

Travail de fin d'études

Auteur : Yacouto, Edith Adétoutou

Promoteur(s) : Frédérich, Bruno; Rougeot, Carole

Faculté : Faculté des Sciences

Diplôme : Master de spécialisation en gestion des ressources aquatiques et aquaculture

Année académique : 2020-2021

URI/URL : <http://hdl.handle.net/2268.2/13265>

Avertissement à l'attention des usagers :

Tous les documents placés en accès ouvert sur le site le site MatheO sont protégés par le droit d'auteur. Conformément aux principes énoncés par la "Budapest Open Access Initiative"(BOAI, 2002), l'utilisateur du site peut lire, télécharger, copier, transmettre, imprimer, chercher ou faire un lien vers le texte intégral de ces documents, les disséquer pour les indexer, s'en servir de données pour un logiciel, ou s'en servir à toute autre fin légale (ou prévue par la réglementation relative au droit d'auteur). Toute utilisation du document à des fins commerciales est strictement interdite.

Par ailleurs, l'utilisateur s'engage à respecter les droits moraux de l'auteur, principalement le droit à l'intégrité de l'oeuvre et le droit de paternité et ce dans toute utilisation que l'utilisateur entreprend. Ainsi, à titre d'exemple, lorsqu'il reproduira un document par extrait ou dans son intégralité, l'utilisateur citera de manière complète les sources telles que mentionnées ci-dessus. Toute utilisation non explicitement autorisée ci-avant (telle que par exemple, la modification du document ou son résumé) nécessite l'autorisation préalable et expresse des auteurs ou de leurs ayants droit.



UNIVERSITE DE LIEGE
FACULTE DES SCIENCES



Master de Spécialisation en Gestion des Ressources Aquatiques et Aquaculture

Etude des déformations squelettiques chez l'ombre commun *Thymallus thymallus*, Linné 1758.

Travail de Fin d'Étude

Réalisé par :

Edith Adétoutou YACOUTO

Promoteur

Carole ROUGEOT

Co-promoteur

Bruno FREDERICH

Année académique 2020-2021

Dédicace



A

Ma fille Léa, que ce travail te serve d'exemple de
dévouement et de persévérance ;

Mes parents YACOUTO Grégoire et
TCHENAGNON Félicité ;

Mes frères et sœur Ezékiel, Gislain et Gloria.

Remerciements

Nos remerciements vont également à l'endroit de toutes les personnes qui ont contribué à la réalisation de ce mémoire. Nous pensons particulièrement :

➤ À l'Académie de Recherche et d'Enseignement Supérieur de la Commission de la Coopération au Développement de la Belgique (ARES-CCD) pour le soutien technique, matériel et financier dont nous avons bénéficié. C'est donc le lieu d'exprimer toutes nos gratitude à toute son équipe ainsi qu'aux promoteurs de master, en l'occurrence le Prof Patrick KESTEMONT de l'Université de Namur et le Dr Carole ROUGEOT de l'Université de Liège ;

➤ Au Dr Carole ROUGEOT promotrice et encadreur, une fois de plus merci de n'avoir jamais marchandé votre soutien, votre expérience et votre savoir-faire dans la supervision pour l'évolution de nos travaux ;

➤ Au Dr Bruno FREDERICH, notre co-promoteur et encadreur ménagé aucun effort pour la réalisation de ce travail. Merci donc à vous pour avoir accepté diriger ce mémoire, pour vos suggestions et votre dévouement à une seule cause : celle du travail bien fait ;

➤ Au Dr Eric PARMENTIER, directeur du laboratoire de morphologie fonctionnelle et évolutive de l'Université de Liège où nous avons fait notre stage, merci de votre sympathie ;

➤ À Bodelaire DEGILA et Alexis HOUNDJI avec qui nous avons partagé les peines et les joies de ce travail et dont la disponibilité, l'expérience et les conseils ne nous ont jamais fait défaut ;

➤ À Maruine, Laurent, Nicolas, Thomas et Salomé avec qui nous avons eu l'immense plaisir de travailler au labo et à toi Arthur pour tes nombreux coup-mains dans la réalisation de ce travail ;

➤ À l'ensemble du corps enseignant du Master en Gestion des Ressources Aquatiques et Aquaculture pour tous les efforts consentis afin que nous ayons une formation de qualité ;

➤ À toute la promotion des étudiants de Master en Gestion des Ressources Aquatiques et Aquaculture notamment à Maliki, Pétra et Clovis ;

➤ À nos aînés, Espérance et Bonard pour votre disponibilité, votre soutien dans les moments difficiles aussi pour les meilleurs moments passés ensemble ;

➤ À nos amis Eustache, Raoul, Rodrigue et François pour votre sincère amitié.

Résumé

L'élevage de l'ombre commun *Thymallus thymallus* (Salmonidae) se développe notamment en Belgique. Cependant, il apparaît que cette espèce développe volontiers des déformations squelettiques (Ex : déformations des pièces buccales, de la colonne vertébrale, ...) dans ce type d'élevage. Ce travail de fin d'étude a pour objectif majeur de caractériser et de quantifier l'occurrence durant l'ontogénie de *T. thymallus*. Ainsi, trois stades ontogénétiques (alevins, juvéniles et adultes) ont été étudiés. La démarche méthodologique consiste à inspecter le squelette des individus échantillonnés aux trois stades de développement. Pour ce faire, le squelette des alevins a été coloré à l'alizarine Red S et observé à la loupe binoculaire afin de recenser les différentes déformations squelettiques. Chez les juvéniles et adultes, des clichés radiographiques ont été obtenus et analysés.

Chez les plus jeunes individus, il apparaît que l'ossification du squelette n'est pas encore achevée. Aucune déformation squelettique n'a été observée à ce stade.

Par contre, chez les juvéniles les déformations squelettiques telles les déformations operculaires la fusion de vertèbres, l'ankylose et l'irrégularité entre les espaces intervertébraux ont été largement observées. L'occurrence de ces déformations est de 79% et la région de l'axe la plus impactée est l'axe vertébral. 31% des juvéniles ne possédaient pas de vessie natatoire. D'une manière générale, les adultes présentent les mêmes types de déformations que les juvéniles mais d'autres déformations squelettiques telles la lordose et la scoliose sont uniquement observées chez les adultes. L'occurrence de toutes les déformations est de 76,9% et la région du corps la plus impactée est l'axe vertébral.

Les déformations squelettiques chez l'ombre commun évoluent de manière significative au cours du développement. Ces déformations n'engendrent pas de défauts de conformations chez les juvéniles mais uniquement chez les adultes.

Enfin, des tests de corrélation montrent que des cas de fusion des vertèbres entraîneraient une irrégularité des corps intervertébraux chez les juvéniles et les adultes de l'ombre commun. L'absence de vessie natatoire pourrait faciliter l'apparition des cas d'irrégularité des espaces entre les vertèbres et des cas d'ankylose. Chez les adultes, l'apparition de la lordose est suivie de l'apparition de la scoliose. L'occurrence des déformations squelettiques chez *T. thymallus* est élevée par rapport aux espèces de Salmonidae.

Mots clés : élevage intensif, déformations squelettiques, ontogénie, *Thymallus thymallus*.

Table des matières

Dédicace	ii
Remerciements	
Résumé	iv
Liste des sigles et abréviations	vi
Introduction	1
1) Contexte socio-économique de l'élevage de l'ombre commun et ses problématiques	1
2) Généralités sur la biologie et l'écologie de l'ombre commun (<i>Thymallus thymallus</i>)	2
a. Caractéristiques anatomo-morphologiques	2
b. Ecologie et reproduction de l'espèce	3
3) Développement et anomalies squelettique chez les poissons en aquaculture.....	4
a. Formation et développement squelettique chez les poissons	4
b. Principales déformations squelettiques chez les poissons en aquaculture et leurs causes	5
4) Objectifs de l'étude	10
Matériel et méthodes	11
1) Matériel biologique et échantillonnage.....	11
2) Paramètres histo-morphométriques	11
a. Coloration, éclaircissement et observation du squelette des alevins	11
b. Radiographie et photographie des juvéniles et des adultes de l'ombre commun.....	12
c. Identification des malformations et analyses statistiques	12
d. Traitements statistiques des données.....	13
Résultats	15
1) Observation du squelette chez les alevins.....	15
2) Inspection morphologique et analyse des clichés radiographiques chez les juvéniles	15
a. Distribution générale des déformations squelettiques dans la population des juvéniles	15
b. Analyse de la distribution des déformations squelettiques dans la population des	
juvéniles le long de l'axe vertébrale	17
c. Corrélation entre les anomalies chez un même individu au stade juvénile.....	18
3) Inspection morphologique et analyse des clichés radiographiques chez les adultes	19
a. Distribution générale des déformations dans la population des adultes	19
b. Analyse de la distribution des déformations squelettiques dans la population des	
adultes le long de l'axe vertébrale	20
c. Corrélation entre les différentes anomalies observées chez un adulte <i>T. thymallus</i>	21
Discussion	24
1) Déformations squelettiques chez les jeunes stades	24
2) Déformations squelettiques chez les juvéniles	24
3) Déformations squelettiques chez les adultes.....	26
4) Corrélation entre les déformations squelettiques chez <i>T. thymallus</i>	26
Conclusion.....	28
Références bibliographiques	29

Liste des sigles et abréviations

ARES : Académie de Recherche et d'Enseignement Supérieur

CEFRA : Centre de Formation et de Recherche en Aquaculture

Cm : centimètre

EUMOFA : European Market Observatory for Fisheries and Aquaculture products

FAO : Food and Agriculture Organisation (Programme des Nations Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture)

FEAMP : Fond Européen pour les Affaires Maritimes et de la Pêche

FEAP : European production, Federation of European Aquaculture Producer

g : gramme

KOH : hydroxyde de potassium

Liste des tableaux

Tableau I : Malformations et déformations décrites sur quelques espèces de poissons dans la littérature.	8
Tableau II: Codes et abréviations utilisés pour désigner les différentes anomalies et les régions de l'axe squelettique.....	14
Tableau III : Occurrence des déformations squelettiques sur chaque région de l'axe squelettique chez les juvéniles. DO : déformation operculaire, FV : fusion des vertèbres, IEIV : irrégularité entre les espaces intervertébraux.	18
Tableau IV : Tableau montrant la corrélation entre les anomalies et les valeurs de coefficient de Spearman calculées.	19
Tableau V: Incidence des déformations squelettiques sur chaque région de l'axe squelettique chez les adultes <i>T. thymallus</i> . DO : déformation operculaire, FV : fusion des vertèbres, IEIV : irrégularité entre les espaces intervertébraux.	21
Tableau VI : Tableau montrant la corrélation entre les anomalies et les valeurs de coefficient de Spearman calculées chez les adultes <i>T. thymallus</i> . DO : déformation operculaire, FV : fusion des vertèbres, IEIV : irrégularité entre les espaces intervertébraux, VN : vessie natatoire.	22
Tableau VII : Fréquence de chaque anomalie en fonction des différents stades ontogénétiques de <i>T. thymallus</i> . DO : déformation operculaire, FV : fusion de vertèbres, IEIV : irrégularité entre les espaces intervertébraux.....	22
Tableau VIII : Nombre de poissons présentant des déformations squelettiques et l'occurrence de ces déformations squelettiques sur chaque stade de développement ontogénétique.....	23

Liste des figures

Figure 1 : ombre commun <i>Thymallus thymallus</i> . Source : https://photos-nature.ch/ombre-commun	3
Figure 2 : Photo montrant un syndrome de Lordose-Scoliose-cyphose (LSK) chez la dorade (<i>Sparus aurata</i>). Source : Afonso et al. (2000).	7
Figure 3	12
Figure 4	12
Figure 5: Schéma général de l'axe squelettique du poisson zèbre. La corde est en couleur noire, la région céphalique en vert (région I), les suprœuraux sont en vert clair (région II), les vertèbres pré-daoudales en rouge (région III), le squelette de la nageoire caudale en violet (région IV) et vertèbres des nageoires caudales en bleu (V). Source : Bird & Mabee (2003).	14
Figure 6: Photo montrant la région céphalique (A) et une partie de la colonne vertébrale des larves <i>T. thymallus</i>	15
Figure 7: Diagramme montrant l'incidence des déformations squelettiques sur les juvéniles de <i>T. thymallus</i>	16
Figure 8: Photo montrant une fusion vertèbre (flèche bleue), une ankylose (flèche rose) et une régularité entre les espaces intervertébraux (flèche jaune) chez un juvénile de l'ombre commun.	16
Figure 9: Photo montrant une déformation operculaire et des courbures au niveau de l'axe squelettique.....	17
Figure 10: Graphique montrant la fréquence d'apparition des anomalies observés chez les juvéniles au niveau de chaque région de la partie du corps. DO : déformation operculaire, FV : fusion des vertèbres, IEIV : irrégularité entre les espaces intervertébraux.	17
Figure 11: Diagramme montrant l'incidence des déformations squelettiques sur les poissons adultes <i>T. thymallus</i>	19
Figure 12: Graphique montrant la fréquence des anomalies observées chez les poissons adultes au niveau de chaque région de l'axe squelettique. DO : déformation operculaire, FV : fusion des vertèbres, IEIV : irrégularité entre les espaces intervertébraux.	20

Introduction

1) Contexte socio-économique de l'élevage de l'ombre commun et ses problématiques

Selon le rapport 2018 de l'observatoire européen des marchés des produits de la pêche et de l'aquaculture, le prix du poisson a connu une hausse de 10% par rapport à l'année 2013 alors que les prix de la viande et des denrées alimentaires sont restés stables en Europe. Cette augmentation de prix serait due à la progression rapide de la demande par rapport à l'offre pour certaines grandes espèces comme le saumon (*Salmo salar*) et le cabillaud (*Gadus morhua*) (FAO, 2020). En effet, l'offre de la Chine qui est le premier pays producteur mondial en produits halieutiques et des autres pays ne satisfaisaient plus la demande mondiale. Cette situation a eu des conséquences sur le marché notamment sur le prix des produits halieutiques. Pour pallier ces problèmes, la Commission Européenne (2002) et l'Organisation des Nations Unies pour l'Alimentation (2006) proposaient déjà aux Etats membres de l'Union Européenne une diversification des espèces aquacoles à hautes valeurs économiques. Cette diversification permettrait un accroissement de la production et une durabilité des systèmes de production. Et c'est dans ce cadre que s'inscrit l'un des principaux points du plan stratégique pluriannuel de l'aquaculture en Wallonie. Ainsi, dans son programme de Fond Européen pour les Affaires Maritimes et de la Pêche (FEAMP) pour la diversification des espèces aquacoles, le Centre de Formation et de Recherche en Aquaculture (CEFRA) de l'Unité de Recherche en Gestion des Ressources Aquatiques et Aquaculture à l'Université de Liège a obtenu un projet de recherche de développement de l'élevage intensif de nouvelles espèces de poissons comme l'ombre commun (*Thymallus thymallus*). L'ombre commun est une espèce de Salmonidae d'eau douce d'une grande valeur nutritionnelle pouvant être produite en élevage intensif.

