

QUELQUES DONNÉES RÉCENTES SUR LE MÉCANISME PHYSIOLOGIQUE DES MIGRATIONS DE L'ANGUILLE EUROPEENNE^(a)

par MAURICE FONTAINE

Professeur au *Muséum National d'Histoire Naturelle.*

Ce n'est vraisemblablement pas pour conter une fois encore les étonnants voyages de l'Anguille que me sont ouvertes si libéralement les colonnes du *Bulletin Français de Pisciculture*. Sans doute, les biologistes discutent encore pour savoir si les Anguilles d'Europe naissent toutes, sans exception, dans l'immense et tiède berceau bermudien, et ils ignorent toujours l'itinéraire du retour transocéanique, sans doute d'autres questions biologiques et biogéographiques demeurent ; il n'en reste pas moins que les découvertes de J. SCHMIDT ont jeté sur notre ignorance autrefois totale une si lumineuse clarté que le mystère de l'Anguille semble aujourd'hui résolu. Pourtant, ne rebondit-il pas sous le fouet de notre curiosité, quand nous cherchons à connaître le pourquoi de ces étonnants voyages ?

Certains naturalistes ont bien émis l'hypothèse que les Anguilles, originaires de l'Atlantide, seraient venues autrefois pondre sur les fonds de la Méditerranée antilléenne, vers laquelle convergeaient les fleuves de ce continent aujourd'hui disparu, et ce serait un aveugle et immuable instinct qui les ramènerait depuis des siècles, inexorablement, si éloignées soient-elles, vers ces lieux de ponte adoptés par leurs ancêtres. Mais cette hypothèse séduisante ne restera toujours qu'une hypothèse, car elle ne semble pas justiciable de la méthode expérimentale et, pour les physiologistes, il apparaît plus rationnel de chercher dans l'étude physiologique et biochimique de ce Poisson — étude envisagée d'un point de vue cinétique — les caractères qui peuvent constituer des facteurs déterminants de telle ou telle phase de la migration. Voyons ceux qui sont actuellement acquis et prenons comme fil conducteur de cet exposé l'histoire même de l'Anguille.

Nous savons que, nées dans la partie sud-occidentale de l'Atlantique Nord, les jeunes larves remontent au fur et à mesure de leur développe-

(a) Les numéros entre parenthèses dans le texte renvoient à la liste des travaux cités de la page 18.

ment à la surface et se mêlent au plancton. Elles quittent l'aire de ponte, entraînées par des courants divers ; un grand nombre d'entre elles périssent certainement, soit que les larves rencontrent des eaux équatoriales trop chaudes ou des courants froids venus du Labrador, soit qu'elles arrivent aux côtes américaines bien avant leur développement larvaire. Mais celles qui font route vers notre vieux continent rencontrent des conditions propres à leur évolution. Tous les auteurs sont d'accord sur la passivité de ces voyages transocéaniques, certains considèrent le *Gulf Stream* comme le mode de transport des Leptocéphales, d'autres (LE DANOIS) pensent que les Leptocéphales progressent avec l'ensemble de la masse océanique et sont transportés vers l'Europe par les eaux transgressives dont ils sont les véritables détecteurs biologiques. Quel que soit le mécanisme d'océanographie physique invoqué pour expliquer son transfert, celui-ci est passif et ne pose pas de problème physiologique.

Les Leptocéphales, à leur arrivée dans les eaux continentales, se métamorphosent en Civelles. Celles-ci se rapprochent alors de la côte, se concentrent aux estuaires, puis en automne et en hiver, commencent à remonter les fleuves.

Pourquoi ces jeunes Anguilles se rapprochent-elles des côtes, se concentrent-elles aux estuaires ? Que ces jeunes poissons soient attirés par tout courant et s'appliquent à le remonter, le fait est bien connu sous le nom de rhéotropisme positif, et particulièrement évident. Dans quelque milieu que ce soit, on voit les jeunes Civelles lutter contre le courant, s'efforcer de le remonter. Mais les eaux douces exercent par elles-mêmes, sans l'intervention d'aucun courant, une attraction sur les Civelles, et c'est sans doute celles-ci, qui, tout d'abord, les attire vers les côtes. SYLVEST (1) a bien établi cette attraction à la suite de diverses expériences : par exemple, à l'intérieur d'un bac contenant de l'eau salée, SYLVEST immerge des bouteilles pleines les unes, d'eau douce, les autres, d'eau de mer, et disposées de différentes façons. Or, il constate que les Civelles se dirigent toujours vers le goulot des bouteilles d'eau douce, y entrent, et, finalement, l'eau du bac se dépeuple au bénéfice de la seule bouteille d'eau douce. A la suite de ces expériences, la majorité des biologistes admet bien que les Civelles, indépendamment de tout rhéotropisme, sont attirées par les eaux douces. Toutefois, les opinions sont diverses quant au mécanisme de cette attraction. Pour certains (ROULLÉ) l'attraction des eaux douces est attribuable à leur oxygénation plus élevée que celle des eaux marines, mais à la suite de diverses expériences, nous pensons que cet appel n'est imputable qu'à la faible minéralisation de ces eaux. Il semble que ce soit une généralisation des faits observés sur le Saumon, qui ait donné naissance à l'opinion de ROULLÉ. En effet, on remarque, dans le bassin de l'Adour notamment, que le Saumon remonte, de préférence, les gaves dont les eaux sont les plus oxygénées. Par analogie, il fut admis que les Civelles recherchaient les

eaux douces plus riches en oxygène que les eaux marines parce que leurs exigences respiratoires augmentaient alors.

