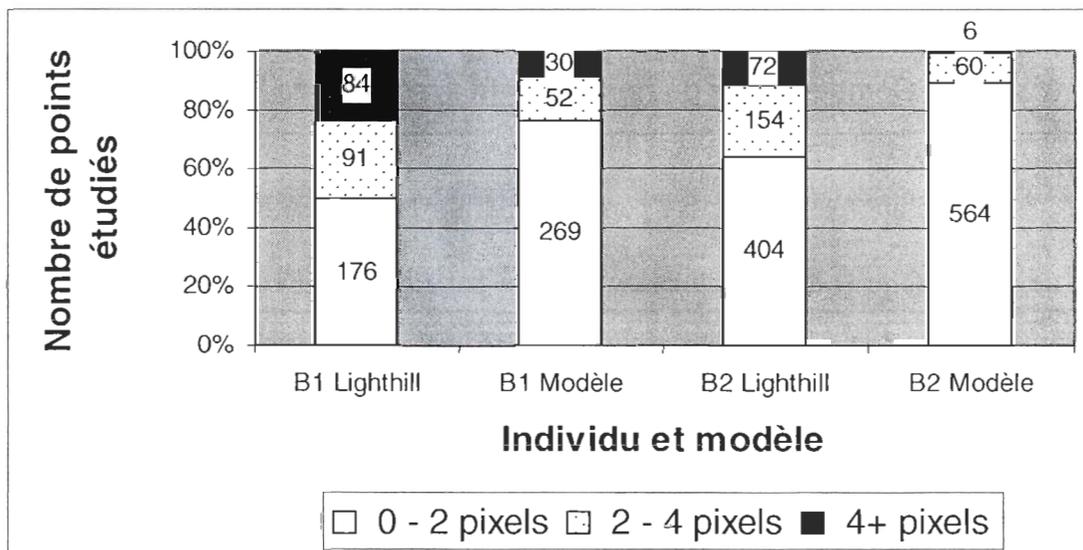


Figure 29 Comparaisons des performances prédictives sur les valeurs du déplacement latéral estimé par les deux modèles, pour l'individu B1 (deux bandes à gauche) et B2 (deux bandes à droite) qui sont échantillonnés dans le traitement B. Les motifs correspondent aux critères d'évaluation établis pour la comparaison entre deux points. Les chiffres inscrits dans les bandes correspondent au nombre de points comparés.

Les erreurs d'ajustement des courbes sont comparées entre les deux modèles pour les individus B1 et B2 (figure 30). Chaque donnée numérisée sur les larves est comparée à la valeur correspondante qui est estimée par un modèle puis les différences sont évaluées selon les critères d'évaluation établis pour l'erreur d'ajustement entre deux courbes (section 3.1.2.2). Pour les deux individus étudiés, notre modèle de nage procure de faibles erreurs d'ajustement (bandes blanches) (79,49 % et 93,65 %) par rapport au modèle de Lighthill (38,46 % et 66,66 %). Ce dernier modèle engendre une grande proportion d'erreurs d'ajustement *insatisfaisantes* (bandes noires) (5,13 % et 6,35 %) alors qu'elle est presque inexistante pour notre modèle (2,56 % et 0,00 %). La même tendance est constatée pour les erreurs d'ajustements jugés *satisfaisants* (bandes pointillées) avec des proportions de 56,41 % et 26,98 % pour Lighthill alors qu'elles sont de 17,95 % et 6,35 % pour notre modèle.

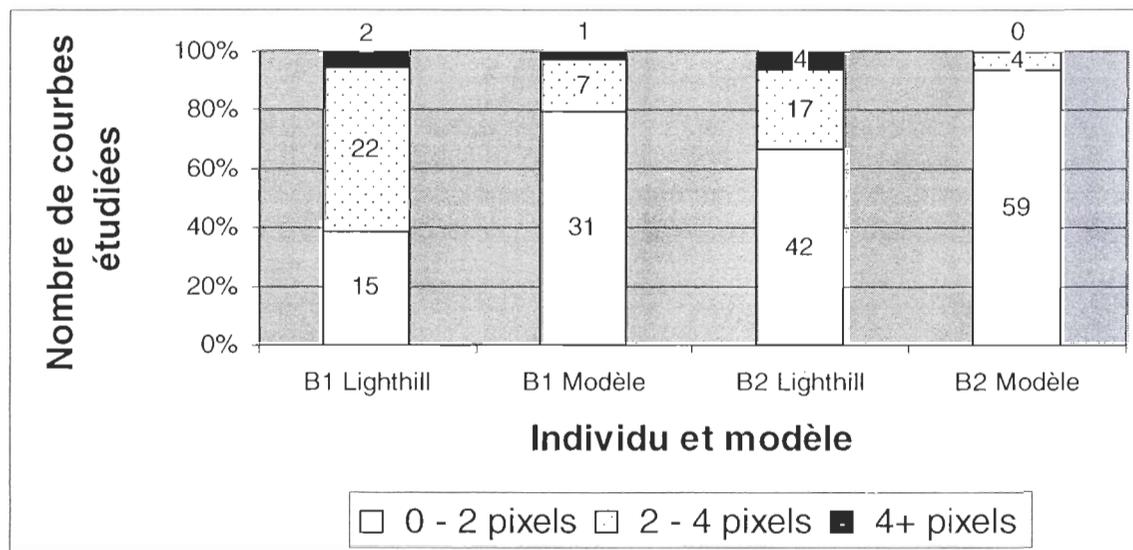


Figure 30: Comparaison de l'erreur d'ajustement entre les valeurs expérimentales et celles estimées par les deux modèles, pour l'individu B1 (deux bandes à gauche) et B2 (deux bandes à droite) qui sont échantillonnés dans le traitement B. Les motifs correspondent aux critères d'évaluation établis pour

l'erreur d'ajustement entre deux courbes. Les chiffres inscrits dans les bandes correspondent aux nombres de courbes comparées.

CHAPITRE 4

DISCUSSION

4.1. Aspect mathématique

Une équation qui reproduit des séquences de nage est attirante par sa simplicité et par son habileté à décrire quantitativement les différentes caractéristiques de l'onde corporelle observée sur le corps d'un nageur. L'approche inductive que nous avons utilisée dans la reproduction d'un mouvement de nage à partir d'une séquence ordonnée de postures est innovatrice. Cette séquence est décrite par une équation de nage qui permet de réaliser une association entre les paramètres mathématiques et les paramètres biologiques. Un avantage d'une équation de nage descriptive est l'inclusion de l'ensemble des paramètres et des conditions qui ont joué un rôle dans la nage réalisée par le sujet.

Les paramètres quantitatifs sont obtenus par une forme de compression d'une base de données (coordonnées, numéro de l'image, etc.) à l'intérieur d'une équation mathématique. Les données de bases sont des coordonnées numérisées à l'aide de points marqueurs. Les résultats démontrent que l'utilisation de points marqueurs apporte une précision, une répétitivité et une variabilité suffisante pour être utilisées avec confiance dans le but de quantifier les mouvements de nage d'une larve de poisson à partir d'images vidéo. Donc, la modélisation à partir de cette méthode peut être réalisée sans condition.

Lorsque les coordonnées estimées par le modèle sont comparées aux données numérisées, les résultats démontrent que le modèle possède une capacité prédictive élevée pour tous les cas étudiés. Les performances prédictives entre les individus et les traitements suggèrent que le modèle est *exécutable* de manière *satisfaisante*, ou mieux, pour tous les individus et pour tous les traitements. Ces résultats suggèrent que le modèle semble assez robuste pour être utilisé dans les différentes conditions expérimentales de vitesse de courant.

Cependant, un effet de traitement apparaît dans toutes les évaluations réalisées (p.e., erreurs d'ajustement, capacité prédictive) entre les individus. Les meilleurs résultats sont tous relevés dans le traitement B. Premièrement, ce traitement présente des séquences de nage *idéales* alors que le traitement A démontre des séquences de nage *convenables*. Deuxièmement, le traitement A est particulièrement difficile pour les alevins étudiés puisque la vitesse est relativement élevée pour cette espèce. Grünbaum *et coll.* (2007) discutent en détail des conséquences développementales des individus soumis à cette forte contrainte hydrodynamique. Le nombre de Reynolds permet de supporter l'idée que les individus vivent dans deux régimes différents, en concordance avec le traitement. Les deux traitements se situent aux extrémités du régime de transition : le traitement A présente des valeurs très élevées alors que l'inverse apparaît au traitement B.

Les divergences entre les estimations du modèle et les données numérisées ne signifient pas nécessairement que le modèle est inapproprié pour évaluer le mouvement,

spécialement pour les individus du traitement A. En effet, les fortes contraintes hydrodynamiques peuvent induire des exigences de nage qui ne sont pas situées dans la « zone confortable » des mouvements de nage utilisés par la larve. Ainsi, le modèle peut définir un mouvement de nage théorique (harmonique) alors que la larve est soumise à des phénomènes ponctuels qui ne sont pas pris en compte. Cette orientation est appuyée par une capacité prédictive du modèle qui demeure élevée dans les deux traitements : une capacité d'ajustement des configurations plus adaptée pour le traitement B, mais elle reste adéquate dans le traitement A.

Des comparaisons sont réalisées entre le modèle théorique de Lighthill et notre modèle descriptif pour mieux identifier les avantages et les performances apportés par notre modèle. Malgré une utilisation commune de la fonction *cosinus*, les performances prédictives et les capacités d'ajustement des configurations produites par notre modèle sont toujours supérieures à celles du modèle de Lighthill. Les erreurs d'ajustement entre les courbes sont plus faibles pour notre modèle généralement à cause de la meilleure précision des estimations au niveau de la région postérieure du tronc (près du pédoncule).

