

Description morphologique et histologique de l'hyperostose vertébrale chez la thonine noire, *Euthynnus lineatus* (Teleostei : Perciformes : Scombridae)

Philippe BÉAREZ¹, François J. MEUNIER^{2,3} et Adnane KACEM⁴

(1) UMR 5197/USM 303 "Archéozoologie, histoire des sociétés humaines et des peuplements animaux", Département "Écologie et gestion de la biodiversité" Muséum national d'histoire naturelle, 55 rue Buffon, 75231 Paris cedex 05, France

Correspondance: F.J. MEUNIER -E-mail : meunier@mnhn.fr

(2) USM 403 " Biodiversité et Dynamique des Communautés Aquatiques ", Département des Milieux et Peuplements Aquatiques, 43 rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05

(3) FRE CNRS 2696 équipe "Evolution et Développement du squelette". Laboratoire d'Anatomie comparée, case 7077, Université Paris 7-D. Diderot, 2, place Jussieu, 75251 Paris cedex 05, France

(4) INRA – SCRIBE, Campus de Beaulieu, 35042 Rennes cedex, FRANCE

Abstract: *Morphological and histological description of the vertebral hyperostosis in the black skipjack tuna Euthynnus lineatus (Teleostei, Perciformes, Scombridae).* The morphological study of living and fossil (archeological material) specimens confirms the regularity and the permanence of a hyperostotic process on the 31st and 32nd vertebrae in the black skipjack *Euthynnus lineatus*. The histological study shows that the hyperostosis results from a double process: a significative increase of the periosteal osteogenesis followed by an important resorption that creates numerous vascular cavities. So we present a new example of hyperostosis, which affects cellular bone. The factors that control this hyperostotic phenomenon in the black skipjack are hypothetic even if hydro-mechanical constraints and genetic factors seem the more likely. The physiological links between mechanical constraints and the hyperostosis must be decrypted to better understand the whole phenomenon in the black skipjack.

Résumé: L'étude morphologique de spécimens actuels et de matériel archéologique confirme la régularité du processus d'hyperostose sur les vertèbres caudales 31 et 32 chez la thonine noire *Euthynnus lineatus*. L'approche histologique montre que l'hyperostose résulte d'un double processus : augmentation significative de l'ostéogenèse périostique suivie d'une importante érosion. Il s'agit donc d'un nouvel exemple d'hyperostose affectant de l'os cellulaire. Les facteurs qui régissent ce phénomène d'hyperostose, unique chez les Thunnini, restent hypothétiques même si le rôle des contraintes hydromécaniques et des facteurs génétiques sont les plus probables. Les relais physiologiques doivent être décryptés pour mieux comprendre l'ensemble du phénomène.

Mots-clés : *Euthynnus lineatus*, Hyperostose, Vertèbres, Morphologie, Histologie, Os

Introduction

La thonine noire, *Euthynnus lineatus* Kishinouye 1920, est l'une des trois espèces du genre *Euthynnus* et se répartit dans le Pacifique Est depuis la Californie jusqu'au Nord du Pérou ; elle est présente dans les îles océaniques comme les Galápagos, Coco ou Clipperton, et quelques exemplaires ont aussi été capturés à Hawaï (Collette & Nauen, 1983). Elle est généralement peu recherchée à cause de sa chair sombre peu appétante mais fait partie des captures accessoires dans la pêche aux listaos (*Katsuwonus pelamis*) et albacores (*Thunnus albacares*). En effet, les trois espèces forment souvent des bancs mixtes (Collette & Nauen, 1983). De taille modérée, la thonine noire ne dépasse guère aujourd'hui les 65 cm LF (longueur à la fourche) pour une masse de 5 Kg ; sa taille maximale est de 84 cm LF pour 9 kg.

Cette thonine est actuellement pêchée couramment en Manabí (Équateur), où elle est appelée *negra* et nous savons qu'elle constituait une des principales ressources alimentaires des groupes humains occupant ce même littoral au cours du 1^{er} millénaire avant notre ère, en particulier durant la phase chrono-culturelle Engoroy (Béarez, 1996). Les restes archéologiques de scombridés sont très abondants et, dans le gisement de Salango, *Euthynnus lineatus* partage avec *Katsuwonus pelamis* le premier rang des espèces consommées, avec respectivement 12,5% et 12,6% du nombre total de restes identifiés dans le niveau Engoroy (Béarez & Lunniss, 2003). La bonne conservation archéologique des vertèbres de thonine, retrouvées en grand nombre sur le site, s'explique en partie par le fait que la thonine noire présente une caractéristique anatomique spécifique. En effet, les 31^{ème} et 32^{ème} vertèbres présentent des renflements osseux hémisphériques sur le corps vertébral (Collette & Nauen, 1983), similaires morphologiquement à des hyperostoses. Le rattachement de ces structures à une forme d'hyperostose, bien qu'implicite (Béarez, 1997; Guzmán & Polaco, 2002), n'a pu être justifié jusqu'à présent, par leurs caractéristiques histologiques.

