

DES TOURBILLONS pour mieux nager

Frank Fish et George Lauder

Poissons, dauphins ou méduses se propulsent dans l'eau avec aisance. Comment font-ils ?

En visualisant les écoulements, les scientifiques révèlent les divers effets hydrodynamiques en jeu.

Un dauphin ou un poisson fend les flots vite et sans efforts apparents. Quels sont les secrets de la nage de ces animaux aquatiques ? Cette nage est soumise aux lois de l'hydrodynamique, qui dictent la façon dont l'eau s'écoule autour de l'animal et déterminent l'énergie requise au déplacement dans le fluide.

Or l'évolution a équipé les animaux aquatiques de moyens variés pour contrôler l'écoulement ambiant et celui qu'ils créent en se propulsant. Afin d'étudier ces étonnantes capacités des animaux nageurs et essayer de les transposer à des systèmes artificiels, nous nous sommes entourés de physiciens et d'ingénieurs. Comme nous le verrons, nos observations, notamment sur des poissons et des alligators, révèlent plusieurs effets hydrodynamiques mis à profit dans la nage des animaux.

Il y a encore 20 ans, on se contentait de penser l'écoulement autour d'un animal qui nage plutôt que de tenter de le visualiser. Comme il fallait simplifier, les représentations de l'interaction de l'animal avec l'écoulement reposaient sur quelques formes profilées et autres ailes artificielles aux surfaces ondulées ou lisses. Cependant, les nageurs réels présentent des formes

L'ESSENTIEL

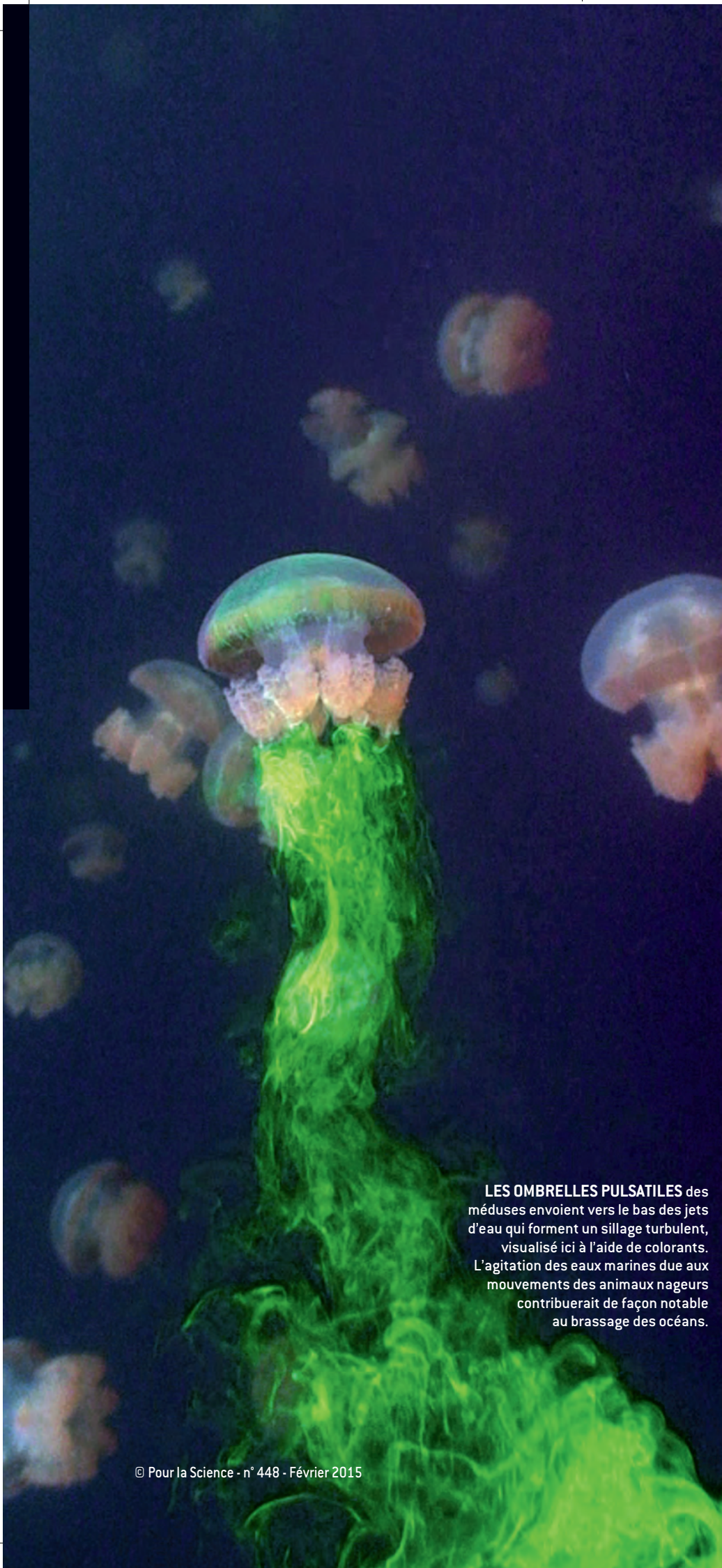
- L'étude de la nage des animaux aquatiques nécessite de visualiser l'écoulement qu'ils créent autour d'eux.
- Plus la poussée est importante et la traînée hydrodynamique réduite, plus la nage de l'animal est efficace.
- La forme du corps mais aussi la structure fine de la peau influent sur les performances de la nage.
- Les modes de propulsion sont variés, mais tous se traduisent par la production de jets de fluide et d'anneaux tourbillonnaires.

variées et plus ou moins complexes. Leurs mouvements influencent donc la dynamique de l'écoulement de façons qui n'avaient pas été envisagées. En outre, l'étude de la nage est compliquée par le fait que les animaux changent de forme en se mouvant.