Notre approche inductive et les essais éduqués permettent de préciser les valeurs et les calculs de paramètres d'amplitude ainsi que la courbure de l'onde d'une manière différente par rapport à l'équation de nage proposée par Lighthill. Notre démarche repose sur l'absence d'hypothèse de travail et surtout par l'observation des mouvements qui

permettent de décrire différemment l'équation de nage, surtout pour les éléments de la phase de l'onde. Lighthill utilise la vitesse de l'onde et la fréquence angulaire alors que nous utilisons la longueur d'onde dans la définition de notre paramètre Ω ainsi que la fonction $f(s)$. L'évaluation des deux équations permet de constater que Lighthill propose un cas particulier du mouvement de nage alors que nous offrons une équation qui peut s'ajuster à une plus grande variété de modes de nage. L'équation de Lighthill est conçue pour la nage anguilliforme dans laquelle une (ou deux) longueur d'onde est produite, comme celles observées chez les anguilles. Lorsque la nage est du mode carangiforme, l'équation de Lighthill perd de ses capacités de prédictions. Depuis le début, notre modèle est conçu pour être ajustable et performant dans les modes de nage anguilliforme à carangiforme en incluant toutes les nages intermédiaires. Deux fonctions sont introduites dans notre équation pour atteindre ce but. Notre modèle s'ajuste aussi selon les différentes parties du corps, alors que Lighthill n'inclut pas ce détail dans son modèle. Par exemple, la tête ondule entre le museau et la fin du crâne de la même manière que le reste du corps, ce qui ne concorde pas avec les observations expérimentales.

Ce travail montre l'intérêt d'un modèle mathématique descriptif pour reproduire une séquence homogène de nage exécutée par une larve de poisson. Les résultats prouvent sa précision, sa fiabilité et sa capacité à décrire en détail les mouvements de nage puisque les simulations numériques de notre modèle corroborent nos observations expérimentales. Pour l'instant, le modèle est plutôt descriptif parce qu'il est capable de répliquer les données numériques extraites des séquences vidéo.

4.2. Aspects biologiques

Les estimations calculées par le modèle peuvent être vérifiées de trois façons différentes : (1) par une comparaison des estimations avec les données numérisées (section 4.1), (2) par des arguments mathématiques et (3) par des justifications biologiques. Cette section discute plus longuement des relations entre les points 2 et 3, autrement dit l'association entre les paramètres mathématiques et les interprétations biologiques.

Müller *et coll.* (2001) décrivent la nage ondulatoire comme un continuum de style de nage, de la croissance rectiligne de l'onde corporelle qui génère une poussée le long du corps jusqu'à l'onde corporelle qui augmente de façon curviligne afin que la poussée soit générée principalement par la nageoire caudale. Le modèle de Lighthill décrit spécifiquement la forme rectiligne de l'onde à cause de sa fonction linéaire (valeur de X), donc une onde semblable à celle observée sur *Anguilla anguilla* (qui représente la forme extrême selon Müller *et coll.*, 2001). Notre modèle décrit mieux les différentes formes curvilignes de l'onde corporelle par l'ajout de la fonction $f(s)$, donc de la forme utilisée par les larves (plutôt anguilliforme) à celle relevée chez les adultes (carangiforme).

Le développement du modèle de nage descriptif permet d'estimer la valeur de la fonction $f(s)$ égale à s^5 . Dans le cadre de notre mandat, cette valeur a été considérée comme invariable d'un individu à l'autre puisque cette fonction représente la flexibilité structurelle

variable le long du corps. Comme les individus étudiés possèdent tous le même âge (± 2 jours sur 94 jours) et sont tous au même stade de développement, alors la valeur de cette fonction peut rester la même. Un échantillon de taille plus élevée sera nécessaire pour préciser les différences interindividuelles. Cette estimation n'existe pas dans le modèle de Lighthill (1960). Le rôle joué par cette fonction dans le mouvement de nage d'un alevin d'Ombre chevalier peut se comparer à un **modèle de l'espèce** (ensemble des caractéristiques corporelles et physiologiques qui sont modulées par un substrat génétique), qui comporte ses avantages et ses contraintes. Les études mécaniques sur le squelette axial débutent par l'analyse de la fonction $f(s)$ puis les mouvements observés sont associés aux différentes forces (p.e., hydrodynamiques, tensions musculaires) mises en présence durant la nage du poisson. L'utilisation de la théorie de la poutre flexible est utile dans ce contexte (section 4.3).

Les contraintes hydrodynamiques imposées par les différentes vitesses de courant semblent contribuer fortement aux variations observées dans les intervalles de temps entre deux images consécutives qui sont mesurés durant un mouvement de nage. En effet, le traitement B montre : (1) que les individus prolongent la durée du mouvement de nage au-delà de la phase théorique, (2) qu'ils accélèrent le déphasage en provoquant un départ du mouvement de nage dans une configuration qui est située plus tardivement dans la phase du cosinus théorique (3) et qu'ils nagent avec une durée totale de la séquence de nage qui est relativement régulière. Le comportement contraire est observé dans le traitement A. Les

individus dans les deux traitements présentent un rythme régulier de nage accompagné parfois par de fortes accélérations ponctuelles (entre deux images consécutives).

Les besoins de la larve qui influencent la modulation des variables du temps (durée de la séquence, déphasage et régularité des pas) ne sont pas identifiés pour l'instant. Toutefois, les caractéristiques particulières relevées dans l'utilisation des variables du temps suggèrent que la larve module ces paramètres comme un **accélérateur**. La larve peut ajuster la vitesse du mouvement de nage de façon rapide et ponctuelle pour modifier la quantité d'énergie transmise à l'eau. Grillner *et coll.* (1993) note que durant la nage en avant, il existe un délai d'activation temporel entre la partie rostrale et la partie caudale qui est proportionnel à la durée du cycle. L'accouplement des phases le long de la moelle épinière se réalise par de petites sections, selon une coordination intersegmentaire (Grillner *et coll.*, 1993). Le segment le plus excité devient le meneur et produit un délai rostro-caudal à partir de ce segment.

Le paramètre Ω semble être associé à la vitesse du courant (effet du traitement). Les individus du même traitement démontrent des valeurs d' Ω très proches alors qu'elles sont plus éloignées entre les deux traitements. Cependant, aucune tendance n'est relevée sur la variabilité intra individuelle. La petite taille de l'échantillon ne permet pas de se prononcer plus précisément sur ce paramètre, par contre deux éléments peuvent être notés. (1) La longueur d'onde générée par le corps semble être ajustée en fonction de la vitesse du

courant, comme pour un **changement de vitesse**. (2) Puisqu'il est associé au phénomène de glissement par le biais de la vitesse de déplacement de l'onde sur le corps, ce paramètre mérite d'être étudié plus en détail.

Un effet du traitement est relevé dans les taux de glissement puisque ce taux est beaucoup plus élevé pour les individus du traitement A que pour ceux du traitement B. Le contrôle du taux de glissement semble plus difficile à être conservé dans le traitement A puisque les individus de ce traitement présentent des taux de glissement intraindividuels très variables alors que le contraire est observé dans le traitement B. Comme la vitesse de déplacement de l'onde (VDO) sur le corps des larves est associée au taux de glissement, les tendances relevées sur la VDO sont identiques à celles décrites pour le glissement. La traînée diminue lorsque la VDO est plus rapide que la vitesse de déplacement de l'individu (Barrett *et coll.*, 1999; Lighthill, 1960). Plusieurs auteurs ont remarqué que la puissance nécessaire pour propulser un corps qui nage est inférieure à celle requise pour remorquer un corps rigide et droit (Gray, 1933 cité par Lauder et Tytell, 2004; Dong et Lu, 2005; Barrett *et coll.*, 1999). La variabilité du VDO représente alors un mécanisme d'ajustement utilisé par une larve pour ajuster sa traînée et sa vitesse de déplacement dans le courant d'eau.

Les quatre individus étudiés ne montrent pas de tendance évidente sur les caractéristiques (moyenne et écart-type) du déplacement latéral total (k_{tot}). Les valeurs du déplacement latéral minimum (k_{min}) varient peu entre les individus alors que presque toute

la variabilité apparaît dans le déplacement latéral maximum (k_{\max}). Étant donné que la variabilité est plutôt liée à l'individu plutôt qu'au traitement, les résultats suggèrent que ce paramètre ne semble pas être directement associé à la vitesse de l'eau (traitement), mais plutôt à un individu. Le même constat apparaît pour la fonction $g(s, t)$. Toutes ces observations suggèrent que la larve utilise le paramètre $k(s)$ et la fonction $g(s, t)$ comme un **gouvernail** pour conserver sa position malgré toutes les contraintes qui « déséquilibrent » son mouvement de nage.

Pour résumé, le tableau 3 énumère quelques associations qui peuvent être réalisées entre les paramètres mathématiques et les interprétations biologiques.

Tableau 3 : Comparaison entre les paramètres mathématiques de notre équation de nage et leurs correspondances biologiques

Paramètres mathématiques	Paramètres biologiques associés
Toutes les caractéristiques de l'onde	Somme des réponses comportementales modulées selon les contraintes hydrodynamiques et d'un substrat génétique
Similitudes identifiées dans Ω et $f(s)$	Facteurs principalement génétiques et développementaux Associés aux modes de nage utilisés
L'algorithme de flexibilité $f(s)$	Facteurs principalement génétiques Flexibilité relative du squelette axial Stade de développement
Variabilité dans k_{\max} , $g(s, t)$, t et D_{phs} Fréquence du battement de la nageoire caudale	Facteurs principalement individuels modulés selon les contraintes hydrodynamiques
Courbure de l'onde générée sur le corps	Facteurs principalement individuels modulés selon les contraintes hydrodynamiques Intensité de la tension musculaire Indique les régions affectées et comment les structures sont sollicitées

Lauder et Drucker (2004) suggèrent que les poissons sont conçus pour être instables et qu'ils utilisent constamment leurs surfaces de contrôles afin de générer des forces qui s'opposent et qui s'équilibrent durant la poussée. La trajectoire de nage est perturbée par des sources extérieures qui varient en durée et en intensité (Webb, 2002) ou même par le poisson (principalement par la production de la poussée). Webb (2002) note que la stabilité dépend de l'amortissement hydrodynamique des écoulements autour du corps, des forces correctrices qui peuvent être générées par les surfaces propulsives (puissance) et par les surfaces de contrôle qui se déplacent avec le corps (ajustement). Webb (2002) rappelle que l'habileté à orienter la poussée générée par la nageoire caudale représente un élément important pour tous les groupes de vertébrés aquatiques, autant pour les manœuvres que pour la stabilité.

