LA MÉCANIQUE DE LA NAGE CHEZ LES POISSONS ⁽¹⁾

par Matthias MATSCHINSKI

Ancien Professeur d'Université.

Dans les trois premières parties de cet article, l'Auteur résume les observations et les expériences faites sur la mécanique de la nage chez les poissons et il expose les principes et les résultats essentiels de la théorie mathématique de CHOULEIKINE sur la nage « pisciforme ». A la fin de la troisième partie, il donne, toujours d'après CHOULEIKINE, un aperçu sur d'autres formes du mouvement des êtres aquatiques. Enfin, dans la quatrième partie, l'Auteur expose ses conclusions personnelles sur la statistique de la formation, du maintien et de la dislocation d'un banc de poissons.

Cette quatrième partie de l'étude du Professeur MATSCHINSKI paraîtra quelque peu ardue à ceux de nos lecteurs qui ne sont pas familiarisés avec la théorie des probabilités et la méthode statistique, mais l'une et l'autre étendent chaque jour davantage le champ de leur application dans le domaine de la biologie et l'on notera avec intérêt les conclusions qu'elles ont permis à l'Auteur de formuler dans le cas particulier de la nage des poissons.

I. — PRÉLIMINAIRES

Comment nagent les poissons ? Ce problème ancien n'est pas aussi simple qu'il le semble à première vue. Une étude approfondie de cette question, faite dans les dernières années par plusieurs savants, a amené à des résultats inattendus et surprenants ; elle a montré que le mécanisme de la nage est beaucoup plus simple qu'on ne le pensait, mais en même temps qu'il est composé de mouvements d'un type très éloigné de ceux qu'on avait imaginés auparavant. Même l'expression « la nageoire », venue de l'usage populaire et enracinée dans la science, s'est montrée basée sur un malentendu : ce n'est pas à l'aide des nageoires, que les poissons nagent. Mais les résultats de cette étude sont en général restés inconnus des spécialistes d'aquiculture et de pêche.

Cet essai a pour but d'exposer les résultats récents. Bien que la question soit liée aux problèmes très compliqués de la mécanique théorique, nous essayerons de les présenter de la façon la plus simple et la plus dépourvue de détails mathématiques que possible. Dans la partie IV

(1) Conférence faite à la Société centrale d'Aquiculture et de Pêche, le 26 février 1953.

seulement, exposant les derniers travaux de l'Auteur, nous reviendrons à la rigueur mathématique.

C'est V. V. CHOULEIKINE qui est le fondateur de la théorie de la nage des poissons. Une dizaine de savants dans toutes les parties du monde ont pris part à ces recherches ; ils seront nommés au fur et à mesure de l'exposé de leurs travaux.

Le problème de la nage et des mouvements des poissons en général, ne doit pas être traité seulement du point de vue mécanique. Personnellement, l'Auteur incline à admettre l'existence d'une âme et d'une volonté libre chez les poissons. Mais nous tous, êtres vivants, Hommes ou poissons, sommes obligés de nous plier et de nous adapter aux exigences des lois physiques et mécaniques. C'est seulement de ce dernier point de vue que notre problème doit être considéré. Les lois mécaniques imposent aux êtres vivants des restrictions au choix de leurs mouvements et la diversité avec laquelle ils répondent à ces exigences et restrictions est étonnante. Après l'exposé détaillé de la mécanique de la nage chez les poissons, nous donnerons un aperçu sommaire de différentes possibilités de nage et de leur application chez d'autres types d'êtres aquatiques.

Dans la mécanique de la nage, on doit distinguer deux modes essentiellement différents : la nage individuelle et la nage par bancs. La partie II donne l'exposé des questions relatives à ce dernier mode. La partie III est consacrée aux questions de nage individuelle et à quelques questions générales. Enfin, la partie IV contient quelques résultats mathématiques de l'Auteur, généralisant la théorie de CHOULEIKINE.

II. — LA MÉCANIQUE DE LA NAGE PAR BANCs

1^o Le mouvement en troupe considéré en général.

Le mouvement en volée chez les oiseaux.

C'est un fait connu depuis longtemps que les Grues « volent en triangle ». Mais ce que l'on sait moins, c'est le fait important qu'elles ne vont dans cet ordre que pendant un vol relativement rapide, par exemple dans leur migration vers le Nord ou le Sud, au printemps ou en automne. Lorsqu'elles ralentissent leur vol, l'ordre se perd, comme l'écrivent CHOULEIKINE et plusieurs autres auteurs.

C'est là une observation d'une importance primordiale : ordre pendant le vol et désordre dans le mouvement ralenti. Mais psychologiquement, l'ordre est nécessaire dans les deux cas. Le fait qu'il n'existe que dans l'un d'eux, nous incite à en chercher la cause mécanique. Pour déterminer cette cause, on a pris en considération les observations faites sur des sphères placées dans des courants d'air ou d'eau. On a disposé une série de sphères en ligne droite sous différents angles avec la direction du courant. Le fait qu'on a remplacé le mouvement d'une rangée de corps (ceux des Grues) dans l'air immobile par le mouvement de l'air entre des corps immobiles, ne change rien, d'après le principe de relativité, aux résultats ; en outre, rien n'empêcherait de mouvoir les sphères, l'expé-

rience serait seulement plus coûteuse. Cette expérience a démontré que si la rangée des sphères est inclinée dans la direction du courant et sous un angle d'inclinaison inférieur à $54^{\circ}40'$, on observe des forces qui repoussent les sphères les unes des autres (fig. 1a). Au contraire, dans le cas d'une rangée formant avec la direction du courant un angle dépassant $54^{\circ}40'$, on observe des forces d'attraction entre les sphères (fig. 1b). Ce n'est que dans le cas de l'angle critique ($=54^{\circ}40'$) qu'on n'observe pas de forces entre les sphères (fig. 1c).

Il découle de tout cela que si les Grues volent en rangées inclinées sous l'angle critique à la direction du mouvement, c'est pour la simple raison que cet ordre de vol est le seul commode pour les oiseaux. C'est la seule disposition qui ne crée pas de forces empêchant la conservation de l'ordre, dérangeant le vol et obligeant les oiseaux eux-mêmes à faire des efforts musculaires supplémentaires. Les oiseaux tentent de s'accommoder à toutes ces forces perturbatrices et trouvent, les jeunes après

FIG. 1. — Volées de grands oiseaux.

L'angle formé par la volée et l'axe du mouvement est :

- a. Plus petit que l'angle critique (55°) : les oiseaux se repoussent ;
- b. Plus grand que l'angle critique : les oiseaux s'attirent ;
- c. Egal à l'angle critique : les oiseaux ne se repoussent ni ne s'attirent ; c'est pour eux la position de vol la plus commode.

quelques simples essais, les vieux par habitude, la position relative la plus commode. Cette position se montre déterminée par l'angle critique dont nous venons de parler. Les faits hydrodynamiques qui sont à la base de cette explication, coïncident parfaitement avec les faits zoologiques : le « coin » formé par la volée des grues est égal à 110° (fig. 1c). Cet angle n'est pas tout à fait égal au double de l'angle critique, mais la différence de quelques minutes se trouve hors de la précision possible de mesures en vol libre.

On sait que les grands oiseaux dans leurs migrations annuelles volent souvent aussi en chaînes. Une telle chaîne peut être considérée comme la moitié d'un coin ; et en fait l'angle formé par les oiseaux en chaîne avec la direction du vol, est très proche de l'angle critique indiqué ci-dessus. L'explication est naturellement la même, nous ne la répétons pas.

On observe en général que ce sont seulement les oiseaux de grande dimension qui volent dans l'ordre indiqué ; les petits ne forment jamais une volée ordonnée. Ce n'est pas étonnant ; les forces hydrodynamiques

qui, comme nous l'avons vu, provoquent ce phénomène biologique dépendent, en effet, et pour une forte part de la grandeur des corps qui entrent en jeu ; ces forces sont, notamment, proportionnelles à la sixième puissance des dimensions. On voit, par exemple, qu'un oiseau deux fois plus grand — pour fixer les idées, deux fois plus long — est soumis à des forces soixante-quatre fois plus grandes. Cela explique clairement la différence dans la conduite des oiseaux de petite et de grande dimension.

2° Le mouvement en troupe chez les poissons.

Revenons maintenant aux animaux aquatiques. L'eau est approximativement 800 fois plus dense que l'air. Les forces hydrodynamiques augmentent dans la même proportion. L'influence de ces forces est l'exception pour les habitants de l'air ; seuls les grands oiseaux les

FIG. 2. — Analogie magnétique des forces hydrodynamiques agissant sur deux poissons en mouvement :

- a. Forces d'attraction ;
- b. Équilibre ;
- c. Forces de répulsion.

ressentent et seulement au cours d'un vol rapide ; cette influence est la règle pour les animaux aquatiques, comparables par leur grandeur aux oiseaux et spécialement pour les poissons. Seules les très petites formes (alevins, petits crustacés, infusoires, etc.) échappent à l'influence de ces forces.

