RECHERCHES DE PHYSIOLOGIE APPLIQUÉES A LA PISCICULTURE : A PROPOS DE LA MIGRATION DE LA TRUITE ARC-EN-GIEL

par RENÉ GUY BUSNEL,
Lauréat de l'Académie des Sciences,
Chargé de Recherches (1).

I. — INTRODUCTION

A. — CADRE ET BUT DU TRAVAIL

Au cours de l'hiver 1940-41, M. VIVIER, Directeur de la *Station Centrale d'Hydrobiologie appliquée* du Paraclet, nous entretint d'un problème de biologie appliquée : la migration de la Truite Arc-en-Ciel. Ce sujet, très controversé, étant d'un intérêt évident et important pour le Service de la pêche des Eaux et Forêts, nous avons accepté d'en aborder l'étude sous sa direction.

Les premiers travaux furent effectués à Paris, sur des Truites fournies par M. CHARPY, Chef de la 1^{re} Région piscicole, et originaires de l'établissement de pisciculture de La Neuville. Malheureusement le cheptel étant raréfié par suite des destructions de la guerre, ces travaux durent être abandonnés.

Dans le courant du mois d'Août 1942, une occasion favorable nous a permis de reprendre ces études, au cours d'une mission qui nous a été offerte par M. LARRIEU, Directeur du Service de la Pêche, dans le cadre du Laboratoire du Paraclet, avec le matériel biologique qui put être mis à notre disposition par M. VIVIER (1).

Nous apportons aujourd'hui, dans ce mémoire, l'ensemble des résultats obtenus au cours de ces premières expérimentations.

(1) Travail exécuté à la *Station Centrale d'Hydrobiologie appliquée* du Paraclet.

(2) Nous prions MM. LARRIEU, Conservateur des Eaux et Forêts, Chef du Service de la Pêche et VIVIER, Inspecteur des Eaux et Forêts, de bien vouloir trouver ici l'expression de notre vive gratitude, pour leur accueil et l'aide constante qu'ils ont bien voulu nous apporter pour mener à bien ces projets.

B. — LA QUESTION DE LA MIGRATION DE LA TRUITE ARC-EN-CIEL

Nous ne ferons pas ici un exposé détaillé du problème de la migration de la Truite Arc-en-Ciel ; on consultera, à cet effet, le mémoire très documenté de M. SORNAY (1) qui définit exactement l'ensemble de la question. Afin de préciser le problème, nous en donnerons seulement les grandes lignes :

— Les réempoissonnements effectués avec des alevins de Truites Arc-en-Ciel montrent très souvent, au stade adulte, que cette espèce a de la peine à se maintenir, à se reproduire et à se développer dans les eaux libres où on l'a introduite. Si on arrête les immersions d'alevins, l'espèce diminue de fréquence et disparaît progressivement (2).

— Cette disparition, d'après les pêcheurs, serait attribuable soit :

a) A une migration à la mer des adultes au moment de la maturité sexuelle ;

b) A la trop grande voracité des adultes qui deviendraient des proies trop faciles et disparaîtraient par la pêche.

Le premier cas, celui de la migration à la mer des adultes, est celui qui est généralement tenu comme le plus plausible.

La Truite Arc-en-Ciel, dit SORNAY « ne fraie pas dans nos rivières et descend le cours de celles-ci pour se rendre à la mer lors de la maturité sexuelle ».

L'origine génétique des Truites Arc-en-Ciel françaises est complexe ; celles-ci sont en fait des produits génétiques hétérogènes de Truites américaines de souches très variées, les unes migratrices, les autres sédentaires, sans qu'une filiation exacte puisse se retrouver. Il y aurait, du reste, en France, plusieurs souches différentes, ce qui complique encore les discriminations possibles. Quoi qu'il en soit, la parenté même lointaine avec des lignées euryhalines, peut rendre l'hypothèse de migration assez probante.

C. — MÉTHODES D'ÉTUDE DU PROBLÈME

S'il y a migration, il semble, *a priori*, que la méthode facile d'observation dans la nature soit celle du marquage, technique couramment appliquée sur certaines espèces, même marines comme le Thon, le Maquereau, ou migratrices comme l'Anguille (3).

Personnellement, nous avons pensé aborder le problème par la méthode biologique expérimentale.

(1) Voir *Bulletin* : — n° 67, Janvier 1934, p. 185.

(2) VOUGA, en Suisse, dans le canton de Neuchâtel, a obtenu des résultats opposés, l'espèce se maintenant et se multipliant abondamment. (*Bull. Suisse, Pêche et Piscic.*, nos 6 et 7, 1933). — Voir aussi *Bulletin*, n° 64, Octobre 1933, p. 103.

(3) M. CHARPY, Inspecteur des Eaux et Forêts, nous a dit son intention d'entreprendre sur la Truite arc-en-ciel une série d'expériences similaires.

La première condition de la migration de la Truite c'est que le poisson puisse vivre en eau salée ; or, on sait que l'euryhalinité est liée à certains caractères physiologiques constants ; leur détermination permettra donc de préciser si la Truite Arc-en-Ciel a la possibilité de vivre ou de ne pas vivre en eau salée. Le problème de la migration ne sera pas résolu en soi, mais un grand pas sera fait dans l'ensemble de la question.