Les comparaisons entre les configurations estimées par le modèle et les données numérisées permettent d'évaluer la manière dont la poussée est générée le long du corps. Nos candidats apportent trois observations : (1) les configurations réelles de la nage sont bien ajustées par le modèle, (2) mal ajustées sur une partie du corps qui montre des courbures de même sens, mais d'amplitude différente ou (3) mal ajustées sur une partie du corps qui montre des courbures dans le sens opposé. Le dernier cas est nommé « torsion corporelle » et les causes ne sont pas comprises pour l'instant. Les sources hydrodynamiques semblent les plus probables puisque le traitement A montre le plus grand nombre de ces torsions, autrement dit les alevins sont soumis aux plus grandes contraintes hydrodynamiques par une vitesse élevée du courant. Ces « torsions corporelles » indiquent

probablement des mesures correctives pour stabiliser le corps dans un écoulement rapide. Liao *et coll.* (2003) suggère justement que les interruptions (nos « torsions corporelles ») durant le « Karman gait » représentent des mouvements correctifs de stabilisation pour compenser les irrégularités de l'écoulement.

Liao (2004) constate que les truites arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*) restent en position derrière un cylindre en adoptant un mode de nage appelé « Karman gait ». Les truites réalisent de plus grandes oscillations latérales qu'en absence de cylindre et la fréquence du battement de la nageoire caudale est ajustée en fonction de la fréquence des vortex produits par le cylindre. Des résultats obtenus à l'aide d'un électromyographe révèlent que les truites nagent avec un patron rythmique des activités musculaires, mais une réduction significative est observée par rapport à un milieu sans cylindre. Cet auteur ajoute qu'il est probable que la truite utilise grandement le mécanisme passif pour générer la poussée lorsqu'elle est située dans un écoulement sinusoïdal de vortex (Karman gait). L'activation des muscles durant le « Karman gait » peut aider à la stabilité et au contrôle alors que les vortex déterminent le déplacement total de la tête (Liao, 2004).

Un paradoxe semble apparaître : le poisson peut se déplacer de manière passive dans un écoulement turbulent. Selon Liao *et coll.* (2003), les truites capturent l'énergie à partir des vortex générés par l'environnement afin de maintenir leurs positions dans un courant. Ces auteurs suggèrent que le positionnement du corps à un angle d'attaque par rapport à

l'incidence de l'écoulement génère une portance qui dirige le poisson autant dans le sens du courant que latéralement. Ainsi, le poisson se déplace sans produire de poussée, comme une voile de bateau. En plus de cet angle d'attaque, le poisson maintient sa position (1) en équilibrant la traînée par de grandes oscillations du corps (2) et en ajustant les forces pour stabiliser le corps dans les perturbations hydrodynamiques (Liao *et coll.*, 2003).

Liao *et coll.* (2003) corroborent l'idée que la nage constante à travers des environnements peu turbulents ne représente pas un comportement dominant chez les poissons. En fait, cela représente une petite fraction des comportements de routine quotidienne (Liao *et coll.*, 2003). Liao (2004) a même mentionné que les études réalisées sur le terrain indiquent que les poissons préfèrent souvent les écoulements turbulents par rapport aux écoulements plus uniformes.

Dans le protocole expérimental utilisé dans notre travail, la turbulence dans les canaux est limitée par l'installation de deux grilles stabilisatrices. Toutefois, aucun contrôle n'est possible afin d'éviter les turbulences provoquées par les autres larves (qu'elles nagent ou qu'elles se reposent en groupe) placées en avant de l'individu étudié. La présente intervention vise à se questionner sur les caractéristiques de la nage observées sur les larves de notre étude : (1) nagent-elles dans un écoulement absolument laminaire ou turbulent ? (2) la nage étudiée correspond-elle à une simple nage ou à une nage hybride qui inclut un degré de nage musculaire active et une portion passive ? Trois points relevés dans notre

étude permettent de poser ces questions : (1) le mouvement particulier de la tête ; (2) la nage asymétrique et la position angulaire du corps de la larve durant la nage; (3) l'observation de « torsions corporelles » inexplicables durant une séquence de nage.

Nos résultats démontrent que le mouvement de la tête ne semble pas réagir aux contractions musculaires exécutées sur le corps de l'alevin, mais plutôt aux forces hydrodynamiques. Ce constat est conforme à celui de Liao (2004) qui note que les activités des muscles axiaux antérieurs (de truites) sont corrélées aux amplitudes de la tête durant la nage constante, mais pas durant le « Karman gait ». Lighthill (1960) suggère que le mouvement de la nage doit induire un déplacement de la tête et doit rester minimale pour une meilleure efficacité. Lauder et Tytell (2004) rappellent que les données récentes montrent de manière convaincante que le déplacement de la tête est minimal durant la nage à vitesse constante pour une vitesse inférieure à deux longueurs de corps par seconde. Nos résultats semblent concorder avec ces commentaires, mais quelques nuances doivent être ajoutées. Des observations qualitatives sur l'alevin d'Omble chevalier indiquent que le mouvement de la tête est faible et n'est pas symétrique entre les deux côtés du corps. Dans une majorité de cas, la tête bouge avec une faible amplitude et sur un seul côté du corps, parfois même avec un angle prononcé par rapport au reste du corps. Quelques fois, la tête ne bouge pas et conserve un angle par rapport au corps. La tête s'aligne rarement avec le corps et un seul cas montre un mouvement symétrique autour de cette position.

Dans notre équation de nage, trois paramètres permettent de qualifier le mode de nage utilisé par l'individu étudié : $f(s)$, Ω , et $g(s, t)$. La fonction $f(s)$ représente un élément structurant les caractéristiques intrinsèques de l'onde produite sur le corps de la larve à cause de la structure squelettique qui canalise la forme basale de l'onde propulsive. Les réponses comportementales de l'individu sont associés à Ω et à $g(s, t)$ puisque l'individu peut moduler (dans une certaine limite) certaines caractéristiques de l'onde propulsive (amplitude et longueur d'onde).

Toutefois, il est nécessaire d'utiliser des indicateurs qui informe plus sur les caractéristiques principales qui aident à discriminer le mode de nage exécuté par le poisson étudié, peu importe son espèce ou son stade de développement (Sparenberg, 2002; Sfakiotakis *et coll.*, 1999). Pour résoudre ce problème, nous innovons par la description de deux nouveaux indices. Le premier indice décrit dans ce travail est nommé « onde propulsive produite » (OPP) qui définit la longueur d'onde propulsive produite sur le corps du nageur. L'indice de la portion propulsive de l'onde (PPO) permet d'identifier la portion du corps du nageur qui supporte l'onde propulsive. Le rôle de ces deux indices de nage est de révéler rapidement et quantitativement le mode de nage exécuté par le poisson, autant à propos de la longueur de l'onde que sur quelle portion du corps elle se situe.

4.3. Aspects mécaniques

Les ingénieurs s'intéressent de plus en plus aux mécanismes de nage utilisés par les poissons puisqu'ils représentent des optimisations développées durant des millions d'années à la suite du processus d'évolution (Long *et coll.*, 2002; Triantafyllou *et coll.*, 2002; Cheng et Chahine, 2001; Barrett *et coll.*, 1999; Sfakiotakis *et coll.*, 1999).

Plusieurs auteurs (Karbowski *et coll.*, 2006; Long *et coll.*, 2002; Czuwala *et coll.*, 1999) mentionnent que l'aspect mécanique de la locomotion ondulatoire peut être modélisé en traitant le corps des poissons comme une poutre à flexion active. Le corps du poisson est considéré comme une poutre élastique qui est chargée de manière excentrique par la musculature latérale, dont les déformations de grandes amplitudes sont causées par des charges musculaires axiales internes et asymétriques (Czuwala *et coll.*, 1999). Ainsi, le modèle est simplifié et permet de réduire les difficultés liées à l'interprétation (Czuwala *et coll.*, 1999).

Les ingénieurs définissent une poutre simple comme un matériel homogène, isotropique et qui possède une élasticité linéaire (Long *et coll.*, 2002). Chez les poissons, l'hypothèse d'une poutre est motivée par des sonomicrométries dans des muscles *in vivo* en tension qui démontrent que le corps des poissons courbe comme une poutre homogène et

continue, pour toutes les espèces, excepté les thunnidées (Long *et coll.*, 2002; Cheng et Chahine, 2001).

Toutefois, la colonne vertébrale des poissons ne supporte pas la tension d'une façon continue sur toute sa longueur, mais plutôt sur les joints intervertébraux (Long *et coll.*, 2002). Le nombre élevé de vertèbres ($n = 74$) le long de la courte longueur des alevins d'Omble chevalier (19 à 45 mm environ) et la structure très souple (plutôt cartilagineux qu'osseux), permet de considérer réaliste l'estimation de la colonne vertébrale comme étant une poutre homogène. Cette estimation est trouvée dans le modèle développé par Long *et coll.* (2002) pour étudier la nage constante et celui décrit dans Czuwala *et coll.* (1999) pour les départs rapides. De nombreux auteurs jugent raisonnable de supposer que les vertèbres ne changent pas de longueur au cours de la nage (Long *et coll.*, 2002; Cheng et Chahine, 2001) et que la colonne vertébrale reste inextensible (Sparenberg, 2002) puisque le squelette axial est chargé en compression (Czuwala *et coll.*, 1999).

