ÉLÉMENTS DE GÉNÉTIQUE ET D'EMBRYOLOGIE PISCICOLES ⁽¹⁾

par HENRI GUYARD.

(suite)

CHAPITRE II

LA FRAYE NATURELLE

Comme on le sait, la fraye des salmonidés a lieu en hiver. Mais les premières manifestations de l'instinct de reproduction se produisent pratiquement dès les premières pluies d'automne, surtout lorsque celles-ci sont orageuses. Cette influence de l'eau de pluie sur le comportement sexuel des Truites paraît importante. Sans doute la pluie, en grossissant les eaux, apporte-t-elle à ces migrateurs la possibilité mécanique de remonter les chutes qui les séparent des frayères. Mais ce n'est pas la vraie raison : nous avons remarqué depuis longtemps que, lorsqu'en octobre les eaux étaient restées fortes à la suite d'un été pluvieux, la remontée malgré cela ne se déclenchait en général qu'avec la pluie. Pour en avoir le cœur net, nous avons procédé à l'expérience suivante : En octobre 1955, sous la vanne d'évacuation d'un bassin de pisciculture, nous avons constaté la présence de plusieurs Truites de rivière qui stationnaient depuis quelque temps, sans chercher à franchir l'obstacle, le débit étant d'ailleurs assez faible. Nous avons alors brusquement augmenté celui-ci en vidangeant simultanément plusieurs bassins situés en amont, créant ainsi une forte crue artificielle avec turbidité de l'eau et chute imposante : aucune Truite ne sauta. L'opération fut renouvelée deux fois les jours suivants sans plus de succès. Trois jours après, les Truites étant toujours au même endroit, il se produisit un petit orage dans la soirée. L'eau fut à peine troublée et le débit à la chute beaucoup moins important que lors des manœuvres précédentes. Cependant, le lendemain matin, toutes les Truites avaient sauté.

Nous avons alors pensé que la cause de leur excitation pouvait être la présence de l'ozone dissous dans l'eau de pluie. En effet, sous l'influence

(1) Voir *Bulletin Français de Pisciculture*, N° 219.

de l'électricité atmosphérique pendant les orages, une partie de l'oxygène de l'air se transforme en ozone, lequel est solubilisé partiellement dans les pluies qui s'ensuivent. Cette solubilité de l'ozone est importante, 15 fois supérieure à celle de l'oxygène (LEBEAU). Mais le taux de solubilité est extrêmement instable. La teneur en ozone dissous diminue rapidement lors du contact de l'eau avec les matières organiques, c'est dire que l'eau de ruissellement en contient d'autant moins qu'elle a longtemps ruisselé sur le sol et qu'une teneur relativement forte en ozone est le privilège exclusif des eaux de pluie. Le fait donc que ce sont ces eaux et elles seules qui paraissent déterminer une nette excitation des Truites au moment de la fraye, nous paraît autoriser l'hypothèse que le facteur déterminant de cette excitation est bien l'ozone. Quelle serait dans ce cas la nature biologique de cette action ? L'ozone (O_3) est en somme de l'« oxygène condensé » susceptible de posséder à un degré accru toutes les propriétés stimulantes de ce corps sur l'organisme. Il ne serait pas étonnant qu'il déterminât une augmentation de « l'élan vital » surtout à cette époque de la fraye où les salmonidés éprouvent d'importants besoins en oxygène, à ce point qu'on a longtemps cru que c'était une eau plus oxygénée que les Truites recherchaient en remontant aux frayères (nous avons signalé il y a une dizaine d'années que c'était là une erreur, en montrant que, dans de nombreuses rivières, l'eau des frayères était moins froide, donc moins oxygénée que celle des chutes situées en aval). Mais il se pourrait aussi que l'ozone eût une action excitatrice particulière sur l'hypophyse, entraînant une production accrue de certaines hormones pituitaires. On sait, depuis les expériences de B. A. HOUSSAY en Argentine (1930) que ces hormones jouent un rôle important dans la maturation sexuelle des poissons.

Nous avons insisté un peu longuement sur cette éventuelle influence de l'ozone parce qu'elle nous paraît être la première manifestation d'un cycle physico-chimique très complexe, influant sur la physiologie des Truites au moment de la reproduction.

A la suite donc de cette première excitation, les Truites entreprennent leur voyage nuptial vers les frayères. Sans atteindre les distances énormes parcourues par les Saumons, ce voyage peut couvrir des dizaines et même des centaines de kilomètres (Tuites de mer). On sait maintenant, notamment à la suite des travaux de R. VIBERT, que les Saumons reviennent frayer obligatoirement dans la gravière de leur naissance, sans qu'on ait pu déterminer par quel moyen ils retrouvent leur chemin... Il est probable qu'il en est de même des Truites, mais sans que ce soit pour celles-ci une nécessité absolue, puisque nous avons pu constater que des géniteurs matures, transportés dans une rivière différente de celle où ils ont jusqu'alors vécu, peuvent néanmoins y frayer, pour peu qu'ils y trouvent des gravières convenables. Mais qu'est-ce qu'une « gravière convenable » ? Quelles caractéristiques doit-elle présenter pour être promue au rang de frayère ?

Il nous est maintenant possible d'en préciser quelques unes :

Les frayères à Truites se situent en général dans de petits ruisseaux, alimentés par des sources de toute nature (nous avons, en Bretagne-Sud

notamment, souvent rencontré des frayères à proximité de sources hélo-crènes, autrement dit marécageuses, en dépit de la mauvaise réputation de ces dernières).

Cette disposition assure aux eaux des frayères :

1° Un débit régulier, évitant les brusques variations de niveau.

2° Une température relativement constante, dont l'amplitude de variation journalière ne dépasse guère 2° C.

3° Une très faible turbidité, même en cas de grosses pluies : les zones exposées aux eaux de ruissellement sont pauvres en frayères.

4° Un pH pratiquement constant (faible action solaire) : en général légèrement acide (6,2 à 6,8 en Bretagne).

5° Un taux d'oxygène dissous supérieur à 11 mg par litre.

6° Un minimum probable de 10 mg/litre de calcium, en général sous forme de carbonate et surtout de bicarbonate de chaux.