Néanmoins, cette diversification de l'élevage intensif s'accompagne de diverses problématiques. Les nouveaux modes d'élevage et l'intensification de la production de nouvelles espèces peuvent induire et amplifier des phénomènes pathologiques, considérés comme une contrainte majeure pour la durabilité de ces filières de production (Bondad-Reanstaso, 2005). Durant leur élevage, les espèces sont soumises à diverses manipulations au cours des différentes étapes de la production (production larvaire, alevinage, grossissement) et présentent généralement, une croissance plus rapide grâce à la disponibilité des aliments et au contrôle des paramètres physico-chimiques de l'eau (principalement la température, le pH, l'oxygène et les composés azotés). Le stress causé par les manipulations et la croissance rapide des muscles peuvent affecter la minéralisation du squelette des poissons (Finn, 2007 ; Witten *et al.*, 2006 ; Fjellidal *et al.*, 2007) provoquant parfois l'apparition de déformations squelettiques. En effet, diverses études chez la daurade royale *Sparus aurata* (Negrinbaés *et al.*, 2015), le bar *Dicentrarchus labrax* (çoban *et al.*, 2016) et la sériole *Seriolella violacea* (Bohorquez-Cruz *et al.*, 2017) révèlent une diversité de déformations squelettiques chez ces poissons à hautes valeurs économiques en élevage intensif. Selon Cahu *et al.* (2003) et Lall & Lewis-McCrea (2007), les anomalies squelettiques peuvent apparaître à divers stades de développement et / ou au cours de la croissance en pisciculture. Ces déformations squelettiques ont clairement une incidence négative sur le rendement et la rentabilité de l'élevage. Lorsque les déformations squelettiques surviennent chez les poissons, leur taux de croissance diminue, les individus

deviennent immunodépressifs entraînant ainsi un taux de mortalité élevé (Divanach *et al.*, 1997 ; Koumoundouros *et al.*, 1997 ; Boglione *et al.*, 2001 ; Koumoundouros *et al.*, 2001 ; Witten *et al.*, 2006). Les anomalies squelettiques peuvent entraîner des pertes de production du filet (Deschamps, 2008) et rendent le poisson invendable lorsqu'il est commercialisé en entier. De plus, les déformations squelettiques pourraient traduire un certain non-respect du bien-être des poissons en élevage (FSBI, 2002 ; Chandroo *et al.*, 2004). Ce dernier cas peut être alors sujet de pressions sociales auxquelles les fermes d'élevage concernées peuvent être exposées.

Plusieurs auteurs ont décrit différentes anomalies squelettiques que l'on peut observer chez des poissons en élevage suivant leur stade physiologique surtout chez les Salmonidae (Tableau 1). Au cours des essais d'élevage intensif de l'ombre commun réalisés au CEFRA, des cas de déformations squelettiques ont été aussi observés (déformations operculaires, déviation de la colonne vertébrale). Ces taux de déformations squelettiques peuvent atteindre 85% et se manifestent par des défauts de conformations visibles surtout chez les poissons de taille commerciale, réduisant considérablement la productivité escomptée et entraînant des pertes économiques importantes. Actuellement, il n'existe pas d'étude caractérisant les proportions de ces déformations et/ou décrivant le développement de celles-ci chez cette espèce.

Une étude descriptive des différentes déformations chez l'ombre commun (*Thymallus thymallus*) devient donc nécessaire afin de pouvoir identifier leurs causes et de proposer des conditions optimales d'élevage pour le bien-être de ce poisson en élevage et pour assurer un bon rendement.

En termes d'anomalies squelettiques deux termes sont souvent utilisés. Il s'agit de « malformations squelettiques » et de « déformation squelettiques ». Selon Boglione *et al.* (2013) et Hennekam *et al.* (2013), les malformations squelettiques concernent des anomalies squelettiques d'origine congénitale ou génétique dues à un trouble de développement d'un organe pendant la phase embryonnaire. Les déformations squelettiques désignent quant à elles les anomalies morphologiques d'un organe ou d'une partie du corps acquises au cours de la vie. Dans le présent travail, nous n'avons pas effectué une étude pour déterminer les origines exactes des différentes anomalies observées. Cependant, dans un objectif de simplification d'écriture nous avons choisi d'utiliser le terme « **déformations squelettiques** » pour désigner les anomalies squelettiques observées chez l'ombre commun.

2) Généralités sur la biologie et l'écologie de l'ombre commun (*Thymallus thymallus*)

a. Caractéristiques anatomo-morphologiques

La famille des Salmonidae regroupe trois sous-familles dont celle des Thymallinae à laquelle appartient l'ombre commun *Thymallus thymallus*. C'est un poisson actinoptérygien d'eau douce ayant un corps fusiforme recouvert d'écailles avec un dos trapus. La tête est munie d'une petite bouche pointue dentée dont la mâchoire supérieure est dirigée vers le bas. Les yeux sont effilés et les pupilles sont étirées en pointe vers l'avant, favorisant une vision verticale vers le haut (Vivier, 1958 ; Bruslé & Quignard, 2001 ; Demol, 2011 ; Matho, 2014).

Selon Bruslé & Quignard (2001), on peut compter 85-90 écailles le long de la ligne latérale sur un ombre adulte. Généralement, des petits points noirs espacés sont observés sur la partie supérieure du tronc, sur les joues et les opercules (Figure 1).

L'ombre commun est facilement identifiable par sa longue et forte nageoire dorsale avec une hauteur remarquable surtout chez les males (caractéristique sexuelle secondaire). Cette nageoire dorsale est composée de cinq à six rayons simples et 16 à 17 rayons rameux de hauteur décroissante vers sa partie postérieure. La nageoire caudale échancrée possède trois à quatre rayons simples et neuf ou dix rayons rameux. La taille et le poids de l'espèce à l'âge adulte sont relativement petits (30 à 50 cm de longueur pour 0,5 à 2 kg maximum) pour une durée de vie de quatre à six ans (Philippart & Vankren, 1983 ; Bruslé & Quignard, 2001). La couleur du corps de *T. thymallus* varie selon son stade ontogénétique. Au stade juvénile, le corps est de couleur gris-bleutée avec des reflets argentés ou dorés marqués de points noirs sur ses flancs. A l'âge adulte, il est de couleur blanchâtre sur le corps mais grisâtre sur le dos puis verdâtre sur les côtés (Northcote, 1995).



Figure 1 : ombre commun *Thymallus thymallus*. Source : <https://photos-nature.ch/ombre-commun>

b. Ecologie et reproduction de l'espèce

La reproduction de l'ombre commun se réalise dans les eaux douces de milieux tempérés. La ponte a lieu au printemps (mars à mai). C'est une espèce qui affectionne les rivières aux fonds graveleux et sableux dont l'eau est bien oxygénée. Cette espèce est très sensible à la pollution des eaux et représente un bon indicateur de la qualité d'un milieu aquatique (Gres *et al.*, 2006 ; Demol, 2011). On retrouve l'ombre commun au Nord de l'Europe et en Asie dans les eaux dont le courant est de vitesse moyenne (Vivier, 1958). En Wallonie, l'espèce est largement distribuée dans les bassins de la Meuse et du Rhin (Philippart, 2007). C'est une espèce classée parmi les espèces les plus vulnérables, susceptibles d'être protégées et figure sur la liste de l'Appendix III de la convention de Berne de 1979 (Ovidio *et al.*, 2004).

3) Développement et anomalies squelettique chez les poissons en aquaculture

a. Formation et développement squelettique chez les poissons

Le squelette du poisson est le soutien du corps qui interagit avec une organisation musculaire résultant en un système segmenté capable de contrôler les différents mouvements musculaires (activités liées à la nage, à l'alimentation, à la reproduction, ...). Le squelette d'un poisson téléostéen adulte comprend : le squelette céphalique, le squelette axial et le squelette des membres. Le squelette céphalique comprend la boîte crânienne et le splanchnocrâne. La boîte crânienne ou neurocrâne est composé de plusieurs os englobant le cerveau et accueillant les yeux. Le splanchnocrâne est composé de l'arc mandibulaire, de l'arc hyoïde et les arcs branchiaux. Le squelette axial s'organise autour de la corde sous la forme de vertèbres osseuses (Deschamps *et al.*, 2010). Les arêtes font partie du squelette axial mais ne sont pas directement reliées aux vertèbres.

La colonne vertébrale et la région occipitale du crâne se développent à partir du sclérotome qui est l'origine du squelette axial et des côtes (Jory *et al.*, 2007 ; Deschamp *et al.*, 2010 ; Johanson & Canet, 2010). Chez les poissons téléostéens, la formation du squelette commence au cours du développement embryonnaire. Au cours de l'ontogenèse, les premiers tissus et organes à se différencier sont la région céphalique avec les globes oculaires et les premiers somites musculaires au cours de l'allongement du tronc (De Beer, 1937 ; Hubendick, 1942 ; Vanderwalle *et al.*, 1992 ; 1997). Les premiers éléments squelettiques qui apparaissent au niveau du neurocrâne sont le cartilage de Meckel et les arcs hypophysaires. Ensuite, le premier arc pharyngien (arc de la mandibule) se positionne ventralement aux trabécules crâniens qui se situent entre les yeux (Cubbage & Mabee, 1996). Le chondocrâne donne alors la forme de la tête qui varie en fonction du régime alimentaire du poisson (Vanderwalle, 1999). Chez plusieurs espèces de poissons téléostéens, les éléments squelettiques cartilagineux ne sont pas toujours visibles. C'est ce qui a été observé chez *Clarias gariepinus* (Pashine et Marathe, 1977) ; *Catostomus commersoni* (Elman & Balon, 1980) ; *Chrysichthys auratus* (Surlemont et Vanderwalle, 1991) ; *Cyprinus carpio* (Cubbage et Mabee, 1996) ; *Danio rerio* (Vanderwalle *et al.*, 1997, 1999) ; *Rutilus rutilus* (Rasoamananjara, 2004) et *Labeo parvus* (Djiman *et al.*, 2012). Par exemple, c'est entre 18 et 28 heures post-fécondation, que plusieurs éléments du chondocrâne apparaissent chez *Labeo parvus* (Djiman *et al.* 2012). Par contre, plusieurs éléments sont présents à l'éclosion chez *Heterobranchus longifilis* et *Barbus barbatus* (Srinivasachar, 1958 ; Vanderwalle *et al.*, 1992). La mise en place du squelette osseux varie aussi d'une espèce à une autre (De Beer, 1937 ; Vanderwalle *et al.*, 2005). En effet, chez *Barbus barbatus* la formation et la croissance de la région céphalique se fait de façon progressive en répondant aux nécessités de survie des alevins (l'alimentation et la respiration) (Vanderwalle *et al.*, 1993). Par ailleurs, au fur et à mesure que le poisson grandit les différentes structures squelettiques se développent. Les premiers arcs branchiaux apparaissent et jouent un rôle primordial dans la respiration. On observe également la mise en place de la mâchoire et l'ouverture de la bouche qui permettent au poisson la transition d'une alimentation endogène à une alimentation exogène (Vanderwalle *et al.*, 1993).

Le développement squelettique chez les Téléostéens est marqué par une réduction du cartilage qui correspond à la formation des parties osseuses (Vanderwalle *et al.*, 1992, 1997,

1999 ; Adriaens & Verraes, 1998 ; Wagemans *et al.*, 1998 ; Gluckmann *et al.*, 1999 ; Deschamp *et al.*, 2009 ; Djiman *et al.*, 2012). Selon plusieurs auteurs (Kacem *et al.*, 2004 ; Deschamp *et al.*, 2009), la réduction commence quand tous les éléments du chondrocrâne sont mis en place. Cette réduction est caractérisée par une série de chondrification et de fusion de différents éléments de la boîte crânienne. A ce niveau, la réduction du splanchnocrâne laisse apparaître le cinquième arc branchial qui est le premier ossifié et intervient dans la prise de nourriture exogène ainsi que l'ossification des barres hypophysaires et des éléments branchiaux. Au cours du développement osseux, on distingue deux types d'ossification chez les ostéichthyens : l'ossification des os de la membrane ou ossification des os dermiques et l'ossification des os profonds ou ossification endochondrale ou encore ossification cartilagineuse (Grotmol *et al.*, 2003 ; Meunier *et al.*, 2008). Chez certains vertébrés tels que les poissons téléostéens les corps vertébraux s'ossifient directement en os (ossification directe) ; alors que chez les mammifères la formation des corps vertébraux commence par une ébauche cartilagineuse qui s'ossifie par des ostéoblastes provenant du sclérotome somitique (ossification endochondrale) (Wang *et al.*, 2013). En général, l'ossification des cartilages du jeune poisson (endosquelette) s'accompagne de la formation de nombreux os de membrane par des résorptions et des dépôts osseux (minéralisation) pour donner l'exosquelette (Meunier *et al.*, 2008 ; Deschamps *et al.*, 2010). L'ossification des os dermiques se caractérise par une formation des écailles, des plaques osseuses recouvrant la tête et la ceinture pectorale. La chronologie d'ossification des différentes structures squelettiques diffère d'une espèce à une autre. Chez la truite arc-en-ciel la constriction de la chorde en position vertébrale commence à partir d'une taille de 50 mm (Arriata *et al.*, 2001 ; Grotmol *et al.*, 2003 ; Nordvik *et al.*, 2005). De plus l'ossification et la croissance d'une vertèbre de la région caudale pourraient durer plus de 6 mois (Deschamps *et al.*, 2009). Chez les larves de l'esturgeon (*Acipenser sturio*), le développement du cartilage autour de la notochorde commence 7 jours post-éclosion (± 14 mm). Et à 181 jours post-éclosion (± 179 mm), tous les éléments du cartilage sont presque complètement développés (Zhang *et al.*, 2012).

b. Principales déformations squelettiques chez les poissons en aquaculture et leurs causes

Les anomalies squelettiques deviennent de plus en plus fréquentes chez les poissons d'élevage. Les déformations squelettiques les plus couramment observées en pisciculture sur la colonne vertébrale des poissons sont la lordose, la scoliose, la cyphose, et la fusion et/ou la soudure des vertèbres (Boglione, *et al.*, 2013). Selon Fjellidal *et al.* (2007), il existe deux types de vertèbres compressées. Il s'agit des vertèbres compressées avec des espaces entre les vertèbres (platyspondylie) et des vertèbres compressées sans espace entre les vertèbres (ankylose). La lordose, la cyphose et la scoliose sont des défauts de conformation qui peuvent être visibles à l'œil nu sur le corps du poisson et qui apparaissent lorsque la fusion des vertèbres est importante (Witten *et al.*, 2005 ; Fjellidal *et al.*, 2007 ; Deschamp *et al.* 2008 ; Bogutskaya *et al.* 2011 ; Gao *et al.* 2018 ; Kasprzak *et al.* 2018). Cependant, toutes les formes de fusion de vertèbres n'engendrent pas forcément des défauts de conformation (Boglione, *et al.*, 2013). La lordose est caractérisée par une courbure dorso-ventrale en forme de V. La cyphose est une courbure dorso-ventrale en forme de V inversé et la scoliose est caractérisée par une courbure latérale en forme de C (Boglione, *et al.*, 2013). Il peut arriver qu'on observe deux ou trois défauts de

conformation (lordose, cyphose et scoliose) chez un même poisson (Figure 2) : c'est le syndrome LSK (Afonso *et al.*, 2000). C'est un cas de déformation très grave qui est caractérisé par une répétition consécutive de lordose, de la scoliose et de la cyphose chez un même individu de la tête à la nageoire caudale (Afonso *et al.*, 2000 ; 2009). D'autres anomalies squelettiques sont observées au niveau de la tête chez les Salmonidae telles que : les déformations des opercules et des mâchoires. Les anomalies du volet operculaire se présentent comme un repliement intérieur ou extérieur, ou un raccourcissement ou encore un positionnement anormal des os operculaires et sous-operculaires, mettant à nu les arcs branchiaux (Fernández *et al.* 2008). Une mâchoire malformée se présente comme une réduction de la mâchoire ou une distorsion des éléments osseux de la mâchoire (Cobcroft *et al.*, 2001). Les anomalies de la vessie natatoire ne sont pas des anomalies squelettiques. Néanmoins, il est intéressant de les prendre en compte car le développement de la vessie natatoire apporte un support mécanique pour l'axe vertébral. Une absence de vessie natatoire ou son surgonflement peut donc engendrer des anomalies au niveau de la colonne vertébrale (Johnson & Katavic 1984 ; Katavic 1986 ; Grotmol *et al.*, 2005 ; Boglione, *et al.*, 2013). Le tableau 1 présente quelques anomalies observées chez certains poissons d'élevage recensés dans la littérature.