L'importance de cette espèce de forces hydrodynamiques est bien vulgarisée par l'exemple scolaire de deux bateaux s'attirant l'un l'autre et se heurtant souvent s'ils passent à proximité ; le mouvement parallèle (ou antiparallèle) de ces deux bateaux crée des forces très importantes, perpendiculaires au mouvement. Telle est l'importance de ces forces qu'elles sont dangereuses même pour les bateaux très stables et provoquent parfois des accidents graves.

Le champ des forces hydrodynamiques créé par le mouvement des poissons est analogue par sa forme à un champ magnétique. Il peut être calculé à l'aide de formules très simples. Nous ne les citerons pas ici ; nous nous bornerons à les représenter par des figures.

Les figures 2a, 2b et 2c permettent d'expliquer comment deux corps

peuvent soit être attirés l'un vers l'autre, soit se repousser. Les poissons en mouvement ne sont évidemment pas des aimants ; les forces qui se produisent ne sont que des forces hydrodynamiques. Cependant, l'action de ces dernières se trouve en analogie très proche, comme nous l'avons déjà dit, avec l'action entre deux aimants.

Sachant que les pôles de même signe se repoussent, tandis que ceux de signes contraires s'attirent, on comprend facilement que, dans le cas de la figure 2a, les poissons se trouvent sous l'influence des forces d'attraction ; la figure 2c correspond au cas où l'on observe les forces de répulsion ; enfin, la figure 2b représente le cas d'une position neutre, position de deux poissons ne s'attirant ni se repoussant ; ce cas correspond à l'angle critique que nous avons déjà déterminé plus haut. Nous n'entrerons pas dans le détail de la description de ce phénomène. Ce n'est pas le phénomène qui nous intéresse ici, mais ses applications à la biologie.

Les formes du mouvement que provoque ce phénomène chez les poissons sont beaucoup plus variées que les simples mouvements « en coin » et « en chaîne » décrits plus haut pour les oiseaux. En ce que concerne les poissons de grande dimension, ils nagent dans l'ordre déterminé par l'existence de cet angle critique de $54^{\circ}40'$, dont la formation et l'origine hydrodynamique ont été expliquées déjà. Ces forces sont, dans le cas de grands poissons, tellement élevées qu'il ne reste littéralement pas d'autre possibilité pour ces derniers que de s'assujettir à elles et de prendre la seule disposition possible, celle où les forces s'annulent pour chaque couple de poissons considéré isolément. Les grands poissons ne peuvent pas, à cause de leur nombre restreint dans leur troupeau, se masser de telle façon que ces forces s'annulent, ce qui n'est pas le cas des petits poissons dans leur banc.

Ce ne sont pas seulement les poissons, mais aussi les autres êtres aquatiques de grande dimension qui sont soumis à la même loi. Parmi les animaux aquatiques, poissons inclus, dont le déplacement en troupeaux est déterminé par l'existence de l'angle critique, on peut citer les Dauphins, Chiens de mer, Thons, etc.

Le cas des poissons aux dimensions moyennes est beaucoup plus compliqué. Ces poissons peuvent se masser en telle quantité que, à l'intérieur du banc, les forces d'attraction et de répulsion agissant sur un individu quelconque et provenant de tous les autres sont complètement compensées (fig. 3a). C'est pourquoi, dans l'intérieur d'un banc, les poissons nagent en désordre complet ; le fait est bien confirmé par les observations. Mais, à la lisière du banc, les forces mentionnées n'agissent pas de tous côtés ; elles sont essentiellement asymétriques et ne peuvent pas s'annuler (fig. 3b) : le poisson serait attiré vers le banc s'il essayait de s'éloigner. Pour simplifier les choses, on peut s'imaginer ce cas comme l'attraction exercée sur un poisson moyen (qui s'éloigne du banc) par un poisson aux dimensions énormes représentant conventionnellement le banc entier. Il est facile de comprendre que, à proximité d'un tel grand poisson, ce ne seront que les forces d'attraction qui agiront sur le poisson aux dimensions réelles. Le cas d'un petit poisson à proximité d'un grand (fig. 3c) est équivalent notamment à la figure 2a, c'est-à-

dire à la disposition qui correspond à l'existence de l'attraction. De fait, l'angle α (fig. 1a et 1b) ne peut être faible que si le petit poisson s'éloigne du grand d'une distance supérieure à deux, trois fois les dimensions des grands poissons ou davantage. Mais naturellement, avant que notre poisson puisse s'éloigner tellement du banc, il sera soumis à de telles forces d'attraction (nous les calculerons quelques lignes plus loin), qu'il lui sera complètement impossible de quitter le banc, sauf le cas, peut-être, où le mouvement du banc serait déjà ralenti et où le banc lui-même se trouverait en voie de dislocation.

Ces résultats sont les conséquences logiques du principe hydrodynamique exposé plus haut ; ils sont aussi, si nous nous bornons à considérer

FIG. 3. — Forces agissant sur un poisson à l'intérieur ou à proximité d'un banc.

- a. Au milieu du banc : les forces s'équilibrent ;
- b. En bordure d'un banc : le poisson est légèrement attiré vers l'intérieur du banc ;
- c. En dehors du banc : le poisson est fortement attiré.

les poissons d'un seul genre (voir la remarque à la fin du paragraphe), indiscutablement les mêmes que ceux donnés par l'observation dans la nature. Mais un point important de cette théorie, la détermination immédiate des forces agissant sur les poissons, est difficilement réalisable par l'expérience avec des sujets en liberté. Les résultats de la théorie coïncident avec les faits de la nature ; le principe de base est bien, lui aussi, fondé sur les expériences hydrodynamiques ; mais il est toujours intéressant de prouver les détails liant le principe et les conclusions, les forces, en l'occurrence. Étant donné la difficulté de faire dans les conditions naturelles les expériences correspondantes, STASS, un des disciples de V. V. CHOULEIKINE, a réalisé les mesures sur des modèles de poissons. Les poissons artificiels de STASS avaient 15 centimètres de longueur et 5 centimètres de largeur maxima. Avec ces poissons artificiels on a composé

des modèles de bancs (représentés sur la fig. 4a). On a mis ces modèles dans une bassine et on a remplacé le mouvement du banc par le courant d'eau (dans un sens inverse, naturellement), d'après les principes de mécanique dont nous avons déjà parlé dans le paragraphe 1. Les positions des poissons du banc artificiel ont été maintenues fixes, tandis que la position du poisson isolé a été laissée libre ; les forces agissant sur ce dernier pouvaient être mesurées, comme on le voit sur la figure 4b, à l'aide d'une sorte de balance. Pour simplifier les mesures, le modèle de banc a été mis *sous* le modèle du poisson isolé (on ne voit pas ce modèle de banc sur la fig. 4b).

Les résultats des mesures de STASS sont schématiquement représentés dans la figure 4c. Les deux courbes de cette figure correspondent à deux séries d'essais ; dans l'une, la vitesse relative du milieu et des poissons

FIG. 4. — Mesure des forces d'attraction.

a. Modèles de bancs ;
b. Schéma de l'appareil de mesure ;
c. Résultats. (En abscisses : distance entre le poisson et le banc, exprimée en centimètres ; en ordonnées : force d'attraction, exprimée en grammes).

a été de 18,5 cm/sec., dans l'autre de 37 cm/sec. Sur l'axe vertical, sont portées les forces d'attraction entre le poisson et le banc, exprimées en grammes ; l'axe horizontal correspond aux distances entre le banc et le poisson, mesurées en cm/sec. On voit que les forces augmentent selon le carré des vitesses ; la dépendance de la distance est plus compliquée ; naturellement, les forces diminuent si la distance augmente. Les vitesses réalisées dans les expériences de Stass sont relativement faibles ; mais utilisant le résultat obtenu d'après lequel les forces augmentent selon les carrés des vitesses, on peut donner des exemples correspondant à des vitesses plus élevées que celles de 37 cm/sec.

Comme on le voit sur la figure 4c, un poisson s'éloignant à la distance de 5 centimètres du banc, s'expose à une force d'attraction approximativement égale à 5 grammes, si la vitesse du mouvement des poissons n'est que de 37 cm/sec. Pour une vitesse cinq fois plus grande, c'est-à-dire de 200 cm/sec. environ, l'attraction sera de $5^2 = 25$ fois plus grande, c'est-à-dire 125 grammes. De telles forces rendent la séparation d'un

poisson de son banc très difficile, pour ne pas dire impossible. Nous reviendrons sur cette question dans la partie IV où nous développerons la théorie statistique de la formation et de la dislocation d'un banc.