7° Une présence variable de gaz carbonique dissous, faible en eau de surface, mais assez importante au niveau des gravières où sont enfouis les œufs.

8° Une bonne circulation de l'eau à l'intérieur des graviers.

Bien entendu, si les caractéristiques ci-dessus se retrouvent en général dans toutes les frayères naturelles, du moins dans celles que nous avons observées en Bretagne, il en existe certainement d'autres que nous ne connaissons pas encore. En effet, beaucoup d'emplacements répondant aux conditions précédentes ne sont pratiquement pas choisis par les Truites au moment de la fraye. Dans certains parcours contenant de multiples gravières, les unes sont encombrées de couples, alors que d'autres, très voisines et apparemment identiques, sont complètement délaissées. Mais il faut noter qu'il ne s'agit là que d'une simple manifestation de préférence de la part des poissons et non d'un refus catégorique : en effet des Truites capturées et isolées sur ces gravières peu désirées par un enclos de grillage, finissent quand même par y frayer normalement.

La fraye proprement dite est un phénomène bien connu que nous résumerons brièvement :

Le couple parvient à la gravière choisie. La femelle se place en tête, presque toujours plus grosse que le mâle qui se tient très près d'elle. La plupart du temps d'ailleurs ils ne sont pas seuls : deux ou trois petits mâles se tiennent derrière, à distance plus ou moins respectueuse ; lorsque l'un d'eux s'enhardit et se rapproche un peu trop, une brusque volte-face du gros mâle le met en fuite. Parfois la femelle elle-même, comme irritée, fonce à son tour sur les indiscrets puis revient à sa place. Le mâle la frôle de près, joue avec elle et tous deux semblent danser par moments un étrange et silencieux ballet, aux figures rapides et imprévues. Parfois le jeu devient plus rude, le mâle attaque et mord.

Enfin, la femelle commence à préparer le nid. Si claire que soit l'eau, un mince limon s'est insinué dans les graviers : il faut l'ôter. A demi-couchée sur le flanc, elle creuse à grands coups de queue un large sillon ; à chaque fois un nuage de sable fin et de limon s'élève ; les petits graviers

disparaissent, entraînés par le courant. Bientôt sur la gravière se dessine, tache oblongue et claire, un sillon de galets propres et triés.

La ponte a souvent lieu dans la nuit qui suit, mais parfois aussi le couple reste là plusieurs jours, sur la frayère tout prête, s'en écartant par moments d'un brusque coup de queue pour y revenir aussitôt. La femelle attend-elle d'être tout à fait mature ? C'est peu probable : depuis quelques jours déjà les œufs sont mûrs, détachés dans la cavité abdominale, prêts à être éjectés. Prise à ce moment-là, la Truite présente un ventre mou et distendu, et l'on sent les œufs rouler librement sous les doigts ; à la plus légère pression, l'oviducte s'érige, gonflé, veiné de rose : la moindre insistance ferait jaillir une giclée d'œufs. Pourquoi donc cette attente, pendant laquelle la Truite est si vulnérable et doit bien le savoir ? Attend-elle une date choisie, phase lunaire par exemple, ou des conditions atmosphériques spéciales ? (1) Attend-elle simplement que cette eau nouvelle, qu'elle est venue chercher de si loin, ait eu le temps d'agir sur son organisme, d'établir en elle on ne sait quelle mystérieuse certitude ? Ce serait bien utile de le savoir et c'est bien difficile.

Enfin, le moment arrive. C'est le plus souvent le soir ou pendant la nuit : la femelle se raidit brusquement, le mâle se rapproche d'elle à la toucher, un peu en arrière, sur le côté ; la femelle fuse en frôlant les graviers : dans un frémissement, elle lâche une première giclée d'œufs, aussitôt recouverts d'un nuage blanc, la laitance, que le mâle a émise en même temps ou presque.

L'opération se répète plusieurs fois, surtout pour les grosses Truites. Les œufs disparaissent aussitôt, s'insinuant dans les interstices des galets, où le courant les répartit en poches plus ou moins importantes. Nous n'avons jamais constaté que la Truite les recouvrait de graviers, comme on le croit communément ; tout au plus, les derniers ébats du couple bousculent-ils quelques galets, qui, aidés par le courant, tombent tout naturellement dans le creux de la frayère. Cependant les œufs s'enfoncent d'eux-mêmes parfois jusqu'à 20 cm de profondeur, ce qui est assez étonnant.

De cette description, nous mettrons en valeur, pour notre recherche, les éléments suivants :

L'émission des œufs et de la laitance est pratiquement simultanée. La laitance et le liquide ovarien émis en même temps que les œufs sont immédiatement et intimement mélangés à l'eau en raison des turbulences du courant.

Les œufs ne restent baignés dans ce mélange fécondant que pendant un temps très court, de l'ordre de 2 à 5 secondes.

La durée de la mobilité des spermatozoïdes étant de 30 à 100 secondes et la fermeture du micropyle n'intervenant qu'après un délai encore plus élevé, on peut en conclure qu'aucun obstacle, en dehors de la projec-

(1) On peut envisager à ce propos une influence possible de l'ionisation atmosphérique.

tion accidentelle de quelques œufs hors du nuage fécondant, ne s'oppose à une fécondation quasi totale, ce qui est d'ailleurs conforme aux nombreuses observations effectuées depuis quelques années sur ce point : HOBBS, CAMERON, CRAMER, BRIGGS, etc.

CHAPITRE III

LES GAMONES

Il nous faut maintenant étudier de plus près le milieu très spécial dans lequel s'accomplit la fécondation.

Ce milieu est composé :

1^o Par l'eau qui baigne la frayère, eau d'une qualité toute spéciale, dont nous avons esquissé certaines caractéristiques dans le chapitre précédent et qui en comporte probablement bien d'autres que nous ignorons.

2^o Par certaines substances particulières, contenues dans la laitance et le liquide ovarien (ou coelomique), substances découvertes et étudiées depuis une dizaine d'années par les professeurs HARTMANN, ROTH, MEDEM et leurs élèves, sous le nom de « Befruchtungstoffen », littéralement « Substances de fécondation », en français Gamones... et qui sont en somme de véritables catalyseurs de cette réaction biologique délicate qu'est une fécondation.