Dans une première série d'expériences, nous avons recherché si l'intensité du métabolisme respiratoire augmente bien quand la civelle passe des eaux marines aux eaux fluviales. Effectivement, les expériences que nous avons faites à l'*Institut océanographique* (2) avec M^{lle} RAFFY, ont montré que le métabolisme respiratoire de la Civelle augmente quand elle passe d'eau de mer en eau douce.

Mais d'autres expériences ont également prouvé que la faible augmentation de la teneur en oxygène des eaux observée, quand on passe d'eau de mer en eau douce ne peut, en aucune façon, rendre compte de cette augmentation de l'intensité respiratoire. Le métabolisme respiratoire des Civelles dans un même milieu, soit eau de mer, soit eau douce, est tout à fait insensible à de faibles variations de la teneur en oxygène, de l'ordre de celles qui peuvent être observées quand on passe d'eau de mer en eau douce. Après analyse des diverses variables, nous avons dû conclure que ni les variations de la teneur en oxygène, ni les variations de *pH* de l'eau, ne peuvent être rendues responsables des modifications du métabolisme respiratoire des Civelles passant d'eau de mer en eau douce, mais que c'était l'hydratation des Civelles constatée pendant cette migration qui pouvait rendre compte de l'accroissement de la consommation d'oxygène. Cette influence de l'hydratation des tissus sur le métabolisme respiratoire, indépendamment de tout changement de milieu, peut être indiscutablement mise en évidence chez les Civelles de la façon suivante :

On prend des Civelles d'eau douce. On les essuie et on les remet en eau douce. On constate qu'elles s'hydratent et, dans le même temps, que leur métabolisme respiratoire augmente. On prend des Civelles d'eau de mer, on les essuie de la même façon, puis on les remet en eau de mer ; des dosages sur certaines d'entre elles montrent que leur teneur en eau a diminué, et, corrélativement, leur métabolisme respiratoire est abaissé.

Donc, le métabolisme respiratoire varie comme l'hydratation de l'organisme ; et comme l'hydratation seule, puisque, dans ces expériences, il n'y a modification ni du *pH*, ni de l'oxygénation du milieu ambiant, puisque celui-ci reste inchangé. Or, nous constatons précisément une hydratation de l'organisme quand la Civelle passe de l'eau de mer à l'eau douce, hydratation à laquelle il semble logique de rapporter l'accroissement du métabolisme respiratoire.

L'ensemble de ces faits nous avait donc amenés à douter de l'intervention d'un oxygénotropisme dans l'appel des Civelles par les eaux continentales, mais nous avons pu récemment donner, avec M^{lle} CALLAMAND (3), une démonstration directe de l'inexistence de cet oxygénotropisme, ou tout au moins de son importance très réduite par rapport au facteur faible minéralisation des eaux. En effet, nous avons établi une communication entre

deux bacs, l'un contenant de l'eau de mer, l'autre de l'eau douce, mais l'aération de ces deux bacs étant réalisée, dans le cas de l'eau douce par de l'air comprimé, et dans le cas de l'eau de mer par de l'oxygène pur, nous obtenions ainsi de l'eau de mer dont l'oxygénation était supérieure à celle de l'eau douce. Or, des Civelles étant immergées, soit dans l'un de ces bacs, soit dans chacun d'eux, on constatait que la grande majorité des individus se dirigeaient toujours vers l'eau douce, bien que dans le cas présent, celle-ci ait été moins oxygénée que l'eau de mer.

Nous pensons donc qu'ainsi est démontré le rôle capital de la faible minéralisation des eaux douces dans l'attraction qu'exercent celles-ci sur les Civelles, et nous qualifierons ce tropisme d'hydrotropisme.

Pourquoi cet hydrotropisme ? Nous pensons qu'on peut l'expliquer de la façon suivante ; si l'on examine les chiffres donnés par SCHMIDT (4) et représentant les poids frais et les poids secs, d'une part juste avant la métamorphose du Leptocéphale, et, d'autre part, de la Civelle immédiatement après la métamorphose, on s'aperçoit que la perte de poids en pour cent lors de la métamorphose est : — de 77 %, si on la rapporte au poids frais, — et de 17 à 38 % seulement si elle est rapportée au poids sec. Le rapport du poids sec au poids frais en pour cent peut passer de 5,57 à plus de 20%. La teneur en substances sèches diminue donc beaucoup moins que la teneur en eau et si, d'après les chiffres de SCHMIDT, on calcule la teneur en eau du Leptocéphale et de la très jeune Civelle marine, on constate que la teneur en eau passe brusquement au cours de la métamorphose de 93 % à 79 %. C'est donc une diminution brutale et rapide de la teneur en eau et nous estimons que la première migration de la Civelle de l'eau de mer vers une eau saumâtre ou douce est déterminée par la nécessité de rétablir une teneur en eau suffisante pour la vie à ce stade. Effectivement, des Civelles pêchées au moment où elles commencent à remonter dans l'estuaire, présentaient, selon REUSS et WEINLAND (5) une teneur en eau de 86 %, ce qui indique un relèvement très net de la teneur en eau par rapport à la Civelle d'eau de mer.

Voici donc nos jeunes Civelles, par suite de cet hydrotropisme, parvenues dans les eaux saumâtres ou douces. Mais, pourquoi la plupart d'entre elles poursuivent-elles leur route beaucoup plus avant à l'intérieur du continent, luttant avec une obstination farouche contre les courants, parfois sur des centaines de kilomètres, alors que d'autres demeurent paisiblement dans les eaux côtières ou dans les estuaires ?