C'est pourquoi les biologistes se sont mis à étudier la nage des animaux en utilisant les mêmes techniques que celles développées par les ingénieurs pour visualiser les écoulements. Une méthode consiste à introduire du colorant à la surface du fluide ou dans le sillage d'un animal nageur, de façon à pouvoir enregistrer de façon continue les trajectoires suivies par les éléments de liquide (voir la figure ci-contre).

Visualiser les écoulements

Une autre méthode très utilisée est la vélocimétrie par images de particules. Elle consiste à mêler à l'écoulement de nombreuses petites particules réfléchissantes, éclairées dans un plan par un feuillet de lumière laser. En exploitant par ordinateur les images, enregistrées par des caméras rapides, on peut reconstituer les vitesses et directions de l'écoulement dans une



LES OMBRELLES PULSATILES des méduses envoient vers le bas des jets d'eau qui forment un sillage turbulent, visualisé ici à l'aide de colorants. L'agitation des eaux marines due aux mouvements des animaux nageurs contribuerait de façon notable au brassage des océans.

région bi- ou tridimensionnelle autour de l'animal. Une autre méthode encore consiste à visualiser une simulation informatique, réalisée à l'aide de programmes résolvant numériquement les équations de Navier-Stokes, c'est-à-dire les équations de la mécanique des fluides qui régissent l'écoulement de l'eau.

Méduses, poissons ou cétacés, tous les animaux nageurs se propulsent en créant une poussée à laquelle s'oppose une traînée, c'est-à-dire une résistance qu'oppose le fluide au mouvement. Lorsque la vitesse de nage est constante, la poussée et la traînée s'équilibrent. Pour nager vite ou diminuer son effort, un animal doit tendre à réduire la traînée et à augmenter la poussée. Lorsqu'un nageur déplace de l'eau, il lui transfère une partie de son énergie cinétique (l'énergie associée à son mouvement); par ailleurs, la traînée dissipe une partie de l'énergie cinétique de l'animal, ce qui le ralentit.

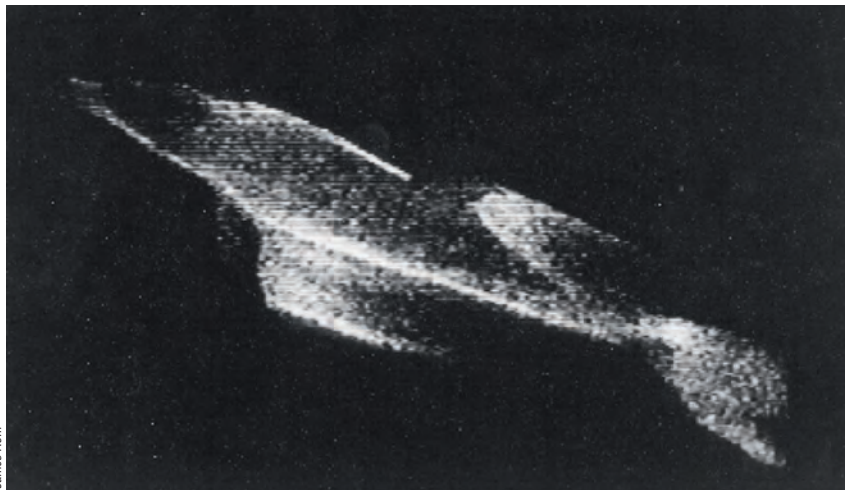
Poussée contre traînée

La traînée est produite par le frottement de l'eau sur le corps (traînée de frottement) et par la pression du fluide (traînée de forme). La traînée de frottement résulte de la friction entre la peau et la couche limite, la toute première couche de fluide proche de l'animal en mouvement. Au sein de cette couche, le comportement du fluide est dominé par sa résistance au glissement, c'est-à-dire par sa viscosité. Sous la couche limite, au contact immédiat de la surface de l'animal, cette résistance empêche le mouvement du fluide, qui reste immobile par rapport à la peau.

Tout se passe comme si la couche limite était un empilement de feuillets glissant d'autant plus les uns sur les autres qu'ils sont éloignés de la surface, exactement comme les cartes d'une pile que l'on pousse par la tranche glissent d'autant plus qu'elles sont éloignées de la table (la première restant immobile). Nommé cisaillement, ce type de déformation du fluide est dû au mouvement relatif de l'animal et du milieu dans lequel il se déplace. Ce cisaillement de la couche limite contribue aux pertes d'énergie liées à la traînée.