Les causes des déformations squelettiques sont multiples et variées (Andrades *et al.*, 1996 ; Boglione *et al.*, 2001). Parmi ces causes, on peut citer : le stress, l'alimentation, les pathologies, les conditions d'élevage, ... L'alimentation, surtout l'apport en sels minéraux (phosphore, calcium, magnésium) et en vitamines, jouent un rôle primordial dans la formation squelettique des poissons téléostéens (Lall, 2002). Des études effectuées par Kasprzak *et al.* (2017) ont révélé qu'un régime alimentaire commercial inadéquat pour l'élevage des juvéniles de *Carassius carassius* pourrait induire des déformations squelettiques telles que la scoliose et la cyphose. Par ailleurs, le développement squelettique et le maintien de la minéralisation chez les poissons d'élevage sont étroitement liés aux métabolismes du calcium et du phosphore (Francillon-Vieillot *et al.*, 1990 ; Deschamp *et al.*, 2016). Ainsi, une alimentation déficiente en ces minéraux pourrait causer des dommages au niveau des structures squelettiques. Outre l'alimentation, les pathologies et certaines prophylaxies médicales peuvent être à la base des déformations squelettiques. Des études menés par Muroga, (2001) et Oh *et al.* (2002) indiquent que certaines maladies bactériennes et virales induisent des déformations squelettiques en affectant le système nerveux et en créant des effets néfastes sur la matrice osseuse. De même, Madsen *et al.* (2001) ont montré que des traitements de maladies infectieuses à base de tétracycline réduisent l'absorption et le métabolisme de l'acide ascorbique (vitamine C) dans les tissus. Or, une carence en vitamine C pourrait augmenter les risques de déformations squelettiques chez les poissons téléostéens (Lovell, 1991 ; Gapasin *et al.*, 1998 ; Cahu *et al.*, 2003). Des conditions d'élevage telles que des vitesses de nage excessives dans les bassins (Sfakianakis *et al.*, 2006), des changements brusques de salinité de l'eau (Fjelldal *et al.*, 2006) ainsi que diverses manipulations (Finn, 2007), peuvent engendrer des déformations squelettiques chez les poissons d'élevage.

Certaines manipulations génétiques comme la triploïdisation et la sélection génétique peuvent être à la source des causes de déformations squelettiques chez les poissons (Benfey, 1999 ; Sadler *et al.*, 2001 ; Kacem *et al.*, 2004 ; Gjerde *et al.*, 2005). En effet, la croissance et le développement squelettique se font suivant un processus de calcification osseuse qui est sous

la dépendance de plusieurs facteurs génétiques. Ainsi au cours d'une sélection génétique, une faible héritabilité pourrait influencer la formation du squelette chez les poissons. Par exemple, des études menées par Gjerde *et al.* (2005) et Lee-Montero *et al.* (2014) révèlent que certaines héritabilités à différents âges pouvaient induire des malformations squelettiques respectivement chez le Saumon atlantique et la Daurade. Ainsi, chez cette dernière des héritabilités de 0,16 à 0,41 pourraient induire des déformations vertébrales ; celles de 0,07 à 0,26 pour tout type de déformation et de 0,06 à 0,11 pour une absence d'opercule (Lee-Montero *et al.*, 2014). De plus, chez cette même espèce la prévalence des différentes malformations squelettiques (fusion des vertèbres, absence d'opercule, lordose et le syndrome LSK) serait liée au phénotype des reproducteurs et à la manipulation de leur progéniture dans différentes conditions d'élevage (Negrinbaez *et al.*, 2015). Notons également que chez le saumon atlantique, la ploïdie peut augmenter le nombre de vertèbres dans la région caudale (Kacem *et al.*, 2004) mais ne serait pas la cause directe d'anomalies squelettiques (Kacem *et al.*, 2004 ; Amoroso *et al.*, 2016). C'est plutôt l'effet du choc thermique utilisé pour induire la triploïdisation qui pourrait être un facteur de risque de la prévalence des déformations squelettiques chez cette espèce (Fraser *et al.*, 2015 ; Amoroso *et al.*, 2016 ; Clarkson *et al.*, 2020). La température de l'eau trop haute lors du développement embryonnaire cause aussi des malformations (Koumoundouros *et al.*, 2001 ; Sfakianakis *et al.*, 2004, 2006 ; Sullivan *et al.*, 2007). En effet, des températures plus hautes augmentent la vitesse de développement, mais la métamérisation se réalise mal et provoque des déformations.



Figure 2 : Photo montrant un syndrome de Lordose-Scoliose-cyphose (LSK) chez la dorade (*Sparus aurata*). Source : Afonso *et al.* (2000).

**ETUDE DES DÉFORMATIONS SQUELETTIQUES CHEZ L'OMBRE COMMUN,
THYMALLUS THYMALLUS, LIMNÉ 1758**

Tableau I : Malformations et déformations décrites sur quelques espèces de poissons dans la littérature.

Déformation et/ou malformation	Descriptions	Stades de développement	Espèces	Références
Lordose	Déformation de la colonne vertébrale au niveau de la courbure ventrale ou lombaire	Larves et adultes	<i>Sparus aurata</i>	Afonso <i>et al.</i> (2000) ; Boglione <i>et al.</i> (2001).
		Larves juvéniles	<i>Hippoglossus hippoglossus</i> ,	Lewis & Lall, (2006).
		Larve	<i>Alosa sapidissima</i>	Gao <i>et al.</i> (2018)
Scoliose	Anomalie squelettique se situant au niveau de la courbure latérale	Larves et adultes	<i>Sparus aurata</i>	Afonso <i>et al.</i> (2000).
		Larve juvénile	<i>Hippoglossus hippoglossus</i> ,	Lewis & Lall, (2006)
		Juvéniles	<i>Carassius carassius</i>	Kasprzak <i>et al.</i> (2017)
Cyphose	Déformation de la courbure dorsale	Larves	<i>Sparus aurata</i>	Boglione <i>et al.</i> (2001).
		Juvéniles	<i>Carassius carassius</i>	Kasprzak <i>et al.</i> (2017)
Vertèbres fusionnées et/ou malformées	Absence ou détachement des épines neurales. Épines neurales bifurquées, en surnombre, connexion d'épines neurales adjacentes ; arcs neuraux fusionnés, ...	Larves et post-larves	<i>Sparus aurata</i>	Boglione <i>et al.</i> (2001)
		Larves et juvéniles	<i>Hippoglossus hippoglossus</i>	Lewis & Lall, (2006)
		Adultes	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	Deschamp <i>et al.</i> (2008)
		Larves	<i>Paralichthys olivaceus</i>	Haga <i>et al.</i> (2010)
		Adultes	<i>Rutilus rutilus</i>	Bogutskaya <i>et al.</i> (2011)
		Larves	<i>Alosa sapidissima</i>	Gao <i>et al.</i> (2018)
		Larves	<i>Lates calcarifer</i>	Fraser & Nyls, (2005).

**ETUDE DES DÉFORMATIONS SQUELETTIQUES CHEZ L'OMBRE COMMUN,
THYMALLUS THYMALLUS, LIMNÉ 1758**

Anomalies des arcs branchiaux	Enroulement des arcs branchiaux dans une direction dorsale	Adultes	<i>Rutilus rutilus</i>	Bogutskaya <i>et al.</i> (2011)
Déformation operculaire	L'os operculaire et/ou une partie du sous-opercule se replie vers l'intérieur exposant une partie postérieure de la surface branchiale.	Larves	<i>Sparus aurata</i>	Koumoundouros <i>et al.</i> (1997) ; Boglione <i>et al.</i> , (2001)
		Larves	<i>Lates calcarifer</i>	Fraser & Nyls, (2005)
Malformation de la mâchoire	La déformation de la mâchoire est caractérisée par une apparence de mâchoire supérieure et inférieure « pincée » ou une mâchoire « tordue »	Larves et post-larves	<i>Sparus aurata</i> ,	Boglione <i>et al.</i> , (2001)
		Larves	<i>Lates calcarifer</i>	Fraser & Nys, (2005)
Déformation des nageoires	Déformation, absence, fusion ou surnombre des rayons, retard de croissance des nageoires	Larves et post-larves	<i>Sparus aurata</i>	Boglione <i>et al.</i> (2001)
		Adultes	<i>Rutilus rutilus</i>	Bogutskaya <i>et al.</i> (2011)
		Larves	<i>Alosa sapidissima</i>	Gao <i>et al.</i> (2018)
Malformation dentaire	Retard de croissance dentaire	Larves	<i>Paralichthys olivaceus</i>	Haga <i>et al.</i> (2002 ; 2003)
		Larves	<i>Sparus aurata</i>	Fernandez <i>et al.</i> (2008)
Surgonflement ou absence de la vessie natatoire	La vessie natatoire augmente de volume ou est absente	Larves et post-larves	<i>Sparus aurata</i>	Boglione <i>et al.</i> (2001)
		Larves	<i>Alosa sapidissima</i>	Gao <i>et al.</i> (2018)

4) Objectifs de l'étude

Cette étude vise à identifier et à décrire les différentes déformations observées en élevage chez l'ombre commun *Thymallus thymallus*. De façon spécifique, j'aurai pour objectif :

- d'inventorier des anomalies squelettiques sur différents stades ontogéniques de l'espèce (larves, juvéniles et adultes) ;
- de quantifier la récurrence de ces déformations;
- de vérifier s'il existe une corrélation entre certaines déformations.

Matériel et méthodes

1) Matériel biologique et échantillonnage

Tous les poissons ont été obtenus au Centre de Formation et de Recherche en Aquaculture (CEFRA) de l'Université de Liège. Les déformations squelettiques ont été caractérisées à trois stades ontogénétiques : alevins, juvéniles et adultes. Au total 163 poissons ont été étudiés dont 50 alevins, 100 juvéniles et 13 adultes.

Les alevins sont issus d'une reproduction artificielle en milieu contrôlé. Ils ont été nourris avec de l'aliment artificiel pour alevins (HP Coppens).

Les poissons prélevés ont été euthanasiés par immersion dans de l'eau contenant 50 ppm de benzocaïne. Ensuite ils ont été fixés dans de la formaline tamponnée (durant 2 jours pour les alevins et une semaine pour les juvéniles et adultes) et puis conservés dans de l'alcool à 70%.

2) Paramètres histo-morphométriques

a. Coloration, éclaircissement et observation du squelette des alevins.

Afin de révéler et d'étudier le squelette calcifié des alevins de *Thymallus thymallus*, ces poissons ont été colorés au rouge alizarine S suivant le protocole de Taylor & Van Dyke (1985). L'alizarine (C₁₄H₈O₄) est un composé organique de couleur rouge qui se fixe en milieu basique sur les structures calcifiées. Pour ce faire, les échantillons des alevins ont été divisés en deux lots de 25 disposés dans deux récipients en plastiques d'une contenance de 100 ml chacun. La coloration a été réalisée suivant les étapes ci-après :

➤ La déshydratation

Les échantillons d'alevins ont été directement transférés de la solution de formaline vers une solution alcoolique contenant $\frac{3}{4}$ d'éthanol et $\frac{1}{4}$ d'eau distillée, pendant un minimum de 3 jours.

➤ La neutralisation

Les spécimens ont été plongés dans une solution saturée de borax pendant 2 jours afin de prévenir les éventuelles déminéralisations des cartilages.

➤ L'éclaircissement

Ensuite les échantillons ont été placés dans une solution de peroxyde de potassium dans un récipient et sous la lumière. Cela a permis la dépigmentation des tissus grâce à l'action de l'oxygène sur les chromatophores.

➤ Transparence

Les spécimens ont ensuite été transférés dans une solution d'enzyme tamponnée. Cette solution contenait 0,45 g de poudre de trypsine ajouté à 100 ml de solution de borax (solution de tétraborate de sodium décahydraté à saturation. Les spécimens sont restés dans la solution d'enzyme tamponnée pendant 10 jours. La solution a été renouvelée tous les deux jours.

➤ Coloration à l'alizarine Red S

Nous avons préparé une solution qui contenait 1 g de KOH dissout dans 100 ml d'eau à laquelle nous avons ajouté de la poudre d'alizarine. Après un mélange homogène, la solution obtenue avait une couleur pourpre profonde (Figure 3). Ensuite les échantillons ont été délicatement introduits dans les récipients contenant la solution et y sont restés durant une nuit.

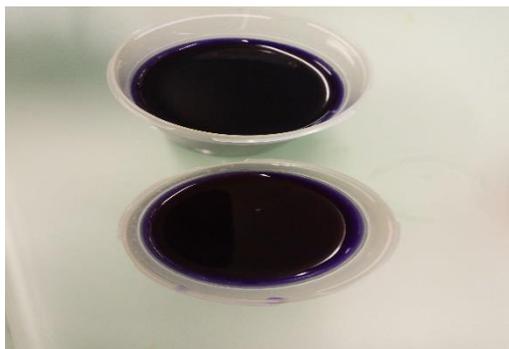


Figure 3 : Photo montrant une solution d'alizarine pour la coloration du squelette des alevins de *T. thymallus*

➤ **Stockage dans la glycérine**

Ensuite, les spécimens ont été transféré successivement dans des séries de solution contenant ½ de glycérine et ½ de solution de KOH ; ¾ de glycérine et ¼ de solution de KOH et 100% de glycérine. Finalement, nous avons ajouté quelques grains de thymol ($C_{10}H_{14}O$) à la glycérine pour prévenir les éventuelles contaminations de la solution par les bactéries et les champignons.

