

# ELÉMENTS DE GENÉTIQUE ET D'EMBRYOLOGIE PISCICOLES

par HENRI GUYARD.

---

## INTRODUCTION

*... Il y a longtemps, très longtemps, quand la sagesse de Confucius régnait sur le Céleste Empire, deux mandarins, accoudés sur le parapet d'un pont, regardaient, silencieux, couler l'eau claire d'un ruisseau.*

*Au bout d'un long moment, ils échangèrent les paroles que voici :*

*— Que ces poissons sont donc heureux !*

*— Comment pouvez-vous penser que ces poissons sont heureux, puisque vous n'êtes pas poisson ?*

*— Comment pouvez-vous vous étonner de ce que je pense, puisque vous n'êtes pas moi ?...*

(Je dois cette histoire à M. le Professeur Richard, de la Faculté des Sciences de Rennes, qui me permettra de l'en remercier ici, ainsi que des précieux conseils qu'il a bien voulu me donner.)

H. G.

\* \* \*

L'industrie piscicole, installée en France depuis le début du siècle, comporte deux branches distinctes :

— *La pisciculture de consommation*, qui a pour objet la production de Truites dites « Portions » et pratique l'élevage du Saumon de fontaine et surtout de la Truite Arc-en-ciel ;

— *La Salmoniculture de repeuplement*, qui a pour objet la production d'œufs et d'alevins de Salmonides, notamment de Truites fario, destinés au repeuplement des rivières.

Le Saumon de fontaine (*Salvelinus fontinalis*) est un Omble importé de la côte Est des U. S. A. vers 1890. Il connut d'abord une grande vogue en raison de sa robe magnifique, de la finesse de sa chair facilement saumonée, de la précocité et de l'importance de sa ponte. Mais la difficulté de sa conservation à l'état mort, sa faible longévité (maximum 4 ans), l'accroissement de sa sensibilité aux épizooties : parasitoses, septicémies, cancer et surtout l'augmentation progressive et importante de la mortalité embryonnaire, en ont fait pratiquement abandonner l'élevage, malgré quelques reprises sporadiques, généralement infructueuses.

Deux souches de Truite Arc-en-ciel, originaires de la région occi-

dentale des U. S. A., furent importées de ce pays vers 1880 : *Salmo shasta* JORDAN, provenant des torrents des Montagnes rocheuses, et *Salmo iridea* GIBBONS (dite à tête d'acier), habituée des estuaires. Ces deux variétés se sont depuis lors tellement croisées qu'il est actuellement impossible de les retrouver dans leur originalité primitive. C'est leur descendance qui constitue aujourd'hui l'essentiel du cheptel salmonicole français.

Au début, l'élevage de cette espèce ne présenta aucune difficulté sérieuse, bien que les pisciculteurs ne disposassent pas des connaissances et des moyens techniques qu'ils ont actuellement. Cette heureuse période dura une cinquantaine d'années, avec une apogée dans la réussite vers 1945, époque où les difficultés de ravitaillement en denrées comestibles de choix donnèrent un nouvel essor à la production, amenant la création ou la modernisation de nombreuses piscicultures.

Peu à peu, cependant, la situation devint moins brillante : les anciennes parasitoses, comme la costiase, que les vieux pisciculteurs enrayaient ou même prévenaient facilement par de simples bains à base de formol, se multiplièrent en récives tenaces. D'autres, comme l'octomitiase, se généralisèrent, qui n'étaient qu'exceptionnelles auparavant. Les septicémies aussi commencèrent d'exercer leurs ravages : le tournis et la furonculose étaient déjà connus ; au début, on ne pouvait rien contre ces affections, mais, jusque là, elles se manifestaient rarement ; à partir de 1950, elles connurent une ampleur nouvelle ; s'y ajoutèrent des maladies encore ignorées, telles la fameuse anémie pernicieuse (maladie des « Gros Yeux »), avec ou sans virus, puis la funeste septicémie hémorragique. Parallèlement, on constatait une diminution de la fécondité chez les reproducteurs, une mortalité croissante des œufs et des alevins. La situation d'ensemble à l'heure actuelle (1965) est si peu brillante qu'un taux de réussite en Truites portions de 25 %, soit une perte de 75 % échelonnée sur une période de 15 mois, est considéré comme un résultat satisfaisant (1).