D. — PLAN GÉNÉRAL DE L'EXPOSÉ

Les principes et les techniques d'étude que nous avons appliqués à notre recherche sont axés sur la physiologie du milieu intérieur (1). Ils constituent un vaste ensemble qu'il serait trop long de définir ici. Toutefois, comme nous serons amené, dans l'avenir, à faire un large appel à ces méthodes de recherches, nous avons pensé qu'il serait souhaitable, au lieu de faire un simple exposé classique de nos résultats, de les incorporer dans une étude d'ensemble, ce qui permettra de comprendre, dans un cadre général, comment notre recherche a été orientée. Celle-ci, condensée en un chapitre spécial, se rapportera uniquement aux Truites Arc-en-Ciel, et au problème direct des possibilités de l'euryhalinité de cette espèce. Le chapitre des conclusions sera réservé uniquement aux résultats de nos travaux personnels.

II. — PRINCIPES ET TECHNIQUES D'ETUDE DE LA PHYSIOLOGIE DU MILIEU INTÉRIEUR

A. — LE MILIEU INTÉRIEUR

Définition.

Lorsque l'on étudie les êtres vivants, on peut les grouper en deux catégories différentes :

1° Ceux qui sont asservis au milieu extérieur, en ce sens qu'ils tombent à l'état de vie ralentie ou même de mort apparente lorsque la température tombe à 0°C. C'est le cas, dans nos contrées, des Invertébrés et des Vertébrés inférieurs qui disparaissent en hiver (*Insectes* cachés sous des écorces, dans les maisons, sous terre — *Batraciens* engourdis dans la vase) ;

(1) La définition de l'ensemble des principes de physiologie comparée auquel nous allons faire largement appel a été l'œuvre du Professeur P. PORTIER, Membre de l'Institut, Professeur à l'*Institut Océanographique*, dont nous sommes l'élève depuis 1935. Le chapitre dans lequel nous exposerons l'ensemble de cette question ne constituera donc pas une œuvre originale, mais plutôt un résumé des travaux de notre Maître et de ses élèves. Nous l'emprunterons plus particulièrement à son « *Traité de Physiologie des animaux marins* », auquel ses élèves ont contribué par leurs recherches personnelles : Ce sont, par ordre alphabétique : MM. BOUCHER-FIRLY (M^{me}) — DRILHON (M^{me}) — DUVAL — FISCHER — FONTAINE — GUEYLARD (M^{lle}) — LOMPEZ-LOMBA — PORA — RAFFY (M^{lle}).

2° Ceux qui sont indépendants du milieu extérieur. La période froide n'atténue pas les manifestations vitales des Mammifères et des Oiseaux qui ont une vie aussi active que pendant la période chaude.

Ces différences tiennent à ce que les êtres de la première catégorie, qui tombent à l'état de vie ralentie n'ont pas de milieu intérieur, ou un milieu intérieur très imparfait, tandis que les seconds ont un milieu intérieur très perfectionné muni de mécanismes régulateurs précis.

Les éléments anatomiques de tous les animaux sont entourés et baignés par des liquides dans lesquels ils puisent les aliments qui leur sont nécessaires et dans lesquels ils rejettent des substances de déchet. Il n'y a pas d'exception à cette règle. Les cellules d'un organisme sont donc dans la même situation que des poissons dans un aquarium. Mais l'aquarium peut être plus ou moins perfectionné, plus ou moins confortable au point de vue de l'aération, de la nourriture, de la température.

A l'état normal le liquide de transsudation n'existe dans les tissus qu'en quantité très faible et, pratiquement, il est difficile d'en recueillir des quantités suffisantes pour l'étudier, aussi prend-on, comme milieu intérieur, soit la lymphe, soit plutôt le sang.

Si tous les composés chimiques nécessaires au fonctionnement des tissus ne sont pas présents en quantité convenable, si les produits de déchet s'accumulent, les cellules souffrent et l'animal qu'elles composent ne tarde guère à dépérir.

De là résulte l'intérêt de connaître les caractéristiques physico-chimiques du milieu intérieur et les mécanismes régulateurs qui maintiennent sa composition dans les limites voulues, ou corrigent les déviations qui ont pu se produire.

La concentration moléculaire et la pression osmotique. — Lorsque l'on transporte un animal de l'eau douce en eau de mer, le facteur le plus important qui joue est celui du nombre total des molécules contenu dans l'unité de volume, c'est ce que l'on appelle la « concentration moléculaire ». On verra qu'il existe des mécanismes régulateurs qui tendent à conserver à ce facteur une valeur à peu près fixe. La concentration moléculaire sera la première caractéristique permettant de connaître le milieu intérieur.

La concentration moléculaire conditionne la « pression osmotique » d'un liquide. Rappelons donc ce que c'est que la pression osmotique et comment on la mesure.

On plonge dans un cristalliseur rempli d'eau distillée un vase fermé à sa partie inférieure par une membrane de parchemin et surmonté d'un tube de verre gradué.

Le vase est rempli d'eau de mer qui affleure au trait au début de l'expérience. On constate que le niveau de l'eau dans le tube s'élève rapidement comme si la solution riche en sels contenue dans le vase attirait l'eau distillée du cristalliseur à travers la membrane.

Après quelques jours, l'eau, qui a atteint une grande hauteur dans le tube, ralentit son mouvement d'ascension, s'arrête, puis redescend ; au moment de la hauteur maxima si l'on dose les sels dans le vase et dans le cristalliseur on trouve la même concentration.

Les sels ont passé à travers la membrane de parchemin pendant que l'eau pénétrait en sens inverse. Cet appareil a donc servi à montrer l'existence de la pression osmotique.

Si l'on remplace la membrane de parchemin par une membrane de ferro-cyanure de cuivre, pour avoir une cloison dite semi-perméable, qui ne se laisse traverser que par des molécules d'eau et non par les molécules salines, en recommençant la première expérience on pourra mesurer la pression osmotique de l'eau de mer par la colonne soulevée dans le tube. Elle atteindra 240 mètres pour l'eau de mer et seulement 2^m 50 pour l'eau de rivière.