Le mucus présent sur le corps des poissons a pour effet de réduire la traînée due au frottement. Il est constitué d'un mélange de lipides et de protéines dont beaucoup forment de longues chaînes de molécules. Certaines de ces molécules sont

John Dabiri



LA SILHOUETTE LUMINEUSE DE CE GRAND DAUPHIN (*Tursiops truncatus*) est créée par du plancton luminescent. L'intense cisaillement du fluide, aux endroits où il y a décollement de la « couche limite » de l'écoulement, provoque l'émission de lumière par le plancton. La micro-turbulence à l'origine de la luminescence est forte sur les bords des nageoires et dans le sillage.

James Rohr

Léonard de Vinci et le profil des poissons

L'observation de l'écoulement autour d'un animal aquatique remonte à Léonard de Vinci. Il fut le premier à identifier les avantages procurés au poisson par sa forme profilée. Il affirma que le poisson peut se déplacer dans l'eau sans rencontrer beaucoup de résistance – donc en ne développant qu'une faible traînée –, car grâce à sa forme, l'eau s'écoule plus régulièrement autour de lui.

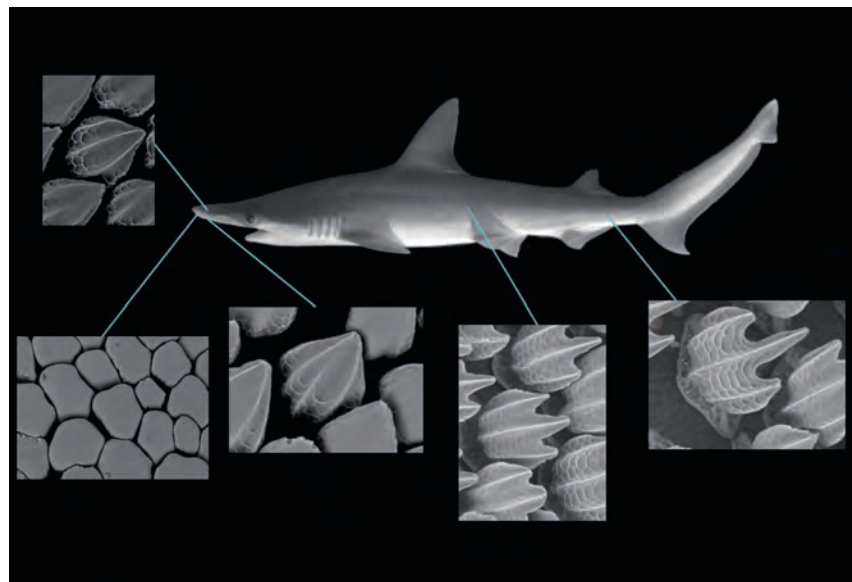
tensio-actives, c'est-à-dire qu'elles réduisent la tension superficielle du fluide. Or depuis la fin des années 1940, les ingénieurs navals ont établi que l'ajout à l'écoulement de solutions diluées de polymères à longues chaînes réduit efficacement la traînée de frottement. De même, le mucus enrobant le corps des poissons réduit la viscosité du fluide dans la couche limite. Par exemple, le mucus du barracuda (*Sphyrna argentea*), réduit de 66 % la traînée de frottement, de sorte que ce poisson est capable de pointes à 40 kilomètres par heure.

L'autre type de traînée, la traînée de forme, découle de la chute de pression entre l'avant et l'arrière du corps. Son origine se comprend aisément à l'aide du principe de Bernoulli. Publiée en 1738 par le Suisse Daniel Bernoulli, cette loi de l'hydrodynamique stipule que la pression et (le carré de) la vitesse varient en sens inverses l'une de l'autre : quand l'une augmente, l'autre diminue et *vice-versa*. Ainsi, là où le fluide entre en contact avec la partie antérieure du corps, l'écoulement ralentit et la pression augmente ; ce phénomène est facile à observer quand, assis dans un bateau, on plonge sa main dans l'eau.

Le fluide doit ensuite longer le corps. Il accélère et sa pression diminue, jusqu'à ce que le fluide atteigne l'arrière du corps. À cet endroit, la pression du fluide réaugmente, mais pas autant qu'elle avait augmenté à l'avant ; on a donc une différence de pression entre l'avant et l'arrière du corps, dont résulte la traînée de forme.

Empêcher le décollement de la couche limite

Plus le sillage est large, plus la traînée de forme est importante. Les sillages larges résultent d'une forte interaction des variations de pression avec la couche limite. Quand la couche limite a une énergie cinétique insuffisante, les changements de pression peuvent entraîner



LA FORME DES DENTICULES D'UN REQUIN varie suivant l'endroit de la peau considéré, même si la structure rainurée à trois pointes est présente presque partout [ici des denticules d'un requin-marteau *tiburo*, *Sphyrna tiburo*, *vus au microscope électronique*]. Ces denticules réduisent la traînée hydrodynamique lors de la nage. Ils augmenteraient aussi la poussée de l'animal.

George Lauder

son décollement de la surface du corps. Là où cela se produit, des tourbillons se forment et élargissent le sillage. La traînée est donc réduite si la couche limite reste attachée à la surface du nageur.

