

**Anatomie, biologie**

**LE SQUELETTE DES POISSONS TÉLÉOSTÉENS :  
STRUCTURE, DÉVELOPPEMENT,  
PHYSIOLOGIE, PATHOLOGIE**

par

François J. MEUNIER<sup>1,4</sup>, Marie-Hélène DESCHAMPS<sup>2</sup>,

Frédérique LECOMTE<sup>3</sup> et Adnane KACEM<sup>4</sup>

Suite aux travaux des histologistes du XIX<sup>e</sup> siècle, il apparaît rapidement que, chez les Téléostéens, il existe deux grands groupes de poissons : ceux qui possèdent un os avec des ostéocytes (les taxons de la base de la classification des Téléostéens) et ceux qui en sont dépourvus, essentiellement chez les Acanthomorphes (Thons exceptés), soit plus de la moitié des espèces actuelles de poissons osseux. Les premiers sont des espèces à os cellulaire ; les seconds sont des espèces dites à os acellulaire ou « anostéocytaire ».

D'une façon générale, les constituants de base des tissus osseux des Téléostéens et, plus largement des Ostéichthyens, sont les mêmes que ceux qui ont été décrits chez les Mammifères, mais leur association montre une grande variété de types osseux. Les travaux des trois à quatre dernières décennies ont montré que les différences structurales observées dans l'ensemble des taxons de Téléostéens (exceptée l'absence des ostéocytes) relèvent, avant tout, de facteurs du milieu extérieur, notamment des facteurs saisonniers, mais également de l'activité métabolique. Aujourd'hui, on peut donc définir une véritable typologie des tissus osseux, en étroite liaison avec leur signification histo-physiologique.

Si la structure de l'os est assez bien connue, même si un grand nombre des espèces de Téléostéens actuellement répertoriées (environ 30 000 ; données Fishbase) ont échappé à la sagacité des chercheurs, la physiologie de l'os des poissons reste un domaine peu exploité. Au cours de la première moitié du XX<sup>e</sup> siècle, l'os des Téléostéens était considéré comme un ensemble physiologiquement plus ou moins inerte ; la présence d'ostéoclastes était même contestée. Des travaux récents de quantification de certains paramètres histologiques osseux, incluant la composante minérale, menés essentiellement chez les Salmonidae et les Anguillidae (deux familles de migrateurs), montrent clairement que l'os des Téléostéens est un tissu vivant assumant différentes fonctions physiologiques, en plus de son rôle de soutien de l'organisme. Beaucoup reste à faire, cependant, pour sortir de ces deux modèles (tous deux à os cellulaire) et tout particulièrement sur les espèces à os acellulaire comme le bar, la dorade ou le turbot, espèces d'intérêt aquacole.

### **Bulletin de la Société zoologique de France 133 (1-3)**

Ces nouvelles approches sont à même de mieux expliquer certaines anomalies du développement qui conduisent à des malformations du squelette soit chez des animaux du milieu naturel (caractéristiques hydrologiques, problèmes d'écotoxicologie...), soit sur des animaux d'élevage (tératogénèse, carences alimentaires, pathologies bactériennes...). Il est donc nécessaire de sortir du seul travail descriptif (même s'il est riche et stimulant) au profit d'approches quantitatives et génétiques pour obtenir un support de données à vocation explicative pour une meilleure compréhension de la biologie du squelette des Téléostéens et adapter au mieux les méthodes zootechniques à une conduite optimum des élevages aquacoles, dans le respect du bien-être des animaux.

#### **The skeleton of teleostean fish: structure, development, physiology, pathology**

From the work of the histologists of the XIX<sup>th</sup> century, it rapidly became apparent that the Teleosts are constituted of two groups of fish: those that have bony tissues with embedded osteocytes (the basal taxa: Elopomorpha, Clupeomorpha, Osteoglossomorpha, Ostariophysi and many Salmoniforms) and those in which the bone lacks osteocytes (essentially the Acanthomorpha, Tunas excepted), representing more than half of the extant bony fish species. Members of the first group are cellular bone fish whereas those of the second are acellular (or anosteocytic) bone fish.

Generally, the basal components of the bony tissues in Teleosts, as in all Osteichthyes, are the same as those described in mammalian bone, but their association shows a great variety of bony tissues. Owing to new more sophisticated techniques, the studies of the last 3 or 4 decades have shown that the structural differences observed in the whole teleostean taxa (loss of osteocytes excepted) are essentially due to external environmental factors, notably seasonal factors, as well as the intensity of metabolic activity. Today, it is possible to define a true typology of bony tissues according to their histophysiological significance.

The bone structure of fish is now relatively well known, even if a majority of the named teleostean species (about 30 000; Fishbase data) have not yet been studied; but the physiology of fish bone is always a topic too much deserted. Throughout the first half of the XX<sup>th</sup> century, the bone of Teleosts was considered a more or less lifeless compartment; even the presence of osteoclasts in the bone was contested. Recent works, essentially on salmonids and anguillids (two families of migratory fish), have quantified some histological parameters of fish bone, including the mineral component. These have clearly shown that teleostean bone is a living tissue that carries out various physiological functions beside the architectural support of the body. However these two migratory taxa both have cellular bone, hence additional studies must be required, particularly for species with acellular bone, such as bass, sea breams and turbot, all of which are now aquacultural species.

The new quantitative histomorphological approaches available can certainly explain some anomalies of the ontogenic development that show skeletal malformations either in wild fish (hydrological factors, ecotoxicological factors...), or reared fish (teratogeny, feeding deficiency, bacterial pathology...). It is necessary to end the reliance on descriptive studies alone (even if they are rich and stimulating) and to develop experimental quantitative and genetic studies to obtain new data to elucidate the various aspects of skeletal biology in Teleosts and to better adapt the zootechnical methodology for an optimal management of fish rearing in aquacultural farms for the well-being of fish.

## Squelette des poissons Téléostéens

### Introduction

Cartilages, os, dents et tissus conjonctifs ont longtemps été considérés comme des tissus inertes chez les Téléostéens. En fait, il n'en est rien et le squelette est formé de tissus bien vivants ayant des fonctions physiologiques variées. D'ailleurs, les tissus osseux montrent un remaniement plus ou moins important dont l'une des conséquences est d'assurer, grâce au renouvellement de la substance osseuse, des échanges avec le milieu intérieur ambiant pour participer à diverses actions homéostatiques sous divers contrôles hormonaux. En outre, le squelette croît ce qui entraîne des changements de forme (remodelage osseux) et de proportions tout en assumant les fonctions mécaniques de charpente de l'organisme et de la transmission des forces locomotrices par la colonne vertébrale notamment lors de la nage des poissons. Le squelette osseux est donc un ensemble morpho-fonctionnel complexe qui a été trop longtemps délaissé par les physiologistes des poissons au profit d'autres systèmes anatomiques assurant d'autres fonctions : nutrition, circulation, homéostasie, reproduction.

De par ses composants minéralisés, le squelette osseux se fossilisant relativement facilement, il permet des études paléomorphologiques et paléohistologiques ouvrant ainsi la voie à une toute autre dimension : la dimension évolutive. *A priori*, il n'y a pas d'interruption entre paléohistologie (passé lointain) et histologie (temps actuel) osseuses ; le passé récent (matériel archéologique) est également à la portée des techniques histomorphologiques développées sur le matériel minéralisé actuel même s'il est très probablement le plus difficile à travailler d'un point de vue technologique car, en général, assez fragile.

La composante minérale a longtemps créé une difficulté technique pour aller décrypter, à l'échelle histologique, les structures cellulaires et extracellulaires des tissus osseux et des tissus affiliés. La première exigence fut de se débarrasser de cette composante pour pouvoir utiliser les techniques de la microscopie à la paraffine. Or, étudier l'os en se privant de ce qui fait une de ses caractéristiques essentielles, le minéral, peut apparaître comme une aberration. Même si des techniques de coupe de matériel non décalcifié (issues des techniques pétrographiques) sont relativement anciennes, elles sont restées longtemps d'un emploi délicat ce qui peut également expliquer le manque d'intérêt récurrent de notre communauté pour une étude approfondie des éléments squelettiques chez les Ostéichthyens. Or, au cours des quatre dernières décennies, des progrès techniques indéniables pour travailler les divers tissus minéralisés des animaux, couplés au grand développement des applications issues de la microinformatique, ont permis des avancées conséquentes dans la connaissance des tissus osseux des téléostéens et de leur biologie. La présente synthèse se propose de faire un inventaire des points essentiels acquis et d'ouvrir quelques pistes pour de futurs travaux.

## Structure

### 1. Généralités et définitions

Pour bien comprendre la nature et le fonctionnement du squelette des Ostéichthyens dont le principal taxon, celui des Téléostéens<sup>1</sup> regroupe à lui seul plus de la moitié des Vertébrés actuels, il est indispensable de donner quelques définitions fondamentales concernant les tissus conjonctifs et leurs dérivés.

**Tissu conjonctif**<sup>2</sup>. C'est un tissu d'origine mésodermique composé de cellules (les fibrocytes) éparpillées dans une matrice organique fibrillaire (les fibres de collagène), entourée d'une substance fondamentale de mucopolysaccharides (= protéoglycans) et autres molécules organiques complexes. Un tissu conjonctif assure un rôle fondamental de charpente des organes. Certains tissus conjonctifs se spécialisent en véritables organes et constituent alors un squelette assurant lui-même la charpente de l'organisme entier : os, cartilages...

**Tissu cartilagineux**. C'est un tissu conjonctif spécialisé enrichi en protéoglycans tout particulièrement en chondroïtine sulfate. Cette substance donne la consistance particulière du cartilage. Le collagène du cartilage est de type II. Les fibrocytes deviennent des chondrocytes localisés dans des logettes chondrocytaires. Les chondrocytes sont dépourvus de prolongements cytoplasmiques.

Le cartilage est formé par des chondroblastes qui s'organisent en une « membrane » chondrogène appelée périchondre et qui coiffe le massif cartilagineux. Les chondroblastes s'entourent progressivement de substance cartilagineuse et deviennent des chondrocytes qui sont ainsi incorporés au cartilage. Les chondrocytes gardent la faculté de se multiplier ; ils forment des groupes isogéniques (ensemble de cellules filles issues d'une même cellule mère), plus ou moins caractéristiques. Le cartilage peut se minéraliser : cette caractéristique, exceptionnelle chez les Mammifères, est plus fréquente chez les Téléostéens, et généralisée chez les Chondrichthyens (KEMP & WESTRIN, 1979).

La croissance du cartilage se fait par épaissement périphérique (rôle du périchondre) et/ou par multiplication interne des chondrocytes (croissance intersticielle). Le cartilage peut être détruit par des cellules clastiques, les chondroclastes.

**Tissu osseux**. C'est un tissu conjonctif enrichi en fibres de collagène (de type I) minéralisables. Les cellules ostéogénitrices sont des ostéoblastes (Fig. 1) qui, une fois incorporés dans la substance osseuse, deviennent des ostéocytes localisés dans une logette ostéocytaire. Les ostéocytes, de forme étoilée, plus ou moins aplatis (Fig. 2), envoient des prolongements cytoplasmiques (les *canaliculi*) dans la substance osseuse formant un réseau plus ou moins important (Fig. 3). L'os est détruit par des cellules spécialisées les ostéoclastes, en général multinucléés (Fig. 4) ; toutefois, chez les

1. Il y a actuellement près de 30 000 espèces décrites de poissons dont au moins 28 000 d'Ostéichthyens comportant une écrasante majorité de téléostéens (données Fishbase 2007).