Le modèle de Long *et coll.* (2002) induit les déplacements latéraux aux joints intervertébraux afin de tenir compte d'une flexibilité variable et de la présence de vertèbres. La simplification du mouvement du squelette axial est plus réaliste de cette façon et correspond à un cas d'ingénierie qui modélise une poutre non homogène, anisotropique et qui est imparfaitement élastique (Long *et coll.*, 2002), tel que les structures tendues (exemple : poutres en treillis utilisées sur le pont Jacques-Cartier à Montréal). En parallèle,

quelques auteurs (Cheng et Chahine, 2001; Pedley et Hill, 1999) suggèrent d'étudier la nage ondulatoire par l'analyse des charges imposées aux structures du poisson comme dans le cas d'une poutre qui se courbe de manière active. L'équation du déplacement détermine les changements de momentum (longitudinal et transverse) pour toutes les composantes des forces externes et internes qui interagissent durant la nage (Pedley et Hill, 1999).

Les caractéristiques du corps du poisson (le profil et les propriétés matérielles) et les propriétés de l'eau (forces d'inertie et visqueuses) influencent la forme de l'onde corporelle (Müller et van Leeuwen, 2004). Les différentes structures du poisson imposent certaines limites de fonctionnement à la nage en fonction de leurs développements. La forme de l'onde corporelle exprime la résultante d'une sommation d'ondes en provenance de plusieurs sources : influx nerveux, muscles, squelette axial, stabilité de nage et autres. Müller et van Leeuwen (2004) suggèrent d'utiliser l'axe de courbure du corps (par exemple la forme et la vitesse de l'onde) combiné avec les données de la largeur du corps pour estimer les contraintes longitudinales maximales. Toutefois, il faut tenir compte de la complexité de l'architecture des muscles qui ne sont pas toujours parallèles à l'axe du corps. Notre modèle, associé à des modèles physiologiques (p.e., Long *et coll.*, 2002), peut permettre l'identification des liens qui existent entre les différentes sources de contraintes mécaniques et les différentes formes de contrôles dont le poisson dispose pour réussir à fournir des performances de nage aussi extraordinaire. Notre modèle de nage introduit la fonction $f(s)$ pour permettre ce type d'analyses sur les caractéristiques de la colonne vertébrale et des éléments de la nageoire caudale.

4.4. Amélioration du modèle

Pour améliorer les performances de notre modèle, quelques modifications doivent être apportées. Le nombre d'images par seconde doit être augmenté à une valeur qui peut atteindre 250 (fréquemment utilisé dans les études liées aux phénomènes hydrodynamiques) pour bien déterminer le déplacement latéral maximum. Sinon, le modèle souffre d'une sous-estimation de tous les paramètres qui dépendent des valeurs de déplacement latéral maximum [k_{\max} , k_{\min} , $g(s, t)$ et possiblement Ω]. La qualité des images doit être améliorée (surtout au niveau des contrastes) afin de réduire les biais qui peuvent avoir lieu au moment de la localisation des points marqueurs.

Le temps d'enregistrement doit être augmenté au-delà de 6 secondes afin d'accroître le nombre de séquences homogènes consécutives de nage. Lorsque nécessaire, il faut reprendre les enregistrements pour obtenir le plus grand nombre possible de séquences homogènes de nage.

Le temps de manipulation est long pour la localisation manuelle des points marqueurs, donc un logiciel qui automatise le processus semble indispensable. L'ajustement de la phase du modèle à toutes les images de la séquence de nage réelle consomme beaucoup de temps puisque cela constitue encore une opération manuelle.

Les fonctions de notre équation représentent encore des paramètres subtils. La fonction $g(s, t)$ est mieux saisie que celle de $f(s)$ puisque cette dernière est encore évaluée de manière qualitative et nous ne pouvons pas encore expliquer pourquoi s^5 permet ce meilleur ajustement.

CONCLUSION

L'objectif est atteint puisqu'un modèle descriptif de nage est produit et sa pertinence est démontrée pour reproduire une séquence homogène de nage exécutée par une larve de poisson. Les résultats prouvent sa précision, sa fiabilité et sa capacité à décrire en détail les mouvements de nage puisque les simulations numériques de notre modèle sont corroborées par nos observations expérimentales. Le modèle conserve une bonne capacité prédictive lors d'un changement de traitement ou d'individu, donc il semble assez robuste pour étendre son application à une plus grande diversité de situations.

Selon nos connaissances, ce travail est le premier à reproduire une séquence homogène de nage sur une larve de poisson. Une revue de la littérature ne permet pas d'obtenir une équation de nage testée expérimentalement et nous fournissons les premières vérifications expérimentales du premier modèle de Lighthill. Nos résultats dépassent considérablement les performances de l'équation de nage théorique proposée par Lighthill.

Notre modèle présente une nouvelle approche sur un ancien problème à propos de la quantification des paramètres de la nage et représente une étape significative pour décrire le mouvement de nage : (1) par l'utilisation d'une base mathématique sur la théorie de la corde vibrante, (2) par une approche inductive innovatrice, (3) par des ajustements orientés

selon des essais éduqués (essais et erreurs) et (4) par l'absence d'hypothèse de travail. Le principal avantage de cette méthode est d'éviter les hypothèses simplificatrices qui sont exigées par la modélisation théorique

L'approche inductive utilisée dans la reproduction d'un mouvement de nage à partir d'une séquence ordonnée de postures est innovatrice. Un enregistrement vidéo fournit une séquence de nage qui est décrite par une équation de nage afin d'associer un certain nombre de paramètres quantitatifs. En plus de fournir des informations quantitatives, le modèle mathématique de nage que nous proposons permet de réaliser une association entre les paramètres mathématiques et les paramètres biologiques. Les interprétations biologiques retirées du modèle démontrent sa capacité à détecter des comportements inattendus chez les alevins d'Ombre chevalier. Le nouveau modèle de nage permet d'identifier les paramètres de nage qui jouent le rôle d'**accélérateur**, de **gouvernail**, de **changement de vitesse** ainsi que le **modèle de l'espèce**. En plus, un lien est fait entre les paramètres de l'équation et le mode de nage utilisé par le poisson. Deux nouveaux indices sont développés afin de synthétiser la description quantitative du mode de nage.

Pour l'instant, le modèle est plutôt descriptif parce qu'il est capable de répliquer les données numériques extraites des séquences vidéo. Notre modèle est limité à reproduire une seule séquence homogène à la fois et la représentation de la colonne vertébrale d'un poisson est seulement en 2D. L'étude est limitée à un échantillon restreint et un faible

nombre de séquences consécutives de nage. Pour cette raison, le modèle fonctionne pour une seule séquence homogène de nage à la fois et seulement le tronc est étudié. En conséquence, l'étude ne peut pas définir la nage type qui caractérise un individu en comparant les équations de chaque séquence de nage entre elles. Maintenant que le modèle est développé, il pourra certainement servir à comparer des individus, des groupes et des espèces.

Notre modèle représente un compromis entre la complexité et la capacité à être comparé aux données numérisées. Ces résultats sont obtenus à l'aide de moyens techniques très limités et peu dispendieux qui sont suffisants pour obtenir un modèle de nage fonctionnel, précis et fiable. Le modèle représente une avancée parmi les approches concurrentes pour développer des équations de nage qui quantifient le mouvement d'un animal. L'interprétation des caractéristiques ondulatoires sur le corps d'un poisson permet d'identifier les différentes habiletés et stratégies développées par l'individu pour se déplacer efficacement dans l'eau. Comprendre ces aspects permettra de mieux suivre l'évolution écomorphologique observée dans l'ensemble de la phylogénie des poissons.

BIBLIOGRAPHIE

- Adams, D. C. et M. M. Cerney. 2007. « Quantifying biomechanical motion using Procrustes motion analysis ». J. Biomech., 40, pp. 437–444.
- Anderson, E. R., W. R. McGillis et M. A. Grosenbaugh. 2001. « The boundary layer of swimming fish ». J. Exp. Biol., 204, pp. 81–102.
- Barrett, D. S., M. S. Triantafyllou, D. K. P. Yue, M. A. Grosenbaugh et M. J. Wolfgang. 1999. « Drag reduction in fish-like locomotion ». J. Fluid Mech, 392, pp. 183-212.
- Blake, R. W. 2004. « Review paper: Fish functional design and swimming performance ». J. Fish Biol., 65, pp. 1193–1222.
- Block, B. A. et D. E. Stevens. 2001. Tuna, Physiology, ecology and evolution. Fish Physiology series, 19, pp. 271-343.
- Cheng, J.-Y. et G. L. Chahine. 2001. « Review: Computational hydrodynamics of animal swimming: boundary element method and three-dimensional vortex wake structure ». Comp. Bioch. Physiol. Part A, 131, pp. 51-60.
- Coughlin, D. J. 2002. « Aerobic muscle function during steady swimming in fish ». Fish and Fisheries, 3, pp. 63-78.

- Czuwala, P. J., C. Blanchette, S. Varga, R. G. Root et J. H. Long. 1999. « A mechanical model for the rapid body flexures of fast-starting fish ». Proceed. the 11th International Symposium on Unmanned Untethered Submersible Technology, pp.415-426.
- Dong, G.-J. et X.-Y. Lu. 2005. « Numerical analysis on the propulsive performance and vortex shedding of fish-like travelling wavy plate ». Int. J. Numer. Meth. Fluids; 48, pp.1351–1373.
- Drucker, E. G. et G. V. Lauder. 2002. Wake dynamics and locomotor function in fishes: Interpreting evolutionary patterns in pectoral fin design. Integr. Comp. Biol., 42, p. 997–1008.
- Drucker, E. G. et G. V. Lauder. 1999. « Locomotor forces on a swimming fish : three-dimensional vortex wake dynamics quantified using digital particle image velocimetry ». J. Exp. Biol., 202, pp. 2393–2412.
- Evans, D. H. et P. W. Webb. 1998. Swimming. The Physiology of Fishes, 2^e édition. Florida : D. H. Evans et J. B. Claiborne, pp. 3-24.
- Farnell, D. J. J., T. David et D. C. Bartou. 2005. « Numerical model of self-propulsion in a fluid ». J. R. Soc. Interface, 2, pp. 79-88.
- Fish, F. E. 2002. Swimming in fish. Dans Encyclopedia of Life Science. New York : John Wiley and Sons, Inc., 18, pp. 4-9.