Cette situation n'alla pas sans entraîner une énergique réaction de la part des techniciens spécialistes : l'apparition, depuis une dizaine d'années d'une tumeur maligne (hépatome) qui semble prendre un développement beaucoup plus inquiétant que celle, plus ancienne, constatée chez le Saumon de fontaine (cancer de la thyroïde), a suscité de nombreuses recherches, résumées dans le numéro 55 de *La Presse médicale*. En France, les docteurs vétérinaires BESSE et BELLET se penchèrent notamment sur les problèmes de l'anémie pernicieuse (dégénérescence hépatique lipoïde), de la septicémie hémorragique, de l'octomitiase... On rechercha les causes de ces maladies, dites « de civilisation ». Le D<sup>r</sup> BESSE, d'accord avec le Pr SCHÄPERCLAUS, attribua une origine virale à l'anémie pernicieuse. Le D<sup>r</sup> BELLET pencha pour une alimentation déficiente, trop abondante en hydrates de carbone. (Remarquons que, pour l'hépatome, c'est l'excès de protéines qui est incriminé.) Des traitements curatifs, d'ailleurs efficaces, furent mis au point : le régime préconisé par le D<sup>r</sup> BELLET pour l'anémie pernicieuse apporta une amélioration incontes-

---

(1) D<sup>r</sup> BELLET.

table. La septicémie hémorragique fut souvent enrayée par des traitements aux sulfamides (sulfadimérazine) et aux antibiotiques (chloramphénicol, terramycine et, plus récemment, furoxone). Un traitement à base de calomel enraya les manifestations répétées d'octomitiase. Des bains de sulfate de cuivre améliorèrent le traitement de la costiasse, jusque là confié au seul formol... Tous ces procédés permirent aux pisciculteurs de limiter en général les dégâts et de continuer jusqu'ici à assurer tant bien que mal une production devenue chaque jour plus difficile.

En somme l'élevage de l'Arc-en-ciel a suivi la même évolution que celui du Saumon de fontaine. Après un départ encourageant, les difficultés sont apparues, plus tardives peut-être, mais tout aussi sérieuses. Tout se passe comme si les poissons constituant le cheptel actuel étaient devenus moins rustiques, moins résistants que leurs ancêtres. De là à parler de dégénérescence des souches, il n'y avait qu'un pas, qui fut vite franchi. Aussi, dans ces dernières années, certains pisciculteurs voulurent remonter aux sources et firent venir à grands frais des œufs des U. S. A. Mais le résultat ne répondit pas à leur attente : les U. S. A. utilisent en effet depuis longtemps des œufs d'origine danoise pour leurs propres piscicultures et leurs souches ne semblent pas valoir mieux que les nôtres.

Mais laissons un instant l'étude de la pisciculture de consommation pour examiner ce qui se passe dans l'élevage de la Truite fario, destinée au repeuplement.

Les piscicultures spécialisées dans ce genre de production sont beaucoup moins nombreuses que les précédentes : 50 environ en France contre 1.200, et en général de moindre importance. La plupart sont gérées par les Fédérations Départementales de sociétés de pêche, sous le contrôle et la direction technique du Conseil Supérieur de la Pêche et des Ingénieurs des Eaux et Forêts. Ces établissements élèvent habituellement des géniteurs Fario, dont les œufs sont récoltés et incubés, soit pour être immergés à l'état d'œufs embryonnés en boîtes Vibert, soit pour fournir alevins, truitelles de repeuplement et futurs géniteurs.

Cet élevage de la Truite fario avait toujours été réputé beaucoup plus aléatoire que les précédents, en raison des difficultés de domestication de cette espèce, de sa répugnance en présence des nourritures mortes (viande ou poisson), de sa sauvagerie qui s'accommode mal des stabulations concentrées en bassins artificiels dépourvus de « caches ».

Cependant, des pisciculteurs avertis ne laissent pas d'obtenir des résultats positifs, et l'on peut actuellement constater que, loin de connaître les difficultés croissantes que rencontrent depuis une dizaine d'années les éleveurs d'Arc-en-ciel (et depuis plus longtemps ceux de Saumon de fontaine), les producteurs de Farios parviennent, en améliorant peu à peu leurs techniques, à des résultats nettement en hausse.