2. Le tissu conjonctif est totalement différent des tissus épithéliaux, en général d'origine ectodermique et constitués de cellules jointives dont l'assise repose sur une membrane basale. Les épithéliums forment souvent des enveloppes ou tapissent des cavités ; beaucoup sont glandulaires.

## Squelette des poissons Téléostéens

Téléostéens on connaît de nombreux exemples d'ostéoclastes mononucléés ; c'est d'ailleurs pour cette raison que très longtemps, l'on a cru qu'il n'y avait pas d'ostéoclastes chez les Téléostéens (BLANC, 1953). La croissance de l'os ne peut se faire que par accrétion périphérique grâce au périoste (Fig. 5). En effet, les ostéocytes étant incapables de se diviser, à cause de la minéralisation de l'os, il n'y a pas d'épaississement interne comme pour le cartilage. Le minéral de l'os est un phosphate de calcium qui cristallise sous forme d'hydroxyapatite.

**Os chondroïde.** L'os chondroïde (= « chondroid bone » ; BERESFORD, 1981) est un tissu squelettique particulier qui présente des caractères mixtes de cartilage et d'os (MEUNIER & HUYSSSEUNE, 1992). Sa localisation dans le squelette et ses fonctions sont également particulières (HAINES & MOHUIDDIN, 1968). Fréquent dans divers compartiments du splanchnocrâne, l'os chondroïde y assure des liaisons topographiques entre éléments osseux et éléments cartilagineux, notamment dans les zones d'articulation (HUYSSSEUNE & VERRAES, 1986 ; HUYSSSEUNE & SIRE, 1990). L'os chondroïde se trouve aussi bien chez les espèces à os cellulaire que chez celles à os acellulaire. Il contient de grandes cellules globuleuses, dépourvues de prolongements cytoplasmiques, incorporées dans une matrice minéralisée, aux caractéristiques histochimiques intermédiaires entre celles de l'os et du cartilage (HUYSSSEUNE, 1986). Ce tissu peut être détruit par des cellules clastiques (SIRE *et al.*, 1990). L'os chondroïde présente, lui aussi, des variétés typologiques (BENJAMIN, 1989) mais il ne constitue jamais des volumes importants contrairement au cartilage et à l'os (MEUNIER & HUYSSSEUNE, 1992).

**Dentine.** La dentine (ou « ivoire ») est le composant principal de la dent. Sa structure est très proche de celle du tissu osseux. Toutefois, les cellules de la dentine, les odontoblastes, restent sur la surface de la cavité pulpaire et montrent une polarisation des prolongements cytoplasmiques qui pénètrent dans la dentine. La minéralisation de la dentine est supérieure à celle de l'os d'environ 15%. Chez les Téléostéens, les dents sont fixées directement sur la mâchoire par un os d'attache ; chez certains, elles sont fixées par un ligament non minéralisé (nombreux Siluriformes) ce qui leur donne une certaine mobilité par rapport à leur support.

**Le cas de l'émail.** L'émail est uniquement associé aux structures dentaires et n'est pas, à proprement parler, un tissu squelettique. C'est une production ectodermique (en liaison avec la dentine ; interaction épidermo-dermique) située du côté de la lame basale de l'épiderme (odontodes) ou de l'épithélium buccal (dents). L'émail est très riche en calcium (95% du poids sec), sous forme d'hydroxyapatite, qui se fixe sur une trame organique de protéines spécifiques, non collagéniques : les amélogénines et les énamélines.

## 2. Variabilité des constituants du tissu osseux

**Variabilité cellulaire.** Les ostéocytes des Téléostéens sont typiquement des cellules étoilées possédant des prolongements cytoplasmiques (Fig. 2,3) qui pénètrent plus ou moins loin dans la substance osseuse grâce à des « micro tunnels » appelés *canaliculi*. Le nombre et la forme de ces prolongements sont très variables selon les taxons comme l'avait déjà montré Stephan dès 1900. Par ailleurs, chez un bon nombre d'espèces de téléostéens, l'os est totalement dépourvu d'ostéocytes ; l'os est alors dit « acellulaire »

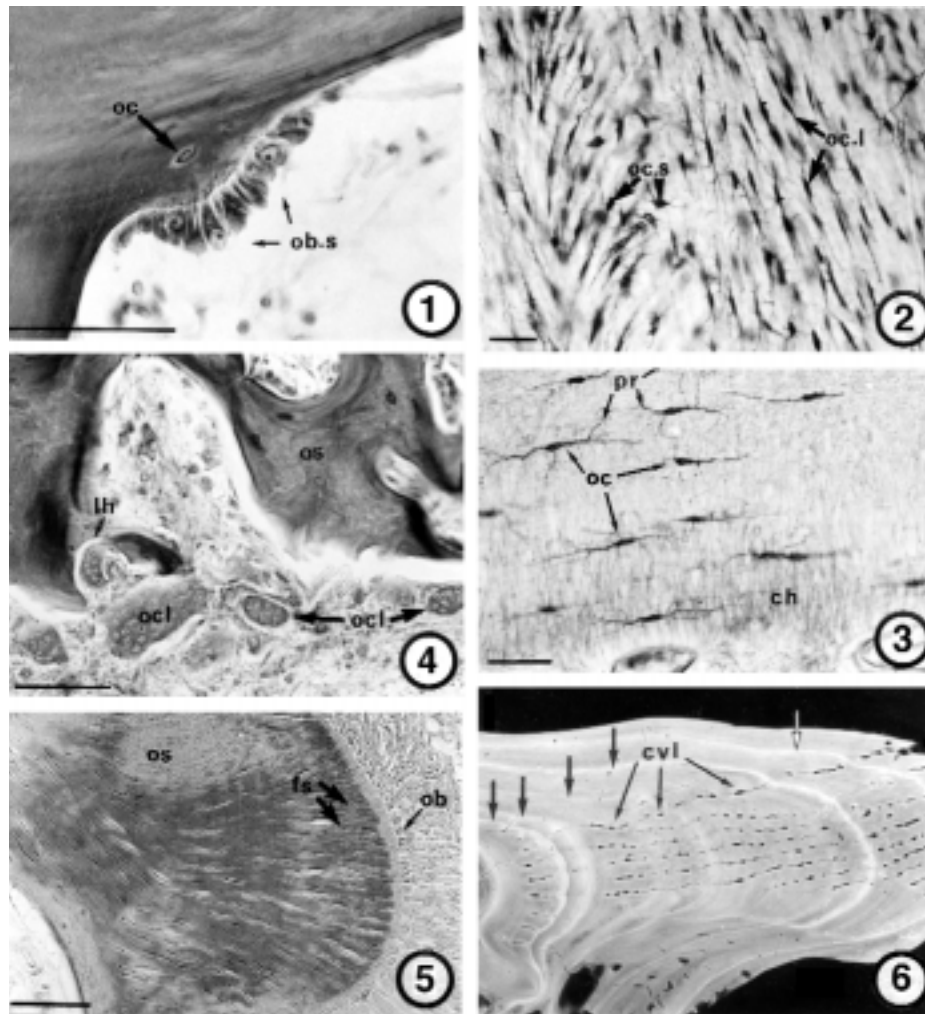


Planche 1 (Plate I)

**Figure 1.** *Myleus ternetzi* (Serrasalminidae, Characiforme, Ostariophysi). Coupe frontale d'une vertèbre abdominale. Détail montrant des ostéoblastes actifs (**ob.s**) ; (**oc** = ostéocyte). Échelle = 50  $\mu$ m.

*Figure 1.* *Myleus ternetzi* (Serrasalminidae, Characiforme, Ostariophysi). Frontal section of an abdominal vertebra. Detail showing active osteoblasts (**ob.s**). (**oc** = osteocyte). Scale bar = 50  $\mu$ m.

**Figure 2.** *Prosomyleus rhomboidalis* (Serrasalminidae, Characiforme, Ostariophysi). Coupe transversale du dentaire montrant des ostéocytes globulaires (**oc.s**) et lenticulaires (**oc.l**) desquels partent de nombreux prolongements cytoplasmiques. Échelle = 50  $\mu$ m.

*Figure 2.* *Prosomyleus rhomboidalis* (Serrasalminidae, Characiforme, Ostariophysi). Transverse section of the dentary showing globular (**oc.s**) and flattened (**oc.l**) osteocytes from which numerous cytoplasmic processes enter into the bony matrix. Scale bar = 50  $\mu$ m.

**Figure 3.** *Arius parkeri* (Ariidae, Siluriforme, Ostariophysi). Coupe transversale d'un rayon épineux pectoral montrant des ostéocytes lenticulaires (**oc**) desquels partent de nombreux prolongements cytoplasmiques parallèles au grand axe cellulaire (**pr**) ou orthogonaux à cet axe formant un « chevelu » dense (**ch**). Échelle = 50  $\mu$ m.

## Squelette des poissons Téléostéens

(ou « anostéocytaire ») (KÖLLIKER, 1859 ; MOSS, 1961, 1965 ; WEISS & WATABE, 1979). Dans ce cas, tout se passe comme si les ostéoblastes reculaient devant le front de synthèse de la substance osseuse au lieu d'y être incorporé pour devenir des ostéocytes (MOSS, 1961, 1965). Dans certains cas, toutefois, ils maintiennent des prolongements cytoplasmiques dans le tissu osseux (MEUNIER, 1983 ; RICQLES *et al.*, 1991) ce qui caractérise l'os « acellulaire tubulaire » (HUGHES *et al.*, 1994). L'acellularisation de l'os est un processus hétérochronique qui se met en place chez les formes évoluées de Téléostéens (MEUNIER, 1987). L'aspidine des Hétérostracés, groupe d'Agnathes fossiles du Paléozoïque, est un tissu osseux acellulaire (HALSTEAD, 1963, 1965, 1973).

**Organisation de la trame fibrillaire.** Les auteurs ont défini trois modes d'arrangement des fibres de collagène dans la substance osseuse. Ce collagène qui appartient au type 1, est sécrété par les ostéoblastes sous forme de microfibrilles qui s'associent pour former des fibres parfaitement identifiables en microscopie électronique. Ces fibres peuvent s'organiser de façon anarchique, former des strates dans lesquelles elles ont toutes la même direction (Fig. 7) ou, encore, des strates où leurs directions sont parallèles dans une strate donnée et orthogonales entre elles d'une strate à la suivante (GIRAUD-GUILLES, 1988). On définit ainsi, respectivement, de l'os à fibres enchevêtrées (parfois appelé « os fibreux »), de l'os à fibres parallèles (ou os pseudo-lamellaire) et de l'os lamellaire (FRANCILLON-VIEILLOT *et al.*, 1990 ; RICQLES *et al.*, 1991). Dans cette dernière catégorie, on range aussi l'isopédine des écailles ; elle est constituée d'un empilement de strates de fibres de collagène parallèles entre elles, mais dont la direction change d'une strate à la suivante (MEUNIER & CASTANET, 1982 ; MEUNIER, 1987-88).