Nous devons à l'amabilité de M. le docteur H. ROTH, inspecteur de la Pêche à Berne, un tiré à part de « Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie », vol. 11, 1949, d'où nous extrayons les précisions suivantes :

« Les Gamones identifiées sont au nombre de quatre, à savoir : deux contenues dans le liquide coelomique (Gynogamones I et II) et deux dans la laitance (Androgamones I et II).

L'exposé du D^r ROTH donne peu d'indications sur les propriétés chimiques de ces substances. Il mentionne seulement que, d'après les travaux de TYLER (48) et de BIELING et MEDEM (49), la gynogamone I serait un « colorant » caroténoïde (Karotinoïdfarbstoff) et la Gynogamone II une substance albuminoïde. Il n'y a pas d'indications sur la constitution chimique des Androgamones, sinon que la première est soluble dans le méthanol alors que la seconde ne l'est pas.

Au point de vue physique, ces quatre substances sont toutes thermostables.

Par contre, les nombreuses expériences et observations auxquelles se sont livrés les auteurs ont permis de déterminer avec une certaine précision leur rôle dans le processus de la fécondation. Nous résumons brièvement ces données :

L'Androgamone I paralyse les mouvements des spermatozoïdes tant qu'ils ne sont pas mis en contact avec l'eau. Son rôle paraît être de ménager leur réserve de vitalité, qui est faible. On sait en effet que, dès

qu'un spermatozoïde entre en mouvement, l'usure rapide de son flagelle entraîne au bout de quelques dizaines de secondes son immobilisation totale et par suite son inutilisation.

L'Androgamone II agirait sur la membrane de l'œuf en la ramollissant, ce qui aurait pour double effet de faciliter l'attaque du spermatozoïde par dilatation du micropyle, et d'augmenter la perméabilité de l'enveloppe au milieu ambiant.

La Gynogamone I a un triple effet : elle renforce l'activité des spermatozoïdes : dès que ceux-ci, en effet, arrivent à son contact, on voit leurs déplacements devenir nettement plus rapides. Parallèlement, elle prolonge de trois ou quatre fois la durée de leur période active et, enfin, elle paraît déterminer, par affinité chimique, une certaine attirance des spermatozoïdes vers les ovules.

On voit que, par son effet d'activation des spermatozoïdes, elle est en quelque sorte antagoniste de l'Androgamone I.

La Gynogamone II aurait un rôle moins bien déterminé. Chez certains Salmonidés, comme la Fario et le Salvelinus, elle ne se trouve que dans l'œuf même. Chez d'autres, à savoir *Thymallus* et *Iridea*, elle existe aussi dans le liquide coelomique.

Son action, assez inattendue, est de provoquer, à partir d'un certain taux de dilution dans l'eau, une agglutination plus ou moins importante des spermatozoïdes. Dans ce sens, elle serait antagoniste de l'Androgamone II, comme nous le verrons dans le chapitre suivant.

Ces constatations ont fait dire aux auteurs de ces recherches que les gamones « ont des actions opposées qui s'équilibrent harmonieusement à une certaine concentration... Leur coordination harmonieuse est indispensable au processus de la fécondation, c'est-à-dire que celui-ci ne peut avoir lieu (dans de bonnes conditions) que lorsque les gamones sont accordées l'une à l'autre aussi bien en quantité qu'en qualité » (H. ROTH).

Nous devons reconnaître que cette « théorie des Gamones » est déjà ancienne et susceptible d'être discutée, du moins dans la forme assez catégorique sous laquelle nous venons de la présenter. Nous la maintenons cependant faute de mieux pour le moment, parce qu'elle nous offre une explication plausible des faits que nous avons observés.

La présence de l'eau est non moins nécessaire : c'est elle qui déclenche en premier lieu la motilité des spermatozoïdes, motilité renforcée et prolongée par la gynogamone I. Mais elle assure aussi une dilution optimale du précieux mélange à l'instant précis de la fécondation. Cet instant est très court : à peine quelques secondes pendant lesquelles les gamones sont mélangées entre elles dans les proportions voulues et diluées exactement dans la quantité d'eau nécessaire. Ce court délai assure la pénétration dans l'ovule d'un spermatozoïde encore en pleine vigueur, en même temps que le ramollissement de la membrane produit par l'Androgamone II permet à l'ovule de s'imprégner de ce milieu chimique particulier et de modifier sa composition initiale.

On nous objectera que c'est là pure vue de l'esprit et qu'en fait toutes ces considérations sont superflues puisque la méthode de fécondation artificielle dite extra-sèche, que nous allons étudier maintenant, ne tient nul compte de ces subtiles proportions et permet quand même d'obtenir des taux de fécondation de 90 et même 95 %.

Nous rappellerons simplement que ce n'est pas la fécondation proprement dite qui est en cause, mais le début du développement embryonnaire qui s'ensuit immédiatement et dont l'importance, comme nous l'avons vu au chapitre II, est capitale pour l'avenir de l'embryon, du poisson, et même de l'espèce.

CHAPITRE IV

LA FÉCONDATION ARTIFICIELLE ACTUELLE

La pratique de la fécondation artificielle des Truites est plus ancienne qu'on ne croit généralement. Son premier inventeur serait un moine médiéval, Dom PICHON, dont les enseignements auraient été redécouverts par JACOBI, en 1765 (P^r HUET).

En fait, ce sont RÉMY et GENIN qui en furent les véritables promoteurs en 1840 et c'est depuis 1850 que la diffusion de cette méthode marqua le début de la Salmoniculture en Europe.

Tout d'abord, suivant les procédés mis au point par RÉMY et GENIN, la fécondation artificielle se pratiquait comme suit : Quand la femelle était jugée « mature », ses œufs étaient expulsés, par une pression des doigts sur les flancs, dans un récipient *en partie rempli d'eau*. Quand un certain nombre d'œufs était ainsi recueilli, au besoin grâce aux pontes successives de plusieurs femelles, on prenait un mâle dont on expulsait de la même façon la laitance sur le mélange œufs et eau précédemment obtenu. On mélangeait rapidement le tout, on laissait ensuite les œufs reposer pendant 20 ou 30 minutes dans le mélange, on les lavait dans un courant d'eau claire, puis on les répartissait sur les clayettes d'incubation, généralement à baguettes de verre, du type dit « de Coste ».