La Fario, pour tout dire, ne semble pas souffrir des manifestations de dégénérescence qui affectent les deux autres espèces. Sa sensibilité aux maladies ne s'est pas accrue, et on n'a, à notre connaissance, pas encore relevé chez cette espèce de cas d'anémie pernicieuse ou de cancer. Tout au plus a-t-on pu constater, surtout chez les sujets provenant d'œufs d'origine danoise, une augmentation constante du taux de stérilité. On

peut noter aussi, toujours chez les sujets d'origine étrangère, une sensibilité accrue, à la septicémie hémorragique. Mais l'agent de cette maladie, le *Bacterium salmonicidae*, est actuellement si répandu en France, du fait de sa prolifération en pisciculture industrielle, que sa diffusion, favorisée en particulier par les déplacements des martins-pêcheurs, peut suffire à expliquer la recrudescence de cette maladie chez la Fario.

De cet ensemble de constatations, résultant d'un grand nombre d'observations concordantes, on peut, nous semble-t-il, tirer les conclusions suivantes :

Il y a quelques dizaines d'années, l'élevage des Truites Arc-en-ciel et du Saumon de fontaine s'effectuait facilement par des techniques sommaires et des moyens primitifs. Par contre, l'élevage de la Fario, réputé difficile, était peu pratiqué. Aujourd'hui, l'élevage du Saumon de fontaine, devenu peu rentable est pratiquement abandonné et celui de l'Arc-en-ciel connaît des difficultés croissantes sur le plan prophylactique.

Par contre, l'élevage de la Fario *d'origine autochtone* voit son rendement augmenter, parallèlement au développement des techniques modernes.

Or, qu'est-ce qui différencie essentiellement les deux sortes d'élevage ? Il nous a paru que la réponse à cette question pourrait peut-être apporter la solution aux graves difficultés que connaît actuellement la pisciculture industrielle de consommation et éventuellement améliorer le rendement de la salmoniculture de repeuplement.

Est-ce, avant tout, une question de nourrissage ? Cette hypothèse a été notamment avancée par le Dr BELLET à propos de l'anémie pernicieuse. Elle contient certainement une part de vérité : la Truite Fario est moins « poussée » que la portion. De plus, elle jouit souvent d'une nourriture plus choisie, en raison de ses exigences à ce point de vue. Enfin une alimentation mieux équilibrée et dosée, notamment celle aux aliments secs complets, améliore nettement l'état sanitaire des élevages « de consommation » où elle est pratiquée. Mais cela même ne rend pas aux Truites Arc-en-ciel leur rusticité d'autrefois. Les dégâts sont enrayés, mais ils existent toujours ; le taux de stérilité des reproducteurs va croissant. La mortalité des œufs et des alevins aussi. Même constatation pour le Saumon de fontaine, là où l'élevage en est encore pratiqué.

Est-ce une question de concentration ? Ce facteur a aussi son importance. Mais l'expérience nous a prouvé que des Arc-en-ciel ou des Saumons de fontaine, bénéficiant du taux de concentration réduit des Farios, ne retrouvent pas pour autant les qualités perdues.

D'ailleurs, il n'y a vraiment pas de *différence fondamentale* sur ces deux points entre les deux sortes d'élevages.

Par contre, cette différence fondamentale existe dans *l'origine des géniteurs utilisés*.

Depuis des dizaines d'années pour les Arc-en-ciel et les Saumons de fontaine, aucun géniteur de ces deux espèces n'a été obtenu autrement que par fécondation artificielle.

Chez la Fario au contraire, le cheptel géniteurs est constamment renouvelé par des poissons de souche sauvage, donc nés de fécondation naturelle.

Cette constatation nous a amené à penser que le nœud de la question pouvait se trouver là. « Cherchez l'épingle... », disait le philosophe Alain. C'est donc dans ce sens que nous avons, depuis quinze ans, orienté nos recherches et effectué nos expériences.

Ce sont ces recherches, ces expériences et les conclusions que nous croyons pouvoir en tirer qui font l'objet de la présente étude.