### Planche 1 (Plate 1) suite

*Figure 3. Arius parkeri (Ariidae, Siluriforme, Ostariophysii). Transverse section of a pectoral spiny ray showing lenticular osteocytes (oc) from which start numerous cytoplasmic processes that are either parallel to the great axis of the cells (pr) or orthogonal to this axis and forming a dense network (ch). Scale = 50 µm.*

**Figure 4.** *Myleus ternetzi (Serrasalminae, Characiforme, Ostariophysii). Coupe transversale du dentaire montrant plusieurs ostéoclastes plurinucléés. Sur la gauche, remarquer une lacune de Howship (lh) ; (os = tissu osseux). Échelle = 50 µm.*

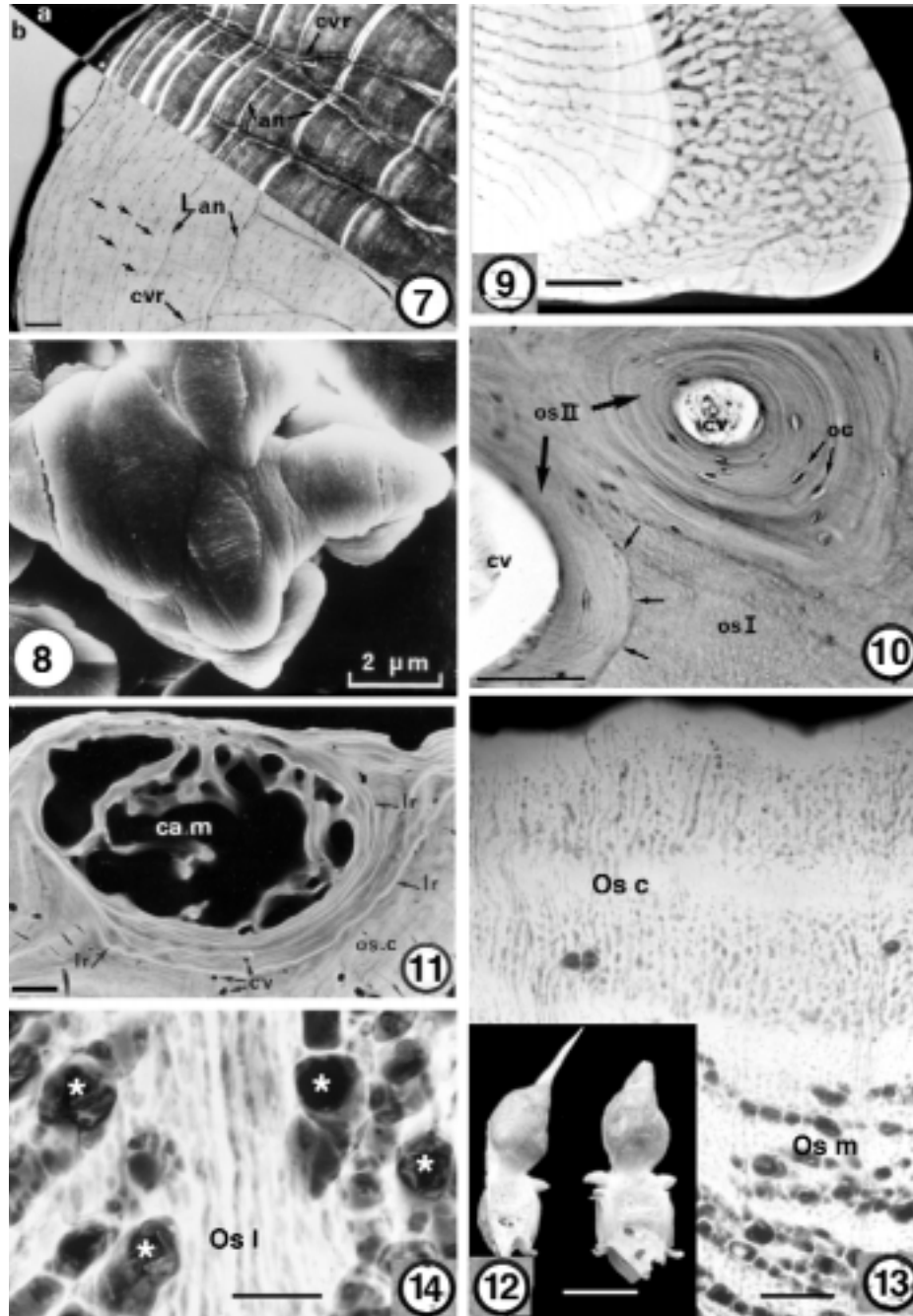
*Figure 4. Myleus ternetzi (Serrasalminae, Characiforme, Ostariophysii). Transverse section of the dentary showing several plurinucleated osteoclastic cells. On the left, there is a Howship's lacunae (lh). os = bony tissue. Scale = 50 µm.*

**Figure 5.** *Arius couma (Ariidae, Siluriforme, Ostariophysii). Coupe transversale du dentaire montrant de nombreuses fibres de Sharpey (fs) biréfringentes, orthogonales à la surface de l'os. Cette dernière est bordée par un périoste riche en ostéoblastes (ob) ; (os = tissu osseux). Échelle = 50 µm.*

*Figure 5. Arius couma (Ariidae, Siluriforme, Ostariophysii). Transverse section of the dentary showing numerous birefringent Sharpey's fibers (fs) that are orthogonal to the bone surface. The bone surface is overlaid by a perioste with numerous osteoblasts (ob). os = bony tissue. Scale bar = 50 µm.*

**Figure 6.** *Arius parkeri (Ariidae, Siluriforme, Ostariophysii). Microradiographie d'une coupe transversale d'un rayon épineux pectoral montrant de nombreux canaux vasculaires radiaires (cvl). Noter la présence de secteurs légèrement hyperminéralisés (flèches) correspondant à des marques de croissance cyclique de type annuli. Échelle = 100 µm.*

*Figure 6. Arius parkeri (Ariidae, Siluriforme, Ostariophysii). Microradiograph of a transverse section of a pectoral spiny ray showing numerous radial vascular canals (cvl). Note some linear hypermineralized areas (arrows) that are cyclical growth marks (= annuli). Scale bar = 100 µm.*





## Squelette des poissons Téléostéens

### Planche 2 (Plate 2)

**Figure 7.** *Arius proops* (Ariidae, Siluriforme, Ostariophysi). Coupe transversale d'un rayon épineux pectoral montrant l'organisation de la trame fibrillaire. a) lumière polarisée ; b) lumière naturelle transmise. Les couches brillantes correspondent à de l'os lamellaire qui détermine, ici, des annuli (**an**) ; présence de nombreux ostéocytes (flèches) ; (**cvr** = canal vasculaire radiaire ; **L an** = ligne cimentante d'arrêt de croissance). Échelle = 100 µm.

*Figure 7.* *Arius proops* (Ariidae, Siluriforme, Ostariophysi). Transverse section of a pectoral spiny ray showing the organization of the fibrillary network. a) polarized light; b) normal transmitted light. The light layers correspond to lamellar bone that characterises annuli (**an**); numerous osteocytes can be seen (arrows). **cvr** = radial vascular canal; **L an** = cementing line of arrested growth. Scale bar = 100 µm.

**Figure 8.** *Thunnus alalunga* (Scombridae, Perciforme, Acanthomorpha). Détail du front de minéralisation de la plaque basale montrant un corpuscule de Mandl. Échelle = 2 µm.

*Figure 8.* *Thunnus alalunga* (Scombridae, Perciforme, Acanthomorpha). Detail of the mineralization front of the basal plate, showing a Mandl's corpuscle. Scale bar = 2 µm.

**Figure 9.** *Hoplosternum littorale* (Callichthyidae, Siluriforme, Ostariophysi). Microradiographie d'une coupe transversale de rayon pectoral d'un mâle montrant un os très vascularisé : canaux radiaires à gauche et réseau de canaux formant un os spongieux à droite. Échelle = 250 µm.

*Figure 9.* *Hoplosternum littorale* (Callichthyidae, Siluriforme, Ostariophysi). Microradiograph of a transverse section of a pectoral spiny ray in a male, showing a richly vascularized bony tissue; radial canals on the left and a network of canals forming true spongy bone on the right. Scale bar = 250 µm.

**Figure 10.** *Myleus ternetzi* (Serrasalminidae, Characiforme, Ostariophysi). Détail d'une coupe transversale du dentaire montrant deux ostéones secondaires (**os II**), le plus à gauche étant nettement limité par une ligne cimentante de réversion (flèches) ; (**cv** = cavité vasculaire ; **oc** = ostéocytes ; **os I** = tissu osseux primaire). Échelle = 50 µm.

*Figure 10.* *Myleus ternetzi* (Serrasalminidae, Characiforme, Ostariophysi). Detail of a transverse section of the dentary, showing two secondary osteones (**os II**), the left one being bordered by a reversal cementing line (arrows). **cv** = vascular cavity; **oc** = osteocytes; **os I** = primary bony tissues. Scale bar = 50 µm.

**Figure 11.** *Arius proops* (Ariidae, Siluriforme, Ostariophysi). Coupe transversale de la région postérieure de la mandibule. Le cartilage de Meckel (**ca.m**) est soumis à une ossification enchondrale. Noter la présence de quelques canaux vasculaires (**cv**) et de lignes cimentantes de résorption hyperminéralisées (**lr**) délimitant des secteurs d'os secondaire. (**os c** = os primaire compact). Échelle = 500 µm.

*Figure 11.* *Arius proops* (Ariidae, Siluriforme, Ostariophysi). Transverse section of the posterior region of the mandibula. The Meckel's cartilage (**ca.m**) shows an enchondral ossification. Note the presence of several vascular canals (**cv**) and hypermineralized reversal cementing lines (**lr**) delimiting areas of secondary bone. **os c** = primary compact bone. Scale bar = 500 µm.

**Figure 12.** *Caranx hypos* (Carangidae, Perciforme, Acanthomorpha). Vue de profil de deux vertèbres abdominales hyperostosées. L'épine neurale montre, sur sa moitié inférieure, un gonflement caractéristique ; comparer avec l'extrémité distale de l'épine. Échelle = 1 cm.

*Figure 12.* *Caranx hypos* (Carangidae, Perciforme, Acanthomorpha). Lateral view of two hyperostotic abdominal vertebrae. The neural spine shows, on its basal half, a characteristic swelling; compare with the thin distal extremity of the spine. Scale bar = 1 cm.

**Figure 13.** *Pomadasys hasta* (Haemulidae, Perciforme, Acanthomorpha). Microradiographie d'une coupe transversale du supraoccipital hyperostosé montrant l'épais cortex d'os primaire vascularisé (**Os c**) et, en bas à droite, un tissu osseux plus ou moins vacuolaire (**Os m**). Échelle = 500 µm.

*Figure 13.* *Pomadasys hasta* (Haemulidae, Perciforme, Acanthomorpha). Microradiograph of a transverse section of the hyperostotic supraoccipital, showing the thick cortex of vascularized primary bone (**Os c**) and, at the bottom right, a more or less spongy bony tissue (**Os m**). Scale bar = 500 µm.

**Figure 14.** *Pomadasys hasta* (Haemulidae, Perciforme, Acanthomorpha). Microradiographie d'une coupe transversale du supraoccipital hyperostosé montrant de nombreuses baies d'érosion (astérisques) conduisant à un fort allègement du volume d'os primaire (**Os I**). Échelle = 50 µm.

*Figure 14.* *Pomadasys hasta* (Haemulidae, Perciforme, Acanthomorpha). Microradiograph of a transverse section of the hyperostotic supraoccipital, showing numerous erosive bays (asterisks) resulting in a strong decrease of the primary bone volume (**Os I**). Scale bar = 50 µm.

Tableau 1

Quelques données comparatives sur le taux de minéral de l'os (% du poids sec) chez les Téléostéens.  
Comparative data for bone mineral rate (% dry weight) in Teleosts.