Au moyen de cet osmomètre on a donc pu étudier les lois de la pression osmotique. Cette caractéristique physico-chimique ne dépend que du nombre de molécules contenues dans l'unité de volume, mais nullement de la nature de ces molécules.

En liaison avec cette constance, on a cherché une autre caractéristique plus facilement déterminable et l'on a choisi le « point de congélation ».

Le zéro du thermomètre est le point où s'arrête la colonne mercurielle lorsque l'on maintient le réservoir dans la glace d'eau distillée en fusion. Une solution saline se congèlera à une température inférieure au zéro et d'autant plus basse que la concentration de cette solution sera plus forte.

On trouve ici la même loi que pour la pression osmotique, la nature de la molécule n'intervient pas, seule joue leur concentration. On a établi la relation simple entre l'abaissement du point de congélation représenté conventionnellement par la lettre grecque Δ et la valeur de la pression osmotique qui permet de passer de l'une à l'autre et réciproquement.

Cette formule est la suivante :

$$\pi = 12,03 \times \Delta.$$

π désigne la pression osmotique exprimée en atmosphère, Δ est l'abaissement du point de congélation en degrés centigrades.

Ainsi, l'abaissement du point de congélation, déterminé au moyen du cryoscope, fournit la concentration moléculaire totale du liquide étudié.

Le milieu intérieur des Poissons Téléostéens (1).

La concentration moléculaire du milieu intérieur des Poissons Téléostéens varie selon le milieu extérieur. Il y a, en effet, chez le Poisson une

(1) Les Élasmobranches se comportent différemment. Ce chapitre ne sera pas abordé ici.

surface d'échanges, la branchie. Chez les Téléostéens marins elle oscille de $\Delta = - 0^{\circ}63$ à $\Delta = - 1^{\circ}04$ chez une même espèce, cette concentration est fonction de celle de l'eau de mer environnante.

C'est ainsi que pour le Cabillaud (*Gadus-morrhua*) DEKHUISEN donne les chiffres suivants :

Amsterdam : $\Delta = 0,644$.

Bergen : $\Delta = 0,729$.

Leyde : $\Delta = 0,811$.

Chez les Téléostéens d'eau douce tels que la Carpe, le Barbeau, la concentration moléculaire est de $\Delta = - 0^{\circ}50$. Ils ont une concentration moléculaire très supérieure à leur milieu (eau douce $\Delta = - 0^{\circ}02$).

Les Téléostéens marins ont donc, au contraire, une concentration moléculaire nettement inférieure à celle de leur milieu intérieur (2° environ pour l'eau de mer et $0^{\circ}70$ pour le Poisson).

Par rapport au milieu externe, Téléostéens d'eau douce et Téléostéens d'eau de mer sont dans des situations inverses.

B. — LES MÉCANISMES DE RÉGULATION DU MILIEU INTÉRIEUR

Cas des Téléostéens d'eau douce.

Ainsi qu'on l'a vu précédemment et en vertu des lois de l'osmose, l'eau ambiante tend à pénétrer constamment dans l'organisme du poisson à travers la branchie ou même par les parois du tube digestif.

D'après PORTIER.

FIG. 6. — Téléostéen d'eau douce.

A. Pénétration d'eau par la branchie ; — B. Élimination d'urine hypotonique très abondante:

De toute nécessité, il faut qu'elle soit éliminée, on a constaté que le rein intervenait d'une manière efficace en sécrétant une urine très hypotonique par rapport au sang. Cette urine est produite d'une manière ininterrompue, de sorte que le poisson en excrète de 100 à 300 centimètres cubes par kilogramme et 24 heures, ce qui correspondrait, pour un homme de 60 kilos, à une élimination journalière de 6 à 18 litres (Fig. 6).

Le Téléostéen d'eau douce est donc traversé par un lent courant d'eau qui a l'avantage d'entraîner dans le milieu extérieur les déchets du métabolisme. C'est un véritable lavage du sang.

Cas des Téléostéens marins.

Le milieu extérieur étant plus concentré que le milieu intérieur, l'eau du sang a tendance à transsuder dans le milieu extérieur. Comment le poisson va-t-il lutter contre cette déshydratation qui le menace d'une manière permanente ?

D'après SMITH, le Téléostéen absorbe de l'eau de mer par le tube digestif ; les sels de cette eau, après avoir pénétré dans le milieu intérieur sont en grande partie rejetés dans le milieu extérieur par la branchie qui posséderait des cellules différenciées pour ce travail. Il ne reste donc dans le milieu intérieur que de l'eau peu chargée de sels.

D'après PORTIER.

FIG. 7. — Téléostéen marin.

A. Pénétration d'eau de mer par le tube digestif ; — B. Élimination d'une urine isotonique peu abondante ; — C. Élimination de sels par la branchie.

Le rein sécrète une urine isotonique au sang, mais sa quantité est naturellement beaucoup plus faible que chez le poisson d'eau douce (3 centimètres cubes environ par kilo et 24 heures, ce qui correspondrait à 180 centimètres cubes pour l'Homme).

Ainsi l'eau pure qui fait défaut au Téléostéen marin serait extraite de l'eau de mer grâce au travail de la branchie (Fig. 7).

Différence dans la structure du système rénal.

Le travail imposé aux reins pour l'élimination de l'eau est bien plus considérable chez le poisson d'eau douce que chez le poisson marin et a pour conséquence une modification de la structure de l'organe.

Le sang artériel qui arrive au rein traverse un peloton vasculaire : le glomérule de Malpighi. On admet que c'est à ce niveau que l'eau et les sels du sérum filtrent au travers de la paroi des capillaires.