Ce procédé donnait des taux de réussite variables, en général de l'ordre de 50 à 80 %. Comme on croyait alors que, dans la reproduction naturelle, le taux de fécondation ne dépassait pas 2 à 5 % ces résultats furent évidemment accueillis avec enthousiasme.

Quelques années plus tard, vers 1870, le russe WRASSKY mit au point la méthode dite « sèche ». Ce nouveau procédé consistait à faire pondre les Truites dans un récipient vide, à les recouvrir ensuite de laitance, à mélanger intimement le tout et à *n'ajouter l'eau qu'après*. Cette façon d'opérer était basée sur les principes suivants : Le temps de survie des spermatozoïdes est beaucoup plus long dans la laitance pure que dans la laitance diluée. Il est encore augmenté par la présence du liquide ovarien. Par contre, dès qu'il y a adjonction d'eau, l'agitation des spermatozoïdes devient considérable et l'usure du flagelle amène rapidement leur immo-

bilité. D'autre part, l'ovule restant à sec ou simplement baigné dans le liquide ovarien, n'est pas « gonflé » par l'eau et conserve ainsi son micropyle ouvert. Ainsi, par l'augmentation de la durée des mouvements du spermatozoïde, on pensait laisser à celui-ci plus de temps pour pénétrer dans un ovule disposé à l'attendre aussi longtemps qu'il faudrait... Et de fait, on obtint immédiatement par ce nouveau procédé des taux de fécondation de l'ordre de 95 %.

Il n'y a rien de plus désastreux qu'une théorie fausse « vérifiée » par un résultat d'apparence positive. Le succès est le plus séduisant des critères, et pas seulement dans le domaine scientifique, hélas !

Dans la « méthode humide », l'immersion plus ou moins prolongée des œufs dans l'eau avant toute adjonction de laitance était très probablement la cause des résultats relativement faibles parfois constatés. Sans le brillant résultat obtenu par la nouvelle méthode de fécondation sèche, on eût recherché et probablement découvert ce qui n'était en somme qu'une faute de manipulation et non une erreur de théorie : Il suffisait pour cela de faire une très simple expérience : émettre simultanément dans de l'eau en turbulence les œufs et la laitance d'un même couple de géniteurs. Faire ensuite des prélèvements successifs d'une centaine d'œufs à quelques secondes d'intervalle et faire incuber séparément les différents lots ainsi prélevés. On aurait ainsi constaté que le temps d'immersion dans le mélange fécondant ne faisait rien à l'affaire, puisque les premiers œufs retirés étaient tout aussi fécondés que les derniers et vice-versa.

Mais le succès spectaculaire de la nouvelle méthode sèche orienta les recherches dans un tout autre sens. Par déduction logique, l'eau devint l'ennemie n° 1 de toute fécondation artificielle. On alla même jusqu'à recommander d'essuyer soigneusement les géniteurs avant la ponte afin qu'aucune goutte de ce liquide indésirable ne vînt souiller le précieux mélange : ovules, liquide coelomique et laitance. Par la suite, on s'aperçut que, dans les fécondations d'Arc-en-ciel, le liquide coelomique, même pur, coagulait la laitance, gênant ainsi considérablement l'opération. Arrêtons-nous un instant sur ce phénomène pour constater que, du temps de la méthode humide, l'agglutination des spermatozoïdes au contact de la gynogamone II ne se produisait qu'à partir d'un certain taux de dilution de cette gamone dans l'eau, alors que, après quelques dizaines d'années de pratique de fécondation sèche, l'agglutination se produisait à une dilution de plus en plus faible, pour finalement s'effectuer « à sec », au seul contact de la laitance.

Il ne semble pas qu'on se soit alors inquiété de savoir pourquoi une telle évolution, si manifestement contraire aux dispositions naturelles, avait pu se produire. Bien au contraire : comme on avait précédemment supprimé l'eau « coupable » de fermer le micropyle et de fatiguer les spermatozoïdes, on se contenta d'en faire autant du liquide ovarien, responsable de l'indésirable coagulation. Pour cela, on préconisa simplement de faire pondre la femelle dans un tamis et de recouvrir les œufs ainsi recueillis à sec d'une couche de laitance pure, à laquelle on les mélangeait par brassage sans autre formalité. Cette nouvelle méthode, dite extra-sèche, permit d'obtenir à nouveau des taux de fécondation spectaculaires.

C'est qu'il n'est pas difficile d'obtenir la fusion de deux gamètes mis ostensiblement en contact. Ce qui est difficile, nous le répétons, c'est que cette fusion s'opère avec toutes les garanties qu'exige un bon développement embryonnaire. Pour cela, la Nature avait accumulé les conditions subtiles et les dosages délicats... La lourde main de l'homme intervenant dans cette construction raffinée, élaborée au cours d'une évolution bien des fois millénaire, nous fait un peu songer à l'entrée d'un éléphant dans un magasin de porcelaines...

En fait, tout se passe comme si, au lieu de respecter les lois naturelles et d'en faciliter au besoin l'harmonieuse application, les fécondations artificielles sèche et extra-sèche n'avaient pour but, en violant ces lois, que d'obtenir un résultat spectaculaire, mais contre nature. Nous sommes en plein dans les « Jeux Interdits ».

Qu'en est-il en effet de cette action coagulatrice de la gynogamone II ? D'après les études précédemment citées du D^r ROTH et de ses collègues, cette substance est contenue dans les œufs de tous les Salmonidés, mais n'apparaît dans le liquide coelomique que de deux d'entre eux : l'Ombre de rivière et la Truite Arc-en-ciel. On peut retenir des expériences faites par ces éminents biologistes que, chez l'Ombre, l'effet coagulant ne commence à se faire sentir qu'à partir d'une dilution de 50% dans l'eau. Dans la nature cette disposition ne gêne pas la fécondation, celle-ci se produisant pratiquement avant que ce taux de dilution soit atteint. Pourquoi cet effet agglutinant ? Est-ce pour faire obstacle à une concentration exagérée de hyaluronidase ? C'est peu probable. Ou à une éventuelle polyspermie qui aurait pour conséquence une modification ultérieure et peu souhaitable du cytoplasme ? Mais la théorie de la monospermie obligatoire n'est plus sérieusement défendue. En fait, il faut reconnaître qu'à l'heure actuelle nous ignorons tout des raisons de cette agglutination des spermatozoïdes dans la fécondation naturelle des ombres... Mais en ce qui concerne la Truite Arc-en-ciel, le problème est plus grave et plus urgent à résoudre.