Espèces	Famille	Organe	Type osseux	Taux de minéral	
				Val. Moyenne	Val. extrêmes
<i>Cyprinus carpio</i>	Cyprinidae	mandibule	+	56,5	53,2 – 60,4
<i>Cyprinus carpio</i>	Cyprinidae	rayon épineux	+	59,4	56,5 – 61,4
<i>Cyprinus carpio</i>	Cyprinidae	côte	+	58,3	53,8 – 63,8
<i>Cyprinus carpio</i>	Cyprinidae	vertèbre abdominale	+	50,2	44,7 – 57,8
<i>Cyprinus carpio</i>	Cyprinidae	vertèbre caudale	+	55,3	52,7 – 57,3
<i>Esox lucius</i>	Esocidae	mandibule	-	65,2	
<i>Esox lucius</i>	Esocidae	opercule	-	63,8	
<i>Tilapia nilotica</i>	Cichlidae	rayon dorsal	-	68,5	
<i>Lethrinus nebulosus</i>	Lethrinidae	rayon dorsal	-	70,5	
<i>Coryphaenoides zaniophorus</i>	Macrouridae	mandibule	-	65,2	
<i>Coryphaenoides zaniophorus</i>	Macrouridae	rayon dorsal	-	63,1	
<i>Thunnus albacares</i>	Scombridae	vertèbre caudale	+	60,6	
<i>Euthynnus affinis</i>	Scombridae	rayon dorsal	+	61,6	
<i>Euthynnus pelamis</i>	Scombridae	rayon dorsal	+	64,7	

**Variabilité de la composante minérale.** Le composant minéral des tissus osseux chez les Téléostéens représente en général, comme chez les autres Vertébrés, un taux de 60 % du poids sec de l'os (FRANCILLON-VIEILLOT *et al.*, 1990). En fait, des données récentes montrent une assez grande variabilité de cette valeur chez les poissons osseux (Tableau 1) ; ce taux de minéralisation peut soit descendre, soit monter d'environ 30 % par rapport à cette valeur de 60 %. Par ailleurs, la minéralisation du tissu osseux, à l'échelle histologique, n'est pas homogène comme le révèle la microradiographie (Fig. 6).

La variabilité du taux de minéral a une importante signification biologique chez les espèces étudiées. Lorsque la demande en éléments minéraux (essentiellement en calcium) est importante, par exemple lors de la production de vitellogénine au moment de la reproduction (PERSSON, 1997), le squelette est sollicité et il peut perdre une partie de ses réserves (Saumon, Anguille) ; le taux de minéral de l'os peut alors diminuer jusqu'à des valeurs de 40% (KACEM *et al.*, 1998, 2003). La variabilité de la minéralisation observée à partir des techniques d'incinération est confirmée par les données de la microradiographie quantitative (MEUNIER, 1984). Cette technique permet de mesurer la masse de substance minérale par unité de volume osseux, à l'échelle histologique : c'est le degré de minéralisation qui s'exprime en g/cm<sup>3</sup>. Il varie de 1,0 g/cm<sup>3</sup> chez les Téléostéens à os cellulaire vivant en eau douce à 1,5 g/cm<sup>3</sup> chez les Téléostéens à os acellulaire vivant en mer (Tableau 2).

## Squelette des poissons Téléostéens

**Tableau 2**

Quelques données comparatives sur le degré de minéralisation de l'os (g/cm<sup>3</sup>) chez les Téléostéens.  
Comparative data for degree of bone mineralization (g/cm<sup>3</sup>) in Teleosts.

Espèces	Famille	Organe	Milieu	Type osseux	Val. Moyenne	Val. extrêmes
<i>Cyprinus carpio</i>	Cyprinidae	vertèbre	D	+	0,88 – 1,09	0,71 – 1,33
<i>Cyprinus carpio</i>	Cyprinidae	dentaire	D	+	0,92	0,80 – 1,05
<i>Cyprinus carpio</i>	Cyprinidae	rayon dorsal	D	+	1,00	0,87 – 1,17
<i>Ictalurus melas</i>	Ictaluridae	rayon pectoral	D	+	1,10	0,87 – 1,33
<i>Anguilla anguilla</i>	Anguillidae	dentaire	D	+	0,98	0,75 – 1,16
<i>Esox lucius</i>	Esocidae	dentaire	D	-	1,13	0,86 – 1,43
<i>Esox lucius</i>	Esocidae	vertèbre	D	-	1,28	1,01 – 1,44
<i>Perca fluviatilis</i>	Percidae	dentaire	D	-	1,15	0,84 – 1,36
<i>Thunnus alalunga</i>	Scombridae	arc branchial	M	+	1,12	0,92 – 1,20
<i>Thunnus alalunga</i>	Scombridae	rayon pectoral	M	+	1,08	0,87 – 1,37
<i>Euthynnus pelamis</i>	Scombridae	rayon dorsal	M	+	1,14	0,83 – 1,38
<i>Euthynnus affinis</i>	Scombridae	arc branchial	M	+	1,06 – 1,20	0,93 – 1,37
<i>Trachurus mediterraneus</i>	Carangidae	cleithrum	M	-	1,24	0,96 – 1,47
<i>Drepane africana</i>	Drepanidae	rayon dorsal	M	-	1,25	1,05 – 1,42
<i>Coelorhynchus coelorhynchus</i>	Macrouridae	dentaire	M	-	1,05	0,79 – 1,36
<i>Coryphaenoides zaniophorus</i>	Macrouridae	rayon dorsal	M	-	1,20	0,89 – 1,46
<i>Nezumia aequalis</i>	Macrouridae	dentaire	M	-	1,13	0,88 – 1,25
<i>Lophius americanus</i>	Lophiidae	dentaire	M	-	1,13	0,93 – 1,37
<i>Notothenia squamifrons</i>	Nototheniidae	premaxillaire	M	-	1,14	1,00 – 1,30
<i>Notothenia squamifrons</i>	Nototheniidae	maxillaire	M	-	1,23	1,04 – 1,39
<i>Notothenia squamifrons</i>	Nototheniidae	vertèbre	M	-	1,33	1,13 – 1,51
<i>Champscephalus gunnari</i>	Chaenichthyidae	premaxillaire	M	-	1,17	0,97 – 1,32
<i>Champscephalus gunnari</i>	Chaenichthyidae	maxillaire	M	-	1,18	0,98 – 1,30
<i>Champscephalus gunnari</i>	Chaenichthyidae	vertèbre	M	-	1,22	0,98 – 1,37

Il faut également noter, chez les Téléostéens, le mode de progression tout particulier de la minéralisation, dans l'isopéline des écailles, sous forme de corpuscules sphéroïdes, les corpuscules de Mandl (SCHÖNBÖRNER *et al.*, 1981 ; ZYLBERBERG *et al.*, 1992 ; MEUNIER, 1997) qui grossissent puis fusionnent les uns aux autres (Fig. 8) pour former un front de minéralisation irrégulier.

### 3. Autres éléments structurants

**Le réseau vasculaire.** Le tissu osseux est un tissu vivant qui doit être nourri ; les ostéocytes assurent ce rôle trophique à l'échelle cellulaire. Mais, lorsqu'il atteint une certaine épaisseur, notamment dans les corticales, le tissu osseux est, en quelque sorte,

### Bulletin de la Société zoologique de France 133 (1-3)

« ravitaillé » par des vaisseaux sanguins qui apportent les nutriments au cœur même de l'os. Ces vaisseaux passent par des canaux ménagés dans la substance osseuse : les canaux vasculaires. Selon leur présence/absence, leur abondance et leur disposition, on définira différents types osseux : os avasculaire, os vasculaire à canaux radiaires ou longitudinaux..., os plexiforme... (Fig. 6).

**Les lignes cimentantes.** Le tissu osseux montre, par endroits, des structures linéaires de faible épaisseur (de l'ordre du micromètre) et très chromophiles (Fig. 7, 10). Plus riches en protéoglycans et plus pauvres en collagène que l'os environnant, elles sont le plus souvent légèrement hyperminéralisées (Fig. 11) par rapport à l'ensemble du tissu osseux. Ces lignes marquent des ruptures temporelles dans les séquences d'ostéogenèse et elles jouent le rôle d'un « ciment » entre deux phases de dépôt osseux ; on les appelle lignes cimentantes (Fig. 7, 10). Ces ruptures sont de deux types :

*i)* soit un arrêt des processus d'ostéogenèse lors des phases de croissance par suite de mauvaises conditions climatiques ; ce sont les lignes d'arrêt de croissance (ou L.A.C.) (CASTANET, 1979, 1981) que l'on utilise dans les applications sclérochronologiques (CASTANET *et al.*, 1993 ; PANFILI *et al.*, 2002) ;

*ii)* soit une reprise de l'ostéogenèse dans un secteur préalablement détruit ; ce sont les lignes cimentantes de réversion (Fig. 10). Les L.A.C. sont observées uniquement dans l'os primaire, issu du fonctionnement d'un périoste, alors que les lignes cimentantes de réversion délimitent un os secondaire et indiquent donc un processus d'érosion-reconstruction responsable du remaniement osseux. La distinction entre ces deux types de lignes est importante pour interpréter la dynamique osseuse à l'échelle tissulaire. Lorsque ce remaniement osseux se fait autour d'un canal vasculaire les couches d'os nouveau s'organisent en ostéone II<sup>e</sup> (Fig. 10).

#### 4. Typologie osseuse

En général, chez un même individu, le tissu osseux diffère d'un os à l'autre ou même dans un seul os et avec le temps au cours de la vie de l'animal. Il peut aussi varier d'une espèce à l'autre. Les descriptions de ces nombreuses structures ont conduit les histologistes à construire des classifications typologiques. On s'est ensuite aperçu que cette typologie pouvait avoir une signification fonctionnelle (FRANCILLON-VIEILLOT *et al.*, 1990 ; RICQLES *et al.*, 1991) ; il est alors possible d'établir une classification fonctionnelle. Les classifications typologiques reposent essentiellement sur les composants de base de l'os (cellules, structure de la matrice organique...) et/ou sur les modalités de la vascularisation de l'os.

**a) Composante cellulaire.** Parmi les ostéichthyens, de nombreux taxons sont dépourvus d'ostéocytes. On distinguera donc des tissus osseux cellulaires (ex. : anguille, carpe, truite, thon) et des tissus osseux acellulaires (bar, brochet, tilapia, turbot...) (KÖLLIKER, 1857 ; STEPHAN, 1900 ; MOSS, 1961, 1965 ; MEUNIER, 1987 ; MEUNIER & FRANÇOIS, 1992). L'os acellulaire est une particularité partagée par l'ensemble des Acanthomorpha (sauf les Thunninae) et quelques autres taxons moins dérivés comme les Esocidae.

**b) Composante fibrillaire :** Les fibres de collagène présentent un agencement spatial typique qui permet de décrire trois types de tissus : tissus osseux « fibreux » ou

### Squelette des poissons Téléostéens

à fibres enchevêtrées, tissus osseux pseudo-lamellaires et tissus osseux lamellaires. L'isopédine de la plaque basale des écailles est un exemple tout à fait original de tissu osseux lamellaire, le plus souvent partiellement dépourvu de minéralisation (ZYLBERBERG *et al.*, 1992).

**c) Composante minérale** : le taux de minéral des tissus osseux est variable, mais n'est pas pris en compte pour distinguer des types différents, sauf quand il y a absence totale de minéralisation comme, par exemple, dans la plaque basale des écailles (MEUNIER, 1987, 1997). Quand cette absence de minéralisation est couplée avec une absence d'ostéocytes nous sommes en présence d'un « tissu osseux très dérivé » (MEUNIER, 1987).