Si la forme des poissons, des cétacés ou des sous-marins est celle d'une larme étirée, ce n'est pas un hasard. Ce type de profil sélectionné au fil de l'évolution confère le minimum de traînée pour un volume donné. Il minimise les différences de pression et facilite donc l'adhérence de la couche limite, ce qui maintient un sillage étroit. Des images réalisées sur des dauphins par Jim Rohr et Michael Latz, du Spawar (*Space and Naval Warfare Systems Center*) à San Diego aux États-Unis, illustrent (voir la figure page ci-contre, en haut). Les contraintes de cisaillement au sein du fluide perturbent le phytoplancton, qui réagit en émettant de la lumière. Sur le corps profilé, le cisaillement de la couche limite est faible, d'où une émission lumineuse minimale; en revanche, sur les arêtes et les bords de fuite des nageoires, là où le cisaillement est bien plus fort, l'émission lumineuse est intense.

Au vu de ce que nous avons expliqué, on pourrait croire qu'une peau lisse réduit la traînée. Pourtant, le contraire peut aussi être vrai, comme l'atteste la peau rugueuse des requins. Pourquoi? *A priori*, les aspérités d'une surface microstructurée créent de la turbulence, qui augmente la traînée de frottement. Toutefois, les microtourbillons ont aussi pour effet de communiquer de l'énergie cinétique à la couche limite. Cette énergie aide cette dernière à surmonter les sauts de pression et la stabilise: il y a moins de risques de décollement de la couche limite, qui augmenterait la traînée de forme.

Des denticules sur la peau

Le même phénomène explique pourquoi les balles de golf présentent des alvéoles: la turbulence qu'elles engendrent près de la surface a pour effet de retarder le décollement de la couche limite, ce qui atténue leur sillage. Pour cette raison, ces balles alvéolées volent plus vite et plus loin.

Les poissons présentent à leur surface toute une variété de structures complexes qui pourraient agir de façon similaire aux alvéoles des balles de golf. Par exemple, le rostre de l'espadon (*Xiphias gladius*)

est couvert de petits creux et bosses susceptibles d'engendrer de la turbulence dans la couche limite. Bien que peu de recherches aient été effectuées sur le rôle hydrodynamique de ces structures, les spinules et autres denticules qui tapissent de nombreux poissons osseux modifient sans doute l'écoulement dans la couche limite de façon à réduire la traînée.

Pour sa part, la structure remarquable de la peau des requins (des «poissons» cartilagineux) est étudiée depuis de nom-

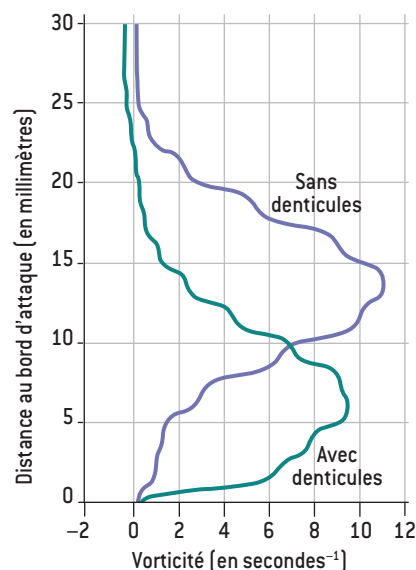
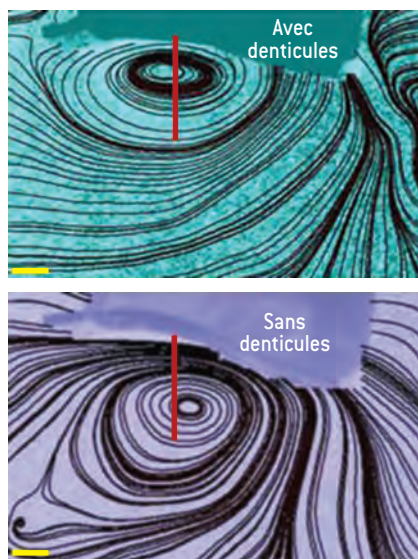
Les denticules de la peau créent de la turbulence dans la couche limite et diminuent la traînée.

breuses années. Cette peau présente un réseau serré de denticules, de «petites dents» faites de dentine recouverte d'émail et même dotées d'une cavité pulpaire, exactement comme nos dents. La plupart de ces denticules ont trois crêtes, suffisamment saillantes pour atteindre la couche limite et se terminant par trois pointes dirigées vers l'arrière (voir la figure page ci-contre, en bas). La structure exacte des denticules varie selon l'espèce de requin et la région du corps considérées. Ainsi, dans le cas du

requin-marteau tiburo (*Sphyrna tiburo*), les denticules proches de la tête évoquent des pavés, tandis que les denticules proches de la queue sont surmontés de trois crêtes bien marquées et se terminant par de longues pointes.