Pour interpréter tout d'abord le long voyage à contre courant dans les bassins fluviaux, on a dit que la jeune Civelle présentait un rhéotropisme positif, fait évident, mais qui est seulement la constatation d'un comportement spécial. Les physiologistes doivent rechercher quel est le facteur ou quels sont les facteurs physiologiques qui déterminent ce tropisme. Nous pensons qu'il faut pour cela tenir le plus grand compte des travaux de

SKLOWER (6), VON HAGEN (7), FRANÇOIS (8), montrant que, soit au moment de la métamorphose (SKLOWER), soit après la métamorphose, au moment du changement de milieu (VON HAGEN), il se produit une phase d'hyperactivité thyroïdienne. On remarquera que, si ces divers auteurs constatent bien une phase d'activité thyroïdienne, ils ne la situent pas tous au même moment de l'évolution de la jeune Anguille, et nous allons voir l'intérêt de ces divergences.

Nous pensons, en effet, que l'activité thyroïdienne peut être un des facteurs importants, sinon le facteur déterminant du rhéotropisme. On sait que, chez les Vertébrés supérieurs, l'hyperactivité thyroïdienne s'accompagne souvent d'une combativité, d'un instinct de lutte dont le rhéotropisme positif ne serait qu'une manifestation chez les Poissons. Dans son ouvrage sur les hormones, COLLIN (9) oppose aux états dépressifs les hypersthénies qui caractérisent les hyperthyroïdiens et qui sont, d'ailleurs, le plus souvent, la conséquence d'un hyperfonctionnement d'un ensemble de glandes dites dynamogènes (thyroïde, surrénales et gonades) fonctionnant synergiquement avec l'hypophyse.

« L'individu, écrit-il, semble posséder un surcroît d'énergie, il monte les pentes au lieu de les descendre, et il franchit les obstacles qui peuvent se rencontrer sur son chemin. D'un côté, privation d'énergie, abandon, incapacité d'agir ; de l'autre, flambée, tendance à la conquête, besoin d'action. »

On voit que cette description, pensée pour l'Homme, pourrait tout aussi bien s'appliquer à la Civelle qui, faisant preuve d'un ardent dynamisme, lutte frénétiquement pour remonter le cours des fleuves.

Quels sont les faits qui viennent étayer une telle hypothèse ? Tout d'abord, la constatation que, d'une manière générale « les Poissons seraient surtout rhéotropiques au moment du frai » (10), c'est-à-dire au moment où la thyroïde et les gonades, sous l'impulsion de l'hypophyse, présentent un hyperfonctionnement.

D'autre part, HARMS (11) a montré que, chez certains *Gobius*, *Boleophthalmus* et *periophthalmus*, l'apport d'hormone thyroïdienne, combiné avec un genre de vie spécial (maintien dans la terre humide), prédispose, entraîne même ces espèces à un genre de vie très éloigné de la vie aquatique. Or, tous les biologistes qui se sont intéressés aux migrations des Civelles insistent sur leur aptitude et leur tendance à s'évader provisoirement du milieu aquatique, ce qui explique que les jeunes Anguilles puissent s'introduire jusque dans des pièces d'eau n'ayant aucun déversoir.

Nous allons revenir, à propos de la seconde étape de la migration de l'Anguille, sur le mécanisme intime supposé de cette action de l'hormone thyroïdienne, mais, auparavant, voyons comment peut être expliqué le fait que certaines Civelles restent sur les côtes et que d'autres au contraire remontent très avant dans les fleuves. Il semble bien qu'on puisse admettre, au moins à titre d'hypothèse de travail, des différences d'activité thyroï-

dienne, différences soit dans son intensité, soit dans sa durée, ce qui d'ailleurs expliquerait les quelques divergences ci-dessus mentionnées et apparaissant à la lecture des travaux des auteurs précités.

Ce que nous savons des différences d'activité thyroïdienne au sein de groupes très divers de Vertébrés n'infirmes nullement, bien au contraire, cette manière de voir. Aussi bien chez les Hommes que chez certains Poissons (le Rouget) (12), on a décrit, chez les premiers, des types endocriniens, chez les seconds, des sous-espèces ou des variétés qui semblent bien n'être que « des variantes endocrines d'une même espèce » (13). Aussi n'est-il nullement invraisemblable d'admettre qu'il puisse exister chez la Civelle divers types d'activité thyroïdienne avec tous les termes de passage entre ceux-ci. Ainsi s'expliquerait la répartition variée des jeunes Anguilles, leur échelonnement sur une vaste profondeur dans les bassins fluviaux du continent. D'ailleurs, il faut noter que, selon BELLINI (14), les Civelles atteignant le continent à Comacchio pourraient être réparties en trois groupes d'après leur longueur : — des Civelles de 56 à 61 millimètres, — des Civelles de 63 à 73 millimètres, — et des Civelles de 78 à 84 millimètres. BELLINI les ayant élevées séparément dans des bassins situés à l'intérieur d'un étang constate que les petites Civelles donnent uniquement des mâles, les Civelles moyennes ou grandes uniquement des femelles. La distinction de trois groupes de Civelles et les conclusions qu'a tirées BELLINI de cette expérience ont été vivement et justement critiquées, mais les faits demeurent. D'ailleurs, les expériences poursuivies ultérieurement et en particulier, celles de RONOLICO (15) conduisent à cette notion que les petites Civelles inférieures à 60 millimètres donnent une majorité de mâles, et que les grandes Civelles donnent une majorité de femelles. Or, on sait que l'hormone thyroïdienne est un facteur très important de la croissance, et faisant abstraction provisoirement des autres facteurs, les mâles, dont la croissance est plus lente (a), nous apparaissent comme des hypothyroïdiens par rapport aux femelles. Or, précisément, la majorité des mâles se rencontre au voisinage des estuaires, ce qui implique un rhéotropisme faiblement accusé, alors que la majorité des femelles, dont la croissance sera bien plus rapide, remonte très avant dans les fleuves, ce qui implique un rhéotropisme beaucoup plus prononcé. Cette observation vient donc étayer l'hypothèse précédente qui relie le rhéotropisme à l'activité thyroïdienne (b).