Chez les Téléostéens d'eau douce qui ont une élimination urinaire très abondante, les glomérules sont nombreux et bien développés.

Chez les Téléostéens marins qui éliminent une urine rare, les glomérules diminuent considérablement de nombre et ceux qui persistent semblent atrophiés.

C. — PASSAGE DES POISSONS DE L'EAU DOUCE DANS L'EAU DE MER, ET VICE VERSA.
ADAPTATION AUX CHANGEMENTS DE SALINITÉ

Les Téléostéens ne sont jamais en équilibre avec le milieu qui les entoure, et des mécanismes régulateurs doivent intervenir d'une manière permanente pour maintenir le milieu intérieur à son niveau normal.

La plupart des poissons ne supportent pas un changement de salinité un peu accentué. Une Carpe, transportée de l'eau de rivière dans l'eau de mer, succombe rapidement et il en est de même d'un poisson de mer transporté en eau douce.

Les poissons qui sont ainsi étroitement localisés par le facteur salinité sont désignés sous le qualificatif de *Sténohalins* (στενός : étroit, — et ἅλς : sel).

D'autres passent presque sans transition de l'eau douce dans l'eau de mer ou *vice versa* (Anguille, Saumon, Truite de mer, Epinoche). Ce sont les *Euryhalins* (εὐρύς : large, — et ἅλς : sel).

Poissons sténohalins.

Un lot de Carpes est transporté dans des solutions salines de plus en plus concentrées. On les sacrifie au bout de quelques heures de séjour dans

FIG. 8. — Courbes d'adaptation brusque et progressive — de la Carpe à l'eau salée.

le nouveau milieu, et on détermine la concentration moléculaire de leur sang par la méthode cryoscopique.

On constate que le sang qui avait dans l'eau douce un Δ de $-0^{\circ}50$ aug-

mente de concentration moléculaire en fonction de celle du milieu extérieur, mais moins vite que celle-ci et les deux milieux deviennent équi-moléculaires pour $\Delta = -0^{\circ}61$ (Fig. 8).

Le poisson diminue de poids assez lentement. L'élimination d'eau a lieu par la branchie et l'animal se comporte normalement.

Pour des concentrations plus fortes du milieu extérieur, la concentration moléculaire du sang continue à augmenter mais reste inférieure à celle du milieu ambiant.

Avec une concentration de $\Delta = -0^{\circ}90$ on a une nouvelle étape. Le poids du poisson augmente ainsi que sa concentration moléculaire et l'animal meurt. La branchie a été forcée, les sels ont pénétré dans le sang.

Si les passages dans les solutions de plus en plus concentrées sont moins rapides et s'échelonnent, par exemple, sur 50 jours, l'animal a le temps de réagir et on constate que sa concentration moléculaire ne dépasse jamais celle du milieu ambiant. La courbe (Fig. 3) reste asymptote, c'est-à-dire qu'à partir de $\Delta = -0^{\circ}61$, les concentrations des deux milieux sont égales. Dans ce cas, la carpe meurt à $\Delta = -1^{\circ}04$.

On observe parfois dans la nature la mort des Poissons d'eau douce sténohalins lorsqu'ils sont en contact avec une eau très salée.

Un biologiste océanographe roumain, ANTIPA, a observé qu'au printemps, l'eau douce, à l'embouchure du Danube, se superpose à l'eau de la mer Noire, plus dense. Au printemps de 1931, l'eau de la mer, à une assez grande distance des côtes s'étant dessalée par ce mécanisme, s'était peuplée d'un banc de Carpes venant du Danube. Ce banc s'était avancé jusque dans les eaux de Constanza, lorsque des vagues d'eau salée poussées par le vent du large vinrent déferler sur ce banc de Carpes qui furent tuées et rejetées en quantités énormes tout le long de la côte.

CHAUCHARD a signalé des phénomènes analogues dans les eaux canalisées de la Rance aux environs de l'écluse de Lehon.

Poissons euryhalins.

Parmi ces poissons, Anguille, Lamproie, Epinoche, Saumon, Alose, Truite de mer, Plie, Flet, certains peuvent passer brusquement de l'eau de mer à l'eau douce ou réciproquement.

L'Anguille d'eau douce a une concentration moléculaire sensiblement plus élevée que celle des sténohalins. Son Δ assez variable, oscille autour de $-0^{\circ}65$.

Quand on la fait passer dans l'eau de mer, sa concentration moléculaire augmente, mais beaucoup plus lentement que chez la Carpe placée dans les mêmes conditions; la courbe figurative de la concentration du milieu intérieur traverse la bissectrice et dans l'eau de mer le Δ est de $-0^{\circ}80$. Chez la Carpe, le Δ aurait été de $-2^{\circ}0$, mais ainsi qu'on l'a vu ce poisson meurt vers $\Delta = -1^{\circ}$ (Fig. 9).

Or, l'Anguille, lorsqu'on la saisit avec un torchon et qu'elle s'essuie,

pendant le transvasement de l'eau douce à l'eau de mer, meurt bientôt au contact de ce nouvel élément (PAUL BERT).

FIG. 9. — Courbe d'adaptation à l'eau salée de l'Anguille normale — de l'Anguille essuyée

La courbe de cette Anguille essuyée montre que sa concentration moléculaire interne varie beaucoup plus rapidement que celle de l'Anguille normale, le mucus de la peau joue donc un rôle protecteur important.

Ainsi l'Anguille résiste aux changements de salinité parce qu'elle possède des mécanismes conservateurs de son milieu intérieur, mécanismes qui font défaut ou qui sont moins efficaces chez les sténohalins.