Chez la plupart des femelles de cette espèce, le liquide ovarien provoque de plus en plus l'agglutination totale des spermatozoïdes, quelle que soit l'importance du taux de dilution dans l'eau et même en l'absence d'eau. Cette disposition ne peut, en toute logique, être considérée que comme une anomalie à caractère pathologique. Car elle a pour effet d'interdire toute fécondation naturelle, ce qui d'ailleurs est vérifié dans la réalité, ces Truites étant réputées ne pouvoir se reproduire en liberté dans nos eaux. Elles le faisaient, et doivent le faire pourtant encore, en Amérique d'où on les a importées voici soixante ans, et aussi, paraît-il, dans certaines régions d'Europe (Rhône supérieur, Yougoslavie), où elles ont été introduites *en eaux libres* au début du siècle, c'est-à-dire à une époque où cette espèce n'avait pas encore eu à supporter une longue succession de fécondations artificielles.

Par contre, les essais beaucoup plus récents d'acclimatation de la Truite Arc-en-ciel au Maroc se sont heurtés à cette quasi impossibilité de reproduction naturelle, que notre éminent confrère M. PREUDHOMME,

Conseiller Piscicole du Gouvernement Marocain, a signalée dans un des derniers numéros du *Bulletin Annuel de Pisciculture du Maroc*.

Il nous semble bien qu'il faille considérer ce phénomène de coagulation précoce comme un symptôme caractéristique de dégénérescence dont la pratique des fécondations sèche et extra-sèche n'aboutit qu'à pallier les effets immédiats sans supprimer la cause, ce qui nous paraît être un expédient dangereux, ne pouvant qu'aggraver les choses : un peu comme si l'on prétendait soigner à grand renfort de grogs un rhume des foins d'origine hépatique...

Ce symptôme, s'ajoutant à tous les autres déjà signalés, à savoir : stérilité croissante des femelles, mortalité embryonnaire de plus en plus importante, déchets à l'éclosion, sensibilité sans cesse accrue des alevins et des truitelles aux parasitoses et aux septicémies les plus diverses, enfin, pour couronner le tout, apparition de véritables tumeurs malignes chez les adultes, tout cela constitue un ensemble inquiétant, qui doit à notre avis, être considéré comme un sérieux avertissement : l'espèce Arc-en-ciel d'élevage, victime d'une dégénérescence accélérée, attaquée à cette source même de la vie que sont les premières cellules embryonnaires, est peut-être à la veille de disparaître...

Est-ce à dire qu'il faille pour cela abandonner toute fécondation artificielle et renoncer par là même à toute industrie piscicole valable ? Nous ne le pensons pas. La fécondation artificielle rend d'immenses services. Elle seule permet une production industrielle d'œufs embryonnés, facilement transportables, pouvant assurer commodément aussi bien le repeuplement des rivières que l'ensemencement des piscicultures de consommation. D'autre part, ses effets nocifs, si notre théorie est exacte, ne se sont fait sentir qu'après un long délai d'utilisation, à savoir près de cinquante ans.

Ce qui importe actuellement à notre avis, c'est d'abord d'essayer de reconstituer un cheptel de reproducteurs sains et rustiques, issus de fécondation naturelle. Ensuite, de mettre au point une méthode de fécondation artificielle rationnelle, c'est-à-dire respectant autant que possible les conditions naturelles. Nous allons voir ce qu'il est possible de faire dans cette double optique.

CHAPITRE V

FÉCONDATION NATURELLE SUR GRAVIÈRES ARTIFICIELLES

Nous utilisons depuis une dizaine d'années différents types de gravières artificielles en tenant compte des principes suivants :

L'eau doit provenir d'un ruisseau où la présence de frayères naturelles a été dûment constatée à peu de distance de l'installation.

Les graviers seront de préférence des galets de mer triés, d'une taille allant de la noix à la noisette. Les gravières ainsi constituées sont en effet faciles à nettoyer et les Truites ne risquent pas de s'y blesser en frayant.

Enfin ces graviers doivent être disposés dans l'eau de façon à être irrigués le plus régulièrement et le plus complètement possible par un courant lent. On obtient ce résultat par tâtonnements en utilisant un colorant comme le Vert malachite.

La plupart de nos essais ont eu lieu à la Pisciculture du Lanquo en Saint-Avé (Morbihan), dont le ruisseau d'alimentation contenait préci-

Pisciculture du Lanquo.

Vue partielle des gravières artificielles et bassin de réception.

sémment des gravières naturelles en amont et en aval de l'établissement. Ce dernier est composé de huit petits bassins disposés en série, s'étageant sur une dénivellation de sept mètres et reliés entre eux par des caniveaux cimentés de 15 à 30 mètres de long, sur 40 cm de large et 50 de profondeur. Les premières gravières furent établies dans ces caniveaux, sur une longueur de deux mètres chacune environ et 30 cm de profondeur. Nous avons fait paraître en 1960, dans le numéro 198 du « *Bulletin Français de Pisciculture* » un compte rendu, dont nous extrayons les observations suivantes :

PREMIÈRE OBSERVATION
GRILLE PLACÉE A L'AVAL DU CANIVEAU

I. Position des galets avant l'introduction des Truites

II Position après la fraye (œufs en B)

Les Truites ont creusé la partie antérieure du banc de galets pour repousser ceux-ci à la sortie, de sorte qu'ils recouvrent la grille sur toute la hauteur de sortie de l'eau et sont ainsi traversé par le courant. Tous les œufs pondus se trouvent en B.