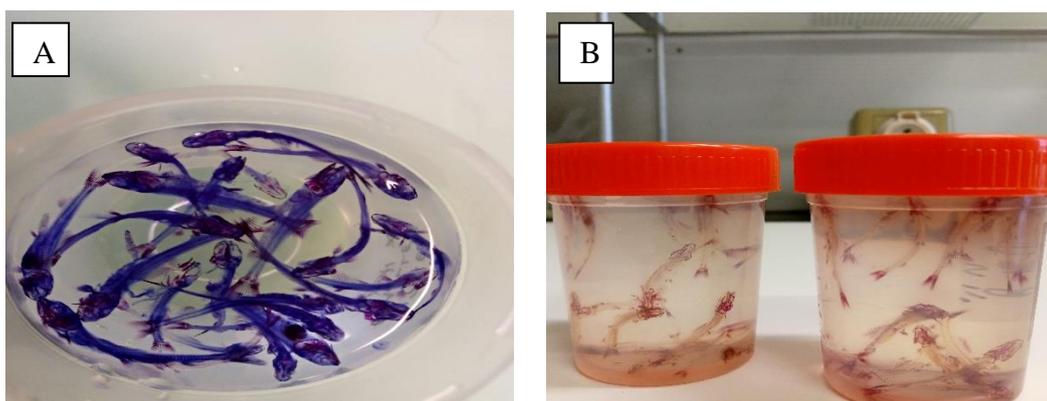


Figure 4 : Photo montrant le stockage des spécimens colorés dans des solutions de glycérine A : solution contenant ¾ de glycérine et ¼ de solution de KOH et B : 100% de glycérine.

b. Radiographie et photographie des juvéniles et des adultes de l'ombre commun

Afin d'étudier le squelette des poissons de plus grande taille, les juvéniles et les poissons adultes ont été radiographiés à la clinique des animaux de compagnie dans le service d'imagerie de la faculté de médecine vétérinaire de l'Université de Liège au Sart-Tilman. L'appareil utilisé pour la radiographie est le Flexmed de marque GE (General Electric). Ensuite les images ont été numérisées.

c. Identification des malformations et analyses statistiques

Pour chaque poisson, les déformations présentes (présence (1) et absence (0)) ont été listés dans un tableau. Ce tableau a été encodé dans un tableur Excel 2013. Les anomalies de squelette recherchées, étaient l'irrégularité des espaces intervertébraux, l'ankylose, la lordose, la

cyphose, la scoliose, les anomalies des nageoires, les déformations des opercules et des mâchoires. Les cas d'absence de vessie natatoire ont été également notés.

Pour ce faire, les spécimens (les alevins) colorés à l'alizarine ont été observés un à un à l'aide d'une loupe binoculaire (Leica M10). Des photographies ont été réalisées grâce à une caméra montée directement sur la loupe binoculaire gérée par le programme Leica LAS EZ_CD_Label. Les différentes observations ont été notées. Chez les juvéniles et les adultes, l'axe squelettique a été divisée en cinq régions. Il s'agit des régions céphaliques (tête), la région des vertèbres postcrâniennes, la région des vertèbres troncales postérieures, la région des vertèbres caudales et la région des vertèbres de la nageoire caudale. Cette division a été faite suivant les nomenclatures de Kacem *et al.* (2000) et de Bird & Mabee (2003) (Figure 4). La description des différentes déformations squelettiques a été effectuée suivant les résultats de recherche menés par Boglione *et al.* (2001) ; Lewis, Lall, & Witten, (2004 ; 2006) ; Mazurais (2003). Chaque juvénile et adulte a été inspecté à l'œil nu afin de relever les différents défauts de conformation. Ensuite, les clichés radiographiques ont permis d'identifier les déformations de la colonne vertébrale.

d. Traitements statistiques des données

La gamme de tailles des poissons a été présentée sous forme de moyenne \pm écart-type. La fréquence de chaque anomalie a été calculée pour chaque stade ontogénétique et suivant les différentes régions de l'axe squelettique. La normalité des variables a été vérifiée par le test de Shapiro-Wilk. Le test de Chi-squared a été réalisé pour comparer les fréquences des déformations squelettiques (Absence/présence) chez les trois stades ontogénétiques. Chez les poissons possédant plus d'un type de déformation, le test de corrélation de Spearman a été utilisé pour déterminer les éventuelles corrélations qui pourraient exister entre les différentes déformations squelettiques. Ensuite, L'incidence des déformations squelettique a été évaluée pour chaque stade ontogénétique suivant la méthode de Gao *et al.* (2018). Toutes les analyses statistiques ont été réalisées avec la plateforme statistique R (version 3.6.1) a été utilisé pour avec à un seuil de significativité de 5%.

**ETUDE DES DÉFORMATIONS SQUELETTIQUES CHEZ L'OMBRE COMMUN,
THYMALLUS THYMALLUS, LIMNÉ 1758**

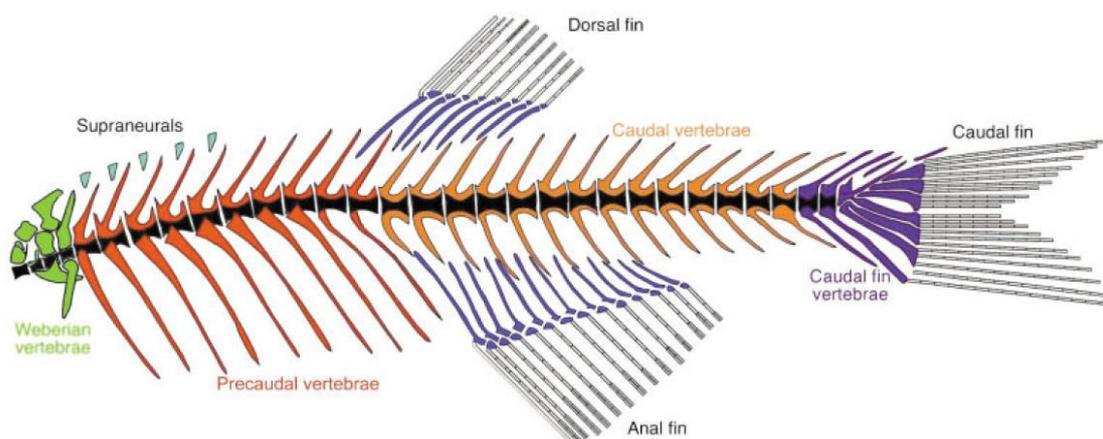


Figure 5: Schéma général de l'axe squelettique du poisson zèbre. La corde est en couleur noire, la région céphalique en vert (région I), les supraneuraux sont en vert clair (région II), les vertèbres pré-caudales en rouge (région III), le squelette de la nageoire caudale en violet (région IV) et vertèbres des nageoires caudales en bleu (V). *Source : Bird & Mabee (2003).*

Tableau II: Codes et abréviations utilisés pour désigner les différentes anomalies et les régions de l'axe squelettique.

Codes et abréviations	Désignations
DO	Déformation operculaire
DM	Déformation de la mâchoire
FV	Fusion de vertèbres
IEIV	Irrégularité des espaces intervertébraux
I	Région céphalique
II	Région postcraniène
III	Région des vertèbres troncales postérieures
IV	Région des vertèbres caudales
V	Région des vertèbres de la nageoire caudale
Avec défor.	Fréquence des individus avec déformation
Sans défor.	Fréquence des individus avec déformation

Résultats

Les tailles des individus utilisées pour évaluer les déformations sont de $3,21 \pm 0,42$ cm pour les alevins, $11,17 \pm 0,87$ cm pour les juvéniles et $31,75 \pm 2,07$ cm pour les adultes. La variation de tailles au sein d'un même stade ontogénétique reste très modéré.

1) Observation du squelette chez les alevins

L'observation des alevins à la loupe binoculaire révèle que le squelette n'était pas encore totalement calcifié. Certains os profonds sont toujours au stade cartilagineux. Par exemple, la région céphalique était marquée par des zones transparentes qui montrent l'absence de plusieurs éléments cartilagineux (Figure 6A). L'axe vertébrale est quant à lui caractérisé par la notochorde qui n'est pas encore segmentée en vertèbres. Toutefois, on peut remarquer la formation de certains arcs neuraux (Figure 6B). La chorde rectiligne ne présentait pas de déformation. Les rayons des différentes nageoires étaient présents à ce stade. Aucune anomalie squelettique n'a été détectée chez les alevins étudiés.

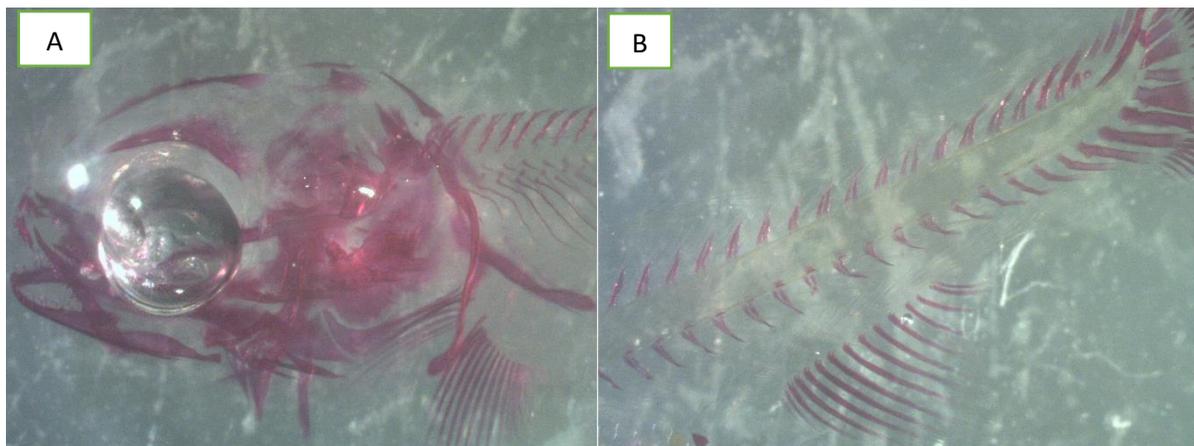


Figure 6: Photo montrant la région céphalique (A) et une partie de la colonne vertébrale des larves *T. thymallus*.

2) Inspection morphologique et analyse des clichés radiographiques chez les juvéniles

a. Distribution générale des déformations squelettiques dans la population des juvéniles

Au total, 79% des juvéniles échantillonnés présentaient au moins une déformation squelettique (Figure 7). Les anomalies recensées au niveau de la région céphalique étaient les déformations operculaires (Figure 9). Au niveau des régions postcrâniennes, dorsales et caudales on notait des fusions de vertèbres (Figure 8, flèche bleue), des vertèbres compressées sans espaces (ankylose) (Figure 8, flèche rose), une irrégularité dans les espaces entre les vertèbres d'une même région (Figure 8, flèche jaune) et une absence de vessie natatoire. Les nageoires ne laissaient apparaître aucune déformation. L'observation à l'œil nu des juvéniles ne révélait aucun défaut de conformation mais 9% des individus présentaient une déformation operculaire.

**ETUDE DES DÉFORMATIONS SQUELETTIQUES CHEZ L'OMBRE COMMUN,
THYMALLUS THYMALLUS, LIMNÉ 1758**

De plus, 93,54% des poissons juvéniles qui ne possédaient pas de vessie natatoire, présentaient au moins un cas d'anomalie squelettique. Tandis que la fréquence des juvéniles qui possédaient une vessie natatoire et présentaient au moins un cas de déformation squelettique est de 59,42%.

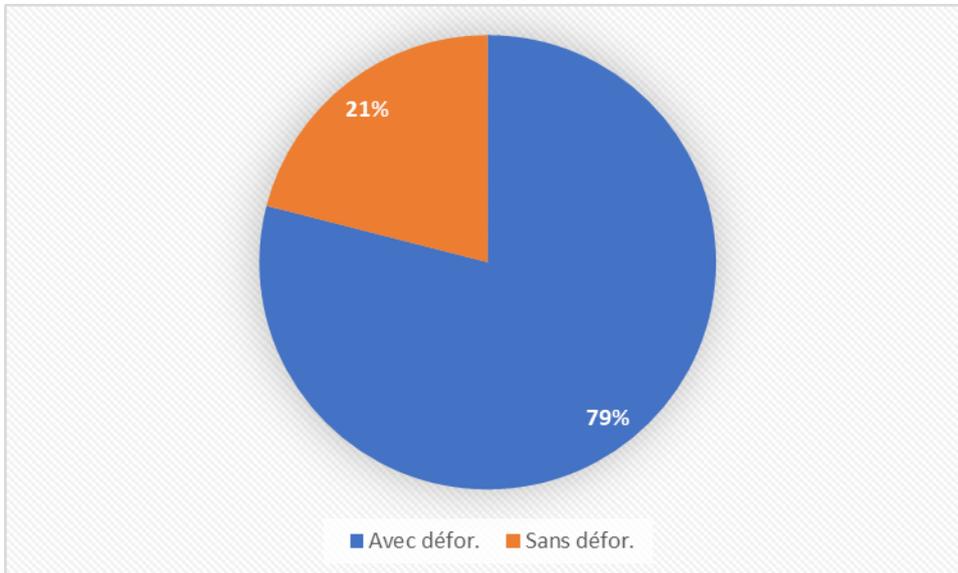


Figure 7: Diagramme montrant l'incidence des déformations squelettiques sur les juvéniles de *T. thymallus*.

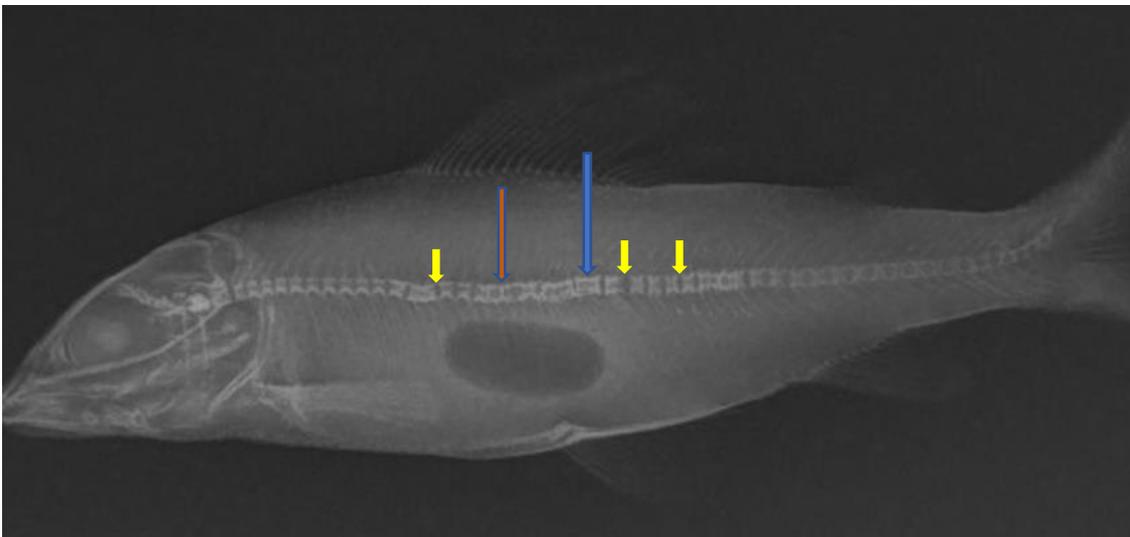


Figure 8: Photo montrant une fusion de vertèbres (flèche bleue), une ankylose (flèche rose) et une régularité entre les espaces intervertébraux (flèche jaune) chez un juvénile de l'ombre commun.



Figure 9: Photo montrant une déformation operculaire et des courbures au niveau de l'axe squelettique.

b. Analyse de la distribution des déformations squelettiques dans la population des juvéniles le long de l'axe vertébrale

La région la plus touchée par des anomalies s'avère être celle de la colonne vertébrale. Ces anomalies représentent 38,7% de tous les types de déformations observés chez les juvéniles. La figure 10 présente les fréquences d'occurrence des différentes anomalies du squelette axial observées chez les juvéniles de *T. Thymallus*.