(a) Il faut remarquer en effet que, si les mâles adultes ont un poids, en général, très inférieur à celui des femelles, c'est non seulement parce que le début de la maturation des ganades commence plus tôt, mais aussi et surtout parce que leur croissance est plus lente.

(b) Il ne faut cependant pas sous-estimer la valeur des expériences de TESCH et de GANDOLEI-HORNOLD qui prouvent nettement qu'un important pourcentage de Civelles peut voir son sexe ultérieurement orienté, soit dans le sens mâle, soit dans le sens femelle par les conditions du milieu. Nous espérons, d'ailleurs, que les résultats d'expériences en cours nous permettront de revenir sur cet important problème du déterminisme du sexe.

En résumé, la première étape des migrations de l'Anguille, étape qui la conduit de l'aire de ponte aux lieux de sa croissance somatique, nous apparaît comme comportant une phase passive (voyage transocéanographique du Leptocéphale) suivie d'une phase active (hydrotropisme et rhéotropisme) conditionnée par une déshydratation de l'organisme et une hyperactivité thyroïdienne, ces deux phénomènes étant sans doute étroitement liés.

Les jeunes Anguilles parvenues dans les fleuves ou les étangs poursuivent là pendant plusieurs années leur croissance somatique. Pendant les premières années de leur vie en eau douce, leur sexe ne semble pas encore stabilisé. Il y a d'abord une phase de neutralité sexuelle, puis d'hermaphrodisme juvénile. Les unes évoluent ensuite vers le sexe femelle, les autres vers le sexe mâle sans qu'on connaisse actuellement le déterminisme de cette orientation. Après plusieurs années passées en eau douce, de 5 à 11 pour les mâles, de 7 à 15 pour les femelles, ces Anguilles jaunes ou sédentaires subissent des transformations morphologiques et physiologiques qui les conduisent à l'état d'Anguilles argentées. Elles acquièrent, tout d'abord, une livrée nouvelle, dite livrée de migration. Le dos, primitivement verdâtre, noircit et présente alors certains reflets pourpres. Le ventre, jaunâtre ou d'un blanc mat, devient d'un blanc d'argent brillant sur lequel tranche en rose vif la nageoire anale. Les yeux, d'autre part, ont augmenté de volume et font saillie, les narines se sont dilatées, la ligne latérale est devenue plus visible, et les nageoires pectorales se sont allongées. La dissection nous montre le développement considérable des organes génitaux femelles dont l'aspect est devenu laiteux. Chez ces femelles, le rapport du poids des organes génitaux au poids du corps a doublé ou triplé, les ovules se sont chargés de matières grasses, et on peut en trouver de 0,25 millimètres de diamètre. L'étude histologique de la peau met en évidence une augmentation d'épaisseur des diverses couches. Il semble que l'Anguille argentée soit mieux protégée à l'égard des changements de pression osmotique auxquelles elle sera soumise. Effectivement, nous avons montré avec M^{me} BOUCHER (16) que la concentration moléculaire du milieu intérieur de l'Anguille argentée présentait, au cours des changements de salinité, des variations de moindre amplitude que celles de l'Anguille aux autres stades.

Cependant, certains auteurs affirment que l'épiderme de l'Anguille argentée donne des signes très nets de décrépitude. C'est aussi une telle impression de décrépitude que donne à Oswald BERNDT (17) l'étude du tube digestif de l'Anguille argentée. La désagrégation commence en deux points à partir desquels elle rayonne au fur et à mesure du développement de l'argenteure. Ces deux points sont l'entrée de l'œsophage et la partie terminale de l'intestin. Les processus d'histolyse atteignent l'épithélium, les muscles lisses et striés. On a observé que la lumière du tube digestif est obstruée par un tissu particulier et même, dans certains cas, l'anus est tota-

lement fermé. Ces altérations vont naturellement de pair avec un jeûne total.

Toutes ces modifications histologiques, biologiques, morphologiques résultent sans doute, du moins en partie, d'actions hormonales, dont l'étude est seulement ébauchée, mais a déjà montré cependant l'existence à ce stade d'une hyperactivité thyroïdienne (18).

La glande thyroïde de l'Anguille jaune présente de grosses vésicules remplies de colloïde et à cellules bordantes très basses, au contraire, la glande thyroïde de l'Anguille argentée présente des vésicules beaucoup plus petites avec un épithélium de revêtement à cellules hautes. De ces vésicules, la colloïde est souvent absente, et, quand elle existe, elle est rare, laissant de vastes lacunes à l'intérieur de la vésicule. Ce sont là des caractères qui traduisent l'activité de la glande, les caractères de la thyroïde d'Anguille jaune indiquant, au contraire, une activité réduite.