Le phénomène d'hyperostose est connu depuis longtemps chez les téléostéens (Gervais, 1875 ; Starks, 1911 ; Chabanaud, 1926 ; Bertullo & Traibel, 1955 ; Olsen, 1969, 1971 ; Desse et al., 1981 ; Meunier & Desse, 1986; etc.) et a attiré l'attention des taxinomistes (Johnson, 1973 ; Weiler, 1973 ; Gaudie et Czochanska, 1990 ; Smith-Vaniz et al., 1995 ; etc) comme des paléontologues (Fierstine, 1968 ; Meunier & Gaudant, 1987 ; Schlüter et al., 1992 ; Tyler et al., 1992) ou des archéozoologues (Driesch, 1994 ; Béarez, 1997). D'un point de vue morphologique, une hyperostose correspond à un épaississement prononcé de cer-

tains os et semble être le résultat d'une accentuation de l'ostéogenèse périostique, le plus souvent accompagnée d'un remaniement osseux plus ou moins développé des tissus hyperostoses (Desse et al., 1981 ; Meunier & Desse, 1994 ; Meunier et al., 1999). Le processus d'hyperostose a d'abord été considéré comme n'affectant que des espèces à os acellulaire (Meunier & Desse, 1986). En fait, des cas d'hyperostoses sur des espèces à os cellulaire sont connus chez les Clupeidae (Gaudant & Meunier, 1996) ou les Siluriformes (Guzmán & Polaco, 2002; Béarez & Meunier, observ. non publiées).

L'analyse histologique des renflements osseux vertébraux de la thonine noire s'avère donc particulièrement intéressante pour vérifier si ses caractéristiques histologiques sont bien celles d'une véritable hyperostose. Si c'est le cas, cette étude présente alors un deuxième intérêt. En effet, parmi les Scombridae, les Thunnini sont connus pour avoir un tissu osseux cellulaire alors que tous les autres Perciformes ont de l'os acellulaire, sans exception (Amprino & Godina, 1956 ; Meunier, 1983, 1987 ; Ricqlès et al., 1991) ; la thonine noire serait alors un nouvel exemple de téléostéen montrant un phénomène hyperostotant de l'os cellulaire.

L'importance de la thonine dans les niveaux archéologiques de Salango et son particularisme vertébral unique chez les Scombridae ont motivé la présente étude comparée de la morphologie et de la structure histologique des vertèbres 31 et 32 de six spécimens actuels et de matériel archéologique du site de Salango (Équateur).

Matériel et Méthodes

Matériel

Cinq des spécimens actuels étudiés proviennent de Puerto López (Manabí, Équateur); ils ont les numéros de collection suivants : 6663, 6664, 6855, 6856 et 6857 (Collection

Tableau 1. Dates de capture et données morphométriques principales des spécimens actuels étudiés (LT : longueur totale, LF : longueur à la fourche, LS : longueur standard, P : poids frais).

Table 1. Dates of capture and main morphometric data of the studied living specimens (LT: total length, LF: fork length, LS: standard length, P: fresh weight)

Spécimen	Date de capture	LT (mm)	LF (mm)	LS (mm)	P (g)
6663	13/06/98	666	614	578	4200
6664	13/06/98	565	525	493	2500
6855	23/06/00	346	311	295	481
6856	23/06/00	413	374	355	883
6857	23/06/00	495	435	412	1394
8051	30/01/00	583	540	520	2360

P. Béarez). Seul le spécimen qui a fait l'objet des coupes histologiques, provient des abords de l'Isla del Rey au Panama (N° 8051). Les données concernant les spécimens apparaissent dans le tableau 1.

Les squelettes ont été préparés par cuisson à l'eau des spécimens, suivie d'une macération dans de l'eau contenant du détergent. Les pièces osseuses ont été ensuite rincées et séchées.

Le matériel archéologique provient du site OMJPLP 141B-T3 de Salango (Manabí, Équateur), étudié par Béarez (1996). Il consiste en vertèbres caudales hyperostées de thonines noires, prélevées dans les niveaux 3811, 3969, 4009, 4929, 5144 et 5522 de ce gisement.

Toutes les pièces vertébrales ont été mesurées, photographiées et radiographiées.

Méthodes

a. Morphologie et morphométrie

Pour les cinq premiers spécimens actuels, les 6 dernières vertèbres caudales ont été décharnées, maintenues en connexion pour bien montrer la localisation régulière des épaississements vertébraux. Seul le spécimen N°8051 a été totalement démonté pour réaliser l'étude histologique.

b. Histologie

Les vertèbres 31 (N° 8051, 3811 et 4009) qui sont celles qui présentent les protubérances les plus marquées ont été incluses dans une résine polymérisable (chronolite 2195). Les blocs sont d'abord découpés (tronçonneuse "Fino-cut", Escil) en tranches de 250 à 300 μm d'épaisseur, radiographiées puis amincies avec des abrasifs de grain décroissant jusqu'à une épaisseur de 80 à 100 μm . Les lames minces sont à nouveau microradiographiées, avant d'être observées au microscope optique, en lumière naturelle ou polarisée.