La déformation la plus récurrente était l'irrégularité dans les espaces entre les vertèbres (Figure 10).

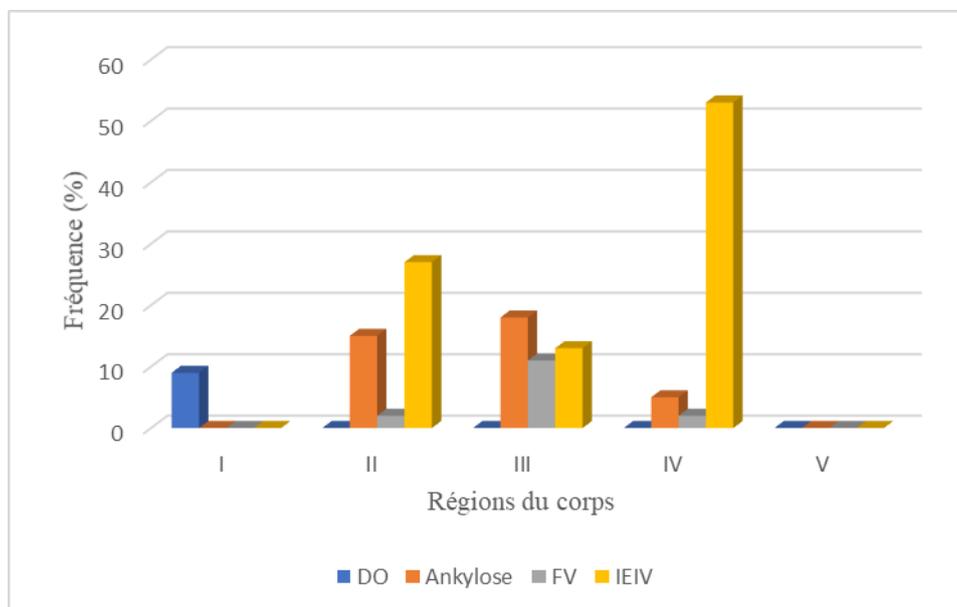


Figure 10: Graphique montrant la fréquence d'apparition des anomalies observées chez les juvéniles au niveau de chaque région de la partie du corps. DO : déformation operculaire, FV : fusion des vertèbres, IEIV : irrégularité entre les espaces intervertébraux.

**ETUDE DES DÉFORMATIONS SQUELETTIQUES CHEZ L'OMBRE COMMUN,
THYMALLUS THYMALLUS, LIMNÉ 1758**

Le taux d'incidence de chaque déformation squelettique suivant les différentes régions de l'axe squelettique (Tableau III) indique que la région de la colonne vertébrale était plus impactée par les déformations squelettiques chez les juvéniles.

Notons également que 17% des juvéniles ont révélé au moins un cas de déformation sur les trois régions de la colonne vertébrale. Il n'y avait pas d'anomalie squelettique au niveau de la 5^e région (région des vertèbres de la nageoire caudale) ni des défauts de conformations tels que la lordose, la cyphose et la scoliose chez ces juvéniles.

Tableau III : Occurrence des déformations squelettiques sur chaque région de l'axe squelettique chez les juvéniles. DO : déformation operculaire, FV : fusion des vertèbres, IEIV : irrégularité entre les espaces intervertébraux.

	I	II	III	IV	V	N'2	F'2 (%)
DO	9	0	0	0	0	9	9
DM	0	0	0	0	0	0	0
Ankylose	0	15	18	5	0	38	38
FV	0	2	11	2	0	15	15
IEIV	0	27	13	53	0	93	93
N2	9	44	42	60	0		
F2 (%)	5,81	28,39	27,10	38,71	0		

N'2 : nombre total de juvéniles présentant des déformations sur les cinq régions

N2 : nombre total de juvéniles présentant des déformations sur chaque région

F'2 (%) : proportion de juvéniles présentant des anomalies sur les cinq régions (N'2/nombre total de poissons observé qui équivaut à 100)

F2 (%) : taux des déformations sur chaque région de l'axe squelettique (N2/nombre total de juvéniles présentant des déformations sur les cinq régions).

c. Corrélation entre les anomalies chez un même individu au stade juvénile

Le test de corrélation (Tableau IV) a révélé un coefficient négatif ($r = -0,33$) entre l'absence de vessie natatoire et l'irrégularité des espaces entre les vertèbres avec une corrélation très significative ($p < 0,001$). Donc, l'apparition de l'irrégularité des espaces entre les vertèbres peut être facilitée par l'absence de la vessie natatoire chez un juvénile. De même, l'apparition d'un cas de fusion de vertèbres était corrélé positivement à l'apparition de cas d'irrégularité des espaces intervertébraux ($r = 0,2$; $p < 0,05$). Il existe également un lien fort entre l'apparition de l'ankylose et l'absence de la vessie natatoire chez les juvéniles avec une corrélation significative ($p < 0,05$).

**ETUDE DES DÉFORMATIONS SQUELETTIQUES CHEZ L'OMBRE COMMUN,
THYMALLUS THYMALLUS, LIMNÉ 1758**

Tableau IV : Tableau montrant la corrélation entre les anomalies et les valeurs de coefficient de Spearman calculées.

	DO	FV	Ankylose	IEIV	VN
DO	-	-	-	-	-
FV	-	-	-	-	-
Ankylose	-	-	-	-	-
IEIV	-	0,20 *	-	-	-0,33 ***
VN	-	-	-0,25*	-	-

*: significatif au seuil de 5% ($p < 0,05$), **: significatif au seuil de 1% ($p < 0,01$) ; ***: significatif au seuil de 1‰ ($p < 0,001$). DO : déformation operculaire, FV : fusion des vertèbres, IEIV : irrégularité entre les espaces intervertébraux, VN : vessie natatoire.

3) Inspection morphologique et analyse des clichés radiographiques chez les adultes

a. Distribution générale des déformations dans la population des adultes

Une inspection externe des poissons adultes révèle des déformations operculaires et des défauts de conformation tels que la lordose et la scoliose. Après analyse des clichés radiographiques, nous avons remarqué que ces poissons présentaient d'autres déformations squelettiques telles que la fusion des vertèbres, l'ankylose, des irrégularités au niveau des espaces intervertébraux. L'occurrence des déformations squelettiques chez les poissons adultes est de 76,9% (Figure 11).

On dénombre chez les adultes 76,9% qui présentaient au moins une déformation squelettique. Parmi ceux-ci 91% avaient une déformation operculaire. Ces déformations se présentent sur les deux opercules pour les uns (70%) et sur un opercule pour les autres (30%).

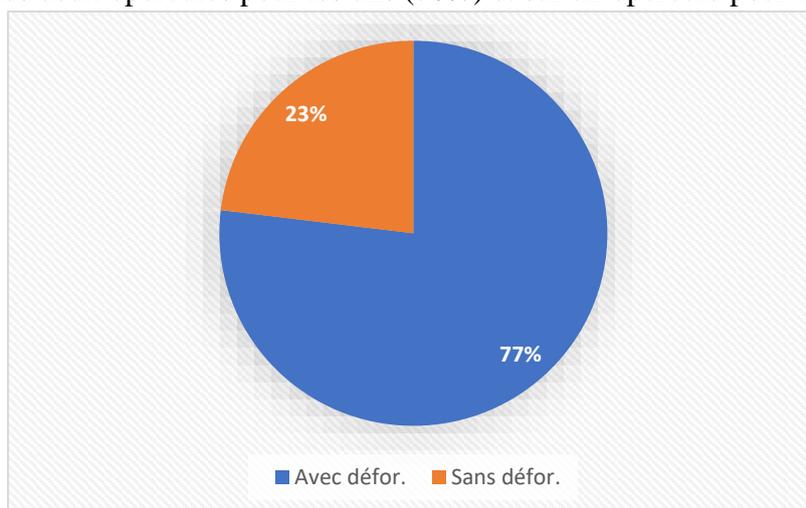


Figure 11: Diagramme montrant l'occurrence des déformations squelettiques sur les poissons adultes *T. thymallus*.

b. Analyse de la distribution des déformations squelettiques dans la population des adultes le long de l'axe vertébrale

Après analyses des clichés radiographiques, nous avons constaté que 100% des poissons adultes avaient une vessie natatoire. La fréquence des anomalies squelettiques était de 53,8% pour l'ankylose ; 15,4% pour la fusion des vertèbres et 61% pour les cas des espaces intervertébraux irréguliers (Figure 12). Pour les poissons adultes ne présentant pas de défauts de conformation, les clichés radiographiques révélaient que 30% parmi ces poissons avaient des cas de déformation squelettiques dont la fusion des vertèbres et l'ankylose. Cependant, l'ampleur de ces déformations était moins importante que chez les poissons qui présentaient des défauts de conformations.

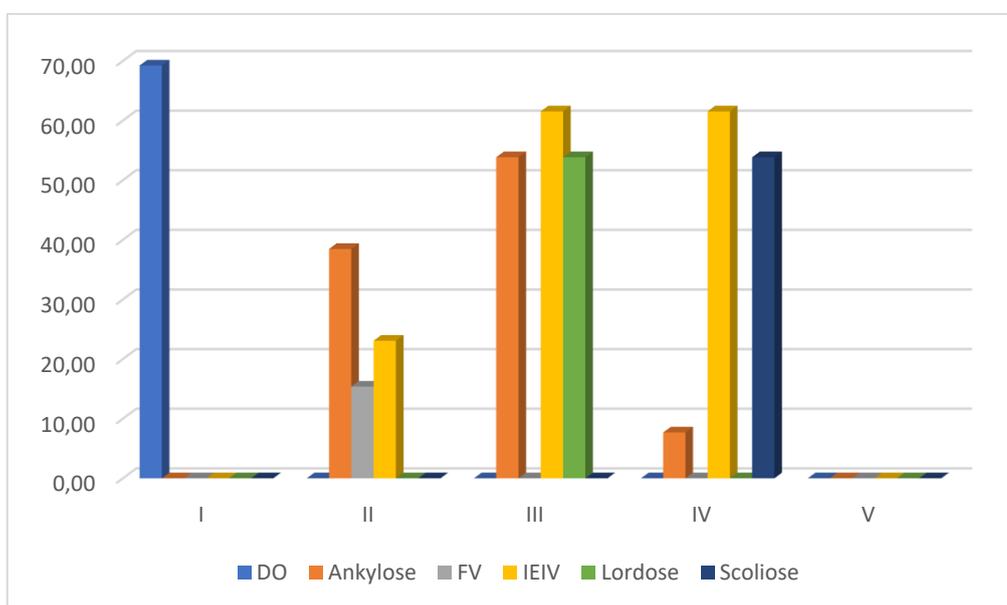


Figure 12: Graphique montrant la fréquence des anomalies observées chez les poissons adultes au niveau de chaque région de l'axe squelettique. DO : déformation operculaire, FV : fusion des vertèbres, IEIV : irrégularité entre les espaces intervertébraux.

Le tableau V indique la fréquence des poissons adultes qui présentent au moins une déformation squelettique. Il ressort de l'analyse de ce tableau que l'incidence des déformations squelettiques recensées varie d'une région à une autre. La lordose et la scoliose ont eu les mêmes incidences sur les adultes. De plus, les régions les plus impactées par les déformations sont les régions (II, III et IV) de la colonne vertébrale.

**ETUDE DES DÉFORMATIONS SQUELETTIQUES CHEZ L'OMBRE COMMUN,
THYMALLUS THYMALLUS, LIMNÉ 1758**

Tableau V: Incidence des déformations squelettiques sur chaque région de l'axe squelettique chez les adultes *T. thymallus*. DO : déformation operculaire, FV : fusion des vertèbres, IEIV : irrégularité entre les espaces intervertébraux.

	I	II	III	IV	V	N'3	F3 (%)
DO	9	0	0	0	0	9	69,23
DM	0	0	0	0	0	0	0
Ankylose	0	5	7	1	0	13	100
FV	0	2	0	0	0	2	15,38
IEIV	0	3	8	8	0	19	146,15
Cyphose	0	0	0	0	0	0	0
Lordose	0	0	7	0	0	7	53,85
Scoliose	0	0	0	7	0	7	53,85
N3	9	10	22	16	0		
F3 (%)	15,79	17,54	38,60	28,07	0		

N'3 : nombre total de poissons adultes présentant des déformations sur les cinq régions ;

N3 : nombre total de poissons adultes présentant des déformations sur chaque région ;

F'3 (%) : proportion de poissons adultes présentant des anomalies sur les cinq régions (N'2/nombre total de poissons observé qui équivaut à 100) ;

F3 (%) : taux des déformations sur chaque région de l'axe squelettique (N2/nombre total de poissons adultes présentant des déformations sur les cinq régions).

c. Correlation entre les différentes anomalies observées chez un adulte *T. thymallus*

Le test de corrélation (Tableau VI) effectué sur les anomalies recensées chez un même poisson adulte révèle une forte corrélation positive ($r = 1$) respectivement entre l'ankylose et la lordose, entre la lordose et la scoliose et entre l'ankylose et la scoliose. Cela traduit l'apparition de la lordose est suivie d'une apparition de la scoliose. Par contre, l'occurrence des déformations operculaire est corrélée négativement avec le taux d'irrégularité des espaces intervertébraux ($r = -0,64$). Ce qui signifie que la fréquence d'apparition des déformations operculaires réduit la fréquence d'apparition de l'irrégularité entre les espaces des corps vertébraux.

**ETUDE DES DÉFORMATIONS SQUELETTIQUES CHEZ L'OMBRE COMMUN,
THYMALLUS THYMALLUS, LIMNÉ 1758**

Tableau VI : Tableau montrant la corrélation entre les anomalies et les valeurs de coefficient de Spearman calculées chez les adultes *T. thymallus*. DO : déformation operculaire, FV : fusion des vertèbres, IEIV : irrégularité entre les espaces intervertébraux, VN : vessie natatoire.

	DO	FV	Ankylose	IEIV	VN	Lordose	Scoliose
DO	-	-	-	-	-	-	-
FV	-	-	-	-	-	-	-
Ankylose	-	-	-	-	-	-	-
IEIV	-0,64*	-	-	-	-	-	-
VN	-	-	-	-	-	-	-
Lordose	-	-	1***	-	-	-	-
Scoliose	-	-	1***	-	-	1***	-

*: significatif au seuil de 5% ($p < 0,05$), **: significatif au seuil de 1% ($p < 0,01$) ; ***: significatif au seuil de 1‰ ($p < 0,001$).

4) Occurrence des déformations squelettiques sur les différents stades ontogénétiques

Le tableau VII présente la fréquence de chaque anomalie en fonction des différents stades ontogénétiques. L'analyse de cette figure montre que les alevins étudiés ne présentaient aucun cas de déformation squelettique. Cependant des anomalies ont été observées chez les juvéniles et les adultes. Les déformations squelettiques telles que la déformation operculaire, l'ankylose et l'irrégularité entre les espaces intervertébraux sont présentes aussi bien chez les juvéniles que chez les adultes. De plus, les analyses statistiques révèlent une différence significative ($p < 0,001$) entre la fréquence d'apparition de ces déformations pour chaque stade ontogénétique. On a constaté également que 31% des juvéniles n'avaient pas de vessie natatoire alors que tous les poissons adultes étudiés en possédaient. Les défauts de conformations dont lordose et la scoliose étaient présents seulement chez les adultes.

