



HISTOIRE DES SCIENCES

Evolution des idées sur les mécanismes des migrations des Poissons Téléostéens amphihalins.

Maurice FONTAINE

Membre de l'Académie des Sciences

Institut océanographique, 195, rue Saint-Jacques - 75005 Paris

Fax : 40 51 73 16

Résumé : Les poissons amphihalins (Ex. Anguilles, Saumons) ont été longtemps considérés comme accomplissant leurs migrations, guidés par certains tropismes. Les difficultés rencontrées pour l'adoption d'un tel concept seront exposées. Actuellement il apparaît que ces migrations doivent être décomposées en plusieurs étapes, les comportements correspondant à celles-ci pouvant être très différents mais relevant généralement de rapports conflictuels ou non entre conditions de milieu et états physiologiques (expressions du programme génétique), ceux-ci pouvant être modulés par certains facteurs de l'environnement. Sans doute, lesdits rapports peuvent être la cause de certains tropismes, mais qui n'entraînent pas toujours le comportement migratoire qui suit. Seront évoqués enfin certains problèmes qui subsistent, l'histoire des sciences devant ouvrir des voies à la recherche future.

Abstract: It has long been considered that amphihaline fish (e.g. Eels, Salmons) are guided in their migrations by certain tropisms. The difficulties encountered in the adoption of this concept will be described. It seems that these migrations must be divided into several stages during which the corresponding behaviours can differ greatly. These behaviours are usually due to the presence or absence of conflicting relationships between environmental conditions and physiological states (expressions of the genetic programme) which can be modulated by certain environmental factors. These relationships are the cause of certain tropisms, but they are not always responsible for the migratory behaviour which follows. Lastly, certain problems still remaining will be evoked, for the history of sciences must pave the way for future research.

Keywords : migrations, Teleosts.

La connaissance des mécanismes des migrations de poissons présente un intérêt depuis longtemps reconnu en science fondamentale et en science appliquée et a donné lieu à de très nombreux travaux. Nous limiterons cette étude historique au XX^e siècle et aux poissons amphihalins* que nous avons étudiés spécialement depuis maintenant plus de 60 ans. Nous commencerons en montrant la place qu'ils occupent dans l'ensemble des poissons migrateurs à l'aide de la classification que nous avons antérieurement proposée et que nous complétons ici par le terme de pantohalin pour

désigner des espèces qui comprennent des populations pouvant être monohalines* ou amphihalines*, avec des cycles migratoires très variables.

CLASSIFICATION DES POISSONS MIGRATEURS

MONOHALINS*	{	THALASSOBIES* (eau de mer). Exemple : <i>Thunnus</i>
		POTAMOBIES* (eau douce). Exemple : <i>Barbus</i>

Reçu le 2 mai 1996 ; accepté après révision le 3 juillet 1996.

Received 2 May 1996 ; accepted in revised form 3 July 1996.

* voir le glossaire.

AMPHIHALINS* { POTAMOTOQUES* (reproduction en eau douce). Exemple : *Salmo salar* ⁽¹⁾
Phase trophique en mer.

{ THALASSOTOQUES* (reproduction en eau de mer). Exemple : *Anguilla*
Phase trophique en eau douce pour la majorité des individus.

PANTOHALINS ⁽²⁾ Poissons se déplaçant dans des milieux de salinités très variables allant des eaux douces ou saumâtres aux eaux de mer, selon une chronologie moins rigoureuse que les Monohalins et Amphihalins.
Exemples : certaines populations de *Mugilidés*, *Gastérostéidés*.

Théorie classique et hypothèse nouvelle

Pendant la première moitié de ce siècle, les auteurs ont fait intervenir uniquement les tropismes* (thermotropisme, halotropisme*, oxygénotropisme, etc.) pour expliquer la capacité des poissons à trouver des lieux convenables pour la croissance ou pour la reproduction. Toutefois, cette hypothèse était souvent gratuite, et même vérifiée par des expériences portant sur le comportement en fonction d'un facteur de l'environnement, elle apparaissait plus comme une constatation que comme une explication.

Conceptuellement, il était très difficile d'admettre cette seule explication pour de très longues migrations et de plus, quand il y a tropisme, il faut expliquer pourquoi ce tropisme apparaît. J'ai commencé à entrevoir l'hypothèse de certains mécanismes quand, en 1930, me trouvant sur les bords du fleuve Loire pour étudier l'osmorégulation* de la grande Lamproie marine, je constatais que celle-ci venant de quitter l'Océan, et pêchée au début de sa migration en eau douce, ne pouvait plus se réadapter aux eaux marines, en dépit d'un transfert expérimental très progressif (Fontaine, 1930). J'émettais alors l'hypothèse que la lamproie avait pu être conduite, *pro parte* du moins, à quitter les eaux marines parce que ses mécanismes osmorégulateurs fonctionnant jusqu'alors pour la régulation du milieu intérieur vis-à-vis d'un milieu extérieur hypertonique, s'étaient altérés, évoluant dans le sens d'une régulation vis-à-vis d'un milieu hypotonique : l'eau douce. C'était là pour moi le premier