Résultats

Caractéristiques morphologiques

La thonine noire se caractérise et se distingue des autres espèces du genre *Euthynnus*, notamment, par deux caractères de son squelette vertébral: a) le faible nombre de vertèbres qui n'est que de 37 au lieu de 39 en moyenne ; b) la présence de protubérances osseuses globuleuses sur les vertèbres 31 et 32 (Figs. 1 & 2). Celles d'*Euthynnus alletteratus* sont bien moins développées et portent sur les vertèbres 33 et 34 (Godsil, 1954). Chez *E. lineatus*, ces protubérances sont situées sur l'extrémité crâniale des vertèbres porteuses, de façon symétrique, dorso- et ventrolatéralement, soit 4 renflements hémisphériques par vertèbre ; notons que leur taille augmente avec celle des

individus, mais sont déjà visibles sur le plus petit spécimen de 311 mm LF (Fig. 1). Leur position sur le rachis s'est avérée constante dans notre échantillon et conforme à la normale, cependant Godsil (1954) signale que la vertèbre 30 est parfois aussi impliquée, soit que les excroissances portent alors sur les vertèbres 30 et 31, soit que les trois vertèbres (30 à 32) sont atteintes. Dans tous les cas, c'est la vertèbre 31 qui porte les plus forts renflements.

Les vertèbres fossiles issues des gisements archéologiques d'Équateur ressemblent en tout point au matériel actuel avec la forme hémisphérique des quatre renflements (Fig. 3). S'il n'est pas possible de confirmer leur rang vertébral, en revanche, les 4 renflements sont également localisés à la seule face antérieure des vertèbres.

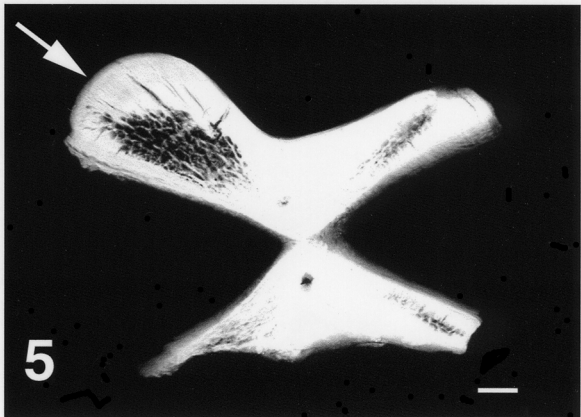
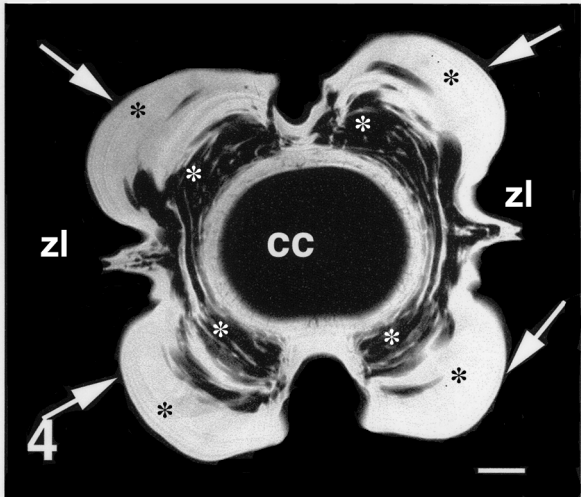
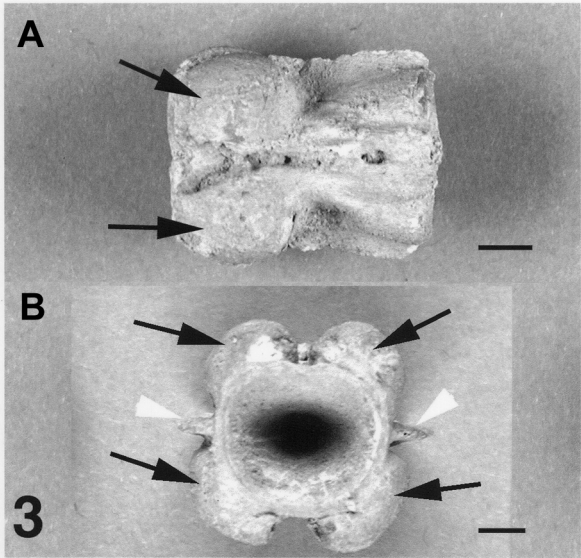
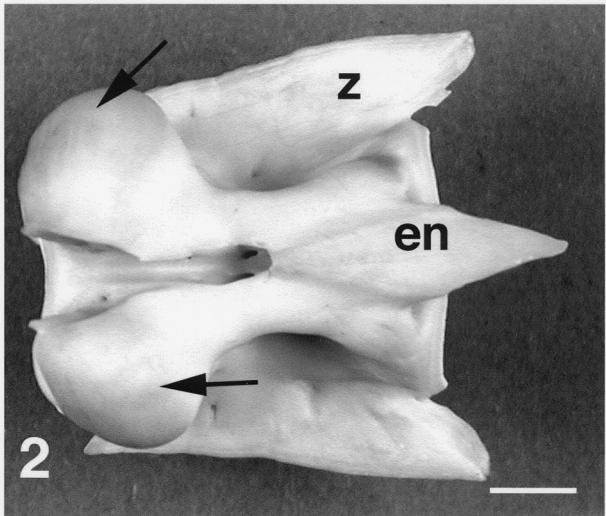
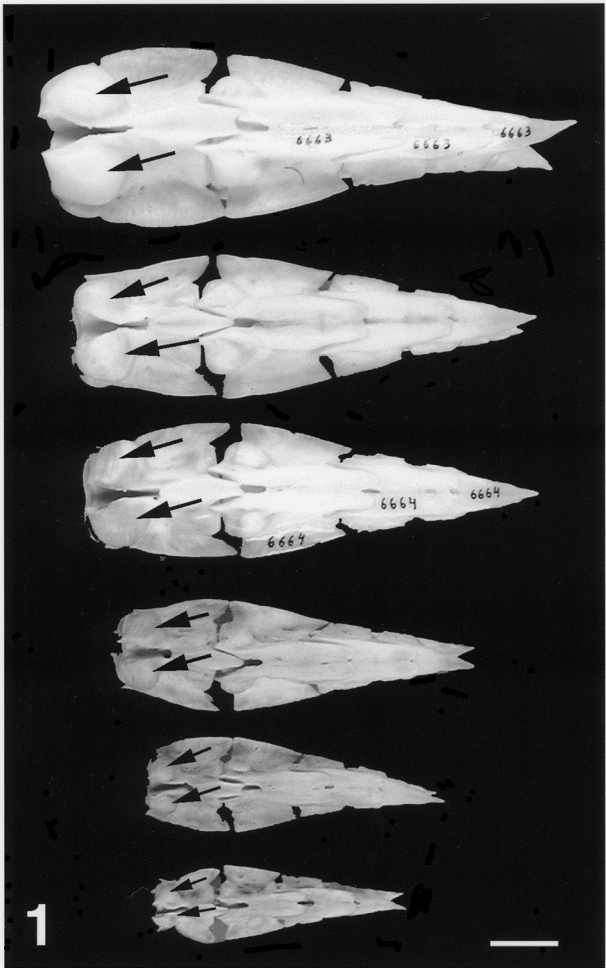
Caractéristiques histologiques