Que sont ces mécanismes ? L'intervention de la branchie ne semble pas douteuse. Elle élimine le chlorure introduit dans le milieu intérieur et cela d'une manière d'autant plus active que le poisson est dans une eau plus chargée de sels (KEYS et WILLNER). Cette élimination serait rendue possible, selon ces auteurs, par la présence de cellules dites « à chlorure » localisées à la base des branchies. D'après les auteurs américains, on retrouverait ces cellules chez un grand nombre de poissons euryhalins. Aussi cette recherche a-t-elle été appliquée aux Truites. Il est évident que les glandes à mucus localisées dans la branchie jouent un rôle aussi important dans ce processus que dans le cas de la peau.

Cas de l'Epinoche.

L'Epinoche présente un cas différent des espèces précédemment étudiées. Quand on place un poisson d'eau douce, non adapté, comme le Goujon, dans de l'eau salée, on voit son poids diminuer progressivement et cette perte de poids se maintient. Le poisson obéit aux lois de l'osmose (Fig. 10).

FIG. 10. — Courbes de la variation de poids sous l'influence de la salinité en fonction du temps.
Epinoche (I). — Goujon (II).

Quand on recommence cette expérience avec une Epinoche, on constate qu'elle aussi diminue de poids, mais au bout d'une heure une réaction se produit, l'Epinoche cesse de perdre du poids, puis bientôt augmente, récupère son poids primitif et même le dépasse.

Dans la première phase, le poisson obéit aux lois de l'osmose ; une certaine quantité d'eau sort par sa branchie, mais la branchie modifiée par le contact de la solution saline, laisse pénétrer dans le milieu intérieur des ions salins, d'où attraction de l'eau dans le milieu interne.

La membrane de la cellule se comporte en premier lieu comme une membrane semi-perméable. Mais ce n'est pas une membrane inerte, toujours semblable à elle-même. Sous l'influence de certains facteurs, elle est capable de se modifier, de laisser passer les ions et les molécules qu'elle arrêta auparavant. Elle pourra récupérer ensuite ses propriétés primitives. Le phénomène est réversible.

En résumé : Selon les espèces, les mécanismes d'adaptation aux changements de salinité présentent des aspects différents, dont un grand nombre demeure inconnu.

D. — AUTRES CARACTÉRISTIQUES DU MILIEU INTÉRIEUR

La vitesse de sédimentation globulaire.

Les globules rouges ou érythrocytes en suspension dans le plasma se sédimentent à une vitesse qui est basée sur différents degrés de stabilité.

Les recherches sur la vitesse de sédimentation des globules du sang ont été appliquées pour la première fois aux Poissons par DRILHON, en 1939, chez l'Homme ces travaux ont été déjà très poussés. Les résultats obtenus chez les Vertébrés supérieurs, avec les travaux de HOBEN, de COLLAUD, de PONDER, de ROSSIER et de TIFFENEAU, ont permis de préciser que la vitesse de sédimentation globulaire est un indice du degré de la destruction cellulaire de l'organisme ; l'absorption par les globules rouges des produits de déchets provoque une décharge électrique qui accélère ou qui bloque la sédimentation. Cette vitesse est en relation avec le pH ; elle augmente vers les pH élevés et diminue quand le point iso-électrique tend vers des pH acides. En effet, l'hématie ne se comporte pas dans le plasma comme un solide inerte, mais comme une réunion de solutions qui peut subir des échanges avec l'extérieur.

Ainsi, on a pu établir que la vitesse de sédimentation est en rapport direct avec le double équilibre physico-chimique — 1° des globules — 2° du plasma.

Méthode de mensuration.

On utilise les tubes dits de WESTERGREEN, hauts de 30 centimètres, calibrés à 3 millimètres intérieurement, et gradués en 200 divisions selon les chiffres de HECK-GROSSMANN. — Ces tubes reposent en équilibre sur un support métallique et reçoivent un mélange de sang et de citrate de soude à 3,8 %. — On note l'évolution de la sédimentation de 10 minutes en 10 minutes.

Connaissances acquises. — Travaux de M^{me} Drilhon.

Appliquant ces méthodes à la Lamproie, à la Carpe et à l'Anguille, cet auteur a pu montrer que la stabilité des érythrocytes est liée directement à la biologie de l'animal.

Aussi chez la Lamproie marine, selon l'époque et le sexe, les vitesses de sédimentation sont les suivantes :

Époque	État biologique	Vitesse moyenne horaire en millimètres	
		Femelle	Mâle
Janvier.....	Loin de la maturité.....	4,5	14
Mai.....	Pleine maturité	4,5	10,5
Juin	Femelle pleine d'œufs	5	—
	Mâle à maturité.....	—	10,5

Chez les euryhalins, l'Anguille, par exemple, a une vitesse de sédimentation horaire en eau douce de 2 à 2 m/m. 5.

Dans de l'eau de mer, cette vitesse de sédimentation croît en fonction du temps, ainsi que le montre le tableau ci-dessous :

Milieu	Vitesse horaire en millimètres
Eau douce	2,5
Eau de mer totale. 1 jour.....	3
— — 6 jours	4
— — 30 jours	4,5

Chez les sténohalins, pour la Carpe, la vitesse de sédimentation horaire est beaucoup plus élevée que chez l'Anguille. Elle atteint 4 millimètres.

Or, au fur et à mesure que l'on augmente le Δ du milieu extérieur, cette vitesse diminue pour ne plus atteindre que le chiffre de 1 millimètre-heure dans le cas expérimental où le Δ atteint — 0°90. Ces résultats sont résumés ci-dessous :

Concentration du milieu extérieur	Vitesse horaire en millimètres
— 0°30	3,5
— 0°63	2,8
— 0°90	0,9

Les résultats de ces travaux mettent en évidence que chez l'euryhalin la vitesse de sédimentation, au cours des changements de salinité dans le cas du passage de l'eau douce à l'eau salée croît légèrement, ce qui est attribuable aux variations de l'état physico-chimique et de la composition chimique du sérum.