Quelle est la fonction hydrodynamique de ces structures? L'étude en laboratoire d'un requin vivant n'étant pas facile, l'un de nous (G. Lauder) a conçu de petits robots imitant les mouvements de nage d'un tel animal. Pour l'essentiel, il s'agit d'un plan flexible imitant la queue qui ondule dans l'écoulement. Placé dans un bassin d'essai à recirculation, ce dispositif permet de mesurer les écoulements qui s'établissent sur des échantillons flexibles de peau munie ou non de denticules, dans des conditions proches de celles de la nage. Cette approche a révélé que la présence de denticules augmente notablement (de plus de 10%) la vitesse de nage. Le gain de vitesse observé résulte d'abord d'une diminution de la traînée due, pense-t-on, à la turbulence créée dans la couche limite par les denticules. Remarqué depuis des années, cet effet est très discuté, mais reste mal compris.

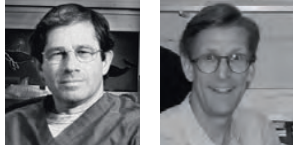
Plus étonnant, les données recueillies suggèrent aussi que la modification de l'écoulement par les denticules pourrait



George Lauder et Johannes Oefner

LES TOURBILLONS FORMÉS PRÈS DE LA PEAU créent une aspiration qui contribue à la poussée quand la surface de l'animal aquatique (ici un requin mako) est assez courbée, par exemple sur un bord d'attaque. Cet effet diminue quand le tourbillon s'écarte de la surface (située en haut sur la figure), ce qui est davantage le cas si la peau est privée de denticules. Le graphique indique les valeurs de la vorticité, qui mesure la rotation du fluide, le long du segment marqué en rouge sur les images à gauche.

■ LES AUTEURS



Frank FISH est professeur de biologie et directeur du Laboratoire de la vie aquatique à l'Université West Chester, aux États-Unis.

George LAUDER est professeur de biologie des organismes et de l'évolution à l'Université Harvard, aux États-Unis.

Article publié avec l'aimable autorisation de la revue *American Scientist*.

contribuer à la poussée, effet qui n'avait jamais été soupçonné!

En visualisant l'écoulement autour de nos membranes flexibles de peau de requin, nous avons en effet découvert la présence de ce que l'on nomme un vortex de bord d'attaque, un tourbillon créé par la pénétration du bord avant de notre robot dans le fluide. Existe-t-il sur un requin? Nous le pensons depuis qu'une simulation numérique a montré que le bord d'attaque de la queue entraîne un décollement de la couche limite, lequel s'accompagne de la création et de la propagation d'un vortex de bord d'attaque.

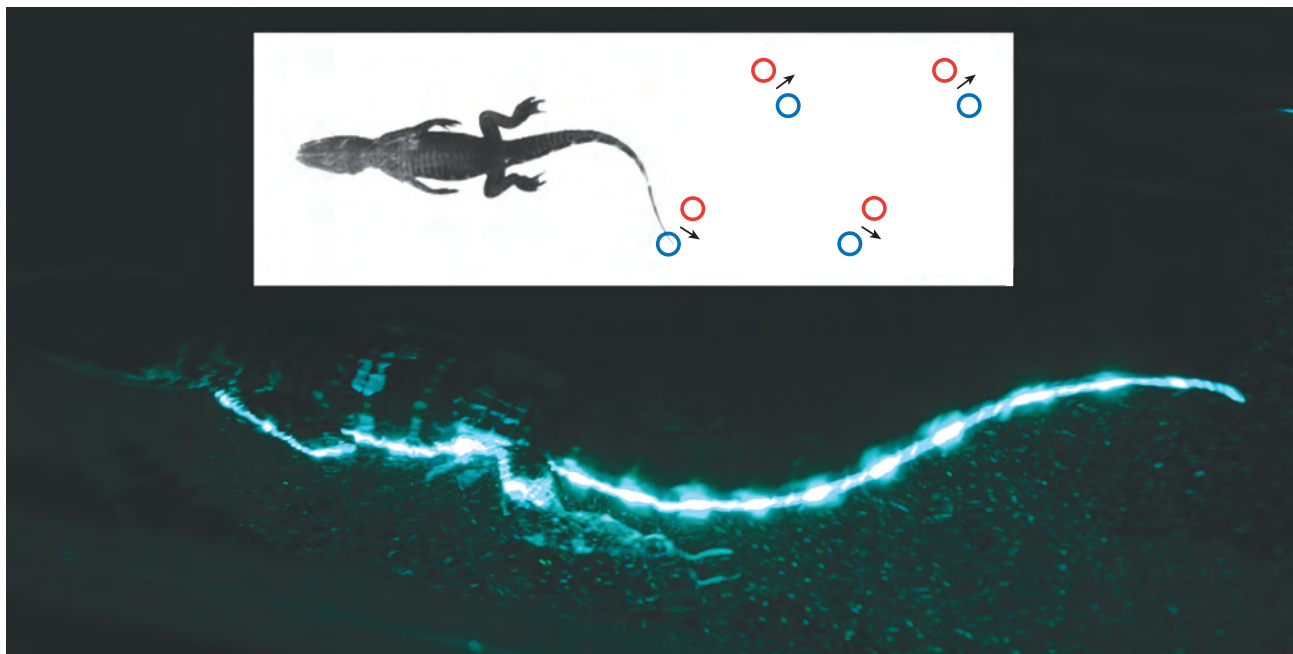
Or la région de basse pression que représente ce vortex crée une aspiration sur la peau, c'est-à-dire une force qui lui est perpendiculaire. Quand la peau se courbe vers l'avant, par exemple sous l'influence des battements de la queue, cette force développe une composante parallèle à l'axe du poisson et dirigée vers l'avant. Cette composante contribue donc à la poussée. Ce phénomène, qui concerne la région de la queue, pourrait jouer aussi partout où se produit un décollement de la couche limite, par exemple près des nageoires dorsale ou anale. Or nous avons observé qu'en l'absence de denticules, le vortex de bord d'attaque s'éloigne de la surface, ce qui diminue l'effet