résultat expérimental suscitant l'hypothèse qu'un départ en migration pouvait être dû initialement, non à la manifestation d'un tropisme, mais à une discordance, à un conflit de l'organisme avec son milieu, un tropisme ou plusieurs intervenant par la suite, plus ou moins tardivement. L'hypothèse née en cette lointaine époque et qui ne pouvait être validée chez la Lamproie marine, étant donné le caractère exceptionnel de ses captures en mer près de nos côtes, a été confirmée et étendue chez plusieurs espèces de Poissons et d'Invertébrés (Fontaine, 1973).

L'Anguille

Revenons aux poissons amphihalins et considérons en premier lieu l'Anguille européenne qui fut l'objet des fameuses hypothèses de J. Schmidt (1923) sur son lieu de reproduction. Cet auteur considérait que les Anguilles adultes étaient guidées vers les lieux de ponte, supposés en mer des Sargasses d'après la pêche de jeunes leptocéphales, par rhéotropisme* et thermotropisme, vers des eaux d'isothermes* de 16 à 17° [Schmidt, 1932] (Fig. 1). Or si l'on veut bien songer que ces Anguilles quittent les milieux continentaux ou littoraux qui s'étendent du Nord de la Norvège et de la côte de Mourmansk, jusqu'à l'Afrique du Nord et aux Canaries, il est aisé de constater que les températures des eaux des habitats des Anguilles en phase de croissance ne sont pas toujours nettement différentes de celles supposées de l'aire de reproduction. Dans le cas où de telles différences existent, il paraît impossible de trouver, sur une aussi longue distance, un gradient de température régulier qui soit susceptible de servir aux poissons de guide pour atteindre la mer des Sargasses ou ses environs. Existerait-il qu'il serait, dans l'environnement immédiat du poisson, très inférieur à tous les seuils de sensibilité connus pour les thermorécepteurs des poissons. Les plus récentes recherches sur d'éventuels thermopréférences d'*Anguilla rostrata* (Haro, 1991) montrent d'ailleurs une eurythermie* très grande et ne sont pas favorables à un thermotropisme susceptible de guider les anguilles jusqu'à l'aire de ponte hypothétique, laquelle n'a du reste pas été confirmée en dépit d'expéditions océanographiques effectuées dans ce but.

L'existence de courants guidant les Anguilles argentées de Mourmansk à Las Palmas, vers la mer des Sargasses, n'apparaît pas non plus aisée à concevoir. Actuellement nous constatons que la nature est toujours plus complexe que ce que nous avons imaginé et qu'un tel comportement migratoire doit être décomposé en plusieurs étapes aux cours desquelles varient et la nature des comportements et leurs mécanismes avec, naturellement, tous les intermédiaires nécessaires entre ces étapes. Il n'est, à mon sens, qu'un point commun à ces comportements : c'est qu'ils sont la résultante d'un ensemble de conflits et de collaborations entre l'organisme et le milieu, les conflits qui présentent une certaine acuité entraînant le départ du poisson de sa zone de

(1) A noter cependant que toutes les populations de *Salmo salar* ne sont pas amphihalines, certaines habitant des lacs, sont dites "landlocked".

(2) Mot créé selon les conseils de Madame Jacqueline de ROMILLY, Membre de l'Institut.