- Fukura, S. et K. Hiramatsu. 2008. « Prediction ability and sensitivity of artificial intelligence-based habitat preference models for predicting spatial distribution of Japanese medaka (*Oryzias latipes*) ». Ecol. Model., 215, pp. 301-313.
- Grillner, S., T. Deliagina, O. Ekeberg, A. El Manira, R. H. Hill, A. Lansner, G. N. Orlovsky et P. Wallén. 1995. « Neural networks that coordinate locomotion and body orientation in lamprey ». Trends Neurosci, 18, pp. 270-279.
- Grillner, S., T. Matsushima, T. Wadden, J. Tegnér, A. El Manira et P. Wallén. 1993. « The neurophysiological bases of undulatory locomotion in vertebrates » Neurosciences, 5, pp. 17-27.
- Grünbaum, T., R. Cloutier et N. LeFrançois. 2008. « Positive effects of exposure to increased water velocity on growth of newly hatched Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) ». Aquacul. Res., 39, pp. 106-110.
- Grünbaum, T., R. Cloutier, P. A. Mabee et N. LeFrançois. 2007. « Early Developmental Plasticity and Integrative Responses in Arctic Charr (*Salvelinus alpinus*): Effects of Water Velocity on Body Size and Shape ». J. Exp. Zool. (Mol. Dev. Evol.), 308B, pp. 337-513.
- Halachmi, I., Y. Simon, R. Guetta et E. M. Hallerman. 2005. « A novel computer simulation model for design and management of re-circulating aquaculture systems ». Aquacul. Engin., 32, pp. 443-464.

- Hale, M. E. 1999. « Locomotor mechanics during early life history: effects of size and ontogeny on fast-start performance of salmonid fishes ». J. Exp. Biol., 202, pp. 1465–1479.
- Hou, T.Y., V.G. Stredie et T.Y. Wu. 2007. « Mathematical modeling and simulation of aquatic and aerial animal locomotion » J. Comput. Physics, 225, pp. 1603-1631.
- Karkowski, J., C. J. Cronin, A. Seah, J. E. Mendel, D. Clearly et P. W. Sternberg. 2006. « Conservation rules, their breakdown, and optimality in *Caenorhabditis* sinusoidal locomotion ». J. Theo. Biol., 242, pp. 652–669.
- Lauder, G. V. 2009. In Press. « Swimming hydrodynamics: ten questions and the technical approaches needed to resolve them ». Exp Fluids. Publication en ligne.
- Lauder, G. V. et E. Tytell. 2004. « Three Gray classics on the biomechanics of animal movement ». J. Exp. Biol., 207, 10, pp. 1597-1599.
- Lauder, G. V. et E. G. Drucker. 2004. « Morphology and Experimental Hydrodynamics of Fish Fin Control Surfaces » J. Ocean. Engin., 29, pp. 556-571.
- Lauder, G. V. et E. G. Drucker. 2002. « Forces, Fishes, and Fluids: Hydrodynamic Mechanisms of Aquatic Locomotion ». News Physiol. Sci., 17, pp. 235-240.
- Lauder, G. V. 2000. « Function of the Caudal Fin During Locomotion in Fishes: Kinematics, Flow Visualization, and Evolutionary Patterns ». Amer. Zool., 40, pp. 101–122.

- Liao, J. C. 2004. « Neuromuscular control of trout swimming in a vortex street: implications for energy economy during the Karman gait ». J. Exp. Biol., 207, pp. 3495-3506.
- Liao, J. C., D. N. Beal, G. V. Lauder et M. S. Triantafyllou. 2003. « The Kármán gait: novel body kinematics of rainbow trout swimming in a vortex street ». J. Exp. Biol., 206, pp. 1059-1073.
- Liem, K. F., W. E. Bemis et W. F. Walker. 2003. Functional Anatomy of the Vertebrates, an Evolutionary Perspective : 3^e édition. Harcourt College Publishers, 703 p.
- Lighthill, M. J. 1960. « Note on the swimming of a slender fish ». J. Fluid Mechan., 9, pp. 305-317.
- Liu, Hao. 2002. « Computational biological fluid dynamics: digitizing and visualizing animal swimming and flying ». Integr. Comp. Biol., 42, pp. 1050-1059.
- Long, J. H., B. Adcock et R. G. Root. 2002. « Force transmission via axial tendons in undulating fish: a dynamic analysis ». Comp. Bioch. Physiol. Part A, 133, pp. 911-929.
- Martens, H. A. et P. Dardenne. 1998. « Validation and verification of regression in small data sets ». Chemometr. Intellig. Lab. Syst., 44, pp. 99-121.
- McHenry, M. J. et G. V. Lauder. 2006. « Ontogeny of form and function: Locomotor morphology and drag in zebrafish (*Danio rerio*) ». J. Morphol., 267, pp. 1099-1109.

- McHenry, M. J. et G. V. Lauder. 2005. « The mechanical scaling of coasting in zebrafish (*Danio rerio*) ». J. Exp. Biol., 208, pp. 2289-2301.
- McHenry, M. J. et S. N. Patek. 2004. « The evolution of larval morphology and swimming performance in ascidians ». Evolution, 58, pp. 1209–1224.
- McMillen, T. et P. Holmes. 2006. « An elastic rod model for anguilliform swimming ». J. Math. Biol., 53, pp. 843–886.6
- Müller, U. K., Jos G. M. van den Boogaart et J. L. van Leeuwen. 2008. « Flow patterns of larval fish: undulatory swimming in the intermediate flow regime ». J. Exp. Biol., 211, pp. 196-205.
- Müller, U. K., J. Smit, E. J. Stamhuis, et J. J. Videler. 2002. « Riding the waves: the role of the body wave in undulatory fish swimming ». Integr. Comp. Biol., 42, pp. 981–987.
- Müller, U. K., J. Smit, E. J. Stamhuis et J. J. Videler. 2001. How the body contributes to the wake in undulatory fish swimming: flow fields of a swimming eel (*Anguilla anguilla*). J. Exp. Biol., 204, pp. 2751–2762.
- Müller, U. K., B. L. E. van Den Heuvel, E. J. Stamhuis et J. J. Videler. 1997. « Fish foot prints: morphology and energetics of the wake behind a continuously swimming mullet (*Chelon labrosus risso*) ». J. Exp. Biol., 200, pp. 2893–2906.

- Ohlberger, J., G. Staaks, P. L. M. van Dijk et F. Hölker. 2005. « Modelling energetic costs of fish swimming ». J. Exp. Zool., 303A, pp. 657-664.
- Osse, J. W. M. et J. G. M. van den Boogaart. 1999. « Dynamic morphology of fish larvae, structural implications of friction forces in swimming, feeding and ventilation ». J. Exp. Biol., 55 suppl. A, pp. 156-174.
- Pakkasmaa, S. et J. Piironen. 2001. « Water velocity shapes juvenile salmonids ». Evol. Ecol., 14, pp. 721-730.
- Pearson, K. G. et J. E. Misiaszek. 2002. Locomotion. Encyclopedia of Life Sciences. New York : John Wiley and Sons, Inc., 11, pp.127-133.
- Pedley, T. J. et S. J. Hill. 1999. « Large-amplitude undulatory fish swimming: fluid mechanics coupled to internal mechanics ». J. Exp. Biol., 202, pp. 3431-3438.
- Plaut, I. 2001. « Critical swimming speed: its ecological relevance ». Comp. Bioch. Physiol. Part A, 131, pp. 41-50.
- Pough, F. H., C. M. Janis. et J. B. Heiser. 2002. Vertebrates : 6^e édition. New Jersey : Prentice-Hall, 35, pp. 148-153.
- Schittkowski, K. 2008. « Parameter identification and model verification in systems of partial differential equations applied to transdermal drug delivery ». Mathem. Comp. Simul., 79, pp. 521-538.

- Sfakiotakis, M., D. M. Lane et J. B. C. Davies. 1999. « Review of fish swimming modes for aquatic locomotion ». J. Ocean. Engin., 24, pp. 237-252.
- Sparenberg, J. A. 2002. « Survey of the mathematical theory of fish locomotion ». J. Engin. Mathem., 44, pp. 395–448.
- Stamhuis, E. J. et J. J. Videler. 1995. « Quantitative flow analysis around aquatic animals using laser sheet particle image velocimetry ». J. Exp. Biol., 198, pp. 283–294.
- Szabo, B. A. et R. L. Actis. 2008. « On the role of hierarchic spaces and models in verification and validation ». Comput. Methods Appl. Mech. Engrg. 198, pp. 1273-1280.
- Triantafyllou, M. S., G. S. Triantafyllou et D. K. P. Yue. 2004. « Hydrodynamics of fish-like swimming ». Annu. Rev. Fluid Mech., 32, pp. 33–53.
- Triantafyllou, M. S., A. H. Techet, Q. Zhu, D. N. Beal, F. S. Hover et D. K. P. Yue. 2002. « Vorticity control in fish-like propulsion and maneuvering ». Integr. Comp. Biol., 42, pp. 1026–1031.
- Tytell, E. D. 2004. « The hydrodynamics of eel swimming II. Effect of swimming speed ». J. Exp. Biol., 207, pp. 3265-3279.
- Verhagen, Jan H. G. 2004. « Hydrodynamics of burst swimming fish larvae; a conceptual model approach ». J. Theor. Biol., 229, pp. 235–248.

- Videler, J. J., U. K. Müller et E. J. Stamhuis. 1999. « Aquatic vertebrate locomotion: wakes from body waves ». J. Exp. Biol., 202, pp. 3423–3430.
- Webb, P. W. 2006. « Bainbridge sets the stage on scaling in fish swimming ». J. Exp. Biol., 209, pp. 1789-1790.
- Webb, P. W. 2002. « Control of Posture, Depth, and Swimming Trajectories of Fishes ». Integ. Comp. Biol., 42, pp. 94–101.
- Webb, P. W. 1984. « Body form, locomotion and foraging in aquatic vertebrates ». Amer. Zool., 24, pp. 107-120.
- Wilga, C. D. et G. V. Lauder. 1999. « Locomotion in sturgeon: function of the pectoral fins ». J. Exp. Biol., 202, pp. 2413–2432.
- Wolfgang, M. J., J. M. Anderson, M. A. Gosenbaugh, D. K. P. Yue et M. S. Triantafyllou. 1999. « Near-body flow dynamics in swimming fish ». J. Exp. Biol., 202, pp. 2303–2327.
- Wu, T. Y. 2001. « Mathematical biofluidynamics and mechanophysiology of fish locomotion ». Meth. Appl. Sci., 24, pp. 1541–1564.