DEUXIÈME OBSERVATION
GRILLE PLACÉE LATÉRALEMENT

Même phénomène : les Truites ont disposé les galets spécialement devant la grille, de façon à ce que leur frayère soit traversée par le maximum de courant.

Position initiale des galets

Position après la fraye (œufs en B)

TROISIÈME OBSERVATION
FRAYÈRE ARTIFICIELLE A COURANT ASCENDANT

Nous avons remarqué à plusieurs reprises que lorsqu'il y avait des sources dans le lit d'un ruisseau, formant des résurgences sous-marines dans une gravière, celle-ci devenait un lieu de prédilection pour la fraye des Truites. Nous avons pensé alors que ces dernières recherchaient de préférence les gravières traversées par un courant ascendant, celui-ci ayant probablement pour effet d'assurer un nettoyage constant des gravières. Nous avons alors installé, toujours dans le même caniveau que précédemment, une frayère artificielle « à courant ascendant » établie comme l'indique la figure ci-après :

Les reproducteurs déposés en aval ont remonté entre les deux barrages et ont frayé sur la gravière en B. Ils n'ont que relativement peu dérangé les galets. Quelques œufs — très peu — ont été retrouvés en A. L'incubation en B a été excellente, le limon s'étant déposé au fond du caniveau, sous la grille.

Il est à remarquer, qu'en dépit du « courant contraire » (très faible il est vrai) les œufs se sont cependant insinués dans les galets, absolument comme dans une gravière ordinaire.

Par la suite, nous avons donc utilisé presque exclusivement ce nouveau type de gravière, en les plaçant en tête de bassins, de façon à pouvoir recueillir et dénombrer facilement les alevins issus de ces pontes et conservés comme futurs reproducteurs. D'une façon générale, nous avons obtenu, avec des Truites farios d'origine sauvage, environ 1.000 alevins à vésicule résorbée pour 1 kg de femelle. C'est à dessein que nous employons ce singulier, car seules les frayères occupées par un seul couple ont donné des résultats réguliers.

Les essais suivants furent réalisés avec des Truites fario d'élevage, puis nous avons tenté des « croisements » entre sujets sauvages et domestiques. Bien que ces essais ne soient pas encore assez nombreux pour pouvoir être considérés comme concluants, nous pensons pouvoir faire connaître les résultats apparents, parce qu'ils ont tendance à confirmer une hypothèse dont nous reparlerons, à savoir que la femelle serait plus sensible que le mâle à certains phénomènes de dégénérescence :

Pisciculture du Lanquo.
Gravières artificielles en amont d'un bassin de réception.

Pisciculture du Lanquo.
Bars à gravières et bassin de réception des alevins.

En Farlos sauvages, la proportion des femelles frayant sans difficultés est de 95 %, avec un pourcentage d'éclosion des œufs de 90 %. Il ne s'agit évidemment que d'une estimation puisque le nombre d'œufs présumés pondus ne peut être qu'évalué en fonction du poids de la femelle. En pratique : 1.500 au kilogramme. Dans le croisement femelle sauvage par mâle d'élevage, le résultat est pratiquement identique.

Quand les deux poissons sont d'élevage, la proportion moyenne d'alevins obtenus est d'environ 400 pour 1 kg de femelle, mais avec des résultats extrêmes très éloignés.

Le croisement femelle d'élevage par mâle sauvage donnerait des résultats analogues, plutôt légèrement inférieurs.

Dans les deux derniers cas, la proportion des femelles domestiques acceptant de frayer est très variable, la moyenne étant d'environ 60 %. Les femelles matures placées sur frayères et n'ayant pas pondu au bout d'une semaine doivent être enlevées et délivrées artificiellement. Sinon, elles présentent rapidement une inflammation hémorragique de l'abdomen, qui devient dur et gonflé, en même temps que les écailles deviennent « rêches » et comme dépourvues du mucus habituel. La mort survient très rapidement par hémorragie interne.

Mais la constatation la plus importante que nous avons pu tirer de ces essais est que les Truites issues d'une fraye naturelle de géniteurs domestiques et mises elles-mêmes à frayer trois ans plus tard, se comportent alors de la même façon que les Truites sauvages, tant au point de vue de leur aptitude à frayer que du rendement de leur ponte.

Saumon de fontaine : Les premiers essais sur cette espèce en gravières permettant le contrôle du taux de fécondation des œufs et la récupération des alevins produits, eurent lieu en 1962. Quatre femelles de deux ans, pesant ensemble 3 kg, frayèrent presque simultanément sur la même gravière, mais trois d'entre elles, ainsi que deux mâles périrent peu après de furonculose. Le nombre des alevins récoltés ne fut que de 70. Sept couples provenant de ces derniers, et dont les femelles pesaient au total 1 kg 600, frayèrent ensemble en 1964 et produisirent 600 alevins vigoureux. Cette fois, aucune mortalité ne fut constatée chez les géniteurs après la ponte. Ceux-ci sont toujours en parfaite santé à la date où nous écrivons ces lignes : 3 août 1965. Ce résultat est assez remarquable, car il est constant dans l'élevage du Saumon de fontaine qu'il faille compter sur une mortalité de 50 % au moins pendant l'été de la 3^e année, c'est-à-dire celui qui suit la première ponte artificielle. On sait que la longévité de ce poisson est très faible, la quasi-totalité des sujets mourant dans les mois qui suivent la 2^e ponte. Nous verrons ce qu'il adviendra de ceux-ci, mais les résultats très différents de ces deux pontes montrent bien que la sélection opérée au moment de la première, où une seule femelle a sans doute frayé normalement, s'est révélée efficace (1). Ces expériences reprendront cette année, avec cette fois des poissons de trois ans, et à raison d'un seul couple par frayère.

(1) Au moment où paraît cette étude, ces Saumons de fontaine sont toujours en bonne santé.

Arc-en-Ciel. Les premiers essais effectués sur cette espèce pendant l'hiver 58-59 ne furent guère encourageants. Une seule femelle sur 60 fut capable de frayer dans des conditions normales, et, bien qu'elle fût de belle taille, le nombre des alevins récoltés ne dépassa pas la centaine. En 1962, 2 femelles sur 4 provenant de ces alevins frayèrent correctement et produisirent 2.000 alevins, qui, entre autres particularités, présentèrent celle de rester indemnes des parasitoses et septicémies diverses, qui, du fait du terrible hiver de 1962, avaient ravagé l'élevage.