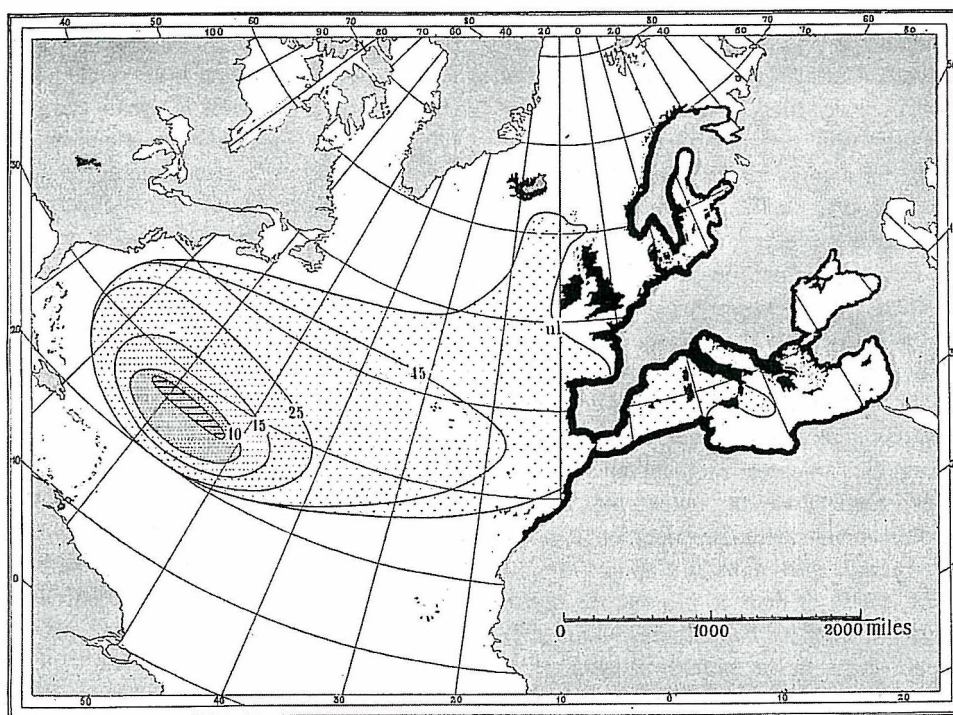


Figure 1.

Distribution de l'anguille européenne dans ses différentes phases de développement, d'après J. Schmidt, 1932.

- Les pays où se trouve l'Anguille pendant sa phase trophique sont marqués d'une raie noire le long des côtes.
- Les zones de l'Océan où ont été trouvées des larves sont en pointillé.
- La zone hachurée est la zone où ont été capturées les plus jeunes larves (zone de fraye supposée).
- Les courbes qui entourent ces zones et les chiffres qui les accompagnent indiquent la taille maximale, en millimètres, des leptocéphales trouvés à l'intérieur desdites courbes. La courbe marquée ul. indique la limite ultime de distribution des larves avant la métamorphose en civelle.

Figure 1.

Distribution of the European Eel at different stages of its development, after J. Schmidt, 1932.

- Countries where the Eel is found during its trophic phase are marked with a black line along the coasts.
- Areas in the Ocean where larvae have been found are dotted.
- The hatched area is the zone where the youngest larvae have been caught (supposed spawning grounds).
- The figures marked on the contours surrounding the zones indicate the maximum size, in millimetres, of leptocephali found within each area. The contour marked ul. indicates the ultimate limit of distribution of the larvae before metamorphosis into the elver.

sédentarité relative. Apportons quelques exemples de cette conception.

Le premier exemple concerne une population d'Anguille européenne que nous avons étudiée pendant plusieurs décennies. Certaines populations d'Anguilles du Pacifique seront également mentionnées.

La population d'Anguille étudiée est située, pendant sa phase de croissance, à quelques centaines de kilomètres de l'Océan. Au cours de l'été et de l'automne, certains individus, ceux qui sont destinés à migrer, prennent une robe argentée, ou bronzée, sur le ventre et les flancs (robe précédemment jaune) et sont dits anguilles argentées (Fontaine, 1975 - Fontaine, 1994) (Fig. 2A). Ce changement de robe et de morphologie externe (diamètre oculaire, ligne latérale,

etc.) est la manifestation de toute une évolution physiologique dont les éléments neuroendocriniens et endocriniens sont parmi les causes les plus probables du changement de comportement qui conduira l'Anguille argentée à quitter les eaux de son écosystème habituel, généralement sous l'effet de certains facteurs météorologiques auxquels elle est devenue particulièrement sensible. Certaines modifications anatomiques, biochimiques et physiologiques apparaissent comme anticipant une vie en mer et dans les abysses : mise en évidence expérimentalement d'une meilleure osmorégulation en eau de mer de l'Anguille argentée, par rapport à la jaune, vessie natatoire et pigment rétinien prenant des caractères de poissons abyssaux (Fontaine *et al.*, 1985a).

Les départs massifs en migration se font en général les nuits sans lune, par chute de pression barométrique, pluies importantes, grand vent. Certains pêcheurs, qui capturent ces anguilles argentées par des filets posés au sortir de leur étang, gardent dans des bacs des anguilles captives, et, quand ils les voient en fin d'après midi s'agiter et faire des tentatives multiples pour sortir de l'eau, ils savent dès lors qu'ils peuvent aller poser leur filet et que la pêche sera fructueuse dans la nuit. Cette condition météorosensible est la résultante de l'hyperactivité de plusieurs formations neuroendocriniennes et endocriniennes parmi lesquelles la thyroïde et les glandes interrénales jouent un rôle important. En effet, indépendamment des comportements décrits ci-dessus concernant les Anguilles argentées captives, on sait qu'on trouve parfois des Anguilles argentées rampant dans l'herbe humidifiée par les pluies ou la rosée du matin. L'hyperactivité thyroïdienne intervient certainement dans ce comportement, de même que dans l'amphibiose du Périophtalme (Harms, 1935) et dans le passage de la vie aquatique à la vie terrestre chez les Amphibiens. Quoi qu'il en soit, cette première étape de la migration catadrome* reproductrice est nettement active. Mais la sortie de l'eau ne peut être que provisoire, les anguilles qui ont quitté l'eau y reviennent, nagent avec le courant et progressivement connaissent une déminéralisation du milieu intérieur et de certains tissus (musculaire notamment), déminéralisation due non seulement à l'altération de la fonction osmorégulatrice signalée ci-dessus, mais aussi au fait que les Anguilles, à ce stade, ne s'alimentent pas (Fontaine et Koch, 1950). Si le trajet vers les eaux marines est assez long, cette déminéralisation peut entraîner un état de complète asthénie. En effet, des filets ouverts au courant pêchent la nuit, dans certains grands fleuves, des anguilles qui dévalent au fil des eaux, non pas isolées mais agglutinées en boules par du mucus et qui, dissociées, rétablies dans leur individualité, se montrent fort peu actives. Il y a donc bien conflit entre organisme et milieu puisque, par son hypotonicité, le milieu extérieur altère le milieu intérieur dont une certaine constance est indispensable à la vie. Cependant, ce même milieu