Les caractéristiques histologiques des vertèbres, plus précisément des renflements antérieurs, sont identiques sur le matériel actuel et sur les vertèbres fossiles.

Chaque renflement est constitué de deux régions distinctes (Fig. 4): a) une région périphérique, ou zone corticale, relativement compacte, constituée de tissus osseux cellulaires, finement vascularisés ; b) une région centrale profonde, ou zone médullaire, d'os spongieux dont la base s'appuie sur le centrum ossifié périchordal. La structure histologique des vertèbres archéologiques est tout à fait similaire à celle des vertèbres des spécimens actuels (Fig. 5). Les parapophyses ou zygapophyses latérales sont constituées d'os compact peu remanié ; des marques de croissance cyclique peuvent y être observées (Fig. 6). La corticale osseuse des renflements est constituée de laminae osseuses séparées par des canaux vasculaires (Figs. 7A & 8A) plus ou moins ramifiés (Fig. 7B). Les ostéocytes sont allongés et pourvus d'un nombre réduit de prolongements cytoplasmiques (Fig. 8B). La région centrale, ou spongiosa, est constituée de larges cavités dont les parois sont formées d'os cellulaire remanié. Cette spongiosa progresse aux dépens de la zone corticale grâce à des processus d'érosion ostéoclastique. On observe de nombreuses cavités dans l'os compact, au voisinage de cette région centrale (Fig. 9). Un peu d'os secondaire (Fig. 6), mais peu abondant, bordé par des lignes cimentantes de réversion indique la présence d'un faible processus d'érosion-reconstruction ici ou là.

Discussion

Les caractéristiques histologiques des vertèbres d'*Euthynnus lineatus* confirment celles qui ont été décrites par les précédents auteurs chez diverses espèces de thons (Stephan, 1900 ; Amprino et Godina, 1956). Les ostéocytes sont ici aussi de forme allongée avec un très petit nombre de prolongements cytoplasmiques (Stephan, 1900 ; Meunier et Huyseune, 1992). Des images de remaniement



osseux dans les zones non renflées des vertèbres sont notables, sans être très abondantes.

La structure histologique des zones hypertrophiées de la vertèbre, avec une compacta périphérique vascularisée s'épaississant par accrétion centrifuge et une spongiosa centrale progressant aux dépens de la première par résorption ostéoclastique, rappelle tout à fait les descriptions histologiques d'autres structures hyperostées chez les Téléostéens : les os du crâne de *Pomadasys hasta*, un Haemulidae (Meunier & Desse, 1994), les vertèbres et les os du crâne de *Prionotus stephanophrys*, un Triglidae (Meunier et al., 1999) ou divers os chez des Siluriformes (Selvaraj et al., 1973).

Les renflements antérieurs des vertèbres 31 et 32 d'*Euthynnus lineatus* sont donc bien des hyperostoses. Le processus hyperostasant est, chez *Euthynnus lineatus*, permanent et d'autant plus développé que l'animal est plus âgé. Sa localisation régulière en région caudale et affectant les seules vertèbres 31 et 32, laisse penser qu'il y a probablement un lien avec des contraintes mécaniques ou avec des insertions musculaires. On sait que, d'une façon générale, la texture osseuse est sensible aux influences biomécaniques (Francillon et al., 1990 ; Ricqlès et al., 1991). La thonine, comme tous les Scombridae Thunnini est un excellent nageur dont la morphologie générale et l'anatomie squelettique caudale sont spécialisées et adaptées à de hautes performances de nage (Webb, 1978). Mais à côté de ces facteurs épigénétiques, des facteurs génétiques ne peuvent pas être totalement rejetés pour ce

processus hyperostasant puisqu'il est présent sur tous les animaux alors, qu'à notre connaissance, il est inexistant chez les autres genres de Thunnini. Il est donc propre à l'espèce considérée.