APPENDICE 1

Exemple de la version finale et simplifiée du programme (Maple® version 10) pour reproduire la nage des alevins d'Omble chevalier à partir d'une équation mathématique. L'individu sélectionné nage dans le canal 2 du traitement B (1,6 cm/s) et est âgé de 94 jours post-éclosions.

DÉBUT DU PROGRAMME

Modélisation de la nage d'une larve de poisson pour un individu (#1) âgé de 94 jours après l'éclosion dans le traitement B et le canal répliat (#2). Voici les données du cycle de nage #9.

```
> restart;
> with(plots): with(CurveFitting): with(linalg):
```

SECTION : DONNÉES À FOURNIR POUR LE FONCTIONNEMENT DE L'ÉQUATION DE NAGE ET POUR LA SIMULATION DE LA SÉQUENCE DE NAGE RÉELLE

Entrons les coordonnées de tous les points médians qui seront étudiés sur l'axe des abscisses tout au long de ce document.

```
> cntrColonne := [[0,0], [20,0], [40,0], [60,0], [80,0], [100,0], [120,0], [140,0], [160,0], [180,0], [200,0], [220,0], [240,0], [260,0], [280,0], [300,0], [320,0], [331,0]];
```

Définissons le PROFIL du corps de la larve en position de repos, donc sans aucune courbure.

```
> dstD1 := [[0,0], [20,17.5], [40,18.5], [60,18.5], [80,18.5], [100,18.5], [120,16.5], [140,15.5], [160,14.5], [180,13], [200,10.5], [220,9.5], [240,8], [260,5.5], [280,4], [300,0], [320,0], [331,0]];
> dstG1 := [[0,0], [20,-17.5], [40,-18.5], [60,-18.5], [80,-18.5], [100,-18.5], [120,-16.5], [140,-15.5], [160,-14.5], [180,-13], [200,-10.5], [220,-9.5], [240,-8], [260,-5.5], [280,-4], [300,0], [320,0], [331,0]];
```

Entrons les VALEURS MOYENNES pour tous les points médians qui seront étudiés tout au long de ce document.

```
> ptsEnv := [[0,2.57142857142857], [20,2.00000], [40,1.14285714285714], [60,0.571428571428571], [80,0.00000], [100,-0.428571428571429], [120,-0.857142857142857], [140,-1.57142857142857], [160,-2.28571428571429], [180,-3.42857142857143], [200,-5.14285714285714], [220,-6.14285714285714], [240,-6.28571428571429], [260,-6.57142857142857], [280,-6.71428571428571]];
```

Entrons les valeurs de DÉPLACEMENT MINIMUM ET MAXIMUM pour tous les points médians qui seront étudiés tout au long de ce document.

```
> ptsEnvMax := [[0,4], [20,3], [40,2], [60,1], [80,0], [100,0], [120,1], [140,1], [160,1], [180,0], [200,-1], [220,0], [240,0], [260,-1], [280,0]];
> ptsEnvMin := [[0,0], [20,0], [40,0], [60,0], [80,0], [100,-1], [120,-2], [140,-3], [160,-5], [180,-7], [200,-9], [220,-11], [240,-12], [260,-13], [280,-13]];
```

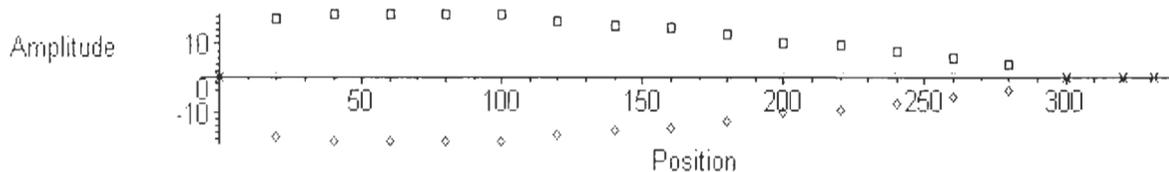
VÉRIFICATION VISUELLE DES VALEURS ET DU NOMBRE DE COORDONNÉES PAR THÈME.

Comptons le nombre de points pour chacun des thèmes.

```
> nbPtC:=nops (cntrColonne);
> nbPtD:=nops (dstD1);
> nbPtG:=nops (dstG1);
> nbPtE:=nops (ptsEnv);
> nbPtEx:=nops (ptsEnvMax);
> nbPtEn:=nops (ptsEnvMin);
```

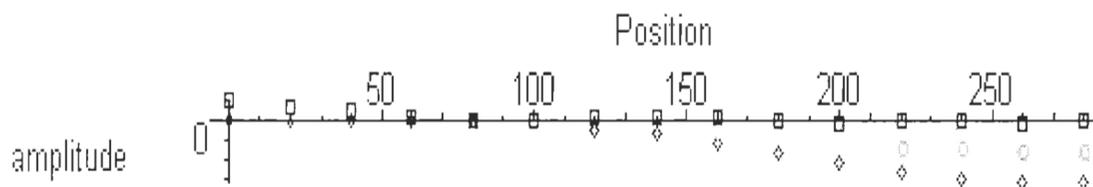
Affichons le profil ainsi que les points médians pour une larve de poisson sans courbure.

```
> display({
>   pointplot(cntrColonne, symbol=circle, color=green),
>   pointplot(dstG1, symbol=diamond, color=blue),
>   pointplot(dstD1, symbol=box, color=red)
> }, scaling=constrained, axes=normal, labels=[Position,Amplitude]);
```



Affichons les valeurs minimales, moyennes et maximales du déplacement latéral pour chacun des points médians (sans traitement).

```
> display({
>   pointplot(ptsEnvMax, symbol=box, color=red),
>   pointplot(ptsEnv, symbol=circle, color=green),
>   pointplot(ptsEnvMin, symbol=diamond, color=blue)
> }, scaling=constrained, axes=normal, labels=[Position,amplitude]);
```



DÉFINISSONS TOUTES LES VALEURS POUR LES PARAMÈTRES RELATIFS ET ABSOLUS.

Déterminons le nombre de points spécifiant la tête, le corps et la queue.

```
> nbTt:=4;
> nbQ:=3;
> nbC:=nbPtC-nbTt-nbQ;
```

Définissons les paramètres qui sont relatifs au corps de la larve de poisson qui est étudiée.

```
> dbtC:=cntrColonne[1][1];
> finTt:=cntrColonne[nbTt][1]/cntrColonne[nbPtC][1];
> Ajust:=9.51;
> ptCou:=[cntrColonne[nbTt][1]+Ajust,cntrColonne[nbTt][2]];
> finCrps:=cntrColonne[nbPtC-nbQ][1]/cntrColonne[nbPtC][1];
> finC:=cntrColonne[nbPtC][1];
> l:=finC;
```

Définissons les paramètres qui sont absolus (indépendants) au corps de la larve de poisson étudiée. Ces paramètres sont plutôt liés aux caractéristiques de l'onde qui se déplace sur le corps et aux mouvements de nage observés (déplacements latéraux).

```
> nbImg:=7;
> omega:=0.3;
> Dphs:=0.475*Pi;
> k:=40/2;
> At:=4/2;
> Ac:=16/2;
> fctrTC:=At/k;
> fctrCQ:=Ac/k;
```

PRÉPARONS LES DONNÉES ORIGINALES AFIN DE GÉNÉRER UNE SIMULATION RÉALISTE.

Entrons les valeurs du déplacement latéral pour tous les points médians étudiés et pour chaque pas de la séquence de nage.

```
> matPts:=transpose(matrix([
> [0,20,40,60,80,100,120,140,160,180,200,220,240,260,280],
> [0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,-1,-2,-3,-5,-9],
[2,2,1,1,0,0,0,-1,-1,-1,-1,0,0,-1,-3],
[2,2,1,1,0,-1,-2,-3,-4,-5,-5,-5,-3,-1,0],
[4,3,2,1,0,-1,-2,-3,-5,-7,-8,-8,-7,-5,-2],
[4,3,2,1,0,-1,-2,-3,-4,-6,-9,-11,-11,-10,-8],
[3,2,1,0,0,0,-1,-2,-3,-4,-8,-11,-12,-13,-13],
[3,2,1,0,0,0,1,1,1,-1,-4,-6,-8,-11,-12]
> ]));
```

$$matPts := \begin{bmatrix} 0 & 0 & 2 & 2 & 4 & 4 & 3 & 3 \\ 20 & 0 & 2 & 2 & 3 & 3 & 2 & 2 \\ 40 & 0 & 1 & 1 & 2 & 2 & 1 & 1 \\ 60 & 0 & 1 & 1 & 1 & 1 & 0 & 0 \\ 80 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 100 & 0 & 0 & -1 & -1 & -1 & 0 & 0 \\ 120 & 0 & 0 & -2 & -2 & -2 & -1 & 1 \\ 140 & 0 & -1 & -3 & -3 & -3 & -2 & 1 \\ 160 & 0 & -1 & -4 & -5 & -4 & -3 & 1 \\ 180 & 0 & -1 & -5 & -7 & -6 & -4 & -1 \\ 200 & -1 & -1 & -5 & -8 & -9 & -8 & -4 \\ 220 & -2 & 0 & -5 & -8 & -11 & -11 & -6 \\ 240 & -3 & 0 & -3 & -7 & -11 & -12 & -8 \\ 260 & -5 & -1 & -1 & -5 & -10 & -13 & -11 \\ 280 & -9 & -3 & 0 & -2 & -8 & -13 & -12 \end{bmatrix}$$