extérieur entraîne le poisson vers le milieu marin, qui le reminéralisera, lui permettant ainsi de gagner son lieu de reproduction et d'assurer la survie de l'espèce. On peut donc constater qu'il y a **dans le même temps** conflit et collaboration entre l'organisme et le milieu. Je crois que c'est l'exemple du cas le plus général dans lequel la vie est un ensemble de conflits et de collaborations qui ne sont pas nécessairement dissociées dans le temps¹. Arrivées dans l'estuaire, les anguilles se reminéralisent et reprennent une nage normale. On peut donc trouver dans la phase catadrome fluviale trois étapes, réunies évidemment par des phases intermédiaires : l'étape hyperactive du départ en migration, l'étape relativement passive ou complètement passive de l'avalaison, l'étape estuarienne de la reminéralisation et de la reprise de l'activité natatoire qui est alors probablement dirigée vers les eaux marines par un halotropisme* positif. Puis commence la grande migration transocéanique dans laquelle les facteurs d'orientation sont encore discutés (champ magnétique, champs électriques produits par les courants marins ou par la nage même des poissons au travers du champ magnétique, etc.). Sur le plateau continental, l'Anguille montre des déplacements liés à la photopériode, s'enfonçant le jour, remontant à la surface la nuit, puis elle pénètre de plus en plus profondément jusqu'à des zones de reproduction abyssales. En effet diverses constatations conduisent à cette hypothèse :

a) le fait que certains organes (par exemple, la vessie natatoire) acquièrent une morphologie et des capacités physiologiques caractéristiques des poissons abyssaux avant le départ en migration (l'un des exemples de l'écophysiologie d'anticipation, Fontaine, 1991),

b) l'observation d'une anguille commençant sa maturation sexuelle et photographiée à plus de 2 000 mètres de profondeur, à partir de l'Alvin, sous-marin du laboratoire de Woods Hole (Fontaine *et al.*, 1985a),

c) des résultats expérimentaux montrant le rôle de l'immersion en profondeur sur la levée du blocage de la fonction gonadotrope (Fontaine *et al.*, 1985b).

Signalons que des zones de subduction* de la lithosphère* (présence de prismes d'accrétion sédimentaire), situées au sud de la Mer des Sargasses, représentent des aires d'échappement de fluide à faible température dont certains constituants pourraient être les agents d'une dernière étape déterminée par tropisme olfactif.

Cette hypothèse se fonde d'une part sur la très grande sensibilité olfactive de l'Anguille adulte (Teichman, 1959), aussi bien d'ailleurs que de la civelle (Tosi et Sola, 1993) et sur le fait qu'elle correspondrait au mécanisme qui assure le homing du Saumon.

En ce qui concerne la migration du leptocéphale et de la jeune anguille, on peut aussi distinguer plusieurs étapes, une première probablement complètement passive, une seconde où le leptocéphale commence à présenter une nage auto-

¹ Claude Bernard a écrit : « La vie est le résultat d'un conflit entre l'organisme et les conditions physico-chimiques ambiantes. Ce conflit n'est point une lutte, mais une harmonie. » Phénomènes de la vie commune aux végétaux et aux animaux (2^e leçon, page 65). Outre le fait qu'il me paraît difficile d'assimiler les deux mots (conflit et harmonie), la preuve qu'il y a bien dans certains cas un conflit, qui n'a rien d'harmonieux, réside dans le fait qu'il peut se terminer, s'il n'est pas résolu à temps par la migration, par une mortalité importante des individus ; c'est le cas par exemple de certaines populations d'Anguilles du Saint-Laurent dont la reminéralisation par l'arrivée dans les eaux estuariennes n'est pas réalisée avant une déminéralisation mortelle (Dutil, 1984).