Nous sommes donc bien en présence d'un nouvel exemple d'hyperostose chez une espèce de téléostéen à os cellulaire. Ce résultat confirme, s'il en était besoin, que les origines du processus hyperostasant chez les téléostéens présentant des os hypertrophiés et d'aspect globuleux, sont très probablement multiples (Meunier et al., 1999). L'os de ces divers poissons réagit à certaines contraintes (selon les taxons concernés) par une intensification des processus d'ostéogenèse périostique dont le résultat est un épaississement significatif de la pièce osseuse concernée ainsi qu'un alourdissement de celle-ci. La résorption importante observée en profondeur et qui se développe parallèlement à l'ostéogenèse périphérique a comme conséquence une limitation de cet alourdissement et une redistribution des composants osseux (sels minéraux et substances organiques). Il est évident que, pour aller plus loin dans la compréhension intime à la fois des phénomènes et de leur signification histophysiologique, il est indispensable de pouvoir décrypter les divers processus physiologiques impliqués. Mais d'une façon générale, les espèces présentant des hyperostoses décrites dans la nature ne semblent pas se prêter facilement à des approches expérimentales dans la mesure où la maîtrise de leur élevage est loin d'être acquise à notre connaissance.

Figure 1. Vue dorsale de la région caudale de la colonne vertébrale de 6 spécimens de taille décroissante (578 à 295 mm LS), montrant les renflements (flèches noires) du cône vertébral de la vertèbre N°31 (échelle = 10 mm). **Figure 2.** Morphologie externe (vue dorsale) de la vertèbre N° 31 d'un spécimen actuel de thonine noire (N° 8051) montrant les deux hyperostoses (flèches) à l'avant du corps vertébral. en = épine neurale ; z = zygapophyse latérale (échelle = 5 mm). **Figure 3.** Morphologie externe d'une vertèbre hyperostotée d'un spécimen fossile (N° 5144) de thonine noire. **A.** Vue dorsale montrant deux hyperostoses (flèches) à l'avant du corps vertébral. **B.** Vue frontale montrant quatre hyperostoses à l'avant de la vertèbre (flèches) ; les deux têtes de flèches blanches montrent les deux zygapophyses latérales (échelle = 5 mm). **Figure 4.** Microradiographie d'une coupe transversale de la vertèbre N° 31 d'une thonine noire de 583 mm LT (N° 8051). CC = canal cordal ; zl = zygapophyse latérale. Les zones corticales des quatre hyperostoses (flèches) sont constituées d'os compact (astérisques noirs) alors que le centre des zones hyperostotées se signale par un os relativement spongieux (astérisques blancs). (échelle = 2 mm). **Figure 5.** Coupe sagittale (Microradiographie) d'une vertèbre hyperostotée fossile incomplète d'une thonine noire (N° 5522). La flèche signale la zone hyperostotée qui se caractérise par un os relativement spongieux (échelle = 2 mm).

Figure 1. Dorsal view of the caudal region of the vertebral axis of 6 specimens of decreasing size (578 to 295 mm SL), showing the swollen processes (black arrows) of the vertebral cone (vertebra N°31) (Bar = 10 mm). **Figure 2.** External morphology (dorsal view) of the vertebra N° 31 of an extant specimen of the black skip jack (N° 8051) showing the two hyperostotic apophysis (arrows) in the anterior part of the vertebral centrum. en = neural spine ; z = lateral zygapophysis (Bar = 5 mm). **Figure 3.** External morphology of a hyperostotic vertebra of a fossil specimen (N° 5144) of black skip jack. **A.** Dorsal view showing two hyperostotic apophysis (arrows) in the anterior part of the vertebral centrum. **B.** Frontal view showing four hyperostotic apophysis (arrows) at the anterior part of the vertebra; the two white arrow heads point at the lateral zygapophysis (Bar = 5 mm). **Figure 4.** Microradiography of a transversal section in vertebra N° 31 of a black skipjack (583 mm TL) (N° 8051) CC = cordal canal ; zl = lateral zygapophysis. The cortical zones of the four swollen hyperostosis (arrows) are constituted of compact bone (black asterisks) whereas center of the hyperostotic zones are characterized by a relatively spongy bone (white asterisks) (Bar = 2 mm). **Figure 5.** Sagittal section (Microradiography) in an incomplete hyperostotic fossil vertebra of a black skipjack (N° 5522). The arrow points the hyperostotic zone that is characterized by a relatively spongy bone (Bar = 2 mm).