Pisciculture du Lanquo.

Géniteurs de 3 ans issus de fécondation naturelle, photographiés après anesthésie.

De gauche à droite : mâle Arc-en-ciel, femelle Arc-en-ciel, mâle Fario, femelle Fario, mâle Saumon de fontaine, femelle Saumon de fontaine.

En 1964, sur un lot d'une vingtaine de Truites de deux ans, provenant des 2.000 alevins ci-dessus, nous avons trouvé deux femelles matures, qui frayèrent sans difficulté, mais dont les œufs ne furent pas fécondés. Ces œufs morts, qui formaient des poches compactes dans la gravière, présentaient cette particularité de n'avoir nullement été attaqués par les sapro-légniées 3 semaines après la ponte, alors que normalement, dans de pareilles conditions, ils auraient dû en être envahis. Les gamones présenteraient-elles des propriétés antifongiques, capables d'un effet prolongé de plusieurs semaines? Nous comptons dès cet hiver entreprendre des recherches dans ce sens.

Que conclure de ces diverses expériences? On ne peut être que très prudent, celles-ci n'étant pas encore assez nombreuses pour qu'on puisse parler d'autre chose que de probabilités. Mais l'ensemble des résultats

s'oriente nettement vers la confirmation de notre hypothèse à savoir que la fécondation naturelle présente sur la fécondation artificielle des avantages dont l'importance reste à déterminer, mais qu'on a tout intérêt à prendre en considération.

Il ne s'agit pas, bien entendu, d'attribuer à la fraye naturelle on ne sait quelles vertus « curatives », qui permettraient de régénérer des Truites provenant de géniteurs déficients. Ce que nous pensons simplement, c'est que les Saumons de fontaine et les Truites Arc-en-ciel qui sont encore actuellement capables de frayer naturellement *sont moins dégénérés que les autres*, circonstance dont profite évidemment leur descendance. La possibilité de fraye naturelle constitue donc en fait *un test essentiel de sélection des géniteurs*. En utilisant désormais exclusivement ce procédé pour la constitution des cheptels de reproducteurs en Salmoniculture, nous ne pouvons qu'être dans la bonne voie.

CHAPITRE VI

APPLICATION A LA FÉCONDATION ARTIFICIELLE

Ainsi que nous l'avons dit, il n'est pas possible d'envisager l'abandon de cette pratique sans renoncer du même coup à toute activité salmonicole valable. Mais nous pouvons tenter d'améliorer la méthode actuelle qui est manifestement suspecte.

Pour cela, la constitution préalable d'un cheptel de géniteurs exclusivement issus de fraye naturelle étant supposée acquise, il s'agit d'en recueillir et d'en féconder les œufs dans des conditions se rapprochant le plus possible de la Nature.

Voici la méthode que nous pouvons actuellement préconiser :

Nous avons vu que, contrairement à ce qui est généralement pratiqué, un rôle essentiel doit être réservé à l'eau au cours de l'opération, tant en raison de ses propriétés physico-chimiques particulières que par son action dans le mélange et la dilution des gamones. Il est donc indispensable d'utiliser, comme pour les frayères artificielles, l'eau provenant d'un ruisseau où les Truites ont coutume de frayer, donc de faire un captage à proximité de leurs frayères et d'amener l'eau par une canalisation neutre — pratiquement en matière plastique — jusqu'à la salle de ponte et d'incubation. Cela doit normalement se faire par simple gravitation.

Cela fait, il convient d'utiliser cette eau le mieux possible au moment de la ponte. Nous avons vu qu'il existait dans la fécondation naturelle un taux de dilution optimum dont il faut essayer de se rapprocher. Pour cela, nous procéderons de la façon suivante :

Nous n'insisterons pas sur les caractères de maturation des femelles que tout bon praticien doit savoir reconnaître. Rappelons seulement que la période de maturation optima n'excède pas 3 ou 4 jours et qu'il convient donc de procéder régulièrement pendant la période de ponte à un examen bi-hebdomadaire des femelles.

Celles-ci étant bien « mûres » sont plongées à raison de trois ou quatre à la fois dans un baquet contenant un anesthésique. Cette pratique n'est pas indispensable mais elle facilite nettement l'opération et rien jusqu'ici ne permet de supposer qu'elle puisse présenter des inconvénients.

Une fois endormies, on les « rince » soigneusement à l'épuisette dans l'eau courante de façon à n'introduire dans la ponte aucune trace de l'anesthésique en question. Puis on éjecte les œufs par massages ventraux, suivant la méthode habituelle, dans une cuvette en matière plastique, *sans eau*. Dans le fond de cette cuvette est fixé un petit tuyau de caoutchouc souple de façon que son extrémité apparaisse intérieurement et tangentiellement au bord. Ce tuyau, branché sur l'arrivée d'eau, est fermé au sol par une sorte de grosse pince à linge, dont la « pédale » peut être actionnée au pied par l'opérateur principal. Celui-ci peut ainsi envoyer dans la cuvette la quantité d'eau désirée au moment voulu, c'est-à-dire quand, la ponte de la femelle étant terminée, on va faire intervenir la laitance.

Il convient en effet de ne pas envoyer d'eau auparavant car on risquerait alors, non pas tant la fermeture anticipée du micropyle par gonflement de l'ovule, que l'imprégnation par celui-ci d'un liquide coelomique dilué *et dépourvu d'androgamones*. Le mieux paraît être d'envoyer un jet d'eau modéré juste avant l'émission de la laitance ou même simultanément. Évidemment, il faut auparavant s'assurer que le mâle choisi est apte à fournir sans réticences une laitance de bonne qualité (1).