Chez le sténohalin, au contraire, lorsqu'il est soumis aux mêmes variations expérimentales, la vitesse de sédimentation décroît rapidement; on sait quelles difficultés le poisson rencontre pour essayer de s'adapter, le résultat traduit, comme l'écrit DRILHON « une véritable souffrance de l'animal ». La connaissance de la vitesse de sédimentation doit donc être considérée comme un des meilleurs réactifs de l'état colloïdal du sang, basé sur la valeur quantitative et qualitative des protides (en globulines, globules et sérines).

La réaction ionique du milieu intérieur.

Claude BERNARD a montré le premier la grande influence sur les processus vitaux de la réaction du milieu. Le fonctionnement des organes est une cause permanente de modifications de la réaction ionique du milieu intérieur. Chez le Poisson, la présence ou la variation du milieu extérieur

sera une cause des modifications du milieu intérieur, car il existe une différence très nette entre les réactions ioniques des deux milieux.

La pathologie a montré que la zone dans laquelle peut se mouvoir le pH du milieu intérieur est très étroite. Dès que les limites sont franchies dans un sens ou dans l'autre, des troubles graves (acidose ou alcalose) se manifestent.

Il existe donc des mécanismes d'auto-régulation qui maintiennent le pH du milieu intérieur dans les limites voulues. Ces mécanismes sont fonction des substances qui amortissent ces variations ioniques ; on les nomme « tampons ». Un des principaux tampons est constitué par le bicarbonate. On le mesure sous le nom de « réserve alcaline », chiffré en centimètres cubes de gaz carbonique que l'on peut faire dégager de 100 centimètres cubes de sang, et correspondant à sa concentration.

L'étude complète de ces mécanismes et de ces notions n'a pas été abordée ici. On trouvera sur ce sujet une documentation complète dans le mémoire de BOUCHER-FIRLY et FONTAINE. Les recherches de ces auteurs ont permis de préciser que chez tous les Poissons étudiés le changement de salinité entraîne une modification importante de la réserve alcaline. Elle diminue lors de l'augmentation de salinité ; elle augmente quand la salinité diminue.

En relation avec ce phénomène physiologique, CALLAMAND a étudié et suivi sur le sang de poisson d'eau douce les variations de pH en fonction des variations de concentration du milieu extérieur, à l'aide du potentiomètre.

Chez les Téléostéens sténohalins du type Carpe, le pH du sang qui est voisin de 7,80 passe à un pH de 7,34 sous l'influence d'une augmentation de salinité atteignant 17 ‰ de chlorure de sodium. Les résultats se retrouvent aussi bien en adaptation brusque que lente et sont du même sens que ceux trouvés chez un autre Téléostéen d'eau douce : la Tanche. C'est cette modification du pH qui détermine, dans une grande mesure, les variations de la sédimentation des erythrocytes. Les deux phénomènes sont très liés et l'indication donnée par l'un est valable pour l'autre.

Chez le Téléostéen euryhalin, du type Anguille, le comportement du pH, dans des conditions similaires, est assez différent. Le pH du sang qui, primitivement, lorsque l'animal est en eau douce, atteint 7,75, passe à 7,72 après un séjour dans une solution saline à 32 ‰ de NaCl.

L'acidification du milieu intérieur constatée est toujours très faible et n'est nullement comparable à celle observée chez les poissons sténohalins puisqu'elle n'atteint pas une unité de la première décimale.

Cette stabilité dans un cas et cette instabilité dans l'autre sont deux caractéristiques importantes du milieu intérieur du Poisson ; nous avons également appliqué ce test à notre recherche.

Nous n'avons pas abordé ici l'étude des variations biochimiques du mi-

lieu intérieur. En effet, les principes de ces recherches sont très différents des méthodes énoncées plus haut et nous serions sorti du cadre de notre travail. Voulant être complet dans notre analyse, nous renvoyons pour ces études aux principaux mémoires originaux et en particulier aux travaux de MM. DRILHON, FLORENCE et PORA (1).

III. — RECHERCHES PERSONNELLES SUR LE MILIEU INTÉRIEUR DE LA TRUITE ARC-EN-CIEL

1° MATÉRIEL UTILISÉ ET CONDITIONS DES EXPÉRIENCES

Les recherches ont été entreprises au Laboratoire du Paraclet sur des Truites arc-en-ciel (*Salmo irideus*) nées le 13 Mai 1941, atteignant en Août 1942 une longueur moyenne de 15 à 18 centimètres de la tête à la queue, et pesant de 40 à 60 grammes. Les expériences ont été faites pendant la période du 15 Août au 10 Septembre; les bacs étaient munis d'aérateurs et la teneur en oxygène de l'eau oscillait entre 6 et 7 centimètres cubes. Chacun des bacs contenait 12 litres d'eau ou de solution salée. Les eaux et les solutions étaient renouvelées deux fois par jour.

La température de l'eau avait comme minima 14°, comme maxima 23°, avec une moyenne de 20°. Les poissons étaient mis à jeun deux jours avant les expériences et durant tout leur cours.

2° PRESSION OSMOTIQUE. — ÉTUDE DYNAMIQUE DU MILIEU INTÉRIEUR EN FONCTION DU MILIEU EXTÉRIEUR

Pression osmotique normale.