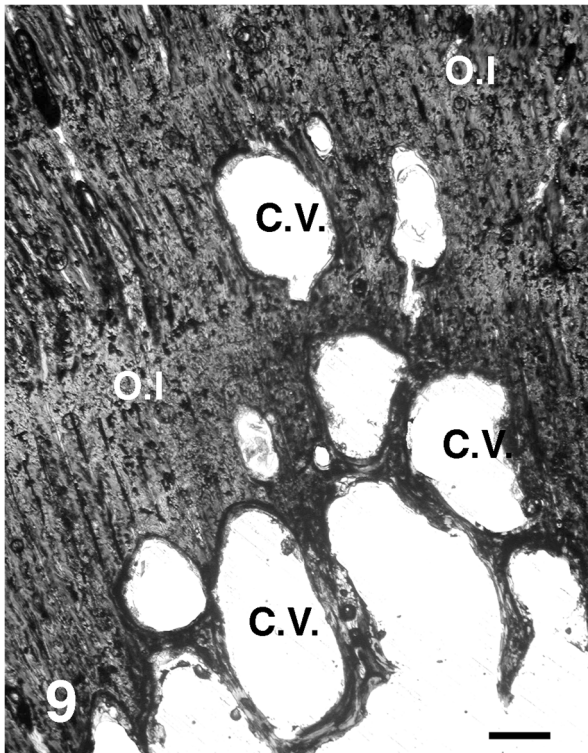
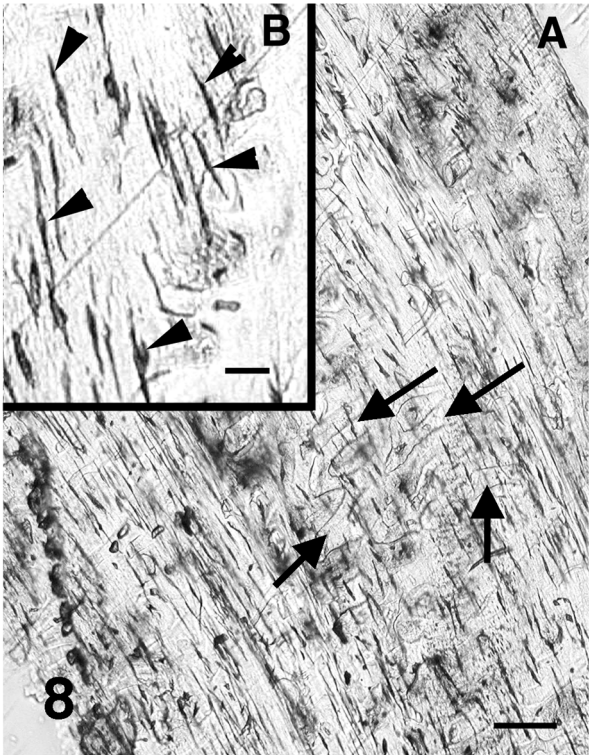
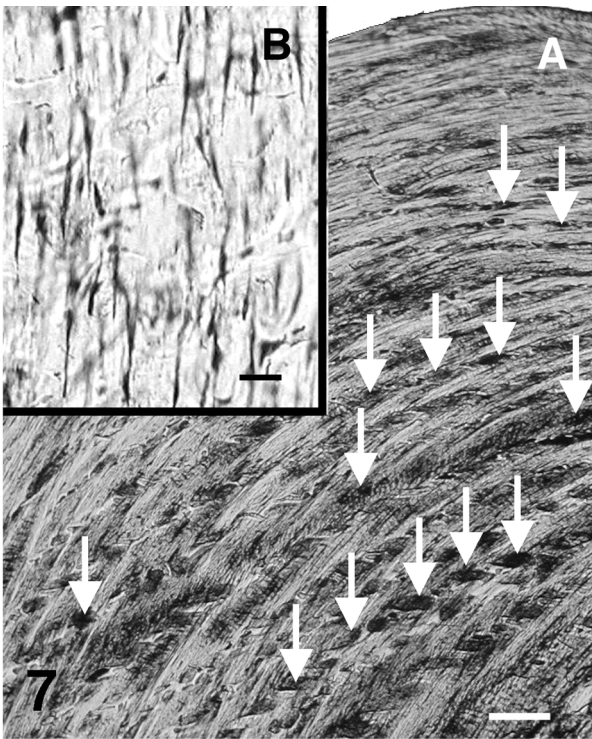
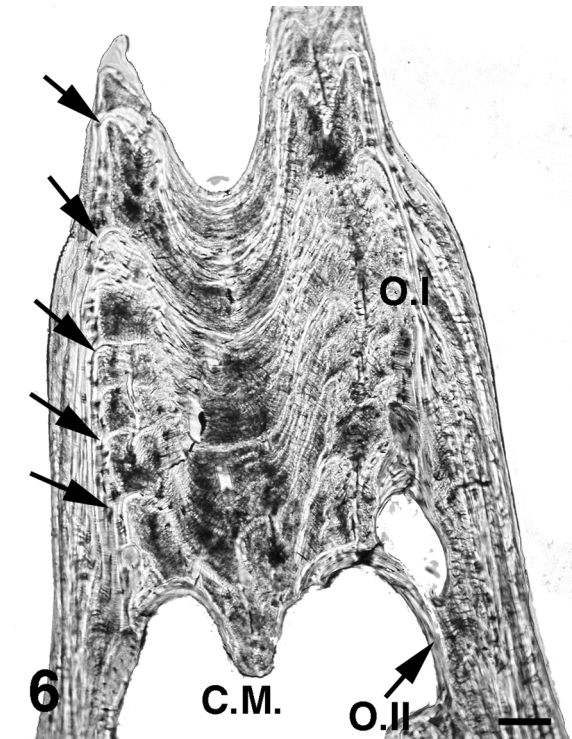