Structurons les coordonnées pour pouvoir utiliser les fonctions "splines" afin de rendre plus réaliste la simulation du mouvement de nage.

```
> nbLgn:=nbPtC-nbQ;
> nbCln:=nbImg+1;
> for m from 2 to nbCln do
>   for n from 1 to nbLgn do
>     pts[m-1,n] := [matPts[n,1], matPts[n,m]];
>   od;
> od;
> lstPts:=m->[seq(pts[m,n], n=1..nbLgn)];
```

Définissons la fonction "spline" pour la simulation du mouvement ondulatoire du corps de la larve.

```
> splMat := (x,m) -> CurveFitting:-Spline(lstPts(m),x);
```

Déterminons les valeurs minimales et maximales pour les déplacements latéraux.

```
> kMax:=max(seq(ptsEnvMax[n][2], n=1..nops(ptsEnvMax)));
> kMin:=min(seq(ptsEnvMin[n][2], n=1..nops(ptsEnvMin)));
      kMax := 4
      kMin := -13
```

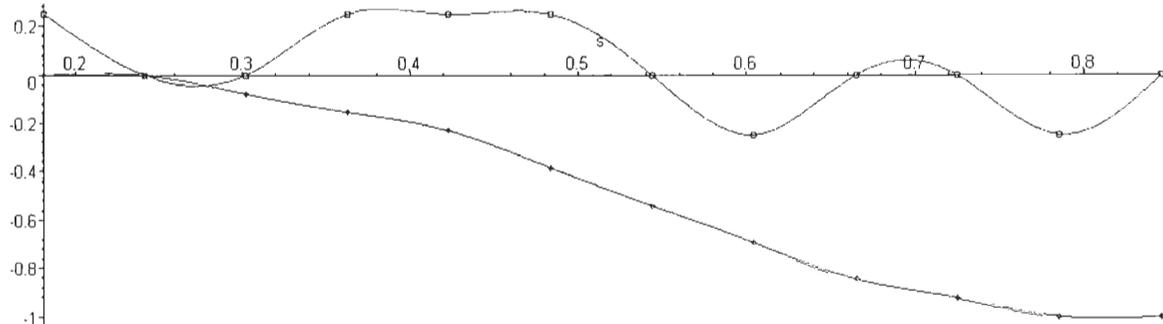
STRUCTURONS LES FONCTIONS QUI SERONT NÉCESSAIRES AU FONCTIONNEMENT DE L'ÉQUATION DE NAGE.

Normalisons d'abord les enveloppes d'amplitude (moyennes, minimales et maximales) des points médians pour ensuite générer une fonction de forme polynômiale.

```
> ptsENA:= [evalf(seq([ptsEnv[i][1]/1, ptsEnv[i][2]/k],
i=nbTt..nbPtE))];
> ptsEnMaxA:= [evalf(seq([ptsEnvMax[i][1]/1,
ptsEnvMax[i][2]/abs(kMax)], i=nbTt..nbPtEx))];
> ptsEnMinA:= [evalf(seq([ptsEnvMin[i][1]/1,
ptsEnvMin[i][2]/abs(kMin)], i=nbTt..nbPtEn))];
```

Définissons les deux fonctions polynômiales de $g(s)$.

```
> gMax:=s->Spline(ptsEnMaxA, s); gMax(s);
> gMin:=s->Spline(ptsEnMinA, s); gMin(s);
> display({
> pointplot(ptsEnMaxA, symbol=box, color=red),
> plot(gMax(s), s=finTt..finCrps, color=red),
> pointplot(ptsEnMinA, symbol=diamond, color=blue),
> plot(gMin(s), s=finTt..finCrps, color=blue)
> });
```



Définissons les conditions d'applications des différentes formes de $g(s)$.

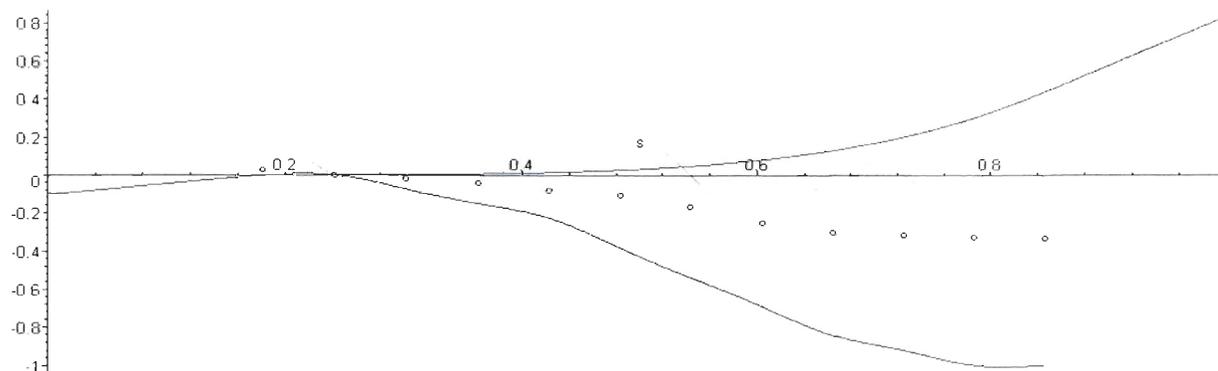
```
> t:='t'; s:='s';
> gTmp:=proc(s,t)
> local cndt, sTmp, tTmp;
> sTmp:=s; tTmp:=t;
> cndt:=eval(signum(evalf(cos(evalf(2*Pi*omega*sTmp^5-
2*Pi*tTmp+Dphs))))));
> if cndt=1 or cndt=0 then
> kMax*gMax(s);
> elif cndt=-1 then
> kMin*gMin(s);
> else print(`La condition n'est pas évaluée!`);
> fi;
> end proc;
> gTmp(s,t); evalf(Dphs);
```

Définissons les fonctions par morceaux de $g(s)$ et $f(s)$ qui anime toutes les trois parties du corps de la larve de poisson.

```
> g:=(s,t)->piecewise(s>=0 and s<=finTt, fctrTC/(finTt-0)*(s-finTt),
> s>finTt and s<=finCrps, gTmp(s,t),
> s>finCrps and s<=1, finCrps^5+fctrCQ/(1-finCrps)*(s-finCrps), 0);
> f:=s->piecewise(s>=0 and s<=finTt, fctrTC/(finTt-0)*(s-finTt),
> s>finTt and s<=finCrps, s^5,
> s>finCrps and s<=1, finCrps^5+fctrCQ/(1-finCrps)*(s-finCrps), 0);
```

VÉRIFIONS GRAPHIQUEMENT LES VALEURS DES FONCTIONS QUI SERONT UTILISÉES DANS L'ÉQUATION DE NAGE.

```
> display({
> plot(gMax(s), s=finTt..finCrps, color=green),
> plot(gMin(s), s=finTt..finCrps, color=blue),
> pointplot(ptsENA, symbol=circle, color=black),
> plot(f(s), s=0..1, color=red)
> }, axes=normal);
```



MISE EN PLACE DE NOTRE ÉQUATION DE NAGE.

Définissons la fonction qui modélise le mouvement de nage d'une larve de poisson selon nos propres estimations.

```
> fCntr:=t->[seq([cntrColonne[i][1],
evalf(g(cntrColonne[i][1]/l,t)*cos(2*Pi*omega*f(cntrColonne[i][1]/
l)-2*Pi*t+Dphs))], i=1..nbPtC-nbQ)];
> fCntr(t);
```

$$fCntr := t \rightarrow \left[\text{seq} \left(\left[\begin{array}{l} cntrColonne_{i_1}, \\ \text{evalf} \left(g \left(\frac{cntrColonne_{i_1}}{l}, t \right) \cos \left(2 \pi \omega f \left(\frac{cntrColonne_{i_1}}{l} \right) - 2 \pi t + Dphs \right) \right) \end{array} \right], \right. \right. \\ \left. \left. i = 1 \dots nbPtC - nbQ \right) \right]$$

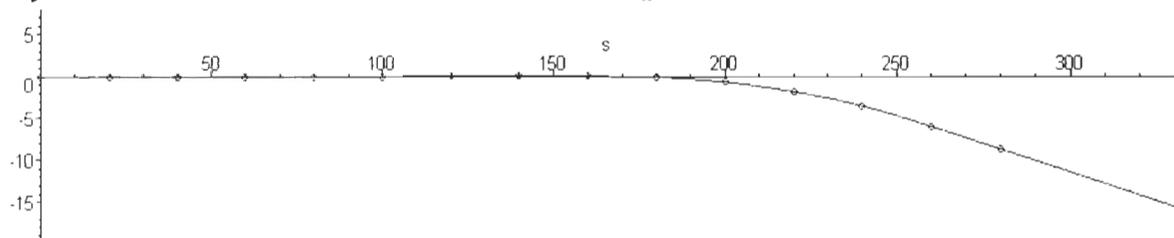
Définissons la fonction "spline" qui associe tous les points médians de la larve de poisson pour permettre une simulation plus réaliste du mouvement de nage.

```
> splC:=(s,t)->Spline(fCntr(t),s);
> splC(s,t):
```

COMPARONS LA SIMULATION DE LA COLONNE VERTÉBRALE RÉALISÉE PAR NOTRE MODÈLE PAR RAPPORT AUX DONNÉES RÉELLES AFIN DE VÉRIFIER LA CORRESPONDANCE TEMPORELLE DES CONFIGURATIONS. AINSI, NOUS POURRONS DÉTERMINER LES IMAGES DU MODÈLE QUI CORRESPONDENT À CELLES DE L'INDIVIDU RÉEL.