L'observation fondamentale sur laquelle la théorie du mouvement en banc est basée — désordre à l'intérieur de la troupe et ligne ordonnée sur les bords — a été faite par MESSIATZEFF. Les expériences ont été réalisées, comme nous l'avons déjà indiqué, par STASS. L'idée qu'une sorte d'attraction agisse entre les poissons en mouvement, est émise par plusieurs chercheurs. Mais la forme définitive de la théorie, qui mérite de devenir classique, a été formulée par CHOULEIKINE, dans son livre « *Essais sur la physique de la mer* » (la dernière édition, 1949, de forme un peu élémentaire; la première édition, datée encore d'avant-guerre, est beaucoup plus complète). Enfin, les développements statistiques (v. IV) sont donnés par l'Auteur de cet exposé.

Jusqu'ici nous avons suivi de très près les idées de CHOULEIKINE. Mais maintenant on doit souligner que cette théorie mécanique, en dépit de son indiscutable valeur et de sa coïncidence frappante avec les données de l'observation, ne peut pas supprimer le fait que la psychologie animale doit dire, elle aussi, son mot dans cette affaire. En fait, les lois de l'attraction hydrodynamique sont applicables à n'importe quel corps se mouvant dans l'eau. C'est dire, que cette attraction existe entre les individus appartenant à différentes espèces de poissons, de même qu'entre les individus appartenant à une seule espèce. Ainsi serait possible, du point de vue de l'hydrodynamique, un banc composé de différentes espèces de poissons. Cependant, on n'observe pas en général de tels bancs et un tel résultat serait un non-sens biologique. C'est pourquoi la théorie mécanique exposée explique bien le maintien d'un banc dans son chemin; elle pourrait expliquer la formation de ce banc si dans les environs ne se trouvaient que des poissons d'une seule espèce. Mais elle n'explique rien si nous nous trouvons en présence de plusieurs espèces. De même, pour un troupeau en marche, les forces hydrodynamiques tenteront toujours d'attirer et d'enchaîner n'importe quel corps et n'importe quels poissons, tandis qu'on ne l'observe jamais.

C'est pourquoi la théorie de CHOULEIKINE doit être complétée par des considérations qui expliquent pourquoi un banc n'est formé, en règle générale, que de poissons d'une seule espèce. La théorie vraiment complète du mouvement par bancs chez les poissons, doit alors contenir deux parties essentiellement différentes: une partie non mécanique qui traite du « triage » des poissons destinés à former le banc et une partie purement mécanique (créée déjà par CHOULEIKINE) qui considère la formation du banc, après ou durant le triage, son maintien en mouvement et, enfin, sa dislocation, quand il ralentit. Nous reviendrons encore ailleurs sur cette question.

Passons maintenant à l'autre partie de notre exposé où nous traitons la question beaucoup plus générale qui est celle de la mécanique de nage d'un poisson considéré isolément. Ici, l'application de la mécanique ne sera pas partielle, comme dans les questions que nous venons d'exposer, mais complète.

La psychologie de l'animal détermine, naturellement, les raisons du mouvement, la direction choisie, etc. Toutefois, les détails du mouvement, les opérations musculaires, — mécanique et géométrique, — que font les poissons pour nager, concernent seulement la mécanique. Mais même dans ces domaines purement mécaniques, les moyens sont tellement conformes au but, comme nous le verrons à la fin de la partie suivante, que plusieurs esprits pourront parler de la téléologie étonnante qui y règne.

III. — LA MÉCANIQUE DE LA NAGE D'UN POISSON CONSIDÉRÉ ISOLÉMENT. — CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES SUR LA MÉCANIQUE DE NAGE.

1^o Forces et vitesses développées par les poissons dans leur mouvement.

Le mécanisme du mouvement qui est à la disposition d'un poisson, est très parfait. Comme nous le verrons plus loin, il correspond à un optimum de rendement mécanique parmi tous les mécanismes imaginables pour nager dans des conditions données. Pour se persuader de la perfection de ce mécanisme, il suffit de citer quelques exemples. Les distances que les poissons peuvent couvrir, sont énormes ; peu d'animaux de la biosphère terrestre peuvent concourir de ce point de vue avec eux ; peut-être seules les migrations des oiseaux leur sont comparables. Les Anguilles, par exemple, dans leur voyage de l'embouchure du Rhin jusqu'à la mer des Sargasses et retour, dépassent par la distance couverte toutes les migrations connues des oiseaux.

Les vitesses que peuvent développer les poissons dans leurs mouvements sont parfois très grandes. Par exemple, on a calculé la vitesse développée par un Espadon qui a fait pénétrer son rostre dans un bateau recouvert d'une plaque métallique. Au Kensington-Muséum de Londres, on conserve une partie de la varangue d'un bateau avec un rostre d'Espadon qui y a pénétré et qui s'y est cassé. Ce calcul, cité par CHOULEIKINE, donne le nombre étonnant de 50 nœuds, c'est-à-dire de 90 km/heure. Cette vitesse égale celle des bateaux et des trains rapides.

Quel mécanisme les poissons appliquent-ils pour atteindre de telles vitesses, pour développer de telles forces, pour couvrir de telles distances ? On a parlé et on pense souvent, même maintenant, aux nageoires. Mais on aperçoit déjà à première vue que ces dernières sont trop molles pour permettre aux poissons de telles réalisations. C'est ainsi que E. RABAUD a pu supprimer les nageoires de poissons d'eau douce, sans que ceux-ci paraissent en souffrir sensiblement dans leur natation (1). Le calcul confirme cette impossibilité. Ce résultat étant négatif, nous le mentionnons sans entrer dans le détail.

(1) E. RABAUD, *Transformisme et adaptation*, ouvrage analysé dans le *Bulletin français de Pisciculture*, n° 131, Octobre-Décembre 1943.

Certains ont soutenu l'idée que le poisson se mettait en mouvement à l'aide de sa queue. Mais la simple comparaison avec un canot à une seule rame montre, sans aucun doute, qu'un tel mouvement est toujours lent, relativement aux autres mécanismes de mouvement.

On doit chercher quelque autre mécanisme du mouvement, mécanisme conforme aux possibilités musculaires et, généralement, anatomiques des poissons. C'est CHOULEIKINE qui a établi une théorie complète de ce mécanisme de nage sur la base de nombreux films cinématographiques (GRAY et d'autres). Il a établi aussi les équations différentielles et donné les calculs bien développés concernant les problèmes très divers liés au mécanisme de la nage. Sans entrer dans le détail mathématique de la théorie de CHOULEIKINE, nous l'exposerons dans ses grandes lignes dans les paragraphes suivants.

L'idée générale est que le poisson décrit une sorte de mouvement ondulatoire plus ou moins compliqué. Ce mouvement prend la forme la plus simple chez les Anguilles; pour cette raison, nous commencerons l'exposé de la nage individuelle par la description des formes qu'elle présente chez ce poisson.

2^o Mouvement ondulatoire en général et mouvement ondulatoire dans la nage d'une Anguille.

Il existe, comme nous l'avons déjà dit, de nombreuses photographies de différents poissons, et parmi eux d'Anguilles, en train de nager. La partie d'un film cinématographique réalisé par le chercheur anglais GRAY et représentant la nage d'une Anguille est donnée dans la figure 5a. On voit facilement que le mouvement de l'Anguille est composé de deux mouvements élémentaires : un déplacement d'ensemble, uniforme vers l'avant du poisson entier et une onde courant le long du corps du poisson. La notion d'un déplacement uniforme vers l'avant ne nécessite pas d'explication; au contraire, le concept d'onde courant le long du corps exige quelques explications en dépit de sa simplicité.

Rappelons par l'exemple élémentaire d'un tube de caoutchouc, quelques notions concernant le mouvement ondulatoire. Frappant notre tube en quelque point, nous le mettons en mouvement, mouvement d'un type très général appelé ondulatoire. Il est caractérisé par l'existence de deux sortes de vitesses : vitesse réelle du déplacement du tube perpendiculairement à son axe et vitesse apparente de déplacement de l'« onde » le long de l'axe. Dans ce dernier mouvement, ce ne sont pas les particules du tube qui se déplacent le long de l'axe, ce sont les états, les situations ou, comme on dit, *les phases*, qui se déplacent. Par l'expression *phase* on peut entendre ici l'éloignement d'une partie du tube de sa position initiale, à un instant donné. En chaque *point donné* du tube, cette distance varie sans cesse durant la vibration. Mais on peut fixer son attention sur une *distance déterminée*, par exemple, sur une distance égale à 1 millimètre. Supposons qu'au moment où nous avons commencé nos observations, ce soit un point A du tube qui soit situé à 1 millimètre exactement de sa position initiale; les autres points ont des déviations

supérieures à 1 millimètre, ou inférieures. A un instant suivant, nous pourrions observer que ce n'est pas le point A mais un autre point B, qui a la phase donnée, déviation égale à 1 millimètre, le point A étant maintenant dévié de plus de 1 millimètre ou de moins. Aucun point matériel ne s'est déplacé du point A au point B, c'est *la phase*, la position, qui s'est déplacée. La distance entre A et B divisée par la durée de temps entre le moment où notre phase était en A et celui où elle est venue en B, est *la vitesse de l'onde*. Enfin, le temps nécessaire en un point donné pour revenir d'une phase à elle-même est *la période*. La notion de *longueur d'onde* est tellement courante que nous la laissons sans explication.