Tableau VII : Fréquence de chaque anomalie en fonction des différents stades ontogénétiques de *T. thymallus*. DO : déformation operculaire, FV : fusion de vertèbres, IEIV : irrégularité entre les espaces intervertébraux.

Stades ontogénétiques	Fréquences des déformations squelettiques (%)					
	DO	FV	Ankylose	IEIV	Lordose	Scoliose
Alevins	0	0	0	0	0	0
Juvéniles	9	11	18	53	0	0
Adultes	69,2	15,4	53,8	61,5	53,8	53,8

L'occurrence des déformations squelettique calculé, était de 0 sur les alevins, 79% sur les juvéniles et de 76,9% sur les adultes (Tableau VIII).

**ETUDE DES DÉFORMATIONS SQUELETTIQUES CHEZ L'OMBRE COMMUN,
THYMALLUS THYMALLUS, LIMNÉ 1758**

Tableau VIII : Nombre de poissons présentant des déformations squelettiques et l'occurrence de ces déformations squelettiques sur chaque stade de développement ontogénétique.

	Alevins	Juveniles	Adultes
N1	50	100	13
N2	0	79	10
N3	0	27	0
N4	0	52	10
F1 (%)	0	79	76,92
F2 (%)		27	0
F3 (%)		52	76,92

N1 : nombre de poissons observé ;

N2 : nombre total de poissons présentant des déformations squelettiques ;

N3 : nombre de poissons présentant une seule déformation squelettique ;

N4 : nombre de poissons présentant plusieurs (au moins deux) déformations squelettiques ;

F1 : Fréquence des déformations squelettiques sur chaque stade de développement ($F1 = N2/N1$) ;

F2 : occurrence d'une déformation squelettique sur chaque stade de développement ($F2 = N3 \cdot F1/N2$) ;

F3 : occurrence de plusieurs déformations squelettiques sur chaque stade de développement ($F3 = N4 \cdot F1/N2$).

Discussion

1) Déformations squelettiques chez les jeunes stades

Les types de déformations squelettiques observés et leur occurrence chez l'ombre commun (*Thymallus thymallus*) ont varié d'un stade ontogénétique à un autre. Ainsi, aucune déformation squelettique n'a été observée chez les alevins. Ces résultats obtenus sont semblables à ceux trouvés chez les larves de *Lates calcarifer* (Frasee & de Nys 2005) et les larves d'*Alosa sapidissima* (Gao *et al.*, 2018). Chez ces espèces les déformations squelettiques apparaissent après la formation et l'ossification du squelette. Par exemple, les déformations operculaires et celles des mâchoires apparaissent après la formation et l'ossification complète des os chez les larves de *Lates calcarifer* (Frasee & de Nys 2005). De même chez les larves d'*Alosa sapidissima*, la plupart des anomalies squelettiques sont observées au moment où les principaux éléments squelettiques se sont mis en place. Cette même observation a été faite chez *Pagrus pagrus*, où la première fusion vertébrale est observée au cours de l'ossification vertébrale (Roo *et al.*, 2008). La formation et l'ossification du squelette ne sont pas encore achevées des ombres de 3 à 4 cm de longueur standart. En effet, la région céphalique de ces alevins colorés à l'alizarine est marquée par des zones transparentes, traduisant l'absence de calcification de certains éléments squelettiques au niveau de cette région. Bien que ce soit la structure céphalique qui soit le premier élément du squelette à apparaître, son développement et sa calcification complète varient selon les espèces (Vanderwalle *et al.*, 1993). De plus, la colonne vertébrale des alevins se caractérise par la présence d'une corde munie de quelques arcs neuraux et hémaux. La segmentation de l'axe vertébral n'était pas encore finalisée et selon Gao *et al.* (2018), le rythme de développement de la colonne vertébrale diffère largement d'une espèce à l'autre.

Les anomalies squelettiques pourraient être d'origine congénitale ou génétique ou soit acquises au cours de la vie (Boglione *et al.*, 2013 et Hennekam *et al.*, 2013). Lorsque les anomalies sont d'origine congénitale, elles apparaissent tout juste après l'éclosion ou le premier nourrissage. Des études effectuées par Santamaria *et al.* (1994) et Andrades *et al.* (1996) ont rapporté des cas de lordose chez les larves de dorade royale bien avant la différenciation des vertèbres. Dans le cas des larves de l'ombre commun, la période d'utilisation des réserves vitellines s'est déjà écoulée et elles étaient soumises à une alimentation exogène depuis plusieurs jours. Toutes les nageoires étaient présentes et les observations des premiers éléments squelettiques ne révélaient aucune anomalie squelettique. Chez l'ombre commun, les anomalies squelettiques ne sont pas acquises au cours de la phase embryonnaire mais apparaissent à un stade plus avancé au cours de la croissance. Il est donc probable que les déformations observées ne sont pas d'origine congénitale.

2) Déformations squelettiques chez les juvéniles

Selon Fjelldal *et al.* (2012), la croissance est un facteur de risque pour l'apparition des déformations squelettiques. En effet, contrairement aux alevins, le lot de juvéniles étudiés présentaient plusieurs cas d'anomalies. Au niveau de la région céphalique, ce sont les déformations operculaires qui ont été observées avec une occurrence de 9%. Ces observations sont similaires à celles de Ortiz-Delgado *et al.* (2014) chez la daurade. Aussi, ces déformations

operculaires pour certains juvéniles de l'ombre se présenteraient sur les deux opercules et pour d'autres sur un seul opercule. Chez ces individus, le repli operculaire est caractérisé par une altération de la couche riche en fibres se trouvant au niveau du cartilage (Ortiz-Delgado *et al.*, 2014). Ce qui peut entraîner le repli de l'os spongieux vers l'extérieur et le rendre compact. Au niveau de l'axe vertébral, les anomalies observées sont l'ankylose, la fusion des vertèbres, l'irrégularité entre les espaces intervertébraux auxquels s'ajoute l'absence de la vessie natatoire. Les fréquences des déformations observées au niveau des différentes régions de la colonne vertébrale sont inférieures à celles trouvées par Deschamps *et al.* (2008) chez la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*). Cette différence peut être justifiée par la variabilité interspécifique, à la différence des conditions d'élevage des poissons et la méthodologie utilisée pour détecter les anomalies. Les résultats de notre étude révèlent que les juvéniles de l'ombre seraient plus affectés par des déformations des vertèbres. La région la plus impactée par ces anomalies est la région des vertèbres caudales. Ces résultats sont similaires à ceux de Fernández *et al.* (2009) avec la sole sénégalaise et à ceux de Gao *et al.* (2018) chez les juvéniles de *Alosa sapidissima*. Chez *T. thymallus*, les anomalies les plus récurrentes semblent être l'ankylose et l'irrégularité des espaces intervertébraux. En général chez les poissons osseux, les vertèbres caudales présentent des arcs neuraux et hémaux fermés. Tandis que, les vertèbres troncales présentent des arcs hémaux qui ne sont pas totalement fermés et l'espace intervertébral est régulier. Cette irrégularité observée dans les espaces intervertébraux chez les juvéniles pourrait se justifier par une conséquence de la compression et/ou de la fusion des vertèbres. Selon Haga *et al.* (2002), les déformations au niveau de la région caudale peuvent être la cause de la réduction de la taille des poissons mais nos résultats semblent ne pas vérifier cette hypothèse. Aucun défaut de conformation n'est observé chez les juvéniles présentant ces déformations. Cependant, une occurrence élevée de déformations vertébrales peut avoir des effets négatifs sur les performances de croissance et sur le bien-être (Hansen *et al.*, 2010). La colonne vertébrale joue un rôle capital dans les mouvements de nage et selon Carls *et al.* (1990), l'état de la colonne vertébrale est le prédicteur le plus important de la capacité de nager. Il est donc très probable que les déformations vertébrales peuvent réduire les capacités de nage chez les ombres d'élevage.

Il n'y a pas de cas de lordose et de scoliose chez les juvéniles *T. thymallus*. Des résultats contraires sont rapportés chez les juvénile de bar (*Dicentrarchus labrax*) (Koumoundouros *et al.*, 2002) et de sole *Solea sp* (Gavaia *et al.*, 2002). Les déformations squelettiques ne sont pas toujours visibles sur d'un point de vue externe (Deschamps *et al.*, 2009). En effet, l'ankylose et les fusions de vertèbres provoquent des jonctions de vertèbres mais pas de modification de la conformation l'axe squelettique. Selon Boglione *et al.* (2013), ces déformations sont des anomalies de vertèbres et ne provoquent pas toujours la déviation de l'axe squelettique. Toutefois, l'irrégularité des espaces entre les corps vertébraux peuvent entraîner plus tard des courbures de l'axe vertébral.

A ce stade ontogénétique, 31% des individus ne possèdent pas de vessie natatoire. Des résultats semblables sont obtenus par Dutto *et al.* (2010) chez l'ombrine ocellée (*Sciaenops ocellatus*). De même, des cas d'absence de vessie natatoire sont décrits chez les juvéniles du bar et de la daurade royale par Chatain (1994). La vessie est un diverticule du tube digestif se situant dans la cavité abdominale sous la colonne vertébrale et qui se présente comme une poche remplie d'air. Elle se forme dès les premiers jours du stade larvaire. L'inflation de cet organe

se fait grâce à l'absorption d'un bulbe d'air à la surface de l'eau par la larve. Ensuite le remplissage et la vidange de la vessie natatoire se fait par la voie sanguine (Leopold, 2004). Par ailleurs, lorsque la larve n'arrive pas à accéder à la surface de l'eau ou lorsque l'eau d'élevage est surnagée par un liquide huileux ; cela peut être la cause d'une absence de vessie natatoire chez le poisson. Or le nourrissage des larves avec des proies vivantes enrichies aux matières grasses ou un aliment très riche en lipide peut laisser des traces d'huile à la surface de l'eau. Cette fine couche huileuse empêchera la larve de franchir la surface eau air et de prendre l'air atmosphérique à la surface de l'eau. Une des solutions à ce problème de la vessie natatoire est d'agiter la surface de l'eau pour que la couche huileuse ne forme.

3) Déformations squelettiques chez les adultes

L'occurrence des déformations squelettiques chez les poissons adultes est de 77%. Ces résultats sont plus élevés que ceux rapportés chez les adultes *Rutilus rutilus* (Bogutskaya *et al.*, 2011). Ce taux élevé peut être expliqué par le fait que les déformations squelettiques n'ont pas disparu avec les différentes étapes minéralisations que subit l'axe squelettique au cours du temps. Ainsi, ces résultats sont contraires à ceux obtenus de Witten *et al.* (2006) chez le saumon atlantique. Selon ces auteurs, deux vertèbres compressés ou fusionnés peuvent se transformer en une seule vertèbre articulée et régulièrement structurée. Cette observation n'est pas faite *T. thymallus* puisque que l'occurrence de la déformation des vertèbres n'ait pas diminué par rapport à celle observée chez les juvéniles. Au contraire, toutes les déformations squelettiques (déformation operculaire, fusion de vertèbres, ankylose et irrégularité entre les espaces intervertébraux) observées chez les juvéniles apparaissent également chez les adultes. L'ampleur des déformations squelettiques augmentent significativement par rapport celle observé chez les deux premiers stades. De plus, d'autres déformations telles que la lordose et la scoliose s'ajoutent aux types de déformations squelettiques observés chez les adultes. Cette différence peut s'expliquer par le taux faible de minéralisation dans l'organisme de l'ombre au cours de sa croissance pour permettre le remodelage des vertèbres. En effet, au cours d'une compression de vertèbres, ce sont des faisceaux fibreux de collagènes ectopiques qui remplacent les ligaments intervertébraux (Yttborg *et al.*, 2010). Ces fibres de collagènes réduisent l'augmentation en diamètres des vertèbres donc leur croissance (Witten *et al.*, 2005). Une minéralisation de ces fibres s'avère donc nécessaire pour permettre la fusion des vertèbres donc leur remodelage en vertèbres normales (Witten *et al.*, 2006). Pour ce faire, l'organisme doit mobiliser une quantité importante de minéraux. Par exemple, l'augmentation du taux de phosphore dans l'alimentation du saumon atlantique réduit le taux de déformations vertébrales (Fjellidal *et al.*, 2015 ; Witten *et al.*, 2019). Il est alors probable que les quantités de minéraux mobilisées par l'organisme de *T. thymallus* au cours de la croissance ne soient pas suffisantes. De plus, la compression des vertèbres est associée à une fréquence élevée des cas d'irrégularité entre les espaces des corps vertébraux. Cela peut être la cause des courbures observées au niveau de l'axe squelettique. Par ailleurs, les déformations peuvent évoluer et entraîner la déviation de l'axe vertébrale.

4) Corrélation entre les déformations squelettiques chez *T. thymallus*

Les résultats des tests de corrélation montrent que l'absence de la vessie natatoire pourrait faciliter l'apparition des cas d'irrégularité des espaces entre les vertèbres et des cas d'ankylose.

Selon Kitajima (1981), un poisson pourrait survivre même quand l'inflation de la vessie natatoire échoue au cours du développement larvaire. Cependant, l'absence de cet organe peut avoir des conséquences très graves comme l'hypertrophie du tissu épithélial. De plus, des études menées par Chatain (1994) rapporteraient des cas de déformations squelettiques qui seraient liés à l'absence de la vessie natatoire chez le bar et la daurade. En effet, la vessie natatoire semble jouer un rôle de support de la colonne vertébrale lors des stades les plus jeunes. L'absence ou l'atrophie de cet organe pourrait probablement induire un déséquilibre de la colonne vertébrale. Néanmoins, notons que tous les poissons adultes observés possédaient une vessie natatoire. Ainsi, la justification de cette différence observée pourrait reposer sur plusieurs hypothèses. La première est que pour l'étude nous avons utilisé différents lots de poissons selon le stade ontogénétique. Ces lots de poissons n'étaient pas issus d'une même cohorte. Donc, peut-être au cours du développement larvaire de ces poissons adultes, ils ne n'auraient pas été confrontés aux problèmes d'inflation de vessie natatoire dans l'élevage. Ces poissons auraient grandi en ayant une vessie natatoire. La deuxième hypothèse serait basée sur les résultats de Boglione *et al.* (1995, 2009) et de Andrades *et al.* (1996). D'après leurs études chez le bar, le mérrou sombre (*Epinephelus marginatus*) et la dorade royale, il n'y a pas une corrélation entre l'absence de la vessie natatoire et les déformations squelettiques. Enfin, la troisième hypothèse serait que la taille de notre échantillon de poissons adultes est trop petite et donc ne reflète l'occurrence réelle des déformations.

Des cas de fusion des vertèbres entraîneraient une irrégularité des corps intervertébraux chez les juvéniles de l'ombre commun. Chez les espèces de salmonidae, lorsque les vertèbres se fusionnent ou se compriment, des déviations de l'axe vertébral surviennent (Boglione *et al.*, 2013). Or, la déviation de l'axe vertébral pourrait engendrer une désorganisation structurelle des vertèbres ce qui provoquerait probablement une irrégularité entre les espaces intervertébraux. Au niveau du stade adulte, tous les individus possédant des vertèbres ankylosées, semblent développer des cas de lordose et de scoliose. Selon Boglione *et al.* (2013), la fusion des vertèbres coïncide fréquemment avec des courbures au niveau de la colonne vertébrale chez les poissons d'élevage. Et l'ankylose pourrait paraître comme un début de fusion de vertèbres car elle se traduit par une compression de vertèbres sans espace entre elles. Selon ces mêmes auteurs, toute déviation sévère de l'axe squelettique doit inclure la fusion et la déformation des vertèbres impliqués.