me sans qu'on sache exactement si cette nage est orientée ou non, puis une étape de conflit avec le milieu, étape associée à la métamorphose de leptocéphale en civelle (Fig. 2), par suite d'une altération de l'osmorégulation* vis-à-vis d'un milieu hypertonique, altération qui entraîne un hydrotropisme* suivi, pour la majorité des individus, d'un rhéotropisme positif (Fontaine et Callamand, 1941). L'hydrotropisme est renforcé par le pouvoir attractif de la géosmine, huile à odeur de terre, qui serait produite par un Cyanoprocaryote (Gerber, 1968) et par des Actinomycètes (Tosi et Sola, 1993) présents dans les sols. On la trouve très généralement dans les eaux fluviales, et Tosi et Sola (1993) ont montré que les civelles sont vivement attirées par des concentrations très faibles de cette substance. Ces deux aspects du comportement (hydrotropisme et rhéotropisme) sont liés, en partie du moins, à une hyperactivité thyroïdienne, au sein de tout un mécanisme neuroendocrinien complexe qui est loin de nous être encore complètement connu.

Le Saumon

La migration catadrome fluviale du jeune Saumon atlantique comporte d'abord, comme celle de l'Anguille, une phase d'agitation motrice qui survient après l'argenture nommée ici smoltification (Fig. 2B). Cette smoltification (Fontaine, 1960 - Bern et Mahnken, 1982 - Hoar, 1988) correspond, comme l'argenture de l'anguille, à une modification de l'osmorégulation, modification plus marquée encore que chez l'Anguille car le jeune Saumon sédentaire dit « parr* » est sténohalin* alors que le « smolt* » est euryhalin*. La smoltification correspond à des modifications histologiques, enzymatiques et fonctionnelles apparaissant notamment au niveau de la branchie, toutes dans le sens d'une adaptation aux milieux marins hypertoniques. La smoltification est une conséquence partielle non seulement de l'hyperactivité des tissus endocrines thyroïdiens, interrénaux, chromaffines, mais aussi de tout un ensemble de modifications neuroendocrines et endocrines et elle est suivie par le changement de comportement. En effet, alors que le parr se tenait à l'affût dans les cailloux du fond, nageant à proximité du lit de la rivière, le smolt quitte les gravières, monte en pleine eau, nage activement, fréquemment même saute hors de l'eau et est entraîné, lors des crues de printemps, vers les eaux marines. Ayant quitté le sol accidenté des gaves, il n'y trouve plus de zones de calme relatif où il pouvait s'abriter des courants. Non seulement, il se trouve alors soumis à la force plus vive du courant, mais n'étant plus à proximité du fond, il ne dispose plus de repère visuel lui permettant de savoir si sa nage suffit à maintenir sa position par rapport au milieu ambiant et ceci d'autant plus que généralement la turbidité des eaux augmente alors.

Puis vient la phase de descente du fleuve (migration catadrome) qui, bien qu'accompagnée d'une altération de

l'osmorégulation vis-à-vis de l'eau douce et d'une perte d'ions nettement constatée (Fontaine, 1951), n'entraîne jamais l'asthénie, ceci étant dû sans doute, *pro parte* au fait que le smolt s'alimente encore, ce que ne fait pas l'anguille. Cependant, cette migration est une migration dite de descente ou de dévalaison et non une nage guidée vers les eaux marines par un halotropisme positif. Nous en avons apporté la preuve par des mesures de salinité sur tout le parcours suivi par les smolts. Par suite de l'arrivée d'un affluent aux eaux très salées, le Saleys, dans les Gaves réunis, les smolts parcourent sur une vingtaine de kilomètres un gradient de salinité décroissant. Il n'existe donc pas un gradient de salinité régulièrement croissant des frayères à l'Océan et qui puisse servir de guide (Fontaine et Vibert, 1952) (Fig. 3). Par contre, il est vraisemblable que dans certaines zones de l'estuaire et dans certaines conditions de marée, un halotropisme positif les guide vers l'Océan. A partir de là, la capacité de détecter certains repères par les mécanismes, encore discutés, évoqués à propos de l'Anguille (et des repères célestes : smolt nageant, du moins dans la première partie de cette migration, dans les eaux superficielles), les orientent vers leurs zones d'engraissement situées dans des eaux septentrionales (côte ouest du Groenland notamment).

Par quels mécanismes physiologiques est déclenchée la migration de retour des zones d'engraissement vers les rivières d'origine, nous l'ignorons. *A priori* nous supposons qu'une fois déclenchée, la migration de retour transocéanique se fait par des mécanismes analogues à ceux de la migration aller. Il est permis de supposer que les Saumons, arrivés sur le plateau continental, recherchent les eaux moins salées des estuaires à la suite d'une altération des mécanismes osmorégulateurs. En effet, les travaux sur *Onchorynchus masu* (Kubo, 1960), ont démontré l'altération, en mer, des mécanismes osmorégulateurs quand le poisson est sur le point de gagner les eaux douces. Ultérieurement, les Saumons retrouvent leurs frayères d'origine (homing*) grâce à la mémoire d'une certaine odeur de la rivière d'origine, cette imprégnation s'étant probablement effectuée pendant le stade smolt (Hasler et Scholz, 1983 - Morin et Døving, 1992).