Il y a naturellement une grande différence entre une onde qui court le long du tube de caoutchouc et une autre onde qui se propage le long du corps d'un poisson. Dans le premier cas, les ondes sont provoquées par le coup initial et la réaction des forces élastiques du caoutchouc tendu ; dans le deuxième cas, ce sont les forces de la matière musculaire vivante qui provoquent cette onde et la maintiennent. L'autre différence, encore plus importante, est que l'exemple du tube est un exemple de mouvement ondulatoire pur, tandis que le corps du poisson est sujet à deux mouvements : celui de l'onde et un déplacement résultant d'un mouvement uniforme.

Sur la figure 5b, ces résultats sont représentés schématiquement : on voit une Anguille se déplaçant en entier et ondulant. Ce double mouvement peut être aussi représenté comme le mouvement de l'Anguille dans un canal imaginaire de forme sinusoïdale. Ce schéma ne représente qu'une première approximation et ne pourrait être réalisé que dans un liquide idéal, c'est-à-dire un liquide sans frottement où l'Anguille pourrait « glisser » sans entraîner les particules de liquide.

Dans un liquide réel, dans l'eau, par exemple, le schéma d'un tel mouvement se complique un peu ; il est donné dans la figure 5c. On voit sur cette figure que l'Anguille repousse l'eau autour de soi et tout le canal imaginaire se déplace, relativement lentement, dans le sens contraire au mouvement de l'Anguille.

La résistance de l'eau doit équilibrer, d'après les lois mécaniques, la force nécessaire au mouvement (force propulsive). On peut s'imaginer cette force à l'aide de l'exemple suivant. Imaginons une Anguille solidifiée dans sa forme sinusoïdale ; on peut, par exemple, la chloroformer ou la congeler. Traînons cette Anguille raidie à travers l'eau ; la force nécessaire pour la traîner, est la même que celle qui est nécessaire au poisson pour se mettre en mouvement. C'est justement la force qui doit être développée par son système musculaire.

Les figures 5b et 5c ne sont naturellement que des schémas ; pour avoir une image exacte, on doit revenir à des photos, par exemple celles de GRAY (fig. 5a). Pour déterminer la vitesse du mouvement ondulatoire qui se propage le long du corps du poisson, une Anguille dans le cas de la figure 5a, on doit fixer une phase quelconque. Choisissons à cet effet la crête au sommet de l'onde ; on l'a marquée par un petit point noir sur les photos de la figure 5a. Sachant que le temps écoulé entre deux photos successives est le même, on voit que le corps du poisson se déplace

vers l'avant avec une vitesse constante, tandis que l'onde se propage en sens contraire et aussi avec une vitesse constante. En mesurant sur les photos des déplacements correspondant à ces deux vitesses et en les divisant par l'intervalle de temps entre deux photos, on obtient facilement les vitesses elles-mêmes. Par exemple, des mesures faites sur la figure 5a il résulte que la vitesse de l'onde est deux fois plus petite que celle du déplacement du poisson. On ne doit pas oublier que ce que nous mesurons sur les photos n'est que la vitesse relative de l'onde, relative à notre appareil photographique. La vitesse relative au corps du poisson, c'est-à-dire la vitesse considérée du point de vue du poisson — et c'est cette vitesse qui nous intéresse — est la somme des deux vitesses mesurées ; dans le cas de la photo 5a, cette vitesse relative au corps du poisson est une fois et demie plus grande que la vitesse de déplacement d'ensemble du poisson. Les chiffres cités ne sont qu'un exemple correspondant aux photos données ; pour d'autres poissons et d'autres cas, ils peuvent être très divers. CHOULEIKINE a établi une relation très intéressante permettant de calculer tous les éléments du mouvement du poisson en partant de ces deux vitesses fondamentales (vitesse du déplacement et vitesse de l'onde).

Mais, parmi les poissons, les Anguilles ont une forme relativement exceptionnelle : elles sont presque cylindriques ; la plupart des poissons sont fusiformes. Pour les individus de cette dernière forme, la théorie est un peu plus compliquée que pour les poissons de forme cylindrique. Examinons donc maintenant les mouvements des poissons fusiformes en choisissant, par exemple, le Maquereau.

3° Mouvement ondulatoire dans la nage des poissons fusiformes (Maquereau, etc.).

Les positions consécutives d'un Maquereau pendant la nage sont représentées sur la figure 6a. Ces figures sont faites à l'aide de photos analogues à celles de la figure 5a, mais sur la figure 6a les images du poisson ont été découpées sur les photos et disposées de façon que le déplacement en avant soit supprimé.

En outre, sur les images du poisson, des lignes blanches ont été tracées indiquant les positions de l'épine dorsale. Le Maquereau n'étant pas un poisson cylindrique comme l'Anguille et ses contours n'étant pas parallèles, on doit rapporter le mouvement ondulatoire à quelque ligne moyenne ; il est commode de prendre pour cette ligne l'épine dorsale.

En considérant les formes de la figure 6a, on voit que l'onde qui se propage le long du poisson, n'est pas l'onde simple que nous avons vue sur le corps de l'Anguille. C'est une onde avec des amplitudes (hauteurs des crêtes) augmentant avec sa propagation d'un point à l'autre. Les positions consécutives d'une telle onde sont représentées schématiquement sur la figure 6b. Pour donner une image simple de cette onde, CHOULEIKINE rappelle la vague progressant sur une pente faible ; en regardant une telle vague on voit que les crêtes croissent au fur et à mesure qu'elles s'approchent du rivage.

Ainsi on voit que la nage d'un poisson fusiforme se compose de deux mouvements : déplacement en avant et mouvement ondulatoire généralisé (aux amplitudes augmentant vers la queue). Cette opération de « démembrement » peut être confirmée autant analytiquement, comme nous l'avons fait (en découpant des photos, les disposant sans déplacement, etc.), que synthétiquement (à l'aide du cinéma ou d'un simple stroboscope).

L'analyse du mouvement du poisson faite ici permet de calculer

FIG. 5.

a. Photographies d'une Anguille nageant. Les signes • et + indiquent l'emplacement des points maximum d'ondes qui courent le long du corps du poisson ;

b. Canaux imaginaires se produisant pendant la nage de l'Anguille en eau artificiellement immobilisée ;

c. Les mêmes canaux en eau repoussée par le mouvement de l'Anguille (cas réel).

des forces utiles et des forces nuisibles agissant sur le poisson en différents points de son corps. Ce calcul a été réalisé par CHOULEIKINE ; ses résultats sont rapportés sur la figure 6c. Ces forces ne sont pas constantes ; elles changent avec les déformations périodiques que subit le corps du poisson (voir la fig. 6a où ces positions sont numérotées par les chiffres I-X, la position XI étant la répétition de I). Les mêmes chiffres sur la figure 6c (l'axe horizontal) correspondent à ces formes instantanées du poisson. Sur l'axe vertical de la figure 6c sont portées les forces : la courbe F correspond aux forces avec lesquelles le poisson prend appui sur l'eau ; ces

forces sont utiles, elles sont la cause du mouvement. La courbe F_1 donne les forces latérales agissant sur la tête du Maquereau ; enfin, la courbe F_2 , représente les forces latérales agissant sur la queue. Les forces F_1 et F_2 , étant latérales, sont inutiles ; mais, de surcroît, elles sont nuisibles parce qu'elles provoquent des mouvements latéraux du poisson analogues à la dérive et au lan d'un bateau.

Toutes ces forces, ou plus exactement le travail de ces forces, doit être surmonté par le travail des forces musculaires. Ces dernières sont créées par les contractions des muscles.

Le problème de la relation des mouvements d'un animal avec les contractions de ses muscles est resté non résolu de façon générale. De même, les problèmes particuliers que posent l'établissement des relations valables seulement pour tel ou tel animal, n'ont pas été résolus. C'est dans la seule théorie des contractions musculaires du poisson qu'on est parvenu à la solution de ce problème ; c'est la simplicité extraordinaire des contractions musculaires des poissons qui a permis de la construire. Les contractions musculaires de tous les autres animaux sont tellement compliquées que personne n'a réussi à les soumettre à un calcul mathématique.