De plus, lorsque les déformations operculaires ont tendance à augmenter, les irrégularités entre les espaces intervertébraux ont tendance à diminuer. Cela peut s'expliquer par le fait que lorsque les fibres sont détruites au niveau de l'os operculaire, l'organisme mobilise probablement le collagène pour la minéralisation des autres éléments squelettiques comme les vertèbres.

Conclusion

La présente étude chez l'ombre commun *Thymallus thymallus* visait à identifier et décrire les différentes déformations squelettiques chez cette espèce. Cette étude a révélé que les types et l'ampleur des déformations squelettiques varient d'un stade ontogénétique à un autre. Notre étude révèle que l'occurrence des déformations squelettiques est assez élevée par rapport aux autres espèces de Salmonidae en élevage intensive. Les déformations operculaires et vertébrales sont les anomalies les plus récurrentes chez l'ombre. De toutes les analyses, il en ressort que le stade adulte est le stade ontogénétique où l'on observe le plus de déformations squelettiques. Les régions de la colonne vertébrale sont impactées de différentes manières. Les régions des vertèbres troncales et caudales présentent plus des cas de déformations. Notons également qu'il existe une certaine corrélation entre l'apparition des différentes anomalies squelettiques de l'ombre. La présence/absence de la vessie natatoire peut jouer un rôle important dans l'apparition des déformations. Des conditions d'élevages optimales et avec une alimentation riche en sels minéraux s'avèrent indispensables pour réduire les déformations squelettiques chez l'espèce.

Toutefois, il est nécessaire d'approfondir ces études pour déterminer les causes de déformations squelettiques observées chez l'ombre commun afin de trouver des solutions de remédiation. Pour cela, nous suggérons :

- ✓ De décrire les différentes étapes de la formation et de l'ossification de squelette de *T. thymallus* afin de déterminer les éventuels retards de croissance chez l'espèce ;
- ✓ De déterminer le niveau de minéralisation chez les différents stades ontogénétiques à travers certaines mesures histologiques telles la compacité osseuse, le taux de minéralisation ;
- ✓ De faire une étude de l'effet des déformations squelettiques sur la croissance de l'ombre commun.

Références bibliographiques

- Adams, S. L., Cohen, A. J., Lasso, L., 2007.** Integration of signaling pathways regulating chondrocyte differentiation during endochondral bone formation. *J. Cell. Physiol.* 213, 635-641.
- Afonso J. M., Astorga N., Navarro A., Montero D., Zamorano M. J., Izquierdo M., 2009.** Genetic determination of skeletal deformities in gilthead seabream (*Sparus aurata* L.). In : IAFSB 2009 Book of abstracts, p. 90. Communication Interdisciplinary Approaches in Fish Skeletal Biology, 27–29.
- Afonso, J. M., Montero, D., Robaina, L., Astorga, N., Izquierdo, M. S., & Gines, R., 2000.** Association of a lordosis-scoliosis-kyphosis deformity in gilthead seabream (*Sparus aurata*) with family structure. *Fish Physiology and Biochemistry* 22, 159-163.
- Amoroso, G., Adam, M. B., Venture, T., Carter, C. G. and Cobcroft, J. M., 2016.** Skeletal anomaly assessment in diploid and triploid juvenile atlantic Salmon (*Salmo salar* L.) and the effects of temperature freshwater. *Journal of fish diseases.* 19 p.
- Andrades, J. A., Becerra, J. and Fernández-Lebrez, P., 1996.** Skeletal deformities in larval, juvenile and adult stages of cultures gilthead sea bream (*Sparus aurata* L.). *Aquaculture* 141, 1-11.
- Arratia, G., Schultze, H.-P., Casciotta, J., 2001.** Vertebral column and associated elements in Dipnoans and comparison with other fishes : development and homology. *J. Morphol.* 250, 101-172.
- Benfey, T.J., 1999.** The physiology of triploid fish. *Rev. Fish. Sci.* 7, 39-67.
- Boglione, C., Gagliardi, F., Scardi, M., & Cataudella, S., 2001.** Skeletal descriptors and quality assessment in larvae and post-larvae of wild-caught and hatchery-reared gilthead sea bream (*Sparus aurata* L.1758). *Aquaculture*, 192, 1-22.
- Boglione, C., Giovanna, M., Maurizio, G., Alessandro, L., Paolo, D. M., & Stefano, C., 2009.** Skeletal anomalies in dusky grouper *Epinephelus marginatus* (Lowe 1834) juveniles reared with different methodologies and larval densities. *Aquaculture*, 291, 48-60.
- Boglione, C., Gisbert, E., Gavaia, P., Witten, P. E., Moren, M., Fontagné, S., & Koumoundouros, G., 2013.** Skeletal anomalies in reared European fish larvae and juveniles. Part 2 : Main typologies, occurrences and causative factors. *Reviews in Aquaculture*, 5, 121–167.
- Bondad-Reantaso M. G., Subasinghe R. P. & Arthur J. R., 2005.** La gestion des maladies et de la santé dans Aquaculture asiatique. *Parasitol vétérinaire*, 72, 132-249.
- Bruslé J., Quignard J.-P., 2001.** Biologie des poissons d'eau douce européens. *Tec & Doc, Lavoisier, Paris.* 621 p.
- Bruslé J., Quignard J.-P., 2012.** Eco-éthologie de la reproduction des poissons. *Tec & Doc, Lavoisier, Paris.* 287 p. Bulletin Français de Pisciculture, no 191 : 45-58.

- Cahu, C., Zambonino Infante, J., & Takeuchi, T., 2003.** Nutritional components affecting skeletal development of finfish larvae. *Aquaculture*, 227, 245-258.
- Carls, M. G., Rice S. D., Hose, J. E., 1999.** Sensitivity of fish embryos to weathered crude oil. Part 1. Low level exposure during incubation causes malformations and genetic damage in larval Pacific herring (*Clupea pallasii*). *Environmental Toxicology and Chemistry* 18: 481-493.
- Chandroo, K. P., Duncan, I. J. H., Moccia, R. D., 2004.** Can fish suffer ? : perspectives on sentience, pain, fear and stress. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 86, 225-250.
- Chatain, B., 1994.** Estimation et amélioration des performances zootechniques de l'élevage larvaire de *Dicentrarchus labrax* et *Sparus auratus*. Thèse, Université d'Aix Marseille II 199p.
- Clarkson, M., Taylor, J., McStay, E., Migaud 2020.** Un changement de température au cours de l'embryogenèse a un impact sur la prévalence des déformations chez le saumon atlantique diploïde et triploïde (*Salmo salar L.*). *Recherche en aquaculture* 52(3).
- Coban, D., Suzer, C., Yıldıırım, S., Saka, S., & Fýrat, M. K. 2016.** Skeletal deformities in hatchery reared European sea bass (*Dicentrarchus labrax*). *Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 33, 373-379.
- Cobcroft, J. M., & Battaglione, S. C. 2009.** Jaw malformation in striped trumpeter *Latris lineata* larvae linked to walling behaviour and tank colour. *Aquaculture*, 289, 274-282.
- Commission Européenne 2002.** Communication from the commission to the council and the European Parliament : a strategy for the sustainable development of European aquaculture. COM 511 final
- Cubbage, C. & Mabee, P., 1996.** Development of the Cranium and Paired Fins in the Zebrafish *Danio rerio* (Ostariophysi, Cyprinidae). *Journal Of Morphology* 229, 121-160.
- De Beer, G. R., 1937.** The development of the vertebrate Skull. Oxford : Clarendon Press, 552.
- Demol T., 2011.** Guide d'identification des poissons de Wallonie. Service Public de Wallonie, Direction générale opérationnelle de l'Agriculture, des Ressources naturelles et de l'Environnement, Département de l'Etude du Milieu naturel et agricole, Série "Faune-Flore-Habitats", n° 6, Gembloux, 126 pp.
- Deschamps M. H., Meunier F., Sire J.-Y., 2010.** L'organisation du squelette de la truite et son développement. In : La truite arc-en-ciel, de la biologie à l'élevage (B Jalabert, A Fostier eds.), *collection Savoirs, éditions Quae, Versailles.* 295-312.
- Deschamps, M. H., Poirier Stewart, N., Demanche, A., & Vandenberg, G. W., 2016.** Preliminary study for description of bone tissue responsiveness to prolonged dietary phosphorus deficiency in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum). *Aquaculture Research*, 47, 900-911.
- Deschamps, M.-H., Girondot, M., Labbé, L., Sire, J.-Y., 2009.** Changes in vertebral structure during growth of reared rainbowtrout *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum): a new approach using modeling of vertebral bone profiles. *J. Fish Diseases* 32, 233-246

Deschamps, M.-H., Kacem, A., Ventura, R., Courty, G., Haffray, P., Meunier, F.J., Sire, J.-Y., 2008. Assessment of “discreet” vertebral abnormalities, bone mineralization and bone compactness in farmed rainbow trout. *Aquaculture* 279, 11-17.

Dingerkus, G., & Uhler, L. D., 1977. Enzyme clearing of alcian blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. *Stain Technology*, 52, 229-232.

Divanach, P., & Papandroulakis, N., 1997. Effect of water currents on the development of skeletal deformities in sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.) with functional swimbladder during postlarval and nursery phase. *Aquaculture*, 156, 145-155.

Djiman L., Montchowui, E., Lalèyè, P., Poncin, P., Vandewalle, P., 2012. Développement postembryonnaire du squelette céphalique en relation avec les changements morphologiques externes chez *Labeo parvus* (Ostariophysi, Cyprinidae). *Published in : Cybium*, vol. 36, n°2, 383-396.

Du, S.J., Haga, Y., 2004. The zebrafish as a model for studying skeletal development, In: Baeuerlein, E. (Ed.), *Biomineralization: Progress in Biology, Molecular Biology and Application*, 2nd Edn. Wiley-VCH, Weinheim, pp. 283-304.

Elman, F. M. & Balon, E. K., 1980. Early ontogeny of the white sucker, *Catostomus commersoni*, with steps of saltatory development. *Environmental Biology of fishes* 5, 191-224.

EUMOFA : European Market Observatory for Fisheries and Aquaculture products. Edition 2018. Le marché du poisson. www.eumofa.eu.

European grayling *Thymallus thymallus* in the River Aisne (Belgium). *Folia Zoologica*,

FAO. 2016. La situation mondiale des pêches et de l’aquaculture 2016. Contribuer à la sécurité alimentaire et à la nutrition de tous. Rome. 224 pages.

FAO. 2020. La situation mondiale des pêches et de l’aquaculture 2020. <https://doi.org/10.4060/ca9229fr>

FAO.Fishstat 2007. Universal software for fisheries statistical times series-Aquaculture production : quantities. www.fao.org.

FEAP, 2006. European production, Federation of European Aquaculture Producers: http://www.aquamedia.org/production/default_en.asp.

Fernandez, I., Hontria, F., Ortiz-Delgado, J.B., Kotzamanis, Y., Estevez, A., Zambonino-Infante, J.L., Gisbert, E., 2008. Larval performance and skeletal deformities in farmed gilthead sea bream (*Sparus aurata*) fed with graded levels of vitamin A enriched rotifers (*Brachionus plicatilis*). *Aquaculture* 283, 102-115.

Finn, R. N., 2007. The physiology and toxicology of salmonid eggs and larvae in relation to water quality criteria. *Aquat. Toxicol.* 81, 337-354.

Fjellidal, P. G., Nordgarden, U., Berg, A., Grotmol, S., Totland, G. K., Wargelius, A., & Hansen, T., 2005. Vertebrae of the trunk and tail display different growth rates in response to photoperiod in Atlantic salmon, *Salmo salar* L., post-smolts. *Aquaculture*, 250, 516-524.

- Fjelldal, P. G., Hansen, T.J., Berg, A. E., 2007a.** A radiological study on the development of vertebral deformities in cultured Atlantic salmon (*Salmo salar L.*). *Aquaculture* 273, 721-728.
- Fjelldal, P. G., Nordgarden, U., Hansen, T., 2007b.** The mineral content affects vertebral morphology in underyearling smolt of Atlantic salmon (*Salmo salar L.*). *Aquaculture* 270, 231-239.
- Fraser, M. R., Anderson, T. A., & Nys, R., 2004.** Ontogenic development of the spine and spinal deformities in larval barramundi (*Lates calcarifer*) culture. *Aquaculture*, 242, 697-711.
- Fraser, T. W. K., Hansen, T., Fleming, M. S., & Fjelldal, P. G., 2015.** The prevalence of vertebral deformities is increased with higher egg incubation temperatures and triploidy in Atlantic salmon *Salmo salar L.* *Journal of Fish Diseases*, 38, 75-89.
- Gao, X. Q., Hong, L., Liu, Z. F., Guo, Z. L., Wang, Y. H., & Lei, J. L., 2015.** An integrative study of larval organogenesis of American shad *Alosa sapidissima*, in histological aspects. *Chinese Journal of Oceanology & Limnology*, 34, 1-17.
- Gao, X-Q., Liu, Z.-F., Guan, C.-T., Bin Huang, B., Liang Liu, B.-L., Jia, Y.-D., Guo, Z.-L., Wang, Y.-H., Xue, G.-P., Hong, L., 2018.** Skeletal development and abnormalities of the vertebral column and fins in larval stage of hatchery-reared American shad, *Alosa sapidissima*. *Aquaculture research* 17 p.
- Gapasin, R. S. J., Bombéoune, R., Lavens, P., P. Sorgeloos, P. & Nelis, H., 1998.** Enrichment of live food with essential fatty acids and vitamin C : effects on milkfish (*Chanos chanos*). *Aquaculture*, 162, 269-286.
- Gjerde, B., Pante, M. J. R., Baeverfjord, G., 2005.** Genetic variation for a vertebral deformity in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture* 244, 77-87.
- Grotmol, S., Kryvi, H., Nordvik, K., Totland, G. K., 2003.** Notochord segmentations may lay down the pathway for the development of the vertebral bodies in the Atlantic salmon. *Anat. Embryol.* 207, 263-272.
- Grotmol, S., Nordvik, K., Kryvi, H., Totland, G. K., 2005.** A segmental pattern of alkaline phosphatase activity within the notochord coincides with the initial formation of the vertebral bodies. *J. Anat.* 206, 427-436.
- Haga, Y., Du, S. J., Satoh, S., Kotani, T., Fushimi, H., & Takeuchi, T., 2011.** Analysis of the mechanism of skeletal deformity in fish larvae using a vitamin a-induced bone deformity model. *Aquaculture*, 315, 26-33.
- Haga, Y., Suzuki, T., Kagechika, H., Takeuchi, T., 2003.** A retinoic acid receptor-selective agonist causes jaw deformities in Japanese flounder, *Paralichthys olivaceus*. *Aquaculture* 221, 381-392.
- Haga, Y., Suzuki, T., Takeuchi, T., 2002.** Retinoic acid isomers produce malformations in postembryonic development of the Japanese flounder, *Parachthys oliveus*. *Zool. Sci.* 19, 1105-1112.