d'aspiration et, partant, sa contribution à la poussée (voir la figure page 49).

Pour avancer, les animaux nageurs doivent accélérer vers l'arrière une masse de fluide. Ils y parviennent en exploitant les mouvements de leur corps et ceux de leurs nageoires et ailerons. Une fois créés, les écoulements correspondants prennent la forme d'anneaux tourbillonnaires traversés par un jet central, conformation que l'on retrouve dans les anneaux de fumée créés dans l'air par les fumeurs. John Dabiri, de l'Institut de technologie de Californie, et Ian Bartol, de l'Université Old Dominion en Virginie, ont injecté des colorants pour visualiser les éjections pulsatiles d'eau par lesquelles les méduses, les calmars ou les pieuvres se propulsent (voir la figure page 47). Les jets expulsés vers l'arrière par ces animaux produisent une série d'anneaux tourbillonnaires.

Émission d'anneaux tourbillonnaires

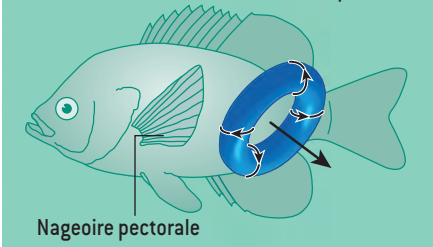
De même, on constate que le tortillement d'un poisson quand il nage produit une bonne partie de la rotation fluide – ce que l'on nomme la vorticité – observée dans son sillage. Par son mouvement, la nageoire caudale crée un anneau tourbillonnaire se



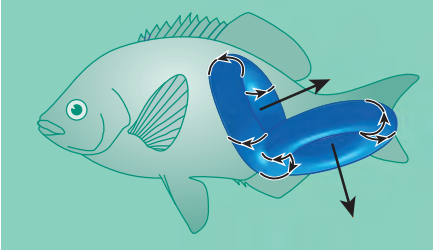
LE SILLAGE D'UN JEUNE ALLIGATOR (*en bas*) est révélé ici à l'aide de minuscules particules éclairées par un faisceau laser plan [vélocimétrie par images de particules]. Cette technique d'imagerie montre que les battements de fouet de la queue de l'animal créent des paires de

tourbillons contrarotatifs s'éloignant en biais de l'animal (*en haut*). Ce mode de propulsion, moins efficace que celui des poissons, résulte sans doute d'un compromis fonctionnel : le reptile doit pouvoir non seulement nager dans l'eau, mais aussi marcher sur la terre ferme.

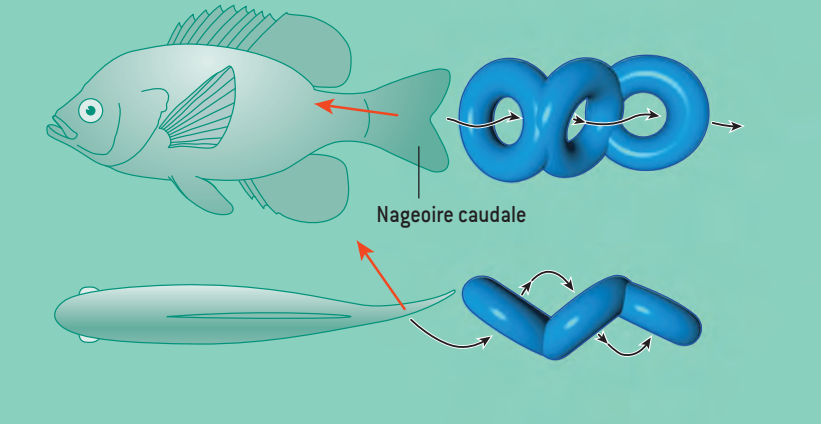
CRAPET ARLEQUIN NAGEANT À VITESSE MODÉRÉE
Émission d'anneaux tourbillonnaires séparés



EMBIOTOCIDÉ NAGEANT À VITESSE MODÉRÉE
Émission d'anneaux tourbillonnaires liés



CRAPET ARLEQUIN EN NAGE RAPIDE
Émission d'une succession d'anneaux tourbillonnaires liés



LE CRAPET ARLEQUIN ET LES EMBIOTOCIDÉS, une famille de poissons nord-américains du Pacifique, emploient différemment leurs nageoires pectorales. Les anneaux tourbillonnaires émis par le crapet arlequin sont séparés; ceux d'un embiotocidé sont liés. Mais quand le crapet arlequin mobilise aussi sa nageoire caudale pour nager vite, il produit une chaîne d'anneaux tourbillonnaires liés. La flèche rouge indique la force de réaction exercée sur la queue.