Cette hyperactivité thyroïdienne rend compte sans doute de certaines modifications morphologiques et histologiques observées chez l'Anguille argentée, telles que l'agrandissement du diamètre oculaire, l'allongement des nageoires pectorales, l'épaississement de la peau. Nous connaissons tous l'effet de l'hormone thyroïdienne sur la saillie des globes oculaires, et, récemment, HARMS (11) faisant agir la thyroxine sur certains Poissons (*Gobius*, *Boleophthalmus*), a constaté un agrandissement des nageoires pectorales et un épaississement de la peau. De plus, cette activité thyroïdienne rend compte aussi de certaines différences physiologiques observées entre l'Anguille argentée et l'Anguille jaune. C'est ainsi qu'à poids égal les Anguilles argentées présentent un métabolisme respiratoire un peu plus élevé que les Anguilles jaunes. Ce fait est d'autant plus remarquable que les Anguilles argentées sont des Anguilles qui ne s'alimentent plus, et qui sont exceptionnellement riches en lipides : deux caractères qui devraient agir dans le sens d'une diminution du métabolisme. Aussi, cette légère augmentation du métabolisme respiratoire des Anguilles argentées par rapport aux Anguilles jaunes n'en prend-elle que plus de valeur, et l'hyperactivité thyroïdienne l'explique pleinement.

Cette argenture de l'Anguille jaune annonce l'imminence du prochain voyage de retour vers les Sargasses. Comment expliquer cette seconde migration, migration vers le lieu de ponte distant de plusieurs milliers de kilomètres ?

Plusieurs théories, ou plus exactement plusieurs hypothèses ont été émises. Certains auteurs admettent que l'Anguille argentée est particulièrement sensible à la chaleur et à la lumière. Aussi, d'une part, les Anguilles se laisseraient guider de proche en proche par des températures croissantes pour aboutir finalement à l'aire de ponte. D'autre part, un phototropisme négatif alors accentué les entraînerait vers des zones de plus en plus profondes des étangs aux rivières, puis aux fleuves, et enfin, à l'Océan.

On a aussi invoqué un halotropisme positif, mais ce dernier argument est battu en brèche par les recherches de SYLVEST qui, répétant sur les Anguilles argentées les expériences effectuées sur des Civelles et ci-dessus relatées, n'a pu constater alors aucune attraction de l'Anguille argentée d'eau douce par l'eau salée. Par ailleurs, si les expériences de PETERSEN (19) montrent précisément l'existence d'un phototropisme négatif chez l'Anguille argentée, nous n'avons pas d'expérience qui montre l'existence d'un phototropisme négatif plus accentué chez l'Anguille argentée que chez l'Anguille jaune. Même ignorance en ce qui concerne sa thermophilie. Du reste, de telles expériences établiraient-elles cette différence, que le problème ne nous semblerait pas pour autant résolu. Pour admettre que l'accroissement du phototropisme négatif déclenche cette migration, il faudrait attribuer à l'Anguille, dans la recherche d'une obscurité de plus en plus épaisse, une prescience d'autant plus remarquable que son déplacement vers la nuit n'est pas régulièrement progressif, mais discontinu. On constate que l'Anguille quitte certains étangs assez profonds ou herbus pour gagner parfois des rivières certainement moins obscures, avant d'atteindre les grands fleuves. Aurait-elle donc la prescience des états transitoires et désavantageux par lesquels il lui faut passer pour atteindre enfin, après beaucoup de kilomètres, des eaux obscures et profondes ? Je ne pense pas qu'on puisse sérieusement soutenir une telle manière de voir. D'ailleurs, dans ses derniers travaux sur la question, ROULE (20) tenait plutôt compte de la passivité de l'Anguille et indiquait que sa migration était due sans doute au fait qu'elle devenait alors mobile et rhéophile au fil du courant. Mais l'explication par un tropisme fortuit de tout changement dans les réactions et le comportement d'un animal ne nous semble pas pleinement satisfaisant.

Je ne reviens pas sur l'hypothèse qui fait appel à un immuable instinct, que j'ai rappelée au début de cet article. Elle échappe au physiologiste qui doit chercher la vérification ou l'abandon de ses hypothèses dans l'expérience. Quelles réponses peut actuellement donner le physiologiste aux multiples questions qui se pressent touchant ce retour au berceau de l'espèce ?

Pour simplifier notre tâche, qui est ardue, il me semble utile que sérier les questions et de diviser cette migration de l'Anguille en deux phases : la première qui conduit les Anguilles de leurs eaux habituelles, étangs fleuves, jusqu'aux eaux marines ; la seconde phase qui est représentée par le voyage depuis les eaux européennes jusqu'à l'aire de ponte.

En ce qui concerne la première phase de la migration, deux faits d'observation me semblent importants à retenir.

Dans cette première phase, tout au début de cette migration, on trouve fréquemment dans les prés humides, et parfois à une assez grande distance des étangs ou des étangs ou des fleuves, des Anguilles argentées errantes.

On a voulu voir là parfois des Anguilles cherchant la voie fluviale la plus proche pour gagner la chambre nuptiale des Sargasses !

Le second fait à signaler est le suivant : Quand elles sont entraînées par les eaux courantes, la passivité de leur migration frappe tous les pêcheurs. Voici notamment ce qu'écrivait, en 1930, M. LE CLERC, inspecteur principal des Eaux et Forêts, dans un article sur l'Anguille (21) :

« Jusque là, tant qu'elles avaient le ventre jaune, les Anguilles étaient sédentaires. Pour les pêcher, il fallait jouer de ruse avec elles et tirer parti de leur appétit pour les piéger ou les prendre à l'hameçon. Une fois parvenues à l'état argenté, au contraire, ce sont presque des corps inertes qui descendent au fil de l'eau, et il suffit de filtrer ces eaux à l'aide, soit de grilles ou de planches à claire-voie, soit de braies ou de manches tendues dans les vannes des moulins et terminées par un panier collecteur, pour en capturer des quantités énormes à la fois. »

Voilà le second fait que nous croyons utile de signaler. Voyons comment l'étude physiologique de l'Anguille peut rendre compte de ces observations biologiques ?