Nous sommes donc conduits à penser actuellement qu'une grande migration comprend plusieurs étapes aux mécanismes différents et dont certains seulement comportent des tropismes. Le déclenchement du comportement migratoire est le résultat d'une discordance entre l'organisme, physiologiquement préparé à ce stade du cycle biologique par le déroulement du programme génétique (état physiologique pouvant être modulé par des facteurs externes, photopériode par exemple) et certains caractères de son environnement actuel (crue par exemple). Les étapes suivantes, passives ou actives, sont les conséquences de conflits ou (et) de collaborations entre l'organisme et son environnement. Même les tropismes que nous connaissons



Figure 2. A. en bas, Anguille jaune ; au-dessus, Anguille argentée. B. A droite, jeune Saumon sédentaire (tocan ou parr) à robe bigarrée et tachetée rappelant celle de la Truite (*Salmo fario* L.) ; à gauche, jeune Saumon argenté ou smolt.

Figure 2. A. Below, yellow eel; above, silvery eel. B. At right, young sedentary Salmon (parr) with a mottled and spotted skin resembling that of the Trout (*Salmo fario* L.); at left, young silvery Salmon (smolt).

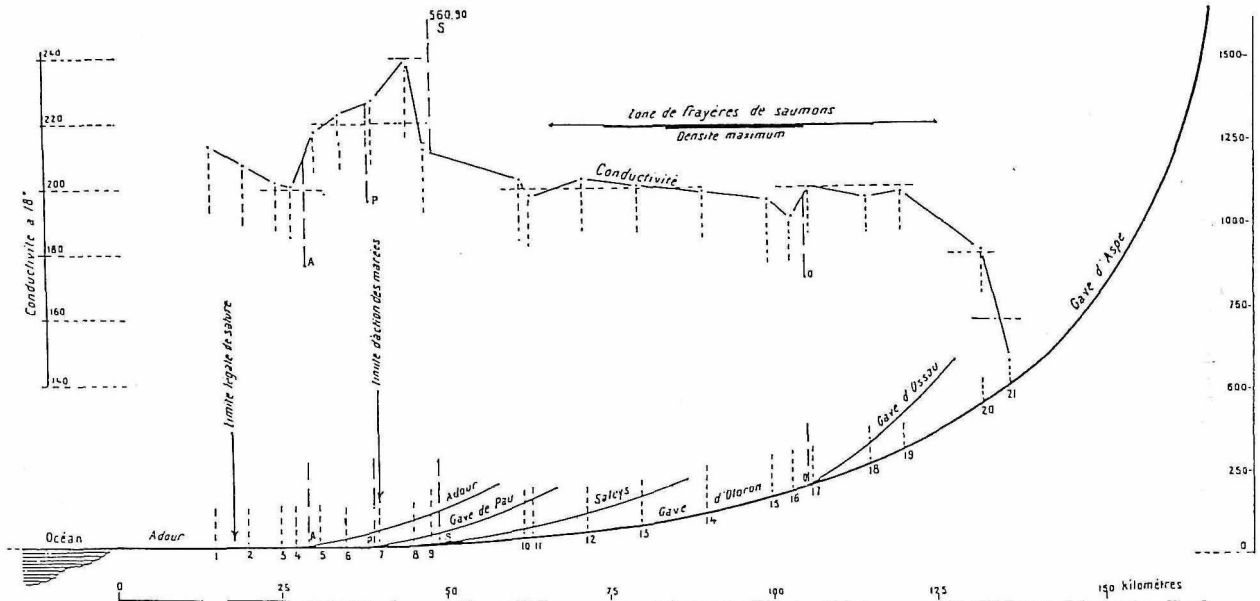


Figure 3. Variation de la conductivité électrique des eaux sur l'artère fluviale : Gave d'Aspe, Gave d'Oloron, Gaves réunis, Adour et parcours suivi par les smolts au cours de leur migration catadrome, d'après Fontaine & Vibert, 1952.

La courbe supérieure indique les variations de la conductivité électrique à 18° (déterminations effectuées au moyen de l'appareil de mesures dit philosophe) en divers points du parcours suivi par les smolts lors de la migration catadrome (schéma inférieur).

La valeur 560.90 S indique la valeur élevée des eaux du Saleys, ce qui explique la brusque montée de la courbe de conductivité électrique, c'est-à-dire de la salinité, lorsque ces eaux arrivent dans le Gave d'Oloron.

Figure 3. Variation in electrical conductivity of waters along the fluvial artery : Gave d'Aspe, Gave d'Oloron, Gaves réunis, Adour and the course followed by smolts during their catadromous migration, according to Fontaine & Vibert, 1952.

The upper curve indicates variations in electrical conductivity at 18° (determinations obtained with a measuring apparatus known as the philosophe) at various points along the course followed by the smolts during their catadromous migration (lower diagram).