- Hansen T., Fjellidal, P. G., Yurtseva, A., Berg, A., 2010.** A possible relation between growth and number of deformed vertebrae in Atlantic salmon (*Salmo salar L.*). *Journal of applied Ichthyology*, Volume 26. 5, 355-359
- Helland, S., Denstadli, V., Witten, P.E., Hjelde, K., Storebakken, T., Skrede, A., Åsgård, T., Baeverfjord, G., 2006.** Hyper dense vertebrae and mineral content in Atlantic salmon (*Salmo salar L.*) fed diets with graded levels of phytic acid. *Aquaculture* 261, 603-614.
- Hennekam, R. C., Biesecker, L. G., Allanson, J. E., Hall, J. G., Opitz, J. M., Temple, I. K., & Carey, J. C., 2013.** Elements of morphology: General terms for congenital anomalies. *American Journal of Medical Genetics*. Part A, 161, 2726-2733.
- HUBENDICK B., 1942.** - Zur Kenntnis der Entwicklung des Primordialcraniums bei *Leuciscus rutilus*. *Ark. Zool.*, 34, 1-35.
- Johnsson R., Simpson T. H., Youngson A. F. 1978.** Sex reversal in Salmonid culture. *Aquaculture* 13(2) :115-134.
- Jory, A., Cousin, X., Tajbakhsh, S., 2007.** Formation du muscle, cellules souches et régénération musculaire. *Biofutur*, 26, 37-40.
- Kacem A, Meunier F. J., 2003.** Halastatic demineralization in the vertebrae of Atlantic salmon, during their spawning migration. *J. Fish Biol.* 63, 1122-1130.
- Kacem, A., Meunier, F. J., Aubin, J., Haffray, P., 2004.** Caractérisation histo-morphologique des malformations du squelette vertébral chez la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*) après différents traitements de triploïdisation. *Cybium* 28, 15-23.
- Kasprzak, R., Ostaszewska, T., Barbara Wagner, B., 2017.** The effect of feeding commercial diets on the development of juvenile crucian carp (*Carassius carassius, L.*). Part 1: Skeletal deformations. *Journal of Aquaculture Nutrition*, 78-87.
- Koumoundouros, G., Divanach, P., & Kentouri, M. 2001.** The effect of rearing conditions on development of saddleback syndrome and caudal fin deformities in *Dentex dentex (L.)*. *Aquaculture*, 200, 285-304.
- Koumoundouros, G., Gagliardi, F., Divanach, P., Boglione, C., Cataudella, S., & Kentouri, M. 1997.** Normal and abnormal osteological development of caudal fin in *Sparus aurata L. fry*. *Aquaculture*, 149, 215-226.
- Lall, S. P., & Lewis-McCrea, L. M. 2007.** Role of nutrients in skeletal metabolism and pathology in fish-an overview. *Aquaculture*, 267, 3-19.
- Lall, S.P., 2002.** The minerals. In : Halver, J.E., Hardy, R.W. (Eds.), *Fish nutrition*, third edition. Elsevier, San Diego, USA, pp. 259-308.
- Lee-Montero, I., Navarro, A., Negrín-Báez, D., Zamorano, M. J., Berbel, C., Sánchez, J.A., García-Celdran, M., Manchado, M., Estévez, A., Armero, E., Afonso, J. M., 2014.** Genetic parameters and G × E interactions for skeleton deformities and growth traits at different ages on gilthead seabream (*Sparus aurata L.*) in four Spanish regions. *Anim. Genet.*

- Léopold, M., 2004.** Poissons des mers de Guyane. Edition Ifremer, 214p. Petton B., 2006. Carnet de suivi d'élevage : phase larvaire de l'ombrine. Document interne IFREMER Martinique, 121 p.
- Lovell, R. T., 1991.** Nutrition of aquaculture species. *J. Anim. Sci.* 69, 4193-4200.
- Mabee, P. M., Crotwell, P. L., Bird, N. C., & Burke, A. C. 2002.** Evolution of median fin modules in the axial skeleton of fishes. *Journal of Experimental Zoology Part A Comparative Experimental Biology*, 294, 77-90.
- Mabee, P. M., et T. A. Trendler. 1996.** « Development of the cranium and paired fins in *Betta splendens* (Teleostei: Percomorpha): intraspecific variation and interspecific comparisons». *Journal of Morphology*, vol. 227, p. 249-287.
- Madsen, L., Arnbjerg, J., Dalsgaard, I., 2001.** Radiological examination of the spinal column in farmed rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum) : experiments with *Flavobacterium psychrophilum* and oxytetracycline. *Aquac. Res.* 32, 235-241.
- Matho C., 2014.** Le grand livre de la Truite et des salmonidés. Edition CPE.
- Matsuoka, M., 1987.** Development of skeletal tissue and skeletal muscle in the red sea bream, *Pagrus major*. *Bull. Seikai Reg. Fish. Res. Lab.* 65, 1-102.
- Matsuoka, M., 1997.** Osteological development in the Japanese sardine, *Sardinops melanostictus*. *Ichthyological Research*, 44, 275-295.
- Meunier, F. J., Deschamps, M., Lecomte, F. & Kacem, A., 2008.** Le squelette des poissons Téléostéens : structure, développement, physiologie, pathologie. *Bull. Soc. zool. Fr.* 133, 9-32.
- Muroga, K., 2001.** Viral and bacterial diseases of marine fish and shellfish in Japanese hatcheries. *Aquaculture* 202, 23-44.
- Negrinbaez, D., Navarro, A., Lee-Montero, I., Soula, M., Afonso, J. M., & Zamorano, M. J., 2015.** Inheritance of skeletal deformities in gilthead seabream (*Sparus aurata*) - lack of operculum, lordosis, vertebral fusion and LSK complex. *Journal of Animal Science*, 93, 53-61.
- Nguyen, N. H., Whatmore, P., Miller, A., & Knibb, W., 2016.** Quantitative genetic properties of four measures of deformity in yellowtail kingfish *Seriola lalandi* Valenciennes, 1833. *Journal of Fish Diseases*, 39, 217-228.
- Nordvik, K., Kryvi, H., Totland, G.K., Grotmol, S., 2005.** The salmon vertebral body develops through mineralization of two preformed tissues that are encompassed by two layers of bone. *J. Anat.* 206, 103-114.
- Northcote T., 1995.** Comparative biology and management of arctic and european grayling (*Thymallus thymallus*). *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 5, 141-194.
- Nzau Matondo B., Philippart J. C., Rimbaud G., Ovidio M., 2015.** Ombre commun *Thymallus Thymallus* (Linnaeus, 1758). *Fiche des poissons, Région wallonne*, 11pp.

- Oh, M.-J., Jung, S.-J., Kim, S.-R., Rajendran, K.V., Kim, Y.-J., Choi, T.-J., Kim, H.-R., Kim, J.-D., 2002.** A fish nodavirus associated with mass mortality in hatchery-reared red drum, *Sciaenops ocellatus*. *Aquaculture* 211, 1-7.
- Ovidio M., Parkinson D., Sonny D., & Philippart J. C. 2004.** Spawning movements of European grayling *Thymallus thymallus* in the River Aisne (Belgium). *Folia Zoologica*, 53, 87-98.
- Pashine R. G. & Marathe V. B., 1977.** - The development of the chondocranium of *Cyprinus carpio* Linn. *Proc. Indian Natl. Sci. Acad. (B Biol. Sci.)*, 85, 351-363.
- Rasoamananjara H., 2004.** - Impact du jeûne sur le développement du crâne et du squelette axial chez *Cyprinus carpio* (Teleostei, Cyprinidae). Travail de fin d'études, DES en Aquaculture. Univ. de Liège, Univ. Notre-Dame de la Paix de Namur, Belgique.
- Roo, F. J., Hernández-Cruz, C. M, Socorro, J. A, Fernández-Palacios, H., Montero, D., Izquierdo, M. S., 2009.** Effect of DHA content in rotifers on the occurrence of skeletal deformities in red porgy *Pagrus pagrus* (Linnaeus, 1758). *Aquaculture* 287 : 84-93.
- Santamaria, J. A., Andrades, J. A, Herráez P., Fernández-Llebrez, P., Becerra, J., 1994.** Perinotochordal connective sheet of gilthead sea bream larvae (*Sparus aurata* L.) affected by axial malformations : an histochemical and immunocytochemical study. *The Anatomical Record* 240 : 248-254.
- Roth, V.L., 1988.** The biological basis of homology. In C.J. Humphries (ed): *Ontogeny and Systematics*. New York : *Columbia University Press*, pp. 1-26.
- Roy, P. K., Witten, P. E., Hall, B. K., & Lall, S. P., 2002.** Effects of dietary phosphorus on bone growth and mineralisation of vertebrae in haddock (*Melanogrammus aeglefinus* L.). *Fish Physiology and Biochemistry*, 27, 35-48.
- Sadler, J., Pankhurst, P.M., King, H. R., 2001.** High prevalence of skeletal deformity and reduced gill surface area in triploid Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Aquaculture* 198, 369-386.
- Sfakianakis, D. G., Georgakopoulou, E., Papadakis, I. E., Divanach, P., Kentouri, M., Koumoundouros, G., 2006.** Environmental determinants of haemal lordosis in European sea bass, *Dicentrarchus labrax* (Linnaeus, 1758). *Aquaculture* 254, 54-64.
- Srinivasachar, H. R. 1958.** Development of the skull in catfishes. Part III. The development of the chondocranium in *Heteropneustes fossilis* (Heteropneustidae) and *Clarias batracus* (Clariidae). *Morphologische Jahrbücher*, 101, 373-405.
- Stejskal, V., Policar, T., Kristan, J., Kouril, J., & Hamackova, J., 2011.** Fin condition in intensively cultured Eurasian perch (*Perca fluviatilis* L.). *Folia Zoologica*, 60, 122-128.
- Sullivan, M., Guy, D. R., Roberts, R. J., Manchester, N. J., 2007.** The aetiology of spinal deformity in Atlantic salmon, *Salmo salar* L. : influence of genetic factors on the frequency and severity in freshwater stages. *J. Fish Dis.* 30, 753-758.

- Surlemont, C. & Vanderwalle, P., 1991.** Développement post-embryonnaire et du squelette et de la musculature de la tête de *Clarias gariepinus* depuis l'éclosion jusqu'à 6.8 cm. *Can. J. ZOOL.*, 1094-1103.
- Taylor, W. R. and Van Dyke, G. C., 1985.** Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. *Cybio* 9(2) : 107-119.
- Trangerud, C., Bjørgen, H., Koppang, O. E., Grøntvedt R. N., Hege Kippenes Skogmo, H. K., Ottesen, N., Kvellestad, N., 2019.** Vertebral column deformity with curved cross-stitch vertebrae in Norwegian seawater-farmed Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Journal of fish Disease*, 379-389.
- Vandewalle, P., Chikou A., Lalèyè, P., Parmentier, E., Huriaux, F., Focant B., 1999.** Early development of the chondocranium in *Chrysiichthys auratus*. *J. Fish Biol.*, 55, 795-808.
- Vandewalle, P., Germeau, G., Besancenet, P., Parmentier, E. & Baras, E., 2005.** - Early development of head skeleton in *Brycon moorei* (Pisces, Ostariophysi, Characidae). *J. Fish Biol.*, 66, 996-1024.
- Vandewalle, P., Gluckmann, I., Wagemans, F. 1998** - A critical assessment of the alcian blue/alizarin double staining in fish larvae and fry. *Belg. J. Zool.*, 128, 93-95.
- Vandewalle, P., Gluckmann, I., Baras E., Huriaux, F., Focant B., 1997.** -Postembryonic development of the cephalic region in *Heterobranchus longifilis*. *J. Fish Biol.*, 50, 227-253.
- Vandewalle, P. Havard, M., Claes, G. & De Vree, 1992.** Mouvement des mâchoires pharyngiennes pendant la prise de nourriture chez *Serranus scriba* (Limné, 1758). *Can. J. ZOOL.*, 145-160.
- Vandewalle, P., Focant, B., Huriaux, F., & M. Chardo, M., 1992.** Early development of the cephalic skeleton of *Barbus barbus* (Teleostei, Cyprinidae). *J. Fish Biol.*, 41, 43-62.
- Verraes, W., 1977.** - Postembryonic ontogeny and functional anatomy of ligamentum mandibulo-hyoideum and the ligamentum interoperculo-mandibulare, with notes on the opercular bone and some other cranial elements in *Salmo gairdneri* Richardson, 1836 (Teleostei: Salmonidae). *J. Morphol.*, 151, 111-119.
- Verraes, W., 1975.** Some functional aspects of ossifications in the cartilaginous ceratohyale during postembryonic development in *Salmo gairdneri* Richardson, 1836 (Teleostei: Salmonidae). *Forma et functio*, 8, 27-32.
- Vivier P., 1958.** L'ombre commun (*Thymallus thymallus* L.). Sa reproduction et son élevage.
- Wagemans, F., & Vandewalle, P., 1999.** Development of the cartilaginous skull in *Solea solea*: Trends in pleuronectiforms. *Annales des Sciences Naturelles - Zoologie et Biologie Animale*, 20, 39-52.
- Wang S., Kryvi H., Grotmol S., Wargelius A., Krossøy C., Epple M., Neues F., Furmanek T., Totland G. K., 2013.** Mineralization of the vertebral bodies in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) is initiated segmentally in the form of hydroxyapatite crystal accretions in the notochord sheath. *J Anat.* 223, 70-159.

- Weissenberger J., 2017.** Aquaculture : une vue d'ensemble de l'Union Européenne. Service de recherche du Parlement européen (EPRS).
- Weston, A.D., Hoffman, L.M., Underhill, T.M., 2003.** Revisiting the role of retinoid signaling in skeletal development. *Birth Defects Res. C Embryo Today* 69, 156-173.
- Witten, P. E., Gil-Martens, L., Hall, B. K., Huysseune, A., Obach, A., 2005.** Compressed vertebrae in Atlantic salmon *Salmo salar* : evidence for metaplastic chondrogenesis as skeletogenic response late in ontogeny. *Dis. Aquat. Org.* 64, 237-246.
- Witten, P.E., Fjellidal, P. G., Huysseune, A., McGurk, C., Obach, A., Owen, M., A., G., 2019.** Bone without minerals and its secondary mineralization in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) : the recovery from phosphorus deficiency. *J Exp Biol* 222 (3).
- Witten, P.E., Obach, A., Huysseune, A., Baeverfjord, G., 2006.** Vertebrae fusion in Atlantic salmon (*Salmo salar*) : development, aggravation and pathways of containment. *Aquaculture* 258, 164-172.
- Ytteborg, E., Torgersen, J. S., Pedersen, M. E., Baeverfjord, G., Hannesson, K. O. and Takle, H. 2010.** Remodeling of the notochord during development of vertebral fusions in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Cell Tiss. Res.* 342, 363-376.
- Zhang, X., Shimoda, K., Ura, K., Adachi, S., Takagi, Y., 2012.** Developmental structure of the vertebral column, fins, scutes and scales in bester sturgeon, a hybrid of beluga *Huso huso* and sterlet *Acipenser ruthenus*. *J. Fish Biol.* 81, 1985-2004.