Bien que la chose soit surprenante à première vue, précisément le mode ondulatoire du mouvement (donnant une impression vague de balancement et de glissement, mais non compliqué en soi), demande un travail des muscles extrêmement simple. Les muscles ne doivent qu'infléchir mollement et uniformément le corps du poisson. Ces déformations du poisson par les forces musculaires sont représentées sur la figure 7a. Sur cette figure on voit une portion découpée du corps du poisson, portion infléchie formant une partie d'un cercle de rayon r . Soient : $2b$ l'épaisseur du poisson, S la longueur moyenne de la partie découpée (mesurée le long de l'épine dorsale), $S - \Delta S$, la longueur du côté contracté du poisson ; enfin, la flèche C indique la direction de l'onde créée par les contractions musculaires du poisson. La géométrie élémentaire nous montre que :

$$\frac{\Delta S}{S} = \frac{b}{2r}.$$

On peut facilement mesurer les grandeurs b et r ; on les distingue nettement sur les photos. Mais quel sens a la grandeur $\sigma = \Delta S : S$. C'est évidemment la contraction relative des muscles, c'est-à-dire la valeur que nous cherchons. On voit qu'avec la formule extrêmement simple $\sigma = b : 2r$ on peut calculer ces contractions. Comme la figure 6a le laisse prévoir, ces contractions ne sont pas les mêmes pour chaque portion perpendiculaire des muscles du poisson ; elles sont plus faibles auprès de la tête et de la queue du poisson et beaucoup plus fortes dans les parties moyennes. Les mesures exactes donnent pour le Maquereau la courbe de la figure 7b ; l'axe horizontal indique la portion correspondante du poisson (on voit celui-ci sous la figure) et l'axe vertical les contractions musculaires relatives. On voit, par exemple, que le maximum des contractions se trouve au tiers de la longueur du poisson, le

plus proche de la queue. Ces contractions, les plus fortes, atteignent 14% : 1 centimètre de longueur du muscle se contracte d'un côté de l'épine dorsale jusqu'à 8,6 millimètres ; de l'autre côté, la partie correspondante

FIG. 6.

- a. Maquereau nageant (déplacement longitudinal supprimé);
- b. Positions I à VI de la figure a schématisées en lignes;
- c. Forces utiles et nuisibles agissant sur le poisson pendant la nage :
 - F. Force avec laquelle le poisson prend appui sur l'eau;
 - F₁. Force latérale nuisible agissant sur la tête du poisson;
 - F₂. Force latérale nuisible agissant sur la queue.

du muscle ne se contracte pas, mais s'étire jusqu'à 11,4 millimètres.

Il est facile d'expliquer pourquoi le maximum des contractions

musculaires ne coïncide pas avec le maximum de l'épaisseur du poisson. Comme on le voit sur la coupe longitudinale du poisson au bas de la figure 7b, l'épaisseur maximum se trouve dans la région du ventre ; il y a peu de muscles dans cette région et ce n'est pas là que peuvent se produire les contractions les plus fortes.

Le calcul représenté par la figure 7c nous montre la merveilleuse adaptation du poisson au but : le maximum d'un élément de la matière musculaire est mis exactement là où le travail d'un élément musculaire est maximum. De fait, connaissant la contraction relative σ on peut calculer facilement les forces produites par ces contractions ; ces forces sont représentées sur la figure 7c par la courbe F. Les moments correspondant aux forces F sont portés sur la même figure — courbe M. Le travail crée par ce moment est aussi facile à calculer ; c'est la courbe P sur la figure 7c. Enfin, la courbe G nous indique la distribution de la matière musculaire. En comparant ces deux dernières courbes, on voit quelle merveilleuse coïncidence offrent leurs maxima. De cette manière on peut démontrer que le fait que l'intestin et d'autres organes du poisson ne sont pas distribués uniformément le long de son corps, mais sont concentrés plus près de la tête, a, entre autres, des raisons mécaniques. Pour disposer les organes et les muscles de la façon la plus rationnelle dans la forme donnée du poisson, forme déterminée par sa résistance la plus faible possible au mouvement dans l'eau, il est nécessaire de réserver exclusivement pour les muscles la place où les efforts doivent être les plus grands.

Les courbes de la figure 7c peuvent être aussi appliquées pour calculer le rendement du mécanisme propulseur du poisson. Nous le faisons dans les conclusions de cette partie en le liant avec le problème général de rendement de divers propulseurs dans le monde organique. Ici nous passons à l'exemple d'un autre animal aquatique, qui n'est pas un poisson mais qui applique lui aussi, pour se mouvoir, un mouvement ondulatoire : c'est le Dauphin.

4° Mouvement ondulatoire dans la nage du Dauphin.

Le mécanisme de la nage du Dauphin est le même, en ses traits généraux que celui des poissons ; il est seulement un peu plus compliqué. Le mouvement ondulatoire des poissons se développe dans le plan horizontal ou dans un plan plus ou moins incliné à l'horizon, mais toujours dans *un plan*. C'est pourquoi, dans le cas des poissons, il est toujours possible de prendre les photographies d'un point situé dans la direction perpendiculaire au plan des ondulations, et de ne perdre ainsi sur le plan de ces photos, aucune des positions formant le mouvement ondulatoire.

Contrairement à ceux que font les poissons, le Dauphin accomplit un mouvement ondulatoire double, à savoir dans deux plans différents. Ceci fait que les photos planes ne peuvent pas représenter toute la diversité des positions de l'animal ; seule la photographie stéréoscopique pourrait, peut-être, donner une idée complète du processus. On doit recourir aux moyens indirects pour découvrir ces mouvements com-

pliqués et se persuader qu'ils ne sont pas abstraction théorique, mais réalité. Nous ne citons que brièvement les observations et les mesures qui concernent le Dauphin, étant donné que les mouvements de celui-ci, très intéressants en soi, sortent du cadre de cet exposé.

Déjà les simples photos prises dans des conditions particulièrement

FIG. 7.

- a. Partie découpée dans un poisson au moment des contractions musculaires;
- b. Valeur des contractions (σ) en fonction de la longueur du poisson (en dixièmes du corps du poisson);
- c. Résultats du calcul et des mesures (pour chaque dixième du corps du poisson) :
 - F. Les forces;
 - M. Les moments;
 - P. Le travail;
 - G. La distribution de la matière musculaire.

heureuses nous donnent de très instructives indications sur le type du mouvement du Dauphin. Sur la photo de la figure 8a, on voit que les Dauphins nageants sont apparemment entortillés dans des lignes blanches en forme de spirales. Ces lignes ne sont que les traces correspondant aux

courants hélicoïdaux du liquide. On sait que la somme de deux mouvements ondulatoires se produisant dans deux plans différents et d'un déplacement uniforme, est un mouvement hélicoïdal. Les spirales blanches vues sur la figure 8a, sont donc les courants provoqués par cette ondulation double du corps du Dauphin. La figure 8b représente schématiquement les états successifs d'un tel mouvement en spirale. Le détail donné dans les paragraphes précédents sur le mouvement ondulatoire simple suffit, nous semble-t-il, pour percevoir l'idée de cette figure et nous ne le décrirons pas spécialement.

FIG. 8.

- a. Nage du Dauphin ;
- b. Schéma géométrique de cette nage (*mouvement ondulatoire*).

Le mouvement en hélice est très instable. Les forces rotatoires créées par l'hélice de l'avion pourraient faire tourner l'avion entier si elles n'étaient pas compensées par la réaction des ailes empêchant la rotation. Le même fait existe pour le Dauphin. En accomplissant les mouvements représentés sur la figure 8b, il pourrait facilement se mettre à tourner autour de son axe, ce qui serait intolérable pour un être vivant. Pour empêcher cette éventualité désagréable de se produire, l'anatomie du Dauphin doit être telle qu'elle lui permette de créer des réactions contre cette rotation possible. L'étude attentive de la forme extérieure de l'animal a permis de découvrir une asymétrie frappante de sa tête, asymétrie de telle sorte qu'elle compense exactement la rotation dan-

gereuse et justement dans le sens nécessaire. Un collaborateur de CHOU-LEIKINE a étudié spécialement cette asymétrie sur une table spéciale représentée sur la figure 9a. La figure 9b donne l'idée de la méthode employée pour faire les mesures. Enfin, la figure 9c représente les résultats des mesures, « l'orométrie » de la tête du Dauphin (chaque ligne de la figure 9c représente en quelque sorte « les lignes de niveau » de la tête).

Mais revenons aux expériences explicatives du type du mouvement du Dauphin : citons en deux.

La première série est faite par CHOULEIKINE lui-même. Il a enfermé un sujet vivant dans un trou spécial — voir figure 10a — l'empêchant

FIG. 9. — Mesure de la forme de la tête du Dauphin.

- a. Support;
- b. Prise des mesures;
- c. Résultats (lignes isométriques).

de se mouvoir en avant ; le Dauphin ne pouvait que mouvoir sa queue. Excité par le courant électrique pour le pousser à s'enfuir et ne le pouvant pas, l'animal a essayé seulement de faire les mouvements avec sa queue correspondant à la nage en fuite. Ces mouvements de la queue ont été cinématographiés ; on voit le schéma des résultats sur la figure 10b. Ils sont visiblement ceux du mouvement hélicoïdal, mais arrêté dans son développement le long de l'axe.