The 560.90 S value indicates the high value of the waters from the Saleys, which explains the sudden rise in the electrical conductivity curve, i.e. of salinity, when these waters flow into the Gave d'Oloron.

bien peuvent être interprétés comme tels. Par exemple : l'halotropisme positif ou négatif résulte d'un conflit, l'osmorégulation de l'organisme n'étant plus adaptée à la pression osmotique du milieu ambiant. Le homing, reconnaissance de la frayère natale par le Saumon, est la conséquence d'une collaboration (imprégnation physiologique - odeur de l'environnement). Il faut souligner que l'imprégnation et la manifestation du tropisme peuvent être séparées par quelques années.

Questions restant posées

Cette évolution de nos connaissances ne doit pas nous faire oublier qu'il reste dans de tels comportements de nom-

breuses inconnues dont quelques-unes ont été précédemment signalées, mais qui sont beaucoup plus nombreuses en réalité, du fait que les comportements de ces deux migrants (Anguilles et Saumons) sont beaucoup moins stéréotypés qu'on ne le croit généralement. Par exemple, dans une population de civelles arrivant chaque année sur nos côtes, la destinée des individus est très variable, certains ne quittant pas le milieu marin, peut être parce que l'évolution supposée (Fontaine, 1994) de la vie monohaline à l'amphihaline n'est pas encore achevée. Les phases de croissance et de préparation à la migration anadrome* peuvent en effet se dérouler apparemment dans des milieux allant du littoral et

de ses diverses dépendances (lagunes, vasières de marais salants, etc.) jusqu'à des rivières, des étangs ou des lacs fort éloignés du rivage. S'il en est bien ainsi, il est impossible d'expliquer, pour les anguilles restant en eau de mer, le départ en migration par une altération de l'osmorégulation* vis-à-vis de milieux hypotoniques. Des hypothèses peuvent être avancées, mais qui sont tout à fait gratuites car on manque presque totalement de données physiologiques et écologiques sur ces populations d'anguilles littorales et c'est dommage.

De plus, il apparaît très probable que certaines jeunes Anguilles gagnent des eaux closes (lacs de cratère par exemple) et ne peuvent pas repartir à la mer parce que les parois sont trop escarpées et parce que les voies souterraines, qui ont permis l'accès des civelles, sont trop étroites pour le passage des Anguilles adultes femelles. Tel est le cas par exemple du lac de cratère Lalo Lalo, îles Wallis (Fontaine *et al.*, 1987) qui a été longtemps considéré comme ne communiquant pas avec la mer, du fait que les eaux de surface sont douces. On y pêche des Anguilles femelles qui, manifestement, ne peuvent pas retourner à la mer par les voies épigées car les parois du cratère sont abruptes et d'une quarantaine de mètres au-dessus de la surface de l'eau. D'ailleurs les autochtones ne se rappellent pas avoir jamais vu ni civelles, ni anguilles adultes sur les flancs du cratère. Cependant les eaux de profondeur sont salées, d'une salinité d'un peu plus de 20 g par litre. Cette observation laisse supposer des communications avec la mer d'autant plus qu'à cette profondeur on se trouve certainement au-dessous du niveau de la mer. Du fait que le basalte de cette région est considéré comme très poreux et que le niveau du lac varie faiblement avec un certain retard en fonction des marées, nous avons supposé qu'il existe des fissures dans les parois du volcan qui permettent aux civelles de rentrer dans le lac. Mais très probablement les Anguilles adultes - du moins les femelles beaucoup plus volumineuses que les mâles - ne peuvent pas repartir. Les civelles qui pénètrent dans le lac proviennent donc sans doute des Anguilles des tarodières* qui se trouvent sur tout le pourtour de l'île et qui ne rencontrent pas d'obstacle à un retour sur les lieux de ponte en mer. Jellyman (1991) a décrit une situation qui semble comparable pour le lac Te Rotonui, Mitiaro, îles Cook, où les civelles ne peuplèrent pas le lac par des voies épigées, mais sous-marines.

Devant cette variété de situations écologiques pendant la phase de croissance des Anguilles, nous voyons donc se multiplier les problèmes touchant aux mécanismes de la première étape du comportement migratoire reproducteur.

En ce qui concerne le Saumon, l'une des questions qui reste posée est de savoir quelle est l'origine de l'odeur, qui est la condition du homing. Vient-elle du biotope ou (et) de la biocénose qui caractérise cette zone ou encore d'un élément de la dite biocénose ?

Hasler (1960) suppose un complexe d'odeurs venant du sol, de certains éléments de la flore et de la faune en place. Selon Nordeng (1971) les reproducteurs se guideraient sur une phéromone libérée par le smolt, tout au long du parcours fluvial. Ces hypothèses ont été reprises et discutées par de nombreux auteurs, notamment Fontaine (1981), Stabell (1984), Gueguen et Prouzet (1994). Aucune ne peut être exclue et chacune peut se révéler comme contenant une part de vérité.