L'étude comparée de la biochimie de l'Anguille argentée et de l'Anguille jaune nous a révélé, entre autres caractères, une différence considérable dans les chlorémies à ces deux stades. Nous avons constaté avec M^{lle} CALLAMAND (22) que la chlorémie de l'Anguille femelle est extrêmement variable, et que cette variabilité n'est pas en rapport avec la taille de l'animal, mais avec son développement génital. La chlorémie des Anguilles jaunes, exprimée en chlorure de sodium par litre de sang, est supérieure à 5 grammes ; la chlorémie de l'Anguille argentée est inférieure à cette valeur et d'autant plus que le développement des organes est plus accentué. Pour des Anguilles de rapport gonosomatique élevé, nous avons obtenu des chiffres de chlorémie de 2 grammes par litre, ce qui est extrêmement faible. Sur des mâles argentés, nous avons même obtenu des chiffres inférieurs à 2 grammes.

De même, la teneur en cendres des tissus varie beaucoup. Chez les Anguilles jaunes, la teneur en cendre est toujours égale ou supérieure à 1 % ; chez les Anguilles argentées, une déminéralisation des tissus musculaires accompagne une déchloruration sanguine. Comment expliquer ces résultats ?

L'Anguille est un Poisson très vorace qui, pendant toute la durée de sa croissance, s'alimente abondamment ; mais cette alimentation se réduit, puis cesse totalement lorsque se manifeste le développement des ovaires, qui accompagne sa transformation en Anguille argentée. D'ailleurs, nous avons vu que la lumière du tube digestif est alors obstruée par un tissu particulier qui peut, dans certains cas, l'obturer complètement. Or, pour lutter contre la déminéralisation qui résulte évidemment de leur vie dans

un milieu très pauvre en sels, tous les Poissons d'eau douce ont à leur disposition deux mécanismes : — d'une part, l'alimentation, — d'autre part la présence dans la branchie des cellules capables d'absorber les chlorures à partir de solutions très diluées. En effet, KROGH a montré que, maintenu pendant plusieurs jours dans un courant continu d'eau distillée, ou dans de l'eau distillée fréquemment renouvelée, puis remis dans une solution, même très diluée, de chlorure, un Poisson absorbe les chlorures de cette solution. KROGH a démontré que cette absorption qui s'effectue contre les forces osmotiques, se fait au niveau des branchies, et il a constaté qu'elle existe chez tous les Poissons examinés, chez tous, sauf chez l'Anguille. Étonné de ne pas trouver ce phénomène chez ce Poisson, il le rechercha avec insistance, mais ne parvint pas à le mettre en évidence. Nous pensons que cette particularité cadre parfaitement avec nos observations, et qu'elle explique, en partie du moins, la première phase de la migration.

Si l'Anguille dépend uniquement de son alimentation pour sa reminéralisation, on comprend aisément qu'elle se déminéralise dès qu'elle cesse de se nourrir. De plus, au cours du jeûne, se produit l'élévation du rapport cholestérol

acide gras qui augmente l'hydrophilie de ses tissus. Donc, l'Anguille argentée doit lutter contre une déminéralisation et contre une imbibition excessive : Ceci explique sans doute le fait observé par maints auteurs, que les Anguilles argentées gardées en captivité font des efforts incessants pour quitter l'aquarium d'eau douce où elles ont été immergées. C'est pourquoi, dans la nature, on en trouve souvent qui errent dans les prés humides. Dans ce mécanisme intervient, d'ailleurs, sans doute, l'hyperactivité thyroïdienne, en raison des faits expérimentalement acquis, à savoir :

1° — Que l'hormone thyroïdienne administrée à diverses espèces de Poissons, les incite à un genre de vie éloigné de la vie aquatique (voir plus haut les travaux de HARMS) ;

2° — Que l'hormone thyroïdienne diminue l'indépendance osmotique (travaux récents de KOCHS et HEUTS sur l'Épinoche (23) ; observations de CALLAMAND sur la Carpe (24).

Cette première phase de la migration doit donc être interprétée comme une tendance à se soustraire au milieu aquatique ; elle doit être considérée comme une conséquence d'un hyperfonctionnement thyroïdien et comme une réaction de défense contre la déminéralisation et l'imbibition. Toutefois, cet état aérien ne pouvant être que provisoire, l'Anguille argentée retourne bientôt à l'eau d'un étang, d'une rivière ou d'un fleuve, elle dévale au courant, mais ce second temps de la migration est un phénomène surtout passif et cette passivité est vraisemblablement une des conséquences de la déminéralisation que nous venons de signaler et qui s'accroît pendant le séjour en eau douce. En effet, il est bien connu, dans des

groupes zoologiques très divers, et au cours d'éventualités très variées, que la déminéralisation du milieu intérieur s'accompagne d'asthénie. Si nous faisons jeûner une Anguille dans de l'eau distillée fréquemment renouvelée, ce qui a pour effet de hâter sa déminéralisation, nous voyons apparaître en quelques semaines, chez l'animal, une asthénie, une diminution très sensible des réactions à la capture, diminution notablement accentuée si elle est accompagnée d'une baisse de température de l'eau. C'est le cas des crues d'automne et d'hiver qui entraînent vers l'Océan les Anguilles argentées. Telle est l'explication qui nous semble actuellement la plus satisfaisante pour interpréter l'avalaison des Anguilles femelles.

Certaines expériences viennent l'étayer : c'est bien la déminéralisation qui est la cause de l'asthénie, de la passivité de l'Anguille, car si l'on prend ces Anguilles à peu près inertes et qu'on les immerge dans une solution saline, solution isotonique ou eau de mer, on assiste en quelques heures à une véritable résurrection : l'Anguille se reminéralise et devient extrêmement agile, rapide, on ne peut plus la capturer à la main (24).