**d) Composante vasculaire** : la présence ou l'absence de canaux vasculaires dans l'os permettent de distinguer respectivement des tissus osseux vasculaires et des tissus osseux avasculaires. Par ailleurs, selon l'importance du réseau de canaux vasculaires primaires ou secondaires, il y aura lieu de distinguer des tissus osseux primaires (peu ou pas remaniés) et des tissus osseux secondaires (ayant subi d'importants remaniements). La structure du réseau vasculaire de l'os est également un fait très informatif sur l'environnement métabolique du processus d'ostéogenèse. Effectivement, une ostéogenèse lente (faible niveau métabolique) se caractérise le plus souvent par une faible vascularisation ou, même, une absence totale de canaux vasculaires. Au contraire, une ostéogenèse rapide (forte croissance chez les juvéniles et/ou forte activité métabolique) se caractérise par l'incorporation dans l'os des vaisseaux sanguins du périoste : os des Thunninae, par exemple (AMPRINO & GODINA, 1956). Dans certains cas, l'ostéogenèse met en place un os de type « spongieux », comme, par exemple, l'os des épines pectorales de l'Atipa mâle (*Hoplosternum littorale* ; Callichthyidae) au moment de la maturation génitale (MEUNIER *et al.* 2002) ; chez ce dernier, des vitesses instantanées de 25 à 50 µm/jour ont été mesurées (BOUJARD & MEUNIER, 1991). Les tissus primaires, formés par une ostéogenèse périostique non précédée d'une destruction d'os existant, montrent une régularité d'organisation de la matrice organique : concordance des couches osseuses avec, éventuellement, présence de marques de croissances concentriques (voir plus loin). Les tissus secondaires, formés après une destruction préalable de l'os I<sup>re</sup> (ou secondaire : processus permanent) préexistant (cas du remaniement osseux faisant intervenir d'abord des ostéoclastes puis des ostéoblastes), revêtent un aspect brêchique avec des discordances soulignées par des lignes cimentantes de réversion.

Lorsque l'on observe une préparation osseuse de téléostéen, on constate, en fait, que la structure osseuse est une combinaison de ces différents types osseux : os lamellaire vascularisé, os lamellaire avasculaire, os fibro-lamellaire (os fibreux + os lamellaire) avec éventuellement des vaisseaux (ostéones I<sup>re</sup> et/ou II<sup>re</sup>) ; os spongieux remanié (spongiosa trabéculaire)... Le décryptage précis de l'organisation histologique de l'os peut alors permettre de formuler d'intéressantes hypothèses sur les événements biologiques qui ont affecté la structure osseuse (FRANCILLON-VIEILLOT *et al.*, 1990 ; RICQLES *et al.*, 1991).

## Physiologie-Pathologie

## 1. Développement des os

L'analyse du développement du squelette fait appel à un certain nombre de notions qui reposent sur des définitions précises. Celles-ci font référence soit au positionnement des os dans l'organisme, soit à leur mode de formation. Dans un premier temps, il est nécessaire de distinguer deux importants concepts « Exosquelette »<sup>3</sup>/Endosquelette (PATTERSON, 1977 ; FRANCILLON-VIEILLOT *et al.*, 1990). L'« exosquelette » fait référence au squelette superficiel, d'origine dermique ; c'est une ossification directe d'une matrice fibrillaire ; on parle aussi d'os de membrane. Ces os sont en général en position périphérique, superficiels pour l'organisme ; souvent localisés dans le derme, ils sont toujours recouverts au moins par l'épiderme et une partie du derme. Le cartilage n'intervient absolument pas dans leur formation : exemple du frontal, du nasal, du cléithrum... ou, encore, des lépidotriches. L'endosquelette est la partie du squelette issue d'un modèle cartilagineux. Celui-ci est soumis au cours du développement à un processus d'ossification enchondrale qui implique d'abord la destruction du cartilage puis son remplacement par de l'os. De plus, ce modèle cartilagineux sert, en quelque sorte de moule sur lequel peut venir se déposer de l'os d'origine périostique. Il existe donc des relations os-cartilage étroites dans l'endosquelette qui a, en général, une localisation profonde dans l'organisme. Exemple : le mésethmoïde, l'orbitosphénoïde, la scapula, les hypuraux, les ptérygiophores...

*Remarque : Au cours du développement, « exosquelette » et endosquelette peuvent se rapprocher et fusionner pour former un élément squelettique. On aura alors un os d'origine mixte, par exemple dans le squelette crânien le ptérotique, le palatin, l'angulo-articulaire...*

On distinguera deux grands modes d'ossifications selon que le modèle de départ est un simple tissu conjonctif (ossification de membrane) ou un cartilage (ossification enchondrale).

**Ossification de membrane** : Un mésenchyme squelettogène se différencie ; il est constitué de cellules mésenchymateuses étoilées ou sclérobastes (indifférenciés) qui vont se différencier en ostéoblastes. Ceux-ci fabriquent les fibrilles de collagène, les protéoglycans et d'autres molécules complexes, le tout formant la substance préosseuse (ou tissu ostéoïde). Celle-ci se minéralise grâce, notamment, à l'intervention de phosphatases alcalines et à la transformation chimique des protéoglycans : ceci entraîne le dépôt de microcristaux d'hydroxyapatite sur/ou dans les fibres de collagène ; on obtient alors la substance osseuse. Ce processus se poursuit par une accréation osseuse périphérique d'os nouveau grâce à l'activité d'un périoste périphérique. Il y a incorporation progressive des ostéoblastes dans la substance osseuse et ils se transforment en ostéocytes enchassés dans une logette d'où partent les *canaliculi* qui abritent de fins prolongements cytoplasmiques. Les ostéocytes assurent un rôle trophique de l'os et peuvent intervenir dans l'homéostasie

3. Ce terme, s'il est commode, est malgré tout à proscrire au profit de « squelette superficiel ». En effet, les composants du squelette superficiel sont toujours recouverts extérieurement, au moins par l'épiderme, et, très souvent, par du derme plus ou moins lâche.

## Squelette des poissons Téléostéens

du calcium (voir ostéolyse périostéocytaire). Ce type d'ossification est caractéristique des os dermiques : exemple de la voûte crânienne avec frontal, pariétal, nasal.

*Remarque : les os dermiques sont souvent associés à des tissus dentaires (odontodes) : cas des écailles (et d'autres os crâniens) chez de nombreux poissons (surtout chez les fossiles).*

L'ossification périostique est également une ossification de membrane. Elle se réalise en profondeur, sur un moule cartilagineux (exemple des arcs branchiaux et des extrémités du cartilage de Meckel). Elle assure la croissance en épaisseur (centrifuge) des os.

**Ossification enchondrale** : exemple cartilages hémaux de la Carpe (MEUNIER, 1979 ; ZYLBERBERG & MEUNIER, soumis). Ce processus est très important car l'ossification enchondrale permet le remplacement d'un élément squelettique cartilagineux par de l'os. Chez les Ostéichthyens, les processus d'ossification enchondrale sont très présents sans être aussi spectaculaires que sur les os longs des Tétrapodes. On trouve peu d'exemples de description d'accroissement en longueur des os chez les Téléostéens (HAINES, 1935, 1937) : exemple du cartilage de Meckel, des arcs branchiaux ou, encore, des arcualia hémaux des vertèbres troncales de la carpe ; ces derniers montrent une structure relativement proche de celle du cartilage de conjugaison des Mammifères.

Au tout début du processus d'ossification enchondrale, le cartilage est envahi par des bourgeons conjonctifs riches en vaisseaux, en chondroclastes et en cellules indifférenciées. Les chondroclastes sont à l'origine de la formation d'une cavité médullaire avec un front d'érosion ; les cellules indifférenciées se transforment en ostéoblastes qui déposent de l'os enchondral (os secondaire par rapport au cartilage). Cet os forme des travées (Fig. 11) qui peuvent être, à leur tour, érodées et, éventuellement, remplacées par de nouveaux dépôts osseux.

*Remarques : On trouvera dans la littérature d'autres notions comme l'ossification périenchondrale et l'ossification parachondrale (BLANC, 1953). En fait, il s'agit de formations osseuses de type membranaire qui épousent un cartilage sans le détruire pour la première ou qui se développent au voisinage d'un cartilage, dont elle reste séparée par le périchondre, pour la seconde.*

*Les relations histologiques os-cartilage sont très variées chez les Téléostéens. La métaplasie chondro-osseuse est une transformation progressive du cartilage en os, sans destruction préalable du premier ; la néoplasie est le remplacement d'un tissu antérieur (cartilage) par un autre (os) (HAINES & MOHUIDDIN, 1968 ; FRANCILLON-VIEILLOT et al., 1990).*

## 2. Le remaniement du tissu osseux

L'os est un tissu vivant qui peut être l'objet d'une destruction partielle (processus appelé érosion ou résorption osseuse) pour répondre à diverses sollicitations : contraintes mécaniques, contraintes physiologiques, pathologie. Le résultat principal de cette destruction est de relarguer, dans le milieu intérieur, des éléments minéraux (surtout calcium et phosphate) et des composants organiques (principalement acides aminés issus de la catalyse du collagène). Trois modes de destruction osseuse ont été décrits chez les Téléostéens : l'ostéoclasie, l'ostéolyse périostéocytaire et l'halastase.

**Bulletin de la Société zoologique de France 133 (1-3)**

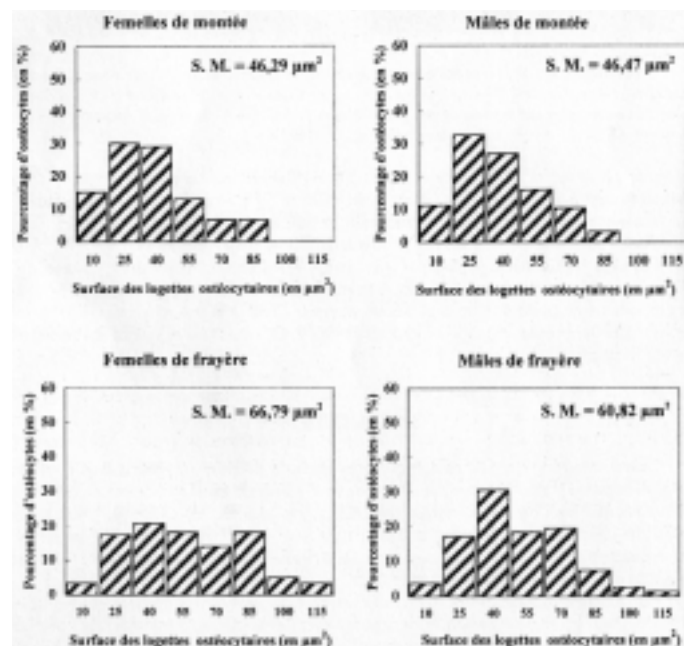
**L'ostéoclasie** est le résultat de l'activité des ostéoclastes, cellules en général multinucléées (ou plurinucléées) riches en phosphatases acides et en enzymes protéolytiques. Elles sont à l'origine de la formation de cavités (baies d'érosion) plus ou moins grandes. Mais très souvent chez les Téléostéens, les ostéoclastes sont des cellules mononucléées (SIRE *et al.*, 1990). À l'échelle microscopique, on repère ces cellules clastiques par leurs nombreux noyaux quand elles sont plurinucléées. On peut également les détecter par les petites alvéoles (ou lacunes de Howship) qu'elles forment à la surface des baies d'érosion.