George Lauder

propageant en biais par rapport à l'axe du poisson; aussitôt que cet anneau s'éloigne vers l'arrière, un nouvel anneau tourbillonnaire est formé par le battement suivant de la nageoire caudale. Ces deux anneaux successifs se touchent. Les ondulations de la nageoire caudale organisent ainsi le sillage en une séquence d'anneaux tourbillonnaires se recouvrant partiellement et disposés en quinconce. Il en résulte un écoulement d'eau orienté en moyenne vers l'arrière, d'où une force de poussée qui compense la traînée (voir la figure ci-dessus).

Quand nous avons employé la vélocimétrie par images de particules pour visualiser le sillage créé par de jeunes alligators, une toute autre répartition des vortex est apparue. Les alligators nagent en ondulant latéralement, comme si leur corps était animé de vagues dont l'amplitude augmente à mesure qu'on se rapproche de la queue. On constate qu'à chaque demi-battement de queue, des paires d'anneaux tourbillonnaires contrarotatifs sont émises en biais vers l'arrière. Ces anneaux tourbillonnaires s'allongent à mesure que le fluide est entraîné par le mouvement de fouet de la queue. Dans le cas de la nage de jeunes alligators, les paires d'anneaux émises d'un côté du corps ne sont pas liées à celles émises de l'autre côté, au contraire de ce que l'on

observe dans le cas des poissons (voir la figure page ci-contre).

Pour une bonne propulsion et une efficacité énergétique optimale, la répartition et la périodicité des tourbillons de sillage doivent être contrôlées. La production d'un écoulement de jet efficace dans le sillage d'un poisson est possible pour un petit intervalle de valeurs du « nombre de Strouhal ». Ce nombre sans dimension (sans unité) a été défini pour décrire les écoulements oscillants, par exemple l'émission périodique de tour-

Les nageoires pectorales créent des paires d'anneaux tourbillonnaires associés à un jet central, orienté latéralement.

billons de sillage par un poisson. Dans la situation qui nous intéresse ici, le nombre de Strouhal est le produit de la fréquence d'émission des tourbillons par l'amplitude de déplacement de la nageoire caudale divisé par la vitesse de la nage.

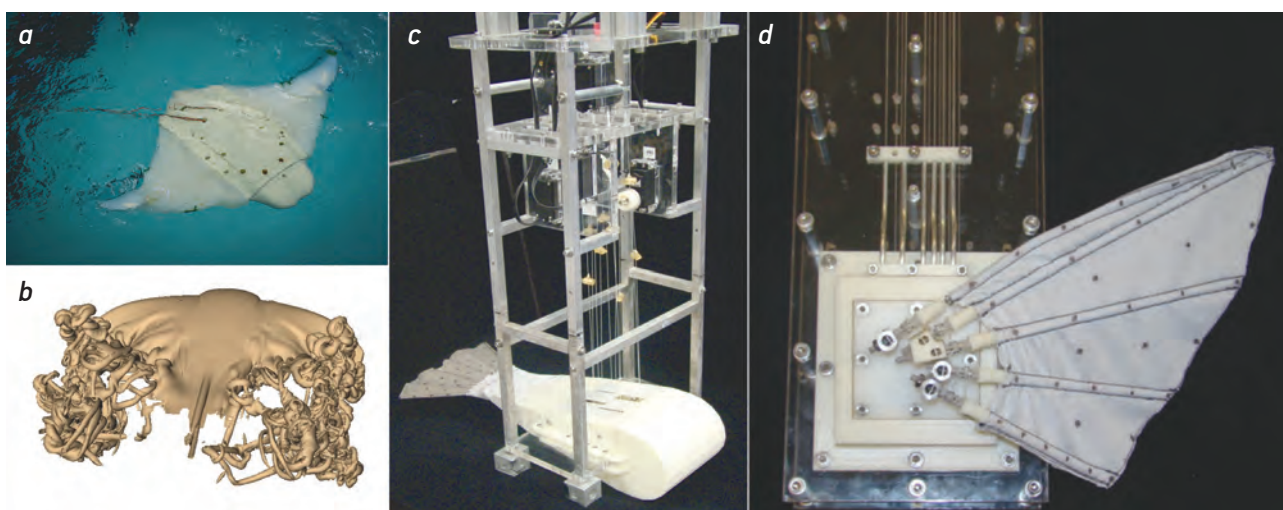
L'efficacité énergétique maximale correspond à un nombre de Strouhal compris entre 0,2 et 0,4. Les poissons et les cétaqués se trouvent souvent dans cette plage optimale; leur propulsion est ainsi plus efficace que les hélices usuelles de bateaux.

Les alligators, en revanche, présentent des nombres de Strouhal supérieurs aux valeurs optimales. On comprend toutefois que l'efficacité et la performance de propulsion puissent être plus faibles chez une espèce amphibie que chez des espèces davantage aquatiques.