Le jet circulaire de l'eau assure un brassage et une dilution instantanée des différentes gamones et une turbulence qui favorise le contact des gamètes. La pédale remplace avantageusement l'opérateur supplémentaire que nous devons utiliser précédemment pour l'adjonction d'eau : la pression réglable du pied permet, avec un peu d'habitude, l'obtention du courant désiré et du dosage exact, qui est assez délicat, surtout pour l'Arc-en-ciel et doit rester privilège de spécialiste ou tout au moins d'ouvrier très qualifié. En principe, ce volume d'eau à envoyer est faible, à peine supérieur à celui du liquide coelomique émis. La durée d'émission du jet est donc courte, de l'ordre de 2 à 3 secondes, mais cela suffit pour émettre en même temps une quantité de laitance suffisante. D'ailleurs, le courant circulaire provoqué par l'arrivée d'eau se maintient encore quelques secondes après la fin de l'émission et peut ainsi assurer la diffusion de quelques gouttes de laitance retardataires. On peut encore, si on le juge utile, achever l'opération par un brassage classique à la plume d'oie.

En principe, et sauf le cas de « pontes de 2 ans » peu importantes et plus ou moins sacrifiées, on ne doit recueillir dans une même cuvette que la ponte d'une seule femelle. Comme un mâle peut normalement en féconder 3 ou 4, il convient de prévoir un même nombre de cuvettes disposées côte à côte, chacune avec son dispositif d'alimentation en eau. Après la fécondation de la dernière ponte de cette courte série, on vide les œufs de chaque cuvette, en commençant évidemment par la première, dans une case d'une clayette d'incubation préalablement disposée dans un

(1) Pratiquement, il semble préférable de ne pas anesthésier les mâles.

bac à eau courante. (Les tuyaux de caoutchouc doivent être assez souples et assez longs pour ne pas gêner cette manutention.)

Les trois pontes sont ainsi placées dans trois cases côte à côte : cette disposition est importante, car elle permet, dès que les œufs sont embryonnés, d'éliminer par simple siphonage *tous* les œufs d'une ponte mauvaise ou simplement médiocre, ce qui présente plusieurs avantages :

D'abord, les œufs morts sont ainsi enlevés rapidement, se trouvant tous groupés ensemble. Car, c'est un fait dont nous avons constaté l'évidence, le pourcentage général des œufs morts se ramène à un pourcentage de femelles déficientes ou de pontes ratées. Autrement dit, si, sur cent pontes de mille œufs, il y a en fin de compte cinq mille œufs morts, ceux-ci proviennent presque en totalité de cinq femelles ou pontes déficientes (ou de dix semi-déficientes). Les autres pontes ne présentent aucun œuf mort ou seulement quelques unités pour mille.

Notons à ce sujet que la présence de ces 3 ou 4 pontes côte à côte, provenant de femelles fécondées par un même mâle, nous a permis de constater que les résultats négatifs éventuels étaient imputables uniquement aux femelles et que les mâles n'y étaient pour rien, pour peu qu'ils présentassent évidemment une laitance d'aspect normal. La contre-expérience, œufs d'une même femelle fécondés successivement par plusieurs mâles, a confirmé cette vérité. Cette déficience plus marquée chez la femelle nous a incité à penser une fois de plus qu'il pourrait bien s'agir là d'altérations d'origine génétique, attribuables aux troubles introduits par la fécondation artificielle et analogues à celles constatées dans de nombreux cas d'hybridation. On sait que dans ces cas, même lorsque la réussite est aussi satisfaisante que possible, l'altération du processus normal de fécondation entraîne des conséquences dont le sexe hétérozygote est particulièrement frappé ; c'est la Loi de Haldane : « Quand, dans une descendance de deux types animaux différents, un sexe est absent, rare ou stérile, c'est le sexe hétérozygote » (1). Or, il a été plusieurs fois constaté, notamment dans les élevages de truites Arc-en-ciel, une forte prédominance de mâles après un alevinage particulièrement difficile ou une épidémie, ou même sans cause apparente. Tout cela nous paraît militer en faveur d'une éventuelle hétérozygotie de la femelle chez la Truite. Il ne s'agit là bien entendu que d'une hypothèse, qui ne pourra être vérifiée que par l'établissement de la formule chromosomique de ce poisson, ce qui, à notre connaissance du moins, n'a pas encore été fait.

Mais les mauvaises pontes peuvent avoir des causes diverses, indépendantes de l'état physique des femelles : pontes trop précoces ou trop tardives, erreurs de manipulation, etc... D'autre part, il arrive que des géniteurs, même issus de fraye naturelle, soient frappés de tares physiologiques qu'il est prudent de considérer comme transmissibles. Dans ces différents cas, l'élimination *totale* des pontes présentant un pourcentage anormal d'œufs morts, a l'avantage de stopper net la descendance d'un poisson douteux, sans pour autant supprimer celui-ci, qui, s'il est sain, donnera l'année suivante une ponte normale et cette fois conservée.

(1) J. ROSTAND : *Les Données nouvelles de la Génétique*.

Enfin, la mise au point du délicat système de fécondation décrit ci-dessus peut inciter le praticien débutant, ou même chevronné, si ce dernier opère dans des conditions inhabituelles (nouvelle pisciculture par exemple), à effectuer divers essais : dosages de l'eau, croisements, etc. Dans ce cas, la conservation de ces pontes expérimentales dans des cases numérotées et enregistrées permettra un contrôle facile et efficace des résultats.

Nous pouvons indiquer que le taux de mortalité des œufs et alevins obtenus suivant la méthode décrite ci-dessus, à partir de géniteurs issus de fraye naturelle, s'établit en moyenne à moins de 5 % pour la Truite fario, depuis plusieurs années.

Pour l'Arc-en-ciel, ce taux est actuellement (1965) inférieur à 7 %, mais pour cette dernière espèce, les résultats sont encore trop récents et trop peu nombreux pour que ce chiffre puisse être donné autrement qu'à titre indicatif.

Dans les deux cas, les taux indiqués s'entendent pour la période s'étendant de la ponte à la fin de la résorption vésiculaire. Plus de la moitié des pontes présentent une mortalité inférieure à 5 ‰, ce qui permet d'espérer qu'une sélection attentive des géniteurs amènera des résultats encore plus satisfaisants.

Quant au Saumon de fontaine, les premiers essais contrôlés auront lieu cette année, mais les indications déjà obtenues sont également très encourageantes.

(A suivre.)