Il me semble que l'intérêt de cette explication que nous proposons, avec O. CALLAMAND, des causes des deux changements de milieu de l'Anguille au cours de son développement réside dans ce fait, d'abord, qu'elle repose sur des déterminations précises, mais aussi qu'elle constitue une conception uniciste du déterminisme des changements de milieu qui s'imposent à l'Anguille. En effet, nous concevons ainsi les deux migrations de l'Anguille comme déclanchées par des modifications internes de même nature : par un déséquilibre hydrominéral de l'organisme : corrélatif d'un hyperfonctionnement endocrinien.

On peut objecter à cette manière de voir que l'avalaison n'est pas absolument inéluctable, et que certaines Anguilles restées en eaux dormantes, et empêchées de retourner à la mer survivent. Cependant, dans ce cas, on constate l'arrêt de toute évolution génitale, le retour à la vie normale de l'Anguille jaune, et notamment la remise en marche des fonctions de nutrition. Il est probable qu'intervient alors une orientation endocrinologique différente, qui restitue au soma l'exclusivité des processus de synthèse, permettant ainsi le remplacement des tissus en histolyse, la reprise de l'alimentation, et, par suite, la reminéralisation de l'organisme.

Ce double changement de milieu qui s'impose à l'Anguille ne peut se réaliser que grâce à sa remarquable euryhalinité. Quel en est le mécanisme ? PORTIER et son école ont bien montré que l'une des conditions essentielles de l'euryhalinité — condition nécessaire, pas toujours suffisante — est une stabilité de la concentration moléculaire du milieu interne vis-à-vis des changements de salinité. Alors que la pression osmotique d'un Poisson d'eau douce sténohalin, comme la Carpe, se modifie rapidement sous l'influence d'une augmentation de salinité du milieu extérieur, cette

même pression osmotique de l'Anguille adulte ne varie que dans une très faible marge pour un transfert d'eau douce en eau de mer.

Récemment, M^{me} CALLAMAND (25) a étendu au *pH* cette notion de stabilité du milieu intérieur des euryhalins. Cet auteur a montré que le *pH* du sang de l'Anguille transportée d'eau douce en eau de mer, ou inversement, ne varie pratiquement pas ; il reste compris entre 7,7 et 7,9. Au contraire, le *pH* du sang de la Carpe baisse très sensiblement dès que ce Poisson est immergé dans des solutions salines, et même si la salinité est compatible avec la survie de l'animal.

Comment est obtenue, chez l'Anguille, cette indépendance relative du milieu intérieur vis-à-vis du milieu extérieur ?

Il semble qu'il existe au moins deux mécanismes essentiels, — l'un, passif, statique, qui réside dans le mucus, gaine visqueuse isolant l'animal du milieu extérieur, et dont les travaux de P. BERT, de PORTIER et DUVAL ont depuis longtemps déjà montré toute l'importance ; — l'autre, actif, consistant en un ensemble de processus physiologiques et de modifications biochimiques du milieu intérieur qui, lors du passage d'eau douce en eau de mer, tendent à lutter contre l'augmentation de la concentration moléculaire du sang, et contre la menace de déshydratation des tissus. C'est alors qu'interviennent d'une part, certaines cellules branchiales sécrétrices de chlorures (KEYS) (26) qui régularisent la chlorémie, et, d'autre part, la chute de divers autres constituants du sérum : réserve alcaline, protéines (FONTAINE et FIRLY) (27 et 28), cénapses lipoprotéidiques (CALLAMAND) (29). Il faut particulièrement souligner la chute des protéines plasmatiques, car l'on sait que, selon STARLING, ces protéines plasmatiques joueraient un rôle très important dans les échanges d'eau entre le milieu intérieur et les tissus. Elles exerceraient, à travers la paroi capillaire, une certaine pression osmotique tendant à extraire de l'eau des tissus ; leur diminution concourt donc à diminuer cet appel d'eau, à lutter contre la menace de déshydratation des tissus.

Mais, revenons à la seconde phase de la migration nuptiale, à celle qui conduit l'Anguille des eaux côtières marines à l'aire de ponte : sur celle-ci règne encore un épais mystère, et le physiologiste qui ne possède sur cette étape aucune donnée expérimentale, doit alors laisser la plume à l'océanographe. Mais les renseignements que nous apporte l'Océanographie sont, jusqu'à présent, beaucoup trop rares, beaucoup trop fragmentaires (a) pour que nous puissions dire les modalités de cet immense voyage, et même simplement l'itinéraire suivi.

(a) On trouvera dans la thèse de M^{lle} O. CALLAMAND (24) les quelques données que nous possédons sur cette phase de la migration.

Ainsi, toute la dernière tranche de vie de l'Anguille européenne demeure encore pour nous pleine de mystère et un immense champ d'investigations reste ouvert aux croisières océanographiques qui s'efforceront, dans un avenir que nous souhaitons prochain, de rayer du problème des migrations de l'Anguille cette redoutable inconnue...