Figure 6. Coupe transversale d'une vertèbre de thonine noire (N° 8051) montrant le tissu osseux au niveau de l'apophyse latérale. On observe une large prédominance de l'os primaire (O.I) qui montre de nombreuses lignes d'arrêt de croissance (flèches). Dans la zone inférieure, la cavité médullaire (C.M.) est bordée par un peu d'os secondaire (O.II) (échelle = 100 μ m). **Figure 7.** Coupe transversale d'une vertèbre de thonine noire (N° 8051). **A.** Vue d'ensemble de la zone corticale d'un renflement osseux. Observer les couches successives d'os primaire alternant avec des canaux vasculaires (flèches) (échelle = 200 μ m). **B.** Détail de quelques ostéocytes (échelle = 25 μ m). **Figure 8.** Coupe transversale d'une vertèbre de thonine noire (N° 8051). **A.** Vue d'ensemble de la zone corticale d'un renflement osseux. Observer le réseau de canaux vasculaires (flèches) (échelle = 200 μ m). **B.** Détail de quelques ostéocytes (têtes de flèches) (échelle = 25 μ m). **Figure 9.** Coupe transversale d'une vertèbre fossile de thonine noire (N° 5522). Vue d'ensemble de la zone corticale d'un renflement osseux avec l'os vasculaire primaire (O.I.), le front d'érosion et les grandes cavités vasculaires (C.V.) (échelle = 200 μ m).

Figure 6. Transversal section of a vertebra of a black skip jack showing the bony tissue at the level of the lateral apophysis. One can see an important area of primary bone (O.I) with several lines of arrested growth (arrows). In the bottom, the medullary cavity (C.M.) is limited by thin lamellae of secondary bone (O.II) (Bar = 100 μ m). **Figure 7.** Transversal section of a vertebra of a black skip jack (N° 8051). **A.** General view of the swollen bony part showing the successive primary bone layers alternating with vascular canals (arrows) (Bar = 200 μ m). **B.** Detail of osteocytes lacunae (Bar = 25 μ m). **Figure 8.** Transversal section of a vertebra of a black skip jack (N° 8051). **A.** General view of a swollen area showing cortical bony tissue with a network of vascular canals (arrows) (Bar = 200 μ m). **B.** Detail of osteocytes lacunae (arrow heads) (Bar = 25 μ m). **Figure 9.** Transversal section of a fossil vertebra of a black skip jack (N° 5522). General view of hyperostotic area showing the primary vascularized cortical bone (O.I.), the resorption front, and the wide vascular cavities (C.V.) (Bar = 200 μ m).

Remerciements

Nous remercions l'Institut français d'études andines (IFEA), la Fundación Presley Norton (FPN), et le Smithsonian Tropical Research Institute (STRI) en la personne de Ross Robertson, pour leur aide dans l'obtention des spécimens.

Références

- Amprino R. & Godina G. 1956. Osservazioni sul rinovamento strutturale dell'osso in Pesci Teleostei. *Pubblicazioni della Stazione di Zoologica di Napoli*, **28** : 62-71.
- Béarez P. 1996. Comparaison des ichtyofaunes marines actuelle et holocène et reconstitution de l'activité halieutique dans les civilisations précolombiennes de la côte du Manabí Sud (Équateur). Thèse de Doctorat, MNHN: Paris. 200 pp.
- Béarez P. 1997. Las piezas esqueléticas diagnósticas en arqueoictiología del litoral ecuatoriano. *Bulletin de l'Institut français d'Etudes andines*, **26**: 11-20.
- Béarez P. & Lunniss R. 2003. Scombrid fishing at Salango (Manabí, Ecuador) during the first millenium BC. In : *Proceedings of the 12th meeting of the Fish Remains Working Group of the International Council for Archaeozoology* (A.F. Guzmán, O.J. Polaco & F.J. Aguilar, eds.), pp. 27-32. 4-8 September 2003, Guadalajara, Mexico.
- Bertullo V.H. & Traibel R.M. 1955. Neoplasma de los peces de las costas uruguayas. I. Osteoma de la costilla pleural de la corvina (*Micropogon opercularis*). *Anales de la Facultad de Veterinaria del Uruguay*, **6**: 55-59.
- Chabanaud P. 1926. Fréquence, symétrie et constance spécifiques d'hyperostoses externes chez divers poissons de la famille des Sciaenidés. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, **182**: 1647-1649.
- Collette B.B. & Nauen C.E. 1983. Scombrids of the world. An annotated and illustrated catalogue of tunas, mackerels, bonitos and related species known to date. *F.A.O. Fisheries Synopsis*, **125**: 1-137.
- Desse G., Meunier F.J., Péron M. & Laroche J. 1981. Hyperostose vertébrale chez l'animal. *Rhumatologie*, **33**: 105-119.
- Driesch A. (von den) 1994. Hyperostoses in fish. In: *Proceedings of the 7th Meeting of the ICAZ Fish Remains Working Group*, Fish exploitation in the Past (W. Van Neer, ed.), *Annales du Musée Royal de l'Afrique Centrale, Sciences Zoologiques*, **274**: 47-53.
- Fierstine H.L. 1968. Swollen dorsal fin elements in living and fossil *Caranx* (Teleostei: Carangidae). *Contributions in Science of the Natural History Museum of Los Angeles county*, **137**: 1-10.
- Francillon-Vieillot H., Buffrénil V. (de), Castanet J., Géraudie J., Meunier F.J., Sire J.Y., Zylberberg L. & Ricqlès A. (de) 1990. Microstructure and mineralization of Vertebrate skeletal tissues. In: *Skeletal biomineralization: patterns, processes and evolutionary trends* (J.G. Carter ed), Vol. **1**: 471-530, Van Nostrand Reinhold, New-York.
- Gaudant J. & Meunier F.J. 1996. Observation d'un cas de pachyostose chez un Clupeidae fossile du Miocène terminal de l'ouest algérien, *Sardina ? crassa* (Sauvage, 1873). *Cybium*, **20** : 169-183.
- Gauldie R.W. & Czochanska Z. 1990. Hyperostotic bones from the New Zealand snapper *Chrysophrys auratus* (Sparidae). *Fishery Bulletin*, **88**: 201-206.
- Gervais P. 1875. De l'hyperostose chez l'homme et les animaux. *Journal de Zoologie*, **4**: 445-462.
- Godsil H.C. 1954. A descriptive study of certain tuna-like fishes. Californian Department of Fish Game. *Fishery Bulletin*, **97**: 1-185.
- Guzmán A.F. & Polaco O.J. 2002. Hiperostosis en peces mexicanos. *Archaeofauna*, **11**: 45-62.