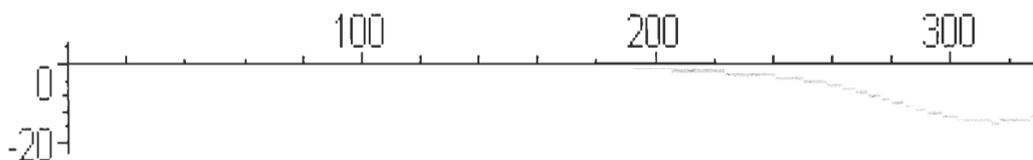
Regardons sur un graphique animé la simulation d'un cycle complet de nage réalisée par notre modèle pour les points médians d'une larve de poisson.

```
> nbImg2:=nbImg*10;
> display({
> display(seq(
> pointplot(fCntr(n/nbImg2), symbol=circle, color=red)
> , n=0..nbImg2-1), insequence=true),
> display(seq(
> plot(splC(s,n/nbImg2), s=0..finC, color=red)
> , n=0..nbImg2-1), insequence=true)
> }, axes=normal, labels=[Position,Amplitude]);
```



Regardons l'animation de la colonne vertébrale pour toute la séquence de nage réelle de l'échantillon étudié.

```
> dbt:=matPts[1,1]; fin:=matPts[nbLgn,1];
> dvsr3:=1;
> nbImg3:=(nbCln-1)*dvsr3;
> display(seq(
> plot(splMat(x,iquo(c,dvsr3)+1), x=dbt..1, color=green)
> , c=0..nbImg3-1)
> , scaling=constrained, axes=normal, insequence=true);
```



COMPARONS LES VALEURS DE DÉPLACEMENT LATÉRAUX ESTIMÉES PAR LE MODÈLE ET CELLES PROVENANT DES DONNÉES ORIGINALES.

Définissons le temps de chacune des images du cycle de nage du modèle qui sont compatibles avec celles de la séquence réelle analysée.

```
> T1:=0;
> T2:=4;
> T3:=42;
> T4:=46;
> T5:=51;
> T6:=60;
> T7:=66;
```

Calculons les points et sauvons-les de façon structurée. Les points médians étudiés sont placés à chacune des lignes et notés sur la première colonne de gauche. Les valeurs indiquées dans cette colonne sont en pixels et représente les points sur l'axe des abscisses. Les colonnes suivantes représentent (en pixels) les coordonnées en y, donc le déplacement latéral, pour chacun des temps du cycle de nage qui est étudié.

```
> nbImg2;
> nbCln;
> nbLgn;
> pointsMODELE:=array(1..nbLgn,1..nbCln);
> for n from 1 to nbLgn do
>   pointsMODELE[n,1]:=fCntr(T1/nbImg2)[n][1];
>   pointsMODELE[n,2]:=fCntr(T1/nbImg2)[n][2];
>   pointsMODELE[n,3]:=fCntr(T2/nbImg2)[n][2];
>   pointsMODELE[n,4]:=fCntr(T3/nbImg2)[n][2];
>   pointsMODELE[n,5]:=fCntr(T4/nbImg2)[n][2];
>   pointsMODELE[n,6]:=fCntr(T5/nbImg2)[n][2];
>   pointsMODELE[n,7]:=fCntr(T6/nbImg2)[n][2];
>   pointsMODELE[n,8]:=fCntr(T7/nbImg2)[n][2];
> od;
> MODELE := evalf[6](matrix(pointsMODELE));
```

Rappelons la matrice des données originales.

```
> MODELISATION := evalf[6](matrix(matPts));
```

Effectuons les calculs de comparaison des valeurs de déplacements latéraux entre les données réelles et les estimations calculées par notre modèle.

```
> Calcul := evalm(pointsMODELE-MODELISATION);
```

SECTION : RÉSULTATS**STRUCTURONS LES RÉSULTATS DANS UNE MATRICE PLUS COMPACTE EN CONTRÔLANT LE NOMBRE DE DÉCIMALES.**

```
> Comparaison := evalf[3](matrix(Calcul));
```

```

                                Comparaison :=
[0.  -0.0264  -2.06  -1.92  -3.90  -3.90  -2.94  -2.99 ]
[0.  -0.0135  -2.04  -1.95  -2.94  -2.93  -1.96  -1.99 ]
[0.  -0.00470 -1.02  -0.977 -1.97  -1.97  -0.977 -0.993 ]
[0.   0.      -1.    -1.    -1.    -1.    0.     0.   ]
[0.   0.      0.     -0.   -0.   -0.   -0.    -0.   ]
[0.  0.295 10-10 0.168 10-9 0.354 0.127 0.00185 -0.734 -0.281 ]
[0.  0.0667 0.413 0.719 0.261 0.00461 -0.477 -1.58 ]
[0.  0.0530 1.40 1.11 0.412 0.00999 -0.243 -1.90 ]
[0.  0.0288 1.38 0.946 0.750 -0.972 -0.818 -2.62 ]
[0. -0.0777 1. 0.949 1.20 -0.926 -1.52 -1.53 ]
[0.  0.341 0.718 0.257 0.872 0.194 0.572 0.229 ]
[0.  0.183 0. 0.0933 -0.0531 0.493 1.39 0.487 ]
[0. -0.537 0. -0.878 -0.621 0.112 0.829 0.659 ]
[0. -1.06 -0.635 -0.855 -1.26 -0.582 0.229 1.28 ]
[0.  0.254 -1.81 -0.438 10-10 -1.21 -0.357 0.0272 0.432 ]

```

VÉRIFIONS VISUELLEMENT LA CORRESPONDANCE DES CONFIGURATIONS DU CORPS DE LA LARVE DE POISSON ENTRE NOTRE MODÈLE ET L'INDIVIDU RÉEL ÉTUDIÉ.

Les symboles en forme de cercle permettent de reconnaître les configurations qui ont été estimées par notre modèle.

```

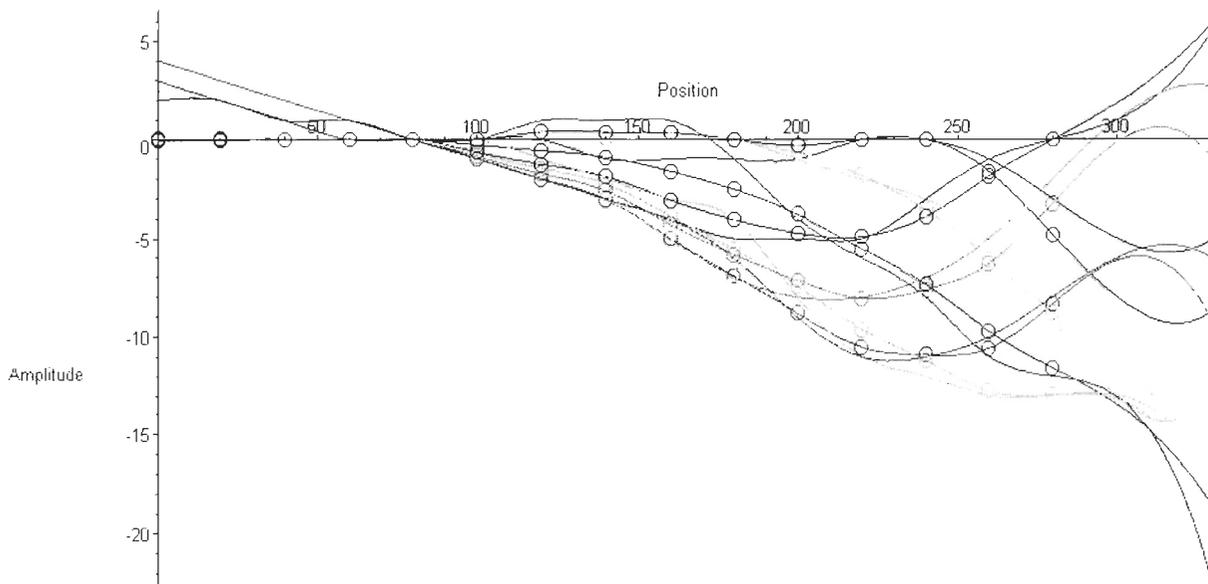
> display({
> display(seq(pointplot(fCntr(n/nbImg2), symbol=circle,
symbolsize=22, color=green), n=T1)),
> display(seq(pointplot(fCntr(n/nbImg2), symbol=circle,
symbolsize=22, color=black), n=T2)),
> display(seq(pointplot(fCntr(n/nbImg2), symbol=circle,
symbolsize=22, color=blue), n=T3)),
> display(seq(pointplot(fCntr(n/nbImg2), symbol=circle,
symbolsize=22, color=gold), n=T4)),
> display(seq(pointplot(fCntr(n/nbImg2), symbol=circle,
symbolsize=22, color=orange), n=T5)),
> display(seq(pointplot(fCntr(n/nbImg2), symbol=circle,
symbolsize=22, color=green), n=T6)),
> display(seq(pointplot(fCntr(n/nbImg2), symbol=circle,
symbolsize=22, color=navy), n=T7)),

```

```

> display(seq(plot(splC(x,n/nbImg2), x=0..1, color=green), n=T1)),
> display(seq(plot(splC(x,n/nbImg2), x=0..1, color=black), n=T2)),
> display(seq(plot(splC(x,n/nbImg2), x=0..1, color=blue), n=T3)),
> display(seq(plot(splC(x,n/nbImg2), x=0..1, color=gold), n=T4)),
> display(seq(plot(splC(x,n/nbImg2), x=0..1, color=orange), n=T5)),
> display(seq(plot(splC(x,n/nbImg2), x=0..1, color=green), n=T6)),
> display(seq(plot(splC(x,n/nbImg2), x=0..1, color=navy), n=T7)),
> display(seq(plot(splMat(x,iquo(c,dvsr3)+1), x=0..1, color=green),
c=0)),
> display(seq(plot(splMat(x,iquo(c,dvsr3)+1), x=0..1, color=black),
c=1)),
> display(seq(plot(splMat(x,iquo(c,dvsr3)+1), x=0..1, color=blue),
c=2)),
> display(seq(plot(splMat(x,iquo(c,dvsr3)+1), x=0..1, color=gold),
c=3)),
> display(seq(plot(splMat(x,iquo(c,dvsr3)+1), x=0..1, color=orange),
c=4)),
> display(seq(plot(splMat(x,iquo(c,dvsr3)+1), x=0..1, color=green),
c=5)),
> display(seq(plot(splMat(x,iquo(c,dvsr3)+1), x=0..1, color=navy),
c=6))
> }, axes=normal, labels=[Position,Amplitude]);

```



FIN DU PROGRAMME