Nous avons fait à l'aide des techniques définies dans les précédents chapitres et sur *S. irideus*, une série de dix déterminations du point de congélation du sang et du jus de muscle obtenu à la presse; quelques déterminations effectuées sur des Truites adultes de 7 à 800 grammes nous ont donné des résultats identiques aux truitelles. La moyenne obtenue est pour le sang de : $\Delta = - 0^{\circ}50$, semblable en cela à l'ensemble des Téléostéens d'eau douce, ainsi qu'ont pu la déterminer FRÉDÉRICQ, GARREY et DUVAL. Pour le muscle, le Δ correspond à $\Delta = - 0^{\circ}80$. Ces chiffres sont identiques à ceux d'un Téléostéen, sténohalin typique du genre Carpe par exemple.

(1) DRILHON (A.) et FLORENCE (G.) : — Recherches physico-chimiques sur le sang des Poissons. *Arch. Phys. Biol.*, 1935, XII. — *Ibid.*, *Bull. Soc. Chim. Biol.*, 1936, 18, 6.

DRILHON (A.) et PORA (E.) : — Régulation minérale du milieu intérieur chez les Poissons sténohalins. *Ann. Physiol.*, 1936, XII, 139.

Adaptation brusque au milieu extérieur.

Des truites sont portées dans des bains salés et y séjournent en moyenne 5 heures avant d'être sacrifiées. Les résultats obtenus sont réunis dans le tableau n° 1 ci après. Dans le graphique (Fig. 11), nous avons inscrit la courbe du Δ et nous l'avons encadrée par les courbes classiques d'un Téléostéen sténohalin et d'un Téléostéen euryhalin typiques.

FIG. 11. — Courbe d'adaptation progressive de la Truite arc-en-ciel à l'eau salée.

L'examen des résultats et des courbes permet de constater que le milieu intérieur de la Truite arc-en-ciel n'est pas fixe. Son comportement est à peu près identique à celui de la Carpe jusque vers des salinités correspondant à $-0^{\circ}90$. Au fur et à mesure que le Δ extérieur augmente, le Δ intérieur augmente également, mais très progressivement, sans paliers ni points. Les animaux meurent à un Δ beaucoup plus élevé que la Carpe puisqu'ils atteignent en milieu extérieur $\Delta = -1^{\circ}60$ correspondant à une salinité de ClNa à 24,5 ‰, alors que la Carpe meurt à un $\Delta = -1^{\circ}04$, ce qui correspond sensiblement à 15 gr. 4 ‰ de ClNa.

TABLEAU N° 1.

MILIEU INTÉRIEUR DE LA TRUITE ARC-EN-CIEL EN FONCTION DU MILIEU EXTÉRIEUR :

Adaptation brusque.

TENEUR DU BAIN EN ClNa ‰	Δ DE LA SOLUTION	Δ DU SANG	ÉTAT DE L'ANIMAL A LA FIN DE L'EXPÉRIENCE	DURÉE DU SÉJOUR (EN HEURE)
0	—0,02	—0,50	Bon	—
4,12	0,30	0,57	Bon	5
3,36	0,62	0,66	Bon	5
12,94	0,87	0,73	Bon	5
16,08	1,10	0,79	Bon	5
19,65	1,32	0,87	Bon	5
24,57	1,60	0,98	Bon	5
25,06	1,65	—	Mort	4

En comparaison avec l'Anguille, poisson euryhalin typique, la Truite arc-en-ciel se comporte ici comme ayant un milieu intermédiaire, mais à tendance euryhaline.

Il est intéressant de noter que, comme chez la Carpe, le poids du poisson diminue régulièrement à mesure que la teneur en sels du milieu ambiant augmente ; aux concentrations salines élevées, la perte d'eau est même très nettement visible, les flancs du poisson étant contractés. Les difficultés rencontrées à ces Δ pour exprimer le jus des muscles pour les analyses rendent ces observations très concrètes (1).

Le phénomène pathologique qui amène la mort est d'une part la déshydratation et d'autre part le forçage de la branchie.

Adaptation lente au milieu extérieur.

Les truites sont mises dans des aquariums dont la salinité est augmentée deux fois par jour par l'adjonction d'une solution mère de ClNa. De temps à autre la solution est changée complètement. L'augmentation du Δ de la solution est très progressive et correspond à une dose qui est de l'ordre de 1 gramme de ClNa par 24 heures. Lorsque la salinité recherchée est atteinte les animaux sont prélevés après un séjour de 48 heures. Les techniques d'analyse sont analogues aux précédentes recherches.

Les résultats sont condensés dans le tableau n° 2 et le graphique (Fig. 12) qui suivent. Nous indiquons, comparativement à l'euryhalin et au sténohalin la réaction de la Truite.

L'examen de ces chiffres amènent aux constatations suivantes. La Truite, comme les autres espèces, s'accoutume, par une adaptation très progres-

(1) Par suite des conditions de l'heure, nous n'avons pu nous livrer à des observations exactes de la perte d'eau. Cette étude sera à reprendre ultérieurement.

sive, à des salinités extérieures élevées. Le sens général de cette observation a d'ailleurs été signalé depuis longtemps par Paul BERT, REGNARD et plus récemment par DUVAL.

Le Δ du milieu extérieur dans lequel les Truites meurent atteint la teneur

FIG. 12. — Courbe d'adaptation progressive de la Truite arc-en-ciel à l'eau salée.

en Cl Na de 27,4 ‰, c'est-à-dire à un niveau sensiblement plus élevé que dans le cas des adaptations brusques.

Si les courbes de comportement du Δ entre les euryhalins et les sténohalins sont très différentes, la courbe de la Truite a beaucoup de points communs avec celle des euryhalins dont, en tous les cas, elle se rapproche par l'allure générale.