- Johnson C.R. 1973.** Hyperostosis in fishes of the genus *Platycephalus* (Platycephalidae). *Japanese Journal of Ichthyology*, **20**: 178.
- Meunier F.J. 1983.** Les tissus osseux des Ostéichthyens: structure, genèse, croissance et évolution. Archives et documents, Micro-édition, Institut d'Ethnologie du Muséum National d'Histoire Naturelle, SN-82-600-328, 200 p.
- Meunier F.J. 1987.** Os cellulaire, os acellulaire et tissus dérivés chez les Ostéichthyens: les phénomènes de l'acellularisation et de la perte de minéralisation. *L'Année Biologique*, **26** : 201-233.
- Meunier F.J., Béarez P. & Francillon-Vieillot H. 1999.** Some morphological and histological aspects of hyperostosis in the eastern Pacific marine fish *Prionotus stephanophrys* Lockington, 1880 (Triglidae). In: *Proceedings of the 5th Indo-Pacific Fish Conference, Nouméa, 1997* (Séret B. & Sire J.-Y., eds), pp. 125-133. Paris, Société Française d'Ichtyologie.
- Meunier F.J. & Desse G. 1986.** Les Hyperostoses chez les Téléostéens: description, histologie et problèmes étiologiques. *Ichthyophysiological Acta*, **10**: 130-141.
- Meunier F.J. & Desse J. 1994.** Histological structure of hyperostotic cranial remains of *Pomadourys hasta* (Osteichthyes, Perciformes, Haemulidae) from archeological sites of the Arabian Gulf and the Indian Ocean. In: *Proceedings of the 7th meeting of the ICAZ Fish Remains Working Group. Fish exploitation in the Past*, (W. Van Neer ed), *Annales du Musée Royal de l'Afrique Centrale, Sciences Zoologiques*, **274**: 47-53.
- Meunier F.J. & Gaudant J. 1987.** Sur un cas de pachyostose chez un poisson du Miocène terminal du bassin méditerranéen, *Aphanius crassicaudus* (Agassiz), (Teleostei, Cyprinodontidae). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, **305**: 925-928.
- Meunier F.J. & Huysseune A. 1992.** The concept of bone tissue in Osteichthyes. *Netherland Journal of Zoology*, **42**: 445-458.
- Olsen S.J. 1969.** Hyperostotic fish bones from archaeological sites. *Archaeological Society of New Jersey Bulletin*, **24** : 17-20.
- Olsen S.J. 1971.** Swollen bones in the atlantic cutlass fish *Trichiurus lepturus* Linnaeus. *Copeia*, **1**: 174-175.
- Ricqlès 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.
- Schlüter T., Kohring R. & Mehl J. 1992.** Hyperostotic fish bones ("Tilly bones") from presumably Pliocene phosphorites of the Lake Manyara area, northern Tanzania. *Paläontological Zurnal*, **66**: 129-136.
- Selvaraj G.S.D., Gopakumar K. & Rajagopalan M. 1973.** On the occurrence of osteochondroma and osteoma in the marine catfish *Tachysurus jella* (Day). *Journal of the Marine biological Association of India*, **15**: 571-576.
- Smith-Vaniz W.F., Kaufman L.S. & Glovacki J. 1995.** Species-specific patterns of hyperostosis in marine teleost fishes. *Marine Biology*, **121**: 573-580.
- Starks E.C. 1911.** Osteology of certain scombroid fishes. *Stanford University Publications, University Series*, **5** : 1-49.
- Stephan P. 1900.** Recherches histologiques sur la structure du tissu osseux des poissons. *Bulletin des Sciences de France et de Belgique*, **33**: 281-429.
- Tyler J.C., Purdy R.W. & Oliver K.H. 1992.** A new species of *Sphoeroides* pufferfish (Teleostei: Tetraodontidae) with extensive hyperostosis from the Pliocene of North Carolina. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, **105**: 462-482.
- Webb P.W. 1978.** Hydrodynamique et énergétique de la propulsion des poissons. In: *Bulletin de l'Office des Recherches sur les Pêcheries du Canada*. 160 pp.
- Weiler W. 1973.** Durch Hyperostose verdickte Fischknochen aus dem oberen Sarmat von Nord-Carolina, USA. *Senckenbergiana Lethaea*, **53**: 469-477.