---

## CHAPITRE PREMIER :

### « OMNIA EX OVO »...

La formule, attribuée à W. HARWEY, date de deux siècles. La coutume veut qu'on la traduise ainsi : « Tout être vivant vient d'un œuf ». C'est en effet, si l'on en juge par le contexte, ce qu'avait voulu dire HARWEY. Mais la traduction correcte, que devrait adopter tout candidat moyen au baccalauréat, serait plutôt : « Tout vient de l'œuf... » Chaque être est déjà contenu tout entier en puissance dans l'œuf dont il va naître : non seulement dans l'œuf, mais, mieux encore dans un élément de cet œuf, dans la première cellule diploïde résultant de la fusion nucléaire des deux gamètes au moment de la fécondation. Cette cellule est dite « polarisée », c'est-à-dire qu'elle contient toutes les possibilités de spécialisation des cellules résultant des mitoses suivantes et qui seront à l'origine de la formation des organes : « La polarité initiale de l'œuf commande toutes les différenciations ultérieures de l'embryon » (Pr. CAULLERY). Cette propriété est d'autant plus précoce chez les différentes espèces vivantes que l'œuf a des réserves vitellines plus importantes, ce qui est le cas de l'œuf de Truite. Celui-ci, en effet, sans atteindre le record de l'œuf d'autruche, est 2.000 fois plus gros que l'œuf humain... Il est du type dit « télolécithe », c'est-à-dire que la segmentation initiale s'y établit inégalement, en forme de coupelle limitée au cytoplasme, le vitellus ne constituant qu'une réserve nutritive, destinée à se résorber progressivement. Dans ce cas de segmentation inégale, la polarité de l'œuf « se manifeste avec évidence : le pôle animal est le lieu de formation de l'ectoderme, l'anti-pôle celui de l'endoderme et des formations qui s'y rattachent. La polarité de l'œuf... apparaît donc comme une propriété générale qui domine tout le développement... » (Pr CAULLERY). Et, toujours du même auteur : « Il n'y a nulle part une préformation des ébauches embryonnaires, mais il y a partout une hétérogénéité plus ou moins marquée de l'œuf, qui se réalise au moment de la fécondation (1) par une sorte de brassage de sa masse et qui aboutit, à ce moment (1), à une répartition des matériaux bien définie et commandant toute l'évolution ultérieure. »

Nous n'avons rappelé ces données un peu ardues que pour bien mettre

---

(1) C'est nous qui soulignons.

l'accent sur l'importance capitale que revêt la formation des premières cellules embryonnaires. Il est aisément concevable que, si cette formation qui commence au moment même de la fécondation, se déroule dans les conditions optima prévues par la nature, il en résultera probablement pour le futur animal des possibilités de développement et de survie également optima. Au contraire, toute perturbation intervenant à ce stade infiniment délicat, ne peut, même si la fécondation se réalise, qu'entraîner des risques ultérieurs considérables.

Quelles sont donc les conditions requises pour que la fécondation des Truites s'effectue dans les meilleures conditions ?

On pourrait croire qu'en premier lieu il faut que les gamètes mâle et femelle soient d'excellente qualité et proviennent en conséquence de géniteurs de choix et bien en forme. C'est vrai dans la mesure où les données nouvelles de la génétique ont ouvert la voie aux vastes possibilités de la sélection animale. Toutefois, notre propos n'est pas actuellement, de chercher à faire mieux que la nature, mais simplement de retrouver les moyens de faire aussi bien qu'elle. Il n'est pas certain que les cellules germinales soient tellement indépendantes, quant à leur prospérité intrinsèque, de l'ensemble somatique, mais, en ce qui concerne notamment la reproduction des salmonidés, on peut constater comment dans la nature des poissons épuisés par le jeûne et la fatigue du voyage nuptial, n'en produisent pas moins de beaux œufs, d'où sortiront des alevins vigoureux. D'ailleurs la sélection naturelle joue au cours de cette épreuve et nous croyons pouvoir poser en principe que tout alevin né naturellement de géniteurs sauvages provient de gamètes tout à fait normaux. Il convient de noter à ce propos que des influences d'ordre psychologique peuvent agir sur la parade des Truites. Il apparaît en effet que le mâle et la femelle se choisissent.

Nous avons pu ainsi constater cette année que des Truites également matures, placées chacune avec un mâle sur des gravières différentes, ou bien frayaient dans les 3 ou 4 jours suivants, ou bien ne se décidaient pas à le faire. Ayant alors ajouté de nouvelles femelles aux anciennes, nous avons constaté dans la majorité des cas la parade des nouvelles venues avec le mâle et leur fraye consécutive, alors que l'ancienne femelle délaissée conservait toujours ses œufs et dépérissait visiblement (apparition de parasitoses externes). Nous avons alors tenté de doubler les mâles, dans l'espoir d'obtenir des résultats analogues, mais nous avons dû y renoncer, en raison des batailles qui s'ensuivaient.