**L'ostéolyse périostéocytaire** est une activité cellulaire circonscrite aux ostéocytes qui, dans certaines circonstances, se comportent comme des ostéoclastes (BELANGER, 1969 ; LOPEZ, 1973). Ils sont en effet capables de décalcifier puis de détruire la matrice organique de l'os qui borde la logette où ils sont insérés. Ce processus est beaucoup plus discret que l'ostéoclasie, mais on le met très bien en évidence en mesurant le diamètre moyen ou la surface des logettes ostéocytaires qui s'agrandissent de façon significative dans ces circonstances (KACEM & MEUNIER, 2000) (Tableau 3). On admet que l'ostéolyse périostéocytaire permet les ajustages fins de l'homéostasie calcique.

**Tableau 3**

Histogrammes montrant les variations de la surface (en  $\mu\text{m}^2$ ) des lacunes ostéocytaires sur les vertèbres de saumons sauvages en fonction du sexe et du stade de migration. Un phénomène d'ostéolyse périostéocytaire très net apparaît chez les deux sexes pendant la migration. (S.M. = surface moyenne des lacunes ostéocytaires) ; (d'après KACEM et MEUNIER, 2000)

*Histograms showing the variations of the surface (in  $\mu\text{m}^2$ ) of the vertebrae of wild salmon in relation to sex and migration stage. The periosteocytic osteolysis activity is obvious in male, as in female, during the ascent of the fish (S.M. = mean surface of the osteocytic lacunae). After KACEM and MEUNIER (2000).*





### Squelette des poissons Téléostéens

**L'halastasié** (ou déminéralisation diffuse) est un processus qui n'affecte que le composant minéral. L'halastasié provoque une déminéralisation diffuse de la substance osseuse sans destruction de la matrice organique. La mise en évidence de l'halastasié nécessite de mesurer le degré de minéralisation de l'os par microradiographie quantitative, une technique délicate mais de grande précision, à l'échelle histologique (BOIVIN & BAUD, 1984 ; MEUNIER, 1984 ; KACEM & MEUNIER, 2003).

Ces différents modes de destruction partielle ou totale de l'os sont sous contrôle de divers facteurs physiologiques, parmi lesquels, certaines hormones semblent jouer un rôle très important. Malheureusement, le nombre d'études consacrées à ces phénomènes reste à ce jour peu nombreux et limité à quelques rares taxons appartenant aux Anguillidae (*Anguilla*), aux Salmonidae (*Salmo salar*) et aux Cichlidae (*Tilapia*) (LOPEZ, 1973 ; WEISS & WATABE, 1979 ; YAMADA & WATABE, 1979 ; TAKAGI & YAMADA, 1993 ; PERSSON *et al.*, 1998 ; KACEM *et al.*, 2000 ; KACEM *et al.*, 2004 ; SBAIHI *et al.*, 2007).

### 3. Rythmes de croissance du squelette osseux

La structure histologique du squelette des Téléostéens, et plus largement des Ostéichthyens, présente, globalement, très peu de changements au cours des temps géologiques (MEUNIER, 1987). Les éléments constitutifs du squelette, les « briques » élémentaires, sont aujourd'hui les mêmes qu'à l'Ordovicien<sup>4</sup>. Par contre, à un moment donné, qu'il s'agisse d'une époque géologique passée ou des temps actuels, on constate un grand polymorphisme structural des tissus squelettiques, en grande partie indépendant de la place systématique des espèces. Ce polymorphisme peut s'interpréter comme un ensemble de réponses variées du squelette à divers problèmes fonctionnels et/ou diverses situations biologiques.

Ainsi, le squelette est plus ou moins directement soumis à l'environnement par l'intermédiaire des processus métaboliques et physiologiques. Une étude critique de la structure histologique du squelette permet de décrypter tout un ensemble de messages biologiques dont l'intérêt peut être très important, tant dans l'étude des espèces actuelles que des fossiles : l'intensité du métabolisme, les contraintes mécaniques, la vitesse de croissance, les variations saisonnières sont autant de phénomènes qui rejaillissent sur la structure du tissu osseux. Il est possible de considérer un élément squelettique minéralisé (élément osseux, par exemple) comme une véritable « boîte noire » dont une analyse critique permettra de décrypter un certain nombre de « messages » biologiques et écologiques (MEUNIER, 1988 ; RICQLES *et al.*, 1991 ; CASTANET *et al.*, 1993).

Rappelons tout d'abord quelques faits essentiels à prendre en compte dans le décryptage des structures constituant un tissu osseux et leur interprétation histo-physiologique :

a) une ostéogenèse rapide se traduit par une organisation « anarchique » du réseau collagénique (os à fibres enchevêtrées = os « fibreux ») et/ou par un grand degré de vascularisation ;

4. Les premières traces fossiles incontestables de squelette osseux sont d'âge ordovicien.

**Bulletin de la Société zoologique de France 133 (1-3)**

b) une ostéogenèse lente se traduit par une organisation régulière des fibres de collagène en strates où leurs directions changent : os lamellaire. Des états intermédiaires entre ces deux cas donnent naissance à des tissus osseux pseudo-lamellaires (= à fibres parallèles) ;  
 c) un arrêt de l'ostéogenèse (saisonnier ou physiologique ; normal ou accidentel) se traduit par une ligne cimentante dite d'arrêt de croissance saisonnière (= L.A.C.) ou de réversion (= de résorption) s'il y a remaniement osseux ;  
 d) un remaniement osseux important caractérise un métabolisme élevé, avec recyclage des éléments constitutifs de l'os (minéraux et/ou organiques) ;  
 e) des alternances structurales régulières sont signalétiques de processus cycliques. Si ces processus cycliques sont synchronisés avec des phénomènes saisonniers et si les structures osseuses sont pérennes et à dépôt continu, une application écologique intéressante apparaît alors, l'estimation de l'âge individuel de l'animal : la squelettochronologie (ou encore sclérochronologie), selon un principe similaire à celui de la dendrochronologie pour les arbres (CASTANET *et al.*, 1992, 1993).

Chez de nombreux organismes animaux, on a décrit un cycle interne de la croissance ; tout se passe comme si, après une phase de croissance active, ils avaient besoin d'une période de repos. Dans les régions tempérées, ces phases de repos physiologique obligatoire sont synchrones avec la mauvaise saison hivernale. Dans ces régions, soumises à un hiver rigoureux, les téléostéens, animaux poikilothermes, ralentissent leur métabolisme et donc leur croissance et, même, l'arrêtent à la mauvaise saison. Ceci se traduit, au niveau du tissu osseux par la synthèse d'os lamellaire, 1 ou 2 lamelles, et/ou d'une ligne d'arrêt de croissance ou L.A.C. (Fig. 7). Dans les pays tropicaux ou subtropicaux, les phénomènes saisonniers synchronisateurs sont différents et avec, parfois, une amplitude modérée ; ils déterminent malgré tout un véritable « hiver physiologique » ayant des conséquences analogues sur les tissus osseux :

- a) saisons sèches et humides par l'intermédiaire soit des températures soit de l'humidité : forêt tropicale humide (LECOMTE *et al.*, 1986, 1989 ; MEUNIER *et al.*, 1997) ;
- b) saisons « chaudes » et « froides » avec une amplitude de quelques degrés seulement : exemple du lagon néocalédonien avec une amplitude de température maximum de 4°C (MEUNIER *et al.*, 1979).

L'étude fine des caractéristiques histologiques du squelette osseux permet donc d'établir des hypothèses variées sur la biologie des animaux. Lorsque les tissus osseux ne sont pas soumis à des phénomènes d'érosion-reconstruction trop importants, la présence dans l'os primaire de marques de croissance squelettiques répétitives autorisent l'observateur à faire des estimations d'âge individuel pour les animaux étudiés. Chez les Téléostéens, cette particularité est abondamment utilisée par les méthodes squelettochronologiques dans des études de dynamique de populations et, également, pour reconstituer les performances de la croissance en milieu naturel lorsque scalimétrie (étude externe des écailles) ou otolithométrie (microstries des otolithes) sont défaillantes ou non praticables (CASTANET *et al.*, 1993 ; PANFILI *et al.*, 2001).

On remarque, chez les animaux âgés, une réduction progressive de la croissance osseuse au cours du temps avec un ralentissement assez net à une période donnée. Ce ralentissement net montre que la première maturation génitale a eu lieu ; l'animal est donc un adulte (CASTANET *et al.*, 1993). À côté de la longévité, la squelettochronologie peut donc aussi indiquer l'âge de la reproduction, c'est à dire l'âge moyen de l'accession à l'état adulte.

## Squelette des poissons Téléostéens

### 4. Malformations osseuses

Le squelette, comme les autres secteurs de l'organisme, n'échappe pas à divers phénomènes pathologiques (DAWSON, 1964). Les pathologies osseuses sont plus spectaculaires dans la mesure où le squelette constitue la charpente de l'animal. Elles ont été décrites surtout chez les espèces d'élevage, mais elles sont également bien connues dans la nature (DAWSON, 1964). Elles affectent les différents territoires du squelette, mais les plus spectaculaires sont, sans aucun doute, celles du rachis : lordose, scoliose (DABROWSKI *et al.*, 1990 ; LOVELL, 1991 ; MADSEN & DALSGAARD, 1999) et posent de sérieux problèmes aux zootechniciens, notamment dans le cas du filetage. Ces pathologies résultent soit d'anomalies du développement et affectent alors la morphologie générale (tératologie) et/ou la croissance, soit de facteurs écophysiologiques variés : carences alimentaires (FLEMING *et al.*, 1964 ; COWEY *et al.*, 1977 ; RAO & RAGHURAMULU, 1995), perturbations hormonales, infections microbiennes (flavobactérioses) (KVELLESTAD *et al.*, 2000), qualité des eaux (température, pH) (FLIK *et al.*, 1986 ; PARKER & MCKEOWN, 1987), pollution (ANTUNES & LOPES DA CUNHA, 2002 ; DULCIC, 2003)... De récentes études histo-physiologiques quantitatives ont apporté de nouvelles informations dans le domaine de la texture osseuse qui apparaît très nettement sous influence de paramètres épigénétiques, tout au moins pour l'axe vertébral des Salmonidae (KACEM *et al.*, 2004 ; DESCHAMPS *et al.*, 2008). Ces résultats montrent que dans le domaine du développement aquacole qui favorise la sélection de souches à forte croissance, il y a lieu de bien tenir compte des contraintes mécaniques qui s'exercent sur le squelette axial (DESCHAMPS *et al.*, 2008 et travaux en cours).