La deuxième série d'expériences a été organisée par STASS. Il a construit un très simple appareil enregistreur qui était attaché sur le dos du Dauphin et relié à la queue à l'aide de deux tiges. L'enregistreur est représenté dans la figure 10c ; S, sont les tiges, P, une petite hélice,

le mouvement du Dauphin en avant la met en rotation ; le sens des autres parties de l'appareil est évident. La figure 10d représente le même appareil monté sur l'animal. Celui-ci, l'appareil sur le dos, était jeté du bord d'un bateau dans la mer, attaché au bateau par un filin. Se croyant libre, il prenait la fuite, l'hélice tournait et les mouvements du Dauphin étaient enregistrés. Quand tout le filin se trouvait déroulé, on tirait le Dauphin hors de l'eau et on ouvrait l'enregistreur. Un diagramme typique obtenu par de telles expériences est donné dans la figure 10e ; sur cette figure on voit clairement l'existence de la composante horizontale (ondulation horizontale) du mouvement.

Nous n'avons pas ici la place d'entrer dans le détail de toutes ces intéressantes expériences et nous nous bornerons à ce qui vient d'être dit. Mais il était très important de ne pas omettre entièrement les données sur le mouvement du Dauphin, parce qu'elles montrent encore une fois l'importance de la théorie du mouvement ondulatoire. Revenons maintenant aux questions générales relatives à ce type de mouvement et à la place qu'il occupe parmi les autres possibilités qu'ont pour se mouvoir les animaux aquatiques.

5° Conclusions. — Remarques générales sur le rendement de différents mécanismes de la nage employés par des êtres aquatiques, et sur les vitesses maxima qui peuvent être atteintes à l'aide de tel ou tel autre mécanisme de la nage.

Dans les paragraphes précédents nous avons étudié les formes de la nage chez deux types de poissons géométriquement différents : poissons cylindriques (p. ex. Anguille) et poissons fusiformes (p. ex. Maquereau). Nous avons trouvé que leur nage contient, comme élément essentiel, un mouvement ondulatoire plus compliqué chez les poissons fusiformes et moins chez les poissons cylindriques. Cette forme de la nage est tellement typique chez les poissons que nous nous permettons de l'appeler *nage pisciforme*. Les mammifères aquatiques eux mêmes nagent, comme nous l'avons montré par l'exemple du Dauphin, en employant un mouvement ondulatoire, de forme, il est vrai, encore plus compliquée.

Du point de vue de la théorie mécanique, il est inutile de multiplier les exemples, parce que les formes de la nage chez tous les autres poissons se rapprochent plus ou moins des trois types que nous venons de décrire. Parmi les formes appliquées par les poissons pour se mouvoir, on observe aussi des formes de demi-nage, demi-vol employées par les poissons dits volants. Ces mouvements sont le sujet d'une théorie bien développée et très élégante de CHOULEIKINE. Mais, nous limitant exclusivement aux questions de la nage, nous l'omettrons ici. Cependant, sans quitter le domaine des questions de nage, il semble utile de comparer le mécanisme de la nage des poissons avec celui appliqué par d'autres êtres aquatiques ou, en général, habitant le milieu liquide. La plupart de ces animaux n'appliquent pas la nage pisciforme ; quelques uns seulement, comme les grands mammifères aquatiques, le font. Il existe également

FIG. 10. — Expériences sur la nage du Dauphin.

- a. Immobilisation du poisson dans le sens longitudinal;
- b. Mouvement de la queue dans le cas a ;
- c. Appareil enregistreur des mouvements du Dauphin en nage libre (P, propulseur ; W, vis sans fin ; G, pointe encree ; B, cylindre enregistreur actionné dans un sens ou dans l'autre par un fil S attaché à un anneau fixé sur la queue du poisson) ;
- d. Appareil mis en place ;
- e. Exemple d'un diagramme obtenu sur le cylindre B.

d'autres formes de nage : à l'aide des « rames » (petits crustacés) et à l'aide de cils vibratiles (infusoires).

Deux grandeurs caractéristiques déterminent la perfection de telle ou de telle forme de nage (comme évidemment de toutes les autres manières de se mouvoir). Ces deux grandeurs sont : rendement et vitesse maxima. Est-il utile de souligner la commodité et même la nécessité, pour un animal aquatique, d'avoir à sa disposition l'appareil de nage permettant d'atteindre les valeurs les plus élevées possibles de ces deux grandeurs ? Le plus grand rendement, cela revient à dire : avoir la possibilité d'aller plus loin avec la même quantité de nourriture ou, ce qui revient au même, de couvrir la même distance avec une nourriture plus pauvre, etc. La vitesse la plus grande possible, cela revient à dire : avoir plus de possibilités de fuir ses ennemis, d'attraper sa nourriture vivante ou morte, etc.

Le rendement de la nage pisciforme peut être facilement calculé à l'aide des courbes de la figure 7c (voir § 3). C'est d'après les photographies qu'on calcule le travail utile (travail nécessaire pour le déplacement des poissons). La courbe P de la figure 7c qui représente le travail musculaire nous donne le travail moteur. Le rendement, comme il est connu, est égal à :

$$\eta = \frac{\text{travail utile}}{\text{travail moteur}}.$$

Ce rendement dépend, naturellement, du « pas » que fait le poisson. Nous entendrons, sous l'expression de « pas », la distance que couvre le poisson durant une période de l'onde de son mouvement ondulatoire. Le « pas » n'est pas éloigné, comme le montrent les expériences, de la moitié de la longueur du corps du poisson. En rapport avec ce « pas », le rendement change naturellement. On voit cette dépendance sur la figure 11a ; sur l'axe horizontal sont portés les « pas » possibles ; ils sont exprimés en fractions du corps. On voit aussi que pour les petits « pas », le rendement est déjà bon, mais pas encore très élevé (65 %). Au contraire, pour les grands « pas », le rendement atteint 80 %. Pour estimer la perfection d'un tel appareil, on doit se souvenir que les meilleures hélices construites par l'homme, ont un rendement qui ne dépasse pas 70 %. Il est difficile d'imaginer un mécanisme de nage plus parfait que celui des poissons.

Naturellement, ce n'est pas seulement d'après le rendement qu'on a jugé la perfection du procédé de nage. Nous avons déjà parlé des vitesses. Chez les poissons, comme dans l'appareil construit par l'Homme, on ne pourrait obtenir de très grandes vitesses qu'au préjudice du rendement. Comme exemple, on peut citer l'Anguille qui a un rendement extrêmement élevé ($\eta = 80\%$), mais dont la marche est loin d'être aussi rapide que celle des autres poissons. Au contraire, le Maquereau a un rendement très bon par rapport aux machines humaines, mais le plus faible parmi les rendements des poissons ($\eta = 65\%$) ; cependant il a une vitesse de nage excellente.

Les vitesses que le poisson atteint ne sont pas déterminées seulement par la perfection de son « moteur », mais aussi par la résistance de l'eau.

FIG. 11.

a. Rendement du travail musculaire (η) en fonction de VT/L : ou « Pas » (distance parcourue par le poisson pendant une période de son mouvement ondulatoire);

b. Résistances caractéristiques pour différents corps :

— Courbe 1 : poisson;

— Courbes 2, 3, 4, 5 : différents corps géométriques (sphère, cylindre, fuseau, etc.);

c. Loi de CHOULEKINE : vitesses maxima réalisées par les êtres aquatiques suivant leur longueur L .

Données expérimentales :

○ Baleine et Dauphin;

○ Autres poissons;

★ Crustacés;

× Spermatozoïdes.

Données théoriques :

Courbe 1-1. Nage ondulatoire pisciforme;

Courbe 2. Nage avec appareil à rames;

Courbe 3. Nage avec cils vibratiles.

Ces résistances sont caractérisées par les courbes de la figure 11b (1). La courbe 1 est relative au poisson, les courbes 2, 3, 4 et 5 — aux différents corps expérimentaux : sphère, cylindre, fuseau, etc. A l'aide de ces données expérimentales et partant de la théorie de CHOULEIKINE exposée ci-dessus, on peut calculer les vitesses maxima pour les poissons et pour certains mammifères aquatiques (Dauphin, Baleine, etc.). Ces vitesses sont indiquées sur la figure 11c (1) par la ligne 1. Dans la même figure 11c les valeurs expérimentales de ces vitesses pour les poissons sont également indiquées par le signe o. Enfin, le signe ⊙ indique les vitesses maxima observées pour le Dauphin et la Baleine. On voit que la coïncidence des valeurs observées avec la courbe théorique est très suffisante.

Sur la même figure, on voit également les valeurs des vitesses maxima pour les crustacés : théoriques (la ligne 2) et expérimentales (signes *). Ces animaux appliquent, comme il a été mentionné plus haut, un autre procédé pour se mouvoir : ils utilisent l'« appareil à rames ». Nous n'entrerons pas ici dans le détail de ce procédé « à rames » ; nous portons les résultats correspondants sur la figure 11c, uniquement pour donner la possibilité de comparer différents modes de nage.