Ces observations sont importantes, car il se peut que ces affinités particulières aient une influence d'origine hormonale sur la composition des gamètes ou du « milieu ambiant » optimum. Dans ce cas, il y aurait intérêt à essayer d'apparier les couples destinés à la reproduction sur gravières artificielles, ce qui n'est pas techniquement impossible.

D'autre part, la fécondation elle-même ne paraît pas poser de problèmes particulièrement délicats. L'attrait réciproque des gamètes est si puissant qu'il faudrait de bien grands obstacles pour les empêcher de se joindre ; nous reviendrons plus loin sur ce point.

Par contre, si la fusion des gamètes peut s'effectuer en dehors des conditions optima, la suite du processus embryonnaire nous paraît exiger impérieusement que ces conditions aient bien été réalisées. Or, comme nous allons essayer de le démontrer, ces conditions sont liées en grande partie aux propriétés physico-chimiques et bio-chimiques du milieu extérieur qui entoure les éléments de l'embryon, depuis l'émission des gamètes jusqu'à l'achèvement de la période embryonnaire. Référons-nous une fois encore à la haute autorité du P<sup>r</sup> CAULLERY :

« Il est indéniable que le milieu extérieur agit sur les embryons soit favorablement, soit de façon nocive et la possibilité même de la réalisation du développement embryonnaire est subordonnée à un ensemble de conditions de milieu compatibles avec la vie des tissus. Il n'est pas difficile d'altérer légèrement la composition du milieu de façon à obtenir des développements pathologiques. Rappelons qu'il suffit de supprimer le calcium dans l'eau de mer pour que, dans le développement des oursins, les blastomères cessent d'adhérer les uns aux autres, comme l'a montré HERBST. Le même auteur a montré que l'addition d'un sel de lithium à l'eau de mer amenait chez l'embryon d'oursin la dévagination de la région qui normalement s'invagine en formant l'archentéron de la gastrula ; on a une exogastrulation. HOLTFRETER a pu, de façon analogue, provoquer l'exogastrulation sur l'embryon de batracien. Ces deux exemples sont significatifs quant à l'importance de la composition chimique du milieu.

« Mais l'ensemble des observations et expériences précédemment évoquées montre nettement que c'est dans la constitution intrinsèque de l'œuf et de l'embryon que résident les facteurs essentiels de la différenciation. Le développement embryonnaire est avant tout la réalisation et la manifestation d'une hétérogénéité de plus en plus complexe et, en même temps, rigoureusement définie. L'organisme, avec sa prodigieuse complexité, dont tous les éléments sont coordonnés et synergiques, se réalise par des mécanismes *intrinsèques* à l'embryon et *décollant initialement de la structure de l'œuf*. Cette réalisation est assurée par les échanges entre l'embryon et le milieu, mais c'est dans l'embryon que réside le mécanisme causal. Le milieu ambiant permet, facilite ou inhibe la différenciation propre à l'embryon ; il peut la perturber plus ou moins gravement. Il ne la dirige pas. »

Ce passage situe parfaitement le problème : la différenciation est commandée par la structure initiale de l'œuf, mais elle est conditionnée par le milieu ambiant, dont l'action se manifeste dès le début de l'embryonnement, puisque, dans le cas de l'œuf d'oursin, la suppression du calcium extérieur entraîne la non-adhérence des blastomères, c'est-à-dire des cellules non encore différenciées de la morula. Dans le cas qui nous occupe d'un œuf télolécithe, on peut conjecturer que cette influence est immédiate et s'exerce sur la polarisation même de l'œuf. Dans l'embryon ainsi constitué s'inséreront, suivant les règles de l'hérédité sans doute, mais aussi suivant la présence ou l'absence d'éléments ambiants initiaux propices ou défavorables, les possibilités d'un développement harmonieux ou déséquilibré. Celui-ci conditionnera la vie tout entière du poisson,

suivant le cas riche de promesses ou chargée de menaces. « *Omnia ex ovo...* »

Il nous paraît donc indispensable d'étudier en premier lieu quelles sont, dans la nature, les conditions extérieures qui président à la reproduction des Truites.

(A suivre.)

---