### 5. Les hyperostoses

D'un point de vue morphologique, une hyperostose se manifeste par un gonflement des os par rapport à leur volume normal. Ce phénomène est bien connu chez les Carangidae et les Sciaenidae (SMITH-VANIZ *et al.*, 1995). Chez ces animaux, le gonflement osseux se développe soit sur des os plats qui deviennent alors épais ou sur des filiformes qui deviennent globuleux (Fig. 12). Chez d'autres, comme chez le Triglidae *Prionotus stephanophrys* ou le Thuninae *Euthynnus lineatus* (MEUNIER *et al.*, 1999 ; BEAREZ & MEUNIER, 2005), ce sont aussi des corps vertébraux qui présentent des dilatations osseuses de type hyperostotique. Dans d'autres cas, ce sont des os du neurocrâne (frontaux, pariétaux, crête supraoccipitale...) qui peuvent s'hyperostoser (DESSE *et al.*, 1981 ; MEUNIER & DESSE, 1994). Au niveau histologique, l'hyperostose est le résultat d'une stimulation de l'ostéogenèse périostique qui contribue à l'épaississement de la pièce osseuse (Fig. 13). En principe, cet os primaire est ensuite remanié et remplacé par un os spongieux à cavités vasculaires plus ou moins grandes (Fig. 14). Les facteurs à l'origine de ce phénomène ne sont pas très bien connus et ils pourraient être en fait très variés. Effectivement, la réaction ostéogénétique hyperostotique semble être une réponse homogène à des contraintes différentes : facteurs génétiques, vieillissement osseux, maintien de l'équilibre hydrodynamique, réponse pathologique, réponse écotoxicologique... Il est important de constater que, si chez certaines espèces, le phénomène de l'hyperostose est récurrent comme chez le Chinchard *Trachurus trachurus* (DESSE *et al.*, 1981 ; LAROCHE *et al.*, 1982), chez d'autres comme les Gadidae, il est accidentel.

**Bulletin de la Société zoologique de France 133 (1-3)**

Par ailleurs, il se développe surtout chez des espèces à os acellulaire, mais il est connu aussi chez des espèces à os cellulaire. Il ne semble pas affecter, à notre connaissance, les espèces d'eau douce qu'elles soient à os cellulaire ou à os acellulaire. Les circonstances épidémiologiques entourant le processus de l'hyperostose restent donc du domaine des hypothèses.

**Conclusions**

Les tissus osseux des Téléostéens ne sont pas le théâtre d'innovations structurales progressives au cours des temps géologiques. Il y a réarrangement des constituants présents dès l'origine selon de multiples directions adaptatives. Les tissus osseux des téléostéens sont bien des tissus vivants qui assurent diverses fonctions et qui entretiennent des relations étroites avec les autres secteurs de l'organisme. Les connaissances acquises chez les formes considérées comme proches des téléostéens de base, essentiellement sur les Ostariophysaires, les Salmonidae et les Anguillidae, nécessitent de nouveaux développements expérimentaux pour bien comprendre les divers aspects de la biologie de l'os, notamment au sujet des divers facteurs, comme les contrôles hormonaux, mis en jeu dans tel ou tel phénomène physiologique. Toutes ces espèces sont des poissons à os cellulaire, deux d'entre elles étant de grands migrateurs : le Saumon et l'Anguille. Il faut aussi développer des efforts variés de recherche sur des modèles à os acellulaire. Parmi ceux-ci, les espèces telles que le Bar, la Daurade ou, encore, le Turbot, dont l'on maîtrise l'élevage, sont des modèles aquacoles potentiels ; la première d'entre elles est probablement, à l'heure actuelle, la meilleure candidate pour des travaux expérimentaux, sans totalement écarter les Tilapias autres espèces aquacoles qui ont déjà fait l'objet d'études remarquées sur la biologie de leur squelette constitué, lui aussi, d'os acellulaire.

1. UMR CNRS 5178, Département Milieux et Peuplements Aquatiques,  
CP 26, Muséum national d'Histoire naturelle, 75231 Paris Cedex 05, France  
(meunier@mnhn.fr).

2. UMR-CNRS 7138, Université P.M. Curie, 2 place Jussieu, 75251 Paris Cedex 05,  
France. (mh\_deschamps@hotmail.com).

3. UMR-CNRS 7179, Mécanismes adaptatifs – Squelette des vertébrés,  
Université P.M. Curie, 2 place Jussieu, 75251 Paris Cedex 05, France.

4. Département de Biotechnologie Marine et Aquaculture,  
Institut Supérieur de Biotechnologie, 5000 Monastir, Tunisie (adnenkacem@yahoo.fr).

## Squelette des poissons Téléostéens

### RÉFÉRENCES

- AMPRINO, R. & GODINA, G. (1956).- Osservazioni sul rinnovamento strutturale dell'osso in Pesci Teleostei. *Publ. Staz. Zool. Napoli*, **28**, 62-71.
- ANTUNES, M. & LOPES DA CUNHA P. (2002).- Skeletal anomalies in *Gobius niger* (Gobiidae) from Sado estuary, Portugal. *Cybium*, **26**, 179-184.
- BÉAREZ, P. & MEUNIER, F.J. (2005).- Description morphologique et histologique de l'hyperostose vertébrale chez la thonine noire, *Euthynnus lineatus* (Teleostei, Perciformes, Scombridae). *Cah. Biol. Mar.*, **46**, 21-28.
- BELANGER, L.F. (1969).- Osteocytic osteolysis. *Calc. Tiss. Res.*, **4**, 1-12.
- BENJAMIN, M. (1989).- Hyaline-cell cartilage (chondroid) in the heads of teleosts. *Anat. Embryol.*, **179**, 285-303.
- BERESFORD, W.A. (1981).- *Chondroid bone, secondary cartilage and metaplasia*. Urban and Schwarzenberg, Baltimore, 454 p.
- BLANC, M. (1953).- Contribution à l'étude de l'ostéogénèse chez les poissons Téléostéens. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*, **7**, 1-145.
- BOIVIN, G. & BAUD, C.A. (1984).- Microradiographic methods for calcified tissues. In *Methods of calcified tissue preparation*, Dickson G. R., ed, 391-412, Elsevier, Amsterdam.
- BOUJARD, T. & MEUNIER, F.J. (1991).- Croissance de l'épine pectorale, histologie osseuse et dimorphisme sexuel chez l'atipa, *Hoplosternum littorale* Hancox, 1828 (Callichthyidae, Siluriforme). *Cybium*, **15**, 55-68.
- CASTANET, J. (1979).- Données comparatives sur la minéralisation des marques de croissance squelettique chez les Vertébrés. Étude par microradiographie quantitative. *C. R. Acad. Sci., D*, **289**, 405-408.
- CASTANET, J. (1981).- Nouvelles données sur les lignes cimentantes de l'os. *Arch. Biol.*, **92**, 1-24.
- CASTANET, J., FRANCILLON-VIEILLOT, H. & MEUNIER, F.J. (1992).- La squeletteochronologie à partir des tissus osseux et dentaires des Vertébrés. In: « *Tissus durs et Age individuel des Vertébrés* ». (Baglinière J.L., Castanet J., Conand F. et Meunier F.J. eds) pp. 257-280. Colloques et Séminaires, ORSTOM-INRA.
- CASTANET, J., FRANCILLON-VIEILLOT, H., MEUNIER, F.J. & RICQLES, A. (de) (1993).- Use of bone growth in aging individuals. In: « *Bone* », B.K. Hall Ed., **7**, 245-283, CRC Press.
- COWEY, C.B., KNOX, D., ADRON, J.W. & GEORGE, S. (1977).- The production of renal calcinosis by magnesium deficiency in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Br. J. Nutr.*, **38**, 127-135.
- DABROWSKI, K., EL-FIKY, N., KÖCK, G., FRIGG, M. & WIESER, W. (1990).- Requirement and utilization of ascorbic sulfate in juvenile rainbow trout. *Aquaculture*, **91**, 317-337.
- DAWSON, C.E. (1964).- A bibliography of anomalies of fishes. *Gulf Res. Rep.*, **1**, 308-399.
- 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* (2008).
- DESSE, G., MEUNIER, F.J., PERON, M. & LAROCHE J. (1981).- Hyperostose vertébrale chez l'animal. *Rhumatologie*, **33**, 105-119.
- DULCIC, J.- Incidence of spinal deformities in natural populations of grass goby, *Zosterisessor ophiocephalus* from the Karin Sea, Eastern Middle Adriatic. *Cybium*, **28**, 7-11.
- FLEMING, W.R., STANLEY, J.G. & MEIER, A.H. (1964).- Seasonal effects of external calcium, estradiol, and ACTH on the serum calcium and sodium levels of *Fundulus kansae*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **4**, 61-67.
- FLIK, G., FENWICK, J.C., KOLAR, Z., MAYER-GOSTAN, N. & WENDELAAR BONGA, S.E. (1986).- Effect of low ambient calcium levels on whole-body Ca<sup>2+</sup> flux rates and internal calcium pools in the freshwater cichlid teleost, *Oreochromis mossambicus*. *J. Exp. Biol.*, **120**, 249-264.

**Bulletin de la Société zoologique de France 133 (1-3)**

- FRANCILLON-VIEILLOT, H., BUFFRENIL, V. (de), CASTANET, J., GERAUDIE, J., MEUNIER, F.J., SIRE, J.Y., ZYLBERBERG, L. & RICQLES, A. (de) (1990).- Microstructure and mineralization of Vertebrate skeletal tissues. In: *Skeletal biomineralization: patterns, processes and evolutionary trends*. Ed. J.G. CARTER, Vol. 1, 471-530, Van Nostrand Reinhold, New-York.
- GIRAUD-GUILLES, M.M. (1988).- Twisted plywood architecture of collagen fibrils in Human compact bone osteons. *Calc. Tissue Intern.* **42**, 167-180.
- HAINES, R.W. (1935).- Epiphyseal growth in the branchial skeleton of fishes. *Quart. J. Micr. Sci.*, **77**, 79-97.
- HAINES, R.W. (1937).- Posterior end of Meckel's cartilage and related ossifications in bony fishes. *Quart. J. Micr. Sci.*, **80**, 1-38.
- HAINES, R.W. & MOHUIDDIN, A. (1968).- Metaplastic bone. *J. Anat.*, **103**, 527-538.
- HALSTEAD, L.B. (1963).- Aspidin: the precursor of bone. *Nature*, **199**, 46-48.
- HALSTEAD, L.B. (1969).- Calcified tissues in the earliest vertebrates. *Calc. Tis. Res.*, **3**, 107-124.
- HALSTEAD, L.B. (1973).- The heterostracan fishes. *Biol. Rev.*, **48**, 279-332.
- HUGHES, D.R., BASSETT, J.R. & MOFFAT, L.A. (1994).- Histological identification of ostéocytes in the allegretto acellular bone of the sea breams *Acanthopagrus australis*, *Pagrus auratus* and *Rhabdosargus sarda* (Sparidae, Perciformes, Teleostei). *Anat. Embryol.*, **190**, 163-179.
- HUYSSSEUNE, A. (1986).- Late skeletal development at the articulation between upper pharyngeal jaws and neurocranial base in the fish, *Astatotilapia elegans*, with the participation of a chondroid form of bone. *Amer. J. Anat.*, **177**, 119-137.
- HUYSSSEUNE, A. & SIRE, J.Y. (1990).- Ultrastructural observations on chondroid bone in the teleost fish *Hemichromis bimaculatus*. *Tissue and Cell*, **22**, 371-383.
- HUYSSSEUNE, A. & VERRAES, W. (1986).- Chondroid bone on the upper pharyngeal jaws and neurocranial base in the adult fish *Astatotilapia elegans*. *Amer. J. Anat.*, **177**, 527-535.
- KACEM, A., GUSTAFSSON, S. ET MEUNIER, F.J. (2000).- Demineralization of the vertebral skeleton in Atlantic salmon *Salmo salar* L., during spawning migration. *Comp. Biochem. Physiol.*, **125**, 479-484.
- KACEM, A. & MEUNIER, F.J. (2000).- Mise en évidence de l'ostéolyse périostéocytaire vertébrale chez le saumon atlantique *Salmo salar* L. (Salmonidae, Teleostei), au cours de sa migration anadrome. In 1<sup>ères</sup> rencontres d'Ichtyologie en France, Soc. Fra. Ichtyol., *Cybium*, **24** (3 suppl.), 105-112.
- KACEM, A. & MEUNIER, F.J. (2003).- Halastatic demineralization in the vertebrae of the Atlantic salmon, *Salmo salar* L. (Teleostei, salmonidae), during its anadromous migration. *J. Fish Biol.*, **3**, 1122-1130.
- KACEM, A. MEUNIER, F.J. & BAGLINIERE, J.L. (1998).- Quantitative study of morphological and histological changes in the skeleton of *Salmo salar* L. (Teleostei: Salmonidae) during its anadromous migration. Preliminary results. *J. Fish Biol.*, **53**, 1096-1109.
- 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. In 2<sup>èmes</sup> rencontres d'Ichtyologie en France, Soc. Fra. Ichtyol., *Cybium*, **28** (1 suppl.), 15-23.
- KEMP, N.E. & WESTRIN, S.K. (1979).- Ultrastructure of calcified cartilage in the endoskeletal tesserae of sharks. *J. Morph.*, **160**, 75-102.
- KÖLLIKER, A. (1859).- On the different types in the microscopic structure of the skeleton of the osseous fish. *Proc. R. Soc. Lond.*, **9**, 656-688.
- KVELLESTAD, A., HØIE, S. THORUD, K., TØRUD, B. & LYNGØY, A. (2000).- Platyspondily and shortness of vertebral column in farmed Atlantic salmon *Salmo salar* in Norway - description and interpretation of pathologic changes. *Dis. Aquat. Org.*, **39**, 97-108.
- LECOMTE, F., MEUNIER, F.J. & ROJAS-BELTRAN, R. (1986).- Données préliminaires sur la croissance de deux Téléostéens de Guyane, *Arius proops* (Ariidae, Siluriformes) et *Leporinus friderici* (Anostomidae, Characoidei). *Cybium*, **10**, 121-134.