TRAVAUX CITÉS

- (14) BELLINI (A.). — Expériences sur l'élevage de l'Anguille en stabulation à Comacchio.
Bull. Soc. Centr. Aquic. et Pêche. — Paris, 1907, t. XIX.
- (17) BERNDT (O.). — Morphologie und Histologie des Rumpfdarmes von *Anguilla fluviatilis*.
Zool. Jahrb. Abt. Anat. u. Ontog., 1938, t. LXIV, p. 437.
- (16) BOUCHER (S.) et FONTAINE (M.). — Rapport existant entre quelques stades de développement de l'Anguille et le point de congélation de son sérum lors du passage en eau de mer.
C. R. Soc. Biol., 1933, t. CXII, pp. 462-464.
- (29) CALLAMAND (O.). — Recherches sur le système lipoprotéidique du sérum des Cyclostomes et des Poissons.
Bull. Inst. océan. — Monaco, 1939, n° 771, pp. 1-12.
- (22) CALLAMAND (O.) et FONTAINE (M.). — La chlorémie de l'Anguille femelle au cours de son développement.
C. R. Ac. Sc., 1940, t. CCXI, pp. 298-300.
- (25) CALLAMAND (O.). — Euryhalinité et stabilité du pH sanguin chez les Poissons.
Bull. Inst. océan. — Monaco, 1941, n° 799, pp. 1-7.
- (18) CALLAMAND (O.) et FONTAINE (M.). — L'activité thyroïdienne de l'Anguille au cours de son développement.
Arch. Zool. exper. et gén., 1942, t. LXXXII, pp. 129-136.
- (24) CALLAMAND (O.). — L'Anguille européenne (*Anguilla Anguilla* L.). Les bases physiologiques de sa migration.
Thèse Fac. S. Paris, 1943.
- (9) COLLIN. — Les Hormones. — Albin Michel, Paris, 1938, p. 305.
- (13) FAGE (L.) et VEILLET (A.). — Sur quelques problèmes biologiques liés à l'étude de la croissance des Poissons.
Rapports et Procès-verbaux des Réunions du Conseil permanent international pour l'exploration de la Mer. Vol. CVIII, p. 48, 1938.
- (28) FIRLY (S.) et FONTAINE (M.). — Sur la teneur en protéines du sérum d'Anguille et ses variations au cours des changements de salinité.
C. R. Ac. Sc., 1932, t. CXCIV, pp. 1854-1856.
- (2) FONTAINE (M.) et RAFFY (A.). — Recherches physiologiques et biologiques sur les Civelles.
Bull. Inst. océan. — Monaco, 1932, n° 603, pp. 1-19.
- (27) FONTAINE (M.) et BOUCHER-FIRLY (S.). — La réserve alcaline du sang des Poissons. Ses variations au cours des changements de salinité.
Bull. Inst. océan. — Monaco, 1934, n° 646.
- (3) FONTAINE (M.) et CALLAMAND (O.). — Sur l'hydrotropisme des Civelles.
Bull. Inst. océan. — Monaco, 1941, n° 811, pp. 1-6.
- (8) FRANÇOIS (Y.). — Évolution de la thyroïde chez les Civelles.
C. R. Trav. Fac. Sc. Marseille, 1941, t. I, n° 5, pp. 74-77.
- (7) HAGEN (F. von). — Die wichtigsten Endokrinen der Flussaals.
Zool. Jahrbucher (Anat. u. Ontogenie der Tiere), 1936, t. LXI, pp. 467-538.

- (11) HARMS (J. W.). — Die Realisation von Genen und die consecutive Adaptation. IV Mitteilung experimental hervorgerufenen Medienwechsel : Wasser zu Feuchtluft, bzw zu Trockenluft bei Gobiiformen (*Gobius*, *Boleophthalmus* und *Periophthalmus*).
Z. f. Wiss. Zoologie, CXLVI, p. 417, 1935.
- (26) KEYS (A. B.). — Chloride and water secretion and absorption by the gill of the eel.
Zt. f. vergl. Physiol., 1931, t. XV, pp. 351-363.
- (23) KOCH (J.) et HEUTS (M. T.). — Influence de l'hormone thyroïdienne sur la régulation osmotique chez *Gasterosteus aculeatus*, forme *Gymnurus Cuv.*
Annales Soc. royale Zool. Belgique, 1942, t. LXXIII, p. 165.
- (21) LE CLERC (J.). — L'Anguille dans le bassin de la Loire.
Bull. fr. de Pisciculture, 1930, n° 20, p. 177.
- (19) PETERSEN (C. G. J.). — The influence of light on the migrations of the Eel.
Rep. Dan. Biol. St. — Copenhagen, 1906, t. XIV.
- (12) REMOTTI (E.). — Il problema sistematico del genere *Mullus* e i suoi aspetti endocrini.
Boll. Mus. e Lab. Zool. e Anat. comp. Univ. Genova, 1933, XIII, n° 69.
- (5) REUSS (H.) et WEINLAND (E.). — Ueber die chemische Zusammensetzung der Aalbrut unter verschiedenen Bedingungen.
Z. f. Biol., 1913, t. LIX, p. 283.
- (15) RODOLICO (A.). — Differenziamento dei sessi ed ovo-spermatogenesi nell' Anguilla.
Publ. St. Zool. Napoli. — Naples, 1933, t. XIII.
- (20) ROULE (L.). — La migration génétique des Anguilles d'Europe.
Bull. Inst. océan. — Monaco, 1937, n° 733, pp. 1-23.
- (10) ROSE (M.). — Les Tropismes. — Presses Universitaires, Paris, 1929, p. 344.
- (4) SCHMIDT (J.). — Remarks on the metamorphosis and distribution of the larvae of the Eel.
Medd. Komm. Hav. Fisk. — Copenhagen, 1909, t. III, n° 3.
- (6) SKLOWER (A.). — Die Bedeutung der Schilddrüse für die Metamorphose des Aals und der Plattfische.
Forsch. u. Fortschr., 1930, t. XXX, pp. 1345-1353.
- (1) SYLVEST (E.). — Om Betydningen of Kemotaxis og Rheotaxis for Glasaalenes Vandring.
Naturens Verden. — Copenhagen, Décembre 1931.
-