Les vitesses maxima qu'on peut atteindre avec les cils vibratiles (infusoires, etc.) ont aussi été calculées ; elles sont données par la courbe 3. Enfin, à gauche et en bas, on remarquera le point ×, indiquant la vitesse observée d'un spermatozoïde. Ce point doit être comparé de nouveau avec la courbe 1, parce que le mouvement du spermatozoïde est un mouvement presque pisciforme, — quand il nage dans le sperme, son flagellum prend successivement les mêmes formes sinusoïdales qu'on a découvertes chez les poissons (2).

Le fait important qu'on observe en considérant la figure 11c, réside dans le fait que les vitesses observées ne s'étendent pas le long de toutes les courbes 1, 2, et 3, mais n'occupent que les parties des courbes situées dans l'intervalle des vitesses plus hautes que les parties correspondantes des autres courbes. C'est dire, que *l'animal aquatique applique toujours le mécanisme qui donne les vitesses maxima les plus élevées possibles. C'est la loi de CHOULEIKINE.*

De fait, pour les dimensions des grands mammifères aquatiques et des poissons, c'est le mouvement pisciforme qui donne les vitesses les plus élevées, et il est appliqué par ces animaux. Pour les dimensions des petits crustacés, pour lesquelles la courbe 2 s'inscrit au-dessus de la courbe 1, l'appareil à rames donne des vitesses plus élevées que les autres modes de nage : aussi les *Paracalanus*, les *Centropages* et autres nagent avec des rames. Pour les dimensions des infusoires, c'est le mouvement à l'aide des cils vibratiles qui se réalise, pour les mêmes raisons. Enfin

(1) Dans cette figure, les grandeurs correspondant aux axes sont portées sur ceux-ci en échelle logarithmique.

(2) Le fait que × ne coïncide avec la courbe 1 qu'approximativement, ne doit pas nous surprendre. Il est impossible d'affirmer que la vitesse observée du spermatozoïde (×) est la vitesse maxima. Il est donc naturel qu'elle soit moindre que la vitesse correspondante de la courbe 1, qui a été calculée en la supposant vitesse maxima.

le cycle se ferme avec le retour des mouvements pisciformes chez les êtres plus petits que les infusoires, parce qu'ils deviennent aptes à fournir les vitesses les plus élevées.

Avec l'exposition de cette loi remarquable nous pouvons achever nos considérations sur la mécanique de la nage individuelle. Dans la dernière partie (IV), qui suit, nous reviendrons sur les questions de la nage par banc et nous essayerons de donner une théorie statistique du maintien et de la dislocation du banc. Contrairement à ce que nous avons fait jusqu'ici, nous nous permettrons, dans cette dernière partie, de faire suivre nos considérations de remarques mathématiques.

IV. — STATISTIQUE DE LA FORMATION, DU MAINTIEN ET DE LA DISLOCATION D'UN BANC

Pour établir la théorie statistique des bancs formés par les poissons, on peut partir de ce principe qu'un poisson subit l'attraction mécanique dès qu'il tente de s'éloigner du banc. Nous avons suffisamment expliqué ce principe dans la partie II et nous n'y reviendrons pas. Mais ce principe ne suffit pas, ainsi qu'il a également été expliqué dans la partie II. On doit sous telle ou telle autre forme introduire dans le calcul les intentions du poisson, que ces intentions soient provoquées par la logique, l'instinct, l'habitude ou enfin par certains facteurs physiques indéterminés, mais, en tout cas, non mécaniques (voir II). Pour ne pas entrer dans les nuances des intentions d'un poisson donné, ce qui serait prématuré, pour ne pas dire utopique, nous considérerons ces intentions sous une forme purement statistique. Imaginons un banc se déplaçant à la vitesse V_{banc} . Supposons qu'un individu de ce banc (poisson donné) se déplace à la vitesse déterminée par les composantes : $V_{banc} + V_{\varphi} + V_r$. Ici $V_{banc} + V_{\varphi}$ est la partie du vecteur parallèle au vecteur de la vitesse du banc (voir fig. 12 a) ; V_r est la partie perpendiculaire au V_{banc} . Supposons que V_r et V_{φ} décrivent les fluctuations individuelles de la volonté du poisson d'aller ou de ne pas aller avec d'autres, V_r et V_{φ} peuvent être aussi bien positives que négatives. Les grandeurs V_r et V_{φ} expriment, si l'on veut, les intentions instantanées du poisson (de l'individu).

Admettre certaines intentions V_r et V_{φ} c'est, en langage statistique, déterminer les probabilités des valeurs V_r et V_{φ} :

soit $W_1(V_r) dV_r$ la probabilité que V_r prend une valeur entre V_r et $V_r + dV_r$;
soit $W_1(V_{\varphi}) dV_{\varphi}$ la probabilité que V_{φ} prend une valeur entre V_{φ} et $V_{\varphi} + dV_{\varphi}$. } (1)

Le forme de la fonction W_1 peut être déterminée à l'aide de la méthode bien connue de MAXWELL. On fait entrer en considération la probabilité de la valeur absolue du vecteur (V_r, V_{φ}) c'est-à-dire la probabilité de $\sqrt{V_{\varphi}^2 + V_r^2}$; soit $M(\sqrt{V_{\varphi}^2 + V_r^2})$ cette probabilité. D'après les lois des probabilités, elle est égale à : $W_1(V_r) W_1(V_{\varphi})$. De fait, la probabilité de $(\sqrt{V_{\varphi}^2 + V_r^2})$ est la probabilité qu'auront lieu V_r et V_{φ} simultanément. La probabilité que deux choses se produiront simultanément, c'est le produit de leurs probabilités. On a :

$$M(\sqrt{V_{\varphi}^2 + V_r^2}) = W_1(V_r) \cdot W_1(V_{\varphi}). \quad (2)$$

La seule fonction qui peut satisfaire à l'équation (2) est :

$$W_1(V_r) = Ae^{-h^2 V_r^2}, W_1(V_{\varphi}) = Ae^{-h^2 V_{\varphi}^2}. \quad (3)$$

La probabilité des intentions V_ϕ , V_r est alors *gaussienne*. On ne doit pas voir dans (3) une loi générale. Les probabilités des intentions V_r , V_ϕ sont gaussiennes seulement parce que V_r , V_ϕ sont les intentions-vecteurs, les intentions d'accomplir un mouvement. Les probabilités des intentions de faire autre chose que de se mouvoir ne peuvent pas être déterminées aussi simplement ; elles ne sont pas de la forme (3).

Les grandeurs V_r et V_ϕ , selon leur sens, peuvent avoir toutes les valeurs possibles positives et négatives, les grandes valeurs avec une probabilité très petite, les petites avec une probabilité considérable. La somme de toutes ces probabilités doit être égale à l'unité, d'après la convention très connue de la statistique. Cela détermine la valeur de A dans (3) ; elle est $\frac{h}{\sqrt{\pi}}$ où $\sqrt{\pi} = 1,772\dots$. La grandeur V_ϕ

n'éloigne pas le poisson du banc, le banc sera seulement ou allongé ou raccourci ; elle est moins intéressante pour nous. Mais il ne suffit pas d'avoir une valeur quelconque de la grandeur V_r , même une valeur positive — la grandeur V_r mène le poisson en dehors du banc — pour que le poisson puisse quitter ses voisins. L'existence de la force d'attraction du banc fait que le poisson reste attaché au banc non seulement pour des valeurs négatives de la vitesse V_r , mais aussi pour des valeurs de celle-ci inférieures à V_{crit} , vitesse « compensant » l'action d'attraction, (plus précisément, si l'énergie cinétique $\frac{m V_r^2}{2}$ ne dépasse pas l'énergie $\frac{m V_{crit}^2}{2}$ égale à l'énergie d'attraction). Ce n'est qu'en dépassant par sa vitesse V_r la valeur critique V_{crit} , que le poisson peut quitter son banc.

Alors la probabilité de rester dans le banc est la somme de toutes les probabilités $\frac{h}{\sqrt{\pi}} e^{-h^2 V_r^2} dV_r$ pour V_r entre $-\infty$ et V_{crit} . La théorie de la probabilité donne pour cette somme l'expression : $\Phi(h V_{crit})$. La fonction Φ est très compliquée ; mais elle est bien étudiée et, dans tous les ouvrages de statistique, on peut trouver le tableau de ces valeurs ; on ne les calcule donc plus, on les prend sur le tableau.

Chaque valeur de l'intention du poisson ayant la probabilité $\frac{h}{\sqrt{\pi}} e^{-h^2 V_r^2} dV_r$, la valeur moyenne ($V_{moyenne}$) de ces intentions sera évidemment la somme de toutes $\frac{|V_r|/h}{\sqrt{\pi}} e^{-h^2 V_r^2} dV_r$, où $|V_r|$ est la valeur absolue de la vitesse V_r . La moyenne simple de V_r , sans introduire la valeur absolue, est évidemment égale à zéro, parce que les probabilités des valeurs négatives et positives sont exactement les mêmes.