### Squelette des poissons Téléostéens

- LECOMTE, F., MEUNIER, F.J. & ROJAS-BELTRAN, R. (1989).- Some data on the growth of *Arius proops* (Ariidae, Siluriforme) in the estuaries of French Guyana. *Aquat. Liv. Res.*, **2**, 63-68.
- LOPEZ, E. (1973).- Étude morphologique et physiologique de l'os cellulaire des poissons téléostéens. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*, **80**, 1- 90.
- LOVELL, R.T. (1991).- Nutrition and aquaculture species. *J. Anim. Sci.*, **69**, 4193-4200
- MADSEN, L. & DALSGAARD, I. (1999).- Vertebral column deformities in farmed rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture*, **171**, 41-48.
- MEUNIER, F.J. (1979).- Étude histologique et microradiographique du cartilage hémal de la vertèbre de la carpe, *Cyprinus carpio* L. (Pisces, Teleostei, Cyprinidae). *Acta Zool. (Stockh.)*, **60**, 19-31.
- MEUNIER, F.J. (1983).- *Les tissus osseux des Ostéichthyens : structure, génèse, croissance et évolution*. Archives et documents, Micro-édition, Inst. Ethnol. Mus. Nat. Hist. Nat., SN-82-600-328, 200 p.
- MEUNIER, F.J., (1984).- Étude de la minéralisation de l'os chez les Téléostéens à l'aide de la micro-radiographie quantitative. Résultats préliminaires. *Cybium*, **8** (3), 43-49.
- MEUNIER, F.J. (1987).- Os cellulaire, os acellulaire et tissus dérivés chez les Osteichthyens : les phénomènes de l'acellularisation et de la perte de minéralisation. *Ann. Biol.*, **26**, 201-233.
- MEUNIER, F.J. (1987-88).- Nouvelles données sur l'organisation spatiale des fibres de collagène de la plaque basale des écailles des Téléostéens. *Ann. Sci. Nat., Zool.*, 13<sup>ème</sup> sér., **9**, 113-121.
- MEUNIER, F.J. (1988).- Détermination de l'âge individuel chez les Ostéichthyens à l'aide de la squelettochronologie : historique et méthodologie. *Acta Oecologica, Oecol.Gener.*, **9**, 299-329.
- MEUNIER, F.J. (1997).- Structure et minéralisation des écailles de quelques Characiformes de Guyane française. *Rev. Hydrobiol. Trop.* (1994) **27** (4), 407-422.
- MEUNIER, F.J., BEAREZ, P. & FRANCILLON-VIEILLOT, H. (1999).- Some morphological and histological aspects of hyperostosis in the Equatorial marine fish *Prionotus stephanophrys* (Teleostei, Triglidae). Proc. 5<sup>th</sup> Indo-Pacific. Fish Conf., Nouméa. 1997 (Séret B. & J.-Y. Sire, eds), Paris, Soc. Fr. Ichtyol., 125-133.
- MEUNIER, F.J. & CASTANET, J. (1982).- Organisation spatiale des fibres de collagène de la plaque basale des écailles des Téléostéens. *Zool. Scripta*, **11**, 141-153.
- MEUNIER F.J. & DESSE J. (1994).- Histological structure of hyperostotic cranial remains of *Pomadasys hasta* (Osteichthyes, Perciformes, Haemulidae) from archeological sites of the Arabian Gulf and the Indian Ocean. In « Fish exploitation in the Past », Proceedings of the 7<sup>th</sup> meeting of the ICAZ Fish Remains Working Group. W. Van Neer (ed), *Ann. Mus. Roy. Afr. Centr., Sci. Zool.*, **274**, 47-53.
- MEUNIER, F.J. & FRANÇOIS, Y. (1992).- Croissance du squelette chez les Téléostéens. I. Squelette, os, tissus squelettiques. *Ann. Biol.*, **31**, 169-184. II. La croissance du squelette. *Ann. Biol.*, **31**, 185-219.
- MEUNIER, F.J. & HUYSSSEUNE, A. (1992).- The concept of bone tissue in Osteichthyes. *Nether. J. Zool.*, **42** (2-3), 445-458.
- MEUNIER, F.J., JOURNIAC, N., LAVOUÉ, S. & RABET, N. (2002).- Caractéristiques histologiques des marques de croissance squelettique chez l'Atipa, *Hoplosternum littorale* (Hancock, 1828) (Teleostei, Siluriformes), dans le marais de Kaw (Guyane française). *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, **364**, 49-69.
- MEUNIER, F.J., ROJAS-BELTRAN, R., BOUJARD, T. & LECOMTE, F. (1997).- Rythmes saisonniers de la croissance chez quelques Téléostéens de Guyane française. *Rev. Hydrobiol. Trop.* (1994) **27** (4), 423-440.
- MOSS, M.L. (1961).- Osteogenesis of acellular teleost fish bone. *Amer. J. Anat.*, **108**, 99-110.
- MOSS, M.L. (1965).- The biology of acellular teleost bone. *Ann. N.Y. Acad.*, **109**, 337-350.
- PANFILI, J., de PONTUAL, H., TROADEC, H. & WRIGHT, P.J. (2002).- *Manuel de sclérochronologie des poissons*. Coédition Ifremer-IRD, Brest, France, 464 p.

**Bulletin de la Société zoologique de France 133 (1-3)**

- PARKER, D.B. & MCKEOWN, B.A. (1987).- Effects of pH and/or calcium-enriched freshwater on plasma levels of vitellogenin and Ca<sup>2+</sup> and on bone calcium content during exogenous vitellogenesis in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Comp. Biochem. Physiol.*, **87A**, 267-273.
- PATTERSON, C. (1977).- Cartilages bones, dermal bones and membrane bones, or the exoskeleton versus the endoskeleton. In « Problems in Vertebrate Evolution », S.M. Andrews, R.S. Miles and A.D. Walker (Eds), Lin. Soc., Symp. 4, Acad. Press, London, New-York, p. 77-121.
- PERSSON, P. (1997). *Calcium regulation during sexual maturation of female salmonid: Estradiol-17 $\beta$  and calcified tissues*. Department of Physiology (Ed.). Göteborg University, Sueda.
- PERSSON, P., SUNDELL, K., BJÖRNSSON, B.TH. & LUNDQVIST, H. (1998).- Calcium metabolism and osmoregulation during sexual maturation of river running Atlantic Salmon. *J. Fish Biol.*, **52** (2), 334-349.
- RAO, D.S. & RAGHURAMULU, N. (1995).- Vitamin D and its related parameters in fresh-water wild fishes. *Comp. Biochem. Physiol.*, **111A**, 191-198.
- RICQLES, A. (de), MEUNIER, F.J., CASTANET, J. & FRANCILLON-VIEILLOT, H. (1991).- Comparative microstructure of bone. In « Bone », B.K. Hall Ed., **3**, 1-78, CRC Press.
- SBABHI, M., KACEM, A., AROUA, S., BALOCHE, S., ROUSSEAU, K., LOPEZ, E, MEUNIER, F.J. & DUFOUR, S. (2007).- Thyroid hormone-induced demineralization of the vertebral skeleton in the Eel. *Gen. Comp. Endocr.*, **151**, 98-107.
- SCHÖNBÖRNER, A.A., MEUNIER, F.J. & CASTANET, J. (1981).- The fine structure of calcified Mandl's corpuscles in teleosts fish scales. *Tissue and Cell*, **13**, 589-597.
- SIRE, J.-Y., HUYSSSEUNE, A. & MEUNIER, F.J., (1990).- Osteoclasts in teleost fish: light- and electron-microscopical observations. *Cell Tissue Res.*, **260**, 85-94.
- SMITH-VANIZ, W.F., KAUFMAN, L.S. & GLOWACKI, J. (1995).- Species-specific patterns of hyperostosis in marine teleost fishes. *Mar. Biol.*, **121**, 573-580.
- STEPHAN, P. (1900).- Recherches histologiques sur la structure du tissu osseux des Poissons. *Bull. Scient. Fr. Belg.*, **33**, 281-429.
- TAKAGI, Y. & YAMADA, J. (1993).- Changes in metabolism of acellular bone in Tilapia, *Oreochromis niloticus*, during deficiency and subsequent repletion of calcium. *Comp. Biochem. Physiol.*, **105A** (3), 459-462.
- WEISS, R.E. & WATABE N. (1979).- Studies on the biology of fish bone. III. Ultrastructure of osteogenesis and resorption in osteocytic (cellular) and anosteocytic (acellular) bones. *Calc. Tiss. Intern.*, **28**, 43-56.
- WITTEN, E. & HALL, B.K. (2003).- Seasonal changes in the lower jaw skeleton in male Atlantic salmon (*Salmo salar* L.): remodelling and regression of the kype after spawning. *J. Anat.*, **203**, 435-450.
- YAMADA J. & WATABE N. (1979). Studies on fish scale formation and resorption. I. Fine structure and calcification of the scales in *Fundulus heteroclitus* (Atheriniformes: Cyprinodontidae). *J. Morph.*, **159**, 49-66.
- ZYLBERBERG, L., GERAUDIE, J., MEUNIER, F.J. & SIRE, J.Y. (1992).- Biomineralization in the integumental skeleton of the living lower Vertebrates. In « Bone », B.K. Hall Ed., **4**, 171-224, CRC Press.
- ZYLBERBERG, L. & MEUNIER, F.J.- New data on the structure and the chondrocyte populations of the hemal cartilage of abdominal vertebrae in the adult carp, *Cyprinus carpio* (Teleostei, Ostariophysii, Cyprinidae) (soumis).