TABLEAU N° 2

MILIEU INTÉRIEUR DE LA TRUITE ARC-EN-CIEL EN FONCTION DU MILIEU EXTÉRIEUR :

Adaptation progressive.

TENEUR DU BAIN EN ClNa ‰	Δ DE LA SOLUTION	Δ DU SANG	ÉTAT DE L'ANIMAL À LA FIN DE L'EXPÉRIENCE	DURÉE DU SÉJOUR EN H.	TEMPS POUR ATTEINDRE LA SALINITÉ
0	0,02	0,50	Bon	48	
6,85	0,48	0,52	Bon	48	8 jours
8,37	0,60	0,58	Bon	48	12 jours
12,21	0,82	0,72	Bon	48	13 jours
17,65	1,18	0,82	Bon	48	15 jours
20,89	1,40	0,92	Bon	48	18 jours
23,98	1,59	0,98	Bon	48	20 jours
25,26	1,68	1,04	Mauvais	48	21 jours
27,43	1,83	1,08	Très mauvais Mort	8	23 jours

Recherches sur le jus de muscle :

Comparativement à ces recherches sur le sang, battu, défibriné, nous avons poursuivi les mesures sur le jus de muscle obtenu à la presse.

L'étude du milieu intérieur par cette méthode est déjà ancienne et son utilisation remonte à 1912. C'est BORTAZZI qui le premier l'utilisa à l'aquarium de Naples.

TABLEAU N° 3

RÉACTION DU Δ DU MUSCLE AU MILIEU EXTÉRIEUR

Δ DE LA SOLUTION	Δ DU MUSCLE
0,02	0,80
0,62	0,82
0,64	0,87
1,10	1,12
1,22	1,04
1,33	1,24
1,60	1,28
1,65	Mort

Le liquide exprimé après dilacération du muscle et pressage, est gris ambré et limpide. Les mesures à effectuer : Δ et pH portaient sur des liquides fraîchement exprimés de muscles de poissons tués par saignée.

Les principaux résultats sont transcrits dans le tableau n° 3 ci-dessus.

Pour comprendre l'intérêt de cette étude, nous avons noté dans les courbes du graphique (Fig. 13) les allures comparatives des deux milieux intérieurs, sang et jus de muscle, au cours des variations de la concentration du milieu extérieur. La différence de $\Delta = -0^{\circ}30$, que nous avons dans les

FIG. 13. — Courbes des concentrations moléculaires des milieux intérieurs (muscle et sang) en fonction des Δ extérieurs.

conditions normales, se retrouve pendant toutes les expériences de salinité et la constante des écarts se maintient au cours des phases successives de l'adaptation. Cette identité de la variation des Δ des deux milieux intérieurs a été mise ici en valeur pour la première fois.

3° ETUDE HISTOLOGIQUE DE L'APPAREIL BRANCHIAL DE LA TRUITE ARC-EN-CIEL

KEYS et WILNER, SMITH, BEVELANDER ont trouvé chez l'Anguille des cellules « à chlorure » qui joueraient, d'après ces chercheurs, un rôle essentiel dans la régulation du milieu intérieur des euryhalins, par le mécanisme que nous avons invoqué précédemment.

Nous avons donc été amené à faire une étude histologique de la branchie de la Truite arc-en-ciel, pour déterminer la présence ou l'absence de ces cellules, dont l'aspect cytologique est très caractéristique.

Mais il était également intéressant de rechercher ces cellules chez la Truite commune : *Salmo fario*, le Saumon et la Truite de mer, pour discriminer leur présence en fonction de l'euryhalinité de l'espèce.

Par suite des difficultés actuelles, il ne nous a pas encore été possible de poursuivre cette recherche dans le sens que nous indiquons. Toutefois, quelques examens concluants ont été pratiqués sur la Truite commune et la Truite arc-en-ciel. Nous ne donnerons ici que les conclusions relatives à ces examens ; leur étude détaillée sera reprise ultérieurement.

Les cellules de Keys ne se rencontrent ni chez la Truite commune, ni chez la Truite arc-en-ciel ; on note seulement chez cette dernière une plus grande abondance de cellules à mucus, dont certains amas, dans les interlamelles de deuxième ordre, forment des sortes de ganglions muqueux d'un aspect un peu spécial.

Ces résultats, qui complètent ceux obtenus par l'étude des Δ du milieu intérieur ne sont pas sans intérêt au point de vue général. Ils montrent que ces fameuses cellules à chlorure ne se retrouvent pas chez toutes les espèces, même lorsque, comme c'est le cas de la Truite arc-en-ciel, elles se comportent comme des formes à tendance euryhaline. Il faut évidemment penser qu'il y a plusieurs mécanismes de régulation qui entrent habituellement en jeu, dont celui de ces cellules ; dans le cas qui nous intéresse leur absence est significative.

(A suivre.)

LES TALITRES

ESSAI D'UNE NOUVELLE ALIMENTATION POUR L'ÉLEVAGE DES SALMONIDÉS

Par JEAN GARNAUD.

Au cours de différentes recherches expérimentales sur le développement des Poissons, j'avais dégagé certains principes nouveaux qui me sont restés chers.

J'avais observé, notamment, l'importance du choix des nourritures, même lorsque ce choix s'éloigne des conditions naturelles.

Ainsi, ayant été amené depuis à m'occuper d'une trutticulture, j'ai pensé qu'en raison des difficultés actuelles à se procurer les quantités nécessaires de viande, il serait possible d'offrir à nos truites (*Salmo irideus* Gibbons) des nourritures d'origine marine.

En effet, les apports marins, souvent inutilisés, sont nombreux qui peuvent être servis à ces élèves, depuis les alevins de certains poissons jus-