D'après la théorie des probabilités, cette somme est égale à $\frac{1}{h\sqrt{\pi}}$, ce qui nous donne :

$$V_{moyenne} = \frac{1}{h\sqrt{\pi}} \text{ ou } h = \frac{1}{V_{moyenne} \cdot \sqrt{\pi}} \quad (4)$$

Finalement, on a :

$$\text{probabilité de } V_r \text{ [voir (1)] : } W_1 = \frac{1}{V_{moy} \cdot \sqrt{\pi}} e^{-\frac{V_r^2}{V_{moy}^2 \cdot \pi}} dV_r \quad (5)$$

probabilité de rester dans le banc :

$$W_2 = \Phi\left(\frac{V_{crit}}{V_{moyenne} \sqrt{\pi}}\right) \quad (6)$$

probabilité de quitter le banc :

$$W_3 = 1 - \Phi\left(\frac{V_{crit}}{V_{moyenne} \sqrt{\pi}}\right) \quad (7)$$

La fonction de W_1 [la formule (5)] est représentée sur la figure 12 b pour deux cas de valeurs différentes de la vitesse moyenne. La première courbe de cette figure correspond à une valeur très petite de l'intention moyenne ($V_{moyenne}$); — les petites valeurs de la vitesse réalisée en fait ont de grandes probabilités, les grandes valeurs sont presque impossibles. La deuxième courbe correspond à une valeur plus élevée de l'intention moyenne; les petites valeurs de V_r sont moins probables que dans le cas de la première courbe; les grandes sont un peu plus probables, etc. Ces courbes de la figure 12 b, courbes en cloche, sont connues en statistique, nous n'en parlerons plus.

D'après la courbe (5), même les valeurs de V_r les plus élevées, sont encore

FIG. 12.

- a. Fluctuations individuelles de la vitesse du poisson dans un banc;
- b. Courbes gaussiennes correspondant à ces fluctuations;
- c. Densité en poissons dans un banc (ρ_{banc}) et en dehors du banc (ρ_{milieu});
- d. Courbe statistique de la conservation ou de la dislocation du banc. (En ordonnées: vitesse du banc; en abscisses: densité relative des poissons dans le banc. V' vitesse du banc nécessaire pour qu'aucun poisson ne le quitte).

théoriquement possibles. Mais dans la pratique on peut supposer que la probabilité de 0,01% est un fait impossible. Soit V_{limite} , la vitesse V_r la plus élevée possible pour le poisson. Cela veut dire que toutes les vitesses encore plus élevées n'ont qu'une probabilité de 0,01%. Regardant le tableau de $\Phi(x)$, on voit que c'est $x = 2,63$ qui correspond à $\Phi = 0,9999$.

Alors c'est la vitesse :

$$V = 2,63 V_{moy.} \sqrt{\pi} = 5 V_{moy.}$$

qui est la vitesse limite (en supposant que déjà 0,1% est impossible on obtient $V_{limite} = 4 V_{moyenne}$).

Le poisson, étant un être vivant, peut naturellement modifier ses intentions. Si nous parlons de l'intention de se mouvoir avec une vitesse moyenne $V_{moyenne}$

cela signifie que des vitesses plus ou moins élevées sont également possibles. Mais les résultats obtenus nous montrent que la vitesse la plus élevée ne peut dépasser quatre à cinq fois la vitesse moyenne. De là découle un résultat important : si la vitesse moyenne V_r (intention moyenne de dévier) ne dépasse pas $\frac{V_{crit}}{5}$ à $\frac{V_{crit}}{4}$, aucun poisson ne peut abandonner le banc ; ce banc nage et ne se disloque pas. Il n'est pas nécessaire que la vitesse moyenne (intention moyenne de dévier) dépasse la vitesse critique ; il est seulement nécessaire que $V_{moyenne}$ soit plus grande que $\frac{V_{crit}}{5}$ à $\frac{V_{crit}}{4}$ pour que le banc commence à se disloquer. La probabilité pour le poisson d'abandonner le banc est dans ce cas égale à l'expression (7) donnée ci-dessus.

Ainsi la condition : $V_{moyenne} < \frac{V_{crit}}{5}$ à $\frac{V_{crit}}{4}$, est nécessaire et suffisante pour qu'un banc ne se disloque pas. Cependant la condition contraire : $V_{moyenne} > \frac{V_{crit}}{5}$ à $\frac{V_{crit}}{4}$ est seulement nécessaire pour qu'un banc commence à se disloquer ; cette dernière condition n'est suffisante que dans des cas spéciaux. Pour éclaircir cette question, considérons la figure 12 c.

Pendant la formation ou la dislocation d'un banc, les poissons se trouvent non seulement dans ce dernier, mais aussi en dehors de celui-ci ; même dans le cas de marche d'un banc formé, cette possibilité n'est pas exclue. Soient : ρ_{banc} , la densité en poissons dans le banc (nombre de ceux-ci dans une unité de volume), ρ_{milieu} , la densité dans le milieu ambiant (voir fig. 12 c). D'après la notion du banc : $\rho_{banc} > \rho_{milieu}$. Indiquons enfin la densité relative, rapport de ces deux densités, par $\rho_{rel.} = \frac{\rho_{milieu}}{\rho_{banc}}$.

Considérons une unité de volume dans le banc près des bords. Il y a ρ_{banc} des poissons, chacun ayant la probabilité (7) d'abandonner le banc. Alors, les $\rho_{banc} \left[1 - \Phi \left(\frac{V_{crit}}{V_{moyenne} \sqrt{\pi}} \right) \right]$ poissons l'abandonneront. Considérons une unité de volume dans le milieu ambiant tout près du banc. Il y a ρ_{milieu} de poissons qui ont la probabilité $\Phi \left(\frac{V_{crit}}{V_{moyenne} \sqrt{\pi}} \right)$ d'y entrer. Alors les $\rho_{milieu} \Phi \left(\frac{V_{crit}}{V_{moyenne} \sqrt{\pi}} \right)$ poissons y entreront.

La condition nécessaire et suffisante pour que le banc soit stable est que les poissons n'entrent pas et ne sortent pas du banc, ou qu'ils y entrent et qu'ils en sortent en nombre égal :

$$\rho_{banc} \left[1 - \Phi \left(\frac{V_{crit}}{V_{moyenne} \sqrt{\pi}} \right) \right] = \rho_{milieu} \Phi \left(\frac{V_{crit}}{V_{moyenne} \sqrt{\pi}} \right) \quad (8)$$

Cette équation est facile à résoudre. Si l'on introduit $\rho_{rel.}$ (voir plus haut) on a :

$$1 = (1 + \rho_{rel.}) \Phi, \quad \Phi = \frac{1}{1 + \rho_{rel.}} \quad (9)$$

Soit φ la fonction inverse de Φ (on obtient les valeurs de φ sur le tableau dont nous avons parlé ci-dessus), on trouve :

$$V_{crit} = V_{moyenne} \cdot \sqrt{\pi} \cdot \varphi \left(\frac{1}{1 + \rho_{rel.}} \right) \quad (10)$$

Plus vite nage le banc, plus les forces d'attraction sont élevées. Si ces forces sont plus élevées, la vitesse V_{crit} nécessaire au poisson pour quitter le banc, est plus grande. On voit d'ici qu'entre V_{banc} et V_{crit} il y a une sorte de dépendance voisine de la proportionnalité : $V_{banc} = \text{const. } V_{crit}$; c'est-à-dire [voir (10)] :

$$V_{banc} = \text{const. } V_{moyenne} \cdot \sqrt{\pi} \cdot \varphi \left(\frac{1}{1 + \rho_{rel.}} \right) \quad (11)$$

Si V'_{banc} indique la vitesse du banc nécessaire pour qu'aucun poisson ne le quitte, on trouvera définitivement :

$$V_{banc} = V'_{banc} \cdot \varphi \left(\frac{1}{1 + \rho_{rel}} \right), \quad (12)$$

la courbe qui est représentée dans la figure 12 d. Ce résultat montre que même si le banc, étant du point de vue mécanique (la vitesse V_{banc} trop faible) déjà en voie de dislocation, trouve dans le milieu ambiant les poissons « désirant » le suivre (en ayant « l'intention »), il peut se conserver indéfiniment. Au contraire, notre premier résultat [formules (4) et (7)] montre que le banc peut se disloquer même si les poissons ont une faible intention $V_{moyenne} < V_{crit}$ de le quitter, si seulement ces faibles intentions sont supérieures à une fraction comprise entre le 1/5 et le 1/4 de la valeur critique V_{crit} .

Ainsi on voit que du point de vue de la statistique, l'attraction en soi ne peut pas expliquer la formation du banc (ce qui est évident), mais pas davantage le maintien ou la dislocation de celui-ci. Il est difficile de découvrir les intentions d'un poisson donné, mais il est toujours possible de les formuler statistiquement. Seule une hypothèse statistique, du type appliqué plus haut, peut nous amener à établir une théorie du maintien et de la dislocation du banc. Nous venons de le faire. Le problème de la formation du banc est encore plus compliqué. Nous reviendrons sur ces problèmes ailleurs, les résultats acquis n'étant qu'une première approximation.