L'un de nous (G. Lauder) a employé les techniques de visualisation des écoulements pour révéler le motif des tourbillons de sillage associé aux changements d'allure des animaux nageurs, l'équivalent aquatique des changements d'allure observés chez les animaux terrestres.

Ainsi, l'étude de la nage du crapet arlequin (*Lepomis macrochirus*) montre que ce poisson utilise des combinaisons différentes de nageoires selon l'allure adoptée. À faible vitesse, il n'utilise que ses nageoires pectorales (situées près de la tête de part et d'autre du corps); à grande vitesse, il mobilise aussi ses nageoires caudale, anale et dorsale pour engendrer une poussée plus forte.

Le changement d'allure reflète des contraintes sur la poussée produite par les nageoires pectorales. Ces dernières émettent des paires d'anneaux tourbillonnaires associés à un jet central orienté latéralement. Cela favorise le contrôle et la stabilité de la nage aux petites vitesses. Plus la vitesse augmente, plus les jets latéraux s'écartent du corps, ce qui accroît la stabilité mais limite la poussée. La transition vers des ondulations du corps accompagnée



George Lauder (a, c, d), Hossain Haj-Hariri (b)

LES ROBOTS NAGEURS IMITENT LES ANIMAUX NAGEURS en modifiant l'écoulement dans leur voisinage. Les grandes nageoires pectorales du *Mantabot* (a) engendrent un écoulement compliqué reproduit par une

simulation numérique (b). Des dispositifs automatiques d'immersion et de mesure sont employés pour étudier les écoulements créés par des organes natatoires pour robots biomimétiques (c, d).

d'un travail asynchrone des nageoires permet alors d'augmenter encore la quantité de mouvement transmise à l'eau propulsée vers l'aval.

Au contraire du crapet arlequin, les Embiotocidés, des poissons perciformes typiques de la côte Nord-Ouest de l'Amérique du Nord, sont capables d'utiliser leurs nageoires pectorales sur une large gamme de vitesses sans avoir recours à d'autres nageoires. Quand ces poissons accélèrent, le battement de leurs nageoires pectorales se réoriente vers l'arrière, ce qui y dirige les anneaux tourbillonnaires pectoraux et engendre une poussée.

Un rôle dans le brassage des eaux océaniques

Grâce aux techniques modernes de visualisation et à l'hydrodynamique numérique, les biologistes comprennent de mieux en mieux les écoulements autour des animaux nageurs. La façon dont ces derniers s'adaptent physiquement au milieu aquatique peut être analysée sous les angles fonctionnel, écologique et évolutionniste.

Ces progrès nourrissent aussi des questions plus globales : ainsi, J. Dabiri et Kakani Katija Young, de l'Institut océanographique de Woods Hole dans le Massachusetts, ont proposé que les écoulements créés par des myriades de nageurs jouent un rôle dans le brassage des eaux océaniques. Les mouvements incessants des animaux

seraient l'un des mécanismes de transport vertical de l'énergie au sein des océans, qui faciliterait en particulier le transport des nutriments. La nage des organismes marins serait donc à prendre en compte pour comprendre plus avant le changement climatique.

Nos recherches se poursuivent : actuellement, nous étudions la façon dont le crapet arlequin contrôle l'écoulement qui l'entoure à l'aide de nageoires oscillantes flexibles ; une technique que pratiquent aussi à leur manière les raies manta et pastenague. Nous voudrions en tirer une locomotion améliorée pour véhicules sous-marins autonomes, qui rende plus économes, plus manœuvrables et plus rapides ces robots très utilisés par les océanographes (voir la figure ci-dessus).

Comme les animaux aquatiques, les véhicules sous-marins autonomes doivent séjourner longtemps dans un milieu fluide 800 fois plus dense et 60 fois plus visqueux que l'air. Compte tenu de nos observations, nous avons toutes les raisons de croire que les véhicules sous-marins autonomes du futur seront équipés de nageoires oscillantes flexibles. L'ingénierie nous a fourni des techniques élaborées de visualisation des écoulements, qui nous permettent de dévoiler les astuces par lesquelles les animaux aquatiques tirent profit de leur environnement liquide. En retour, ces informations biologiques aident à mettre au point des robots nageurs plus perfectionnés. ■

■ BIBLIOGRAPHIE

L. Wen *et al.*, **Biomimetic shark skin : Design, fabrication and hydrodynamic function**, *The Journal of Experimental Biology*, vol. 17, pp. 1656-1666, 2014.

N. Lanotte et S. Lem, **La physique de la natation**, *Pour la Science* n° 426, avril 2013.

J. Oeffner et G. V. Lauder, **The hydrodynamic function of shark skin and two biomimetic applications**, *Journal of Experimental Biology*, vol. 215, pp. 785-795, 2012.

C. Esposito *et al.*, **A robotic fish caudal fin : Effects of stiffness and motor program on locomotor performance**, *Journal of Experimental Biology*, vol. 215, pp. 56-67, 2012.

G. V. Lauder et E. G. Drucker, **Forces, fishes, and fluids : Hydrodynamic mechanisms of aquatic locomotion**, *News in Physiological Sciences*, vol. 17, pp. 235-240, 2002.