Une autre question qui se pose est celle de savoir à partir de quel point du parcours de la migration intervient le homing. Certains auteurs le situent dès le littoral. Je serais tenté de le situer après l'estuaire étant donné la présence de substances polluantes et malodorantes dans de nombreux estuaires traversés par des Saumons. Il est difficile d'admettre qu'ils puissent déceler une odeur aussi subtile que celle des eaux de la fratrie natale parmi les mélanges nauséabonds, que nous ne connaissons que trop, à certaines époques et dans certains estuaires.

Dangers de la prétendue découverte

Si je puis me permettre de formuler un vœu au terme de ce rapide survol, c'est celui que nous sachions toujours garder raison et ne pas annoncer des découvertes qui ne sont encore que des hypothèses. Cette tendance va malheureusement en s'amplifiant en notre temps du fait des exigences des médias qui réclament, de plus en plus fréquemment, du sensationnel.

C'est ainsi que dans la plupart des textes actuels, il est affirmé que l'aire de ponte des Anguilles atlantiques se situe dans la mer des Sargasses, alors que seules, les plus jeunes larves connues, les préleptocéphales y ont été trouvées. Cela est un argument en faveur de l'opinion précédemment citée mais ce n'est pas une preuve formelle.

Plus grave est le cas de l'auteur qui assimile lui-même l'estimation à la découverte. Ainsi récemment Tsukamoto (1992) a annoncé dans le titre et le résumé d'un article, la découverte du lieu de ponte de l'Anguille japonaise, à moins de cent mètres de profondeur, alors qu'il n'a fait, d'après le texte même, qu'estimer la position de ce lieu de ponte d'après des captures de leptocéphales relativement âgés, et d'après un parcours supposé, très discutable car ne tenant aucun compte des nombreux travaux apportant des arguments en faveur d'un lieu de ponte très profond. Remarquons enfin combien il devrait être facile, soit de photographier, soit de capturer des individus mûrs à une telle profondeur.

La fraye* d'Anguille dans la nature n'a jusqu'ici, à ma connaissance, jamais été observée. Je crois important de le souligner car il est plus grave, pour l'avenir de nos connaissances, de croire résolu un problème qui ne l'est pas que d'ignorer une découverte. Dans le premier cas, en effet, la recherche est stoppée. Dans le second, la nouvelle recherche

d'une solution à un problème déjà résolu apporte souvent, étant réalisée par un esprit différent et généralement selon une méthodologie différente, des compléments notables à la découverte initiale.

C'est l'un des mérites de l'histoire des sciences de faire le tri entre les connaissances véritablement acquises et celles annoncées mais qui ne sont, dans certains cas, que des extrapolations de résultats souvent intéressants, mais de moindre importance. Un autre mérite est de susciter, à partir des découvertes qu'elle relate, des hypothèses de travail qui peuvent aboutir à de nouvelles découvertes.

Hypothèses étendant aux poissons thalassobies* la conception proposée.

Il est probable que l'on pourra étendre aux poissons thalassobies le type de mécanismes qui vient d'être évoqué pour les amphihalins. Les travaux de Woodhead & Woodhead (1965) sur la Morue de la mer de Barents donnent à penser que les fluctuations de l'osmorégulation vis-à-vis du milieu ambiant - et selon les températures - pourraient jouer un rôle dans le comportement migratoire.

Mais d'autres fonctions physiologiques sont probablement en cause dans ces migrations et notamment lors du départ de l'aire trophique pour les zones de fraye. Ainsi, en ce qui concerne les Thons qui présentent des mécanismes thermorégulateurs remarquables, le départ pour l'aire de fraye, aux eaux de température plus élevée que celles de l'aire trophique, ne pourrait-il pas être déclenché à ce stade du cycle biologique par une diminution des capacités thermorégulatrices vis-à-vis d'eaux relativement froides ? Rappelons que dès 1949, Jean Le Gall écrivait que « chez le Thon rouge, *Thynnus thynnus* L., l'euryhalinité et l'eurythermie semblent se développer pendant sa période de dispersion trophique tandis que la sensibilité aux variations de température et de salinité s'exacerbe² à l'approche de la maturation sexuelle ». C'est une observation mentionnée dans d'autres travaux et qui peut justifier, dans une certaine mesure, l'hypothèse précitée qui rentre dans le cadre du concept élaboré pour les poissons amphihalins.

Ne pas sous-estimer les enseignements du passé.

Un autre mérite de l'histoire des sciences est de montrer que certains auteurs dits "anciens" parce que leurs disciplines sont considérées par certains scientifiques actuels comme obsolètes, ont pu émettre des hypothèses jugées erronées pendant plusieurs décennies et qui sont aujourd'hui réactualisées, grâce à des sciences et des techniques nou-

velles. Par exemple, la situation abyssale du lieu de ponte des Anguilles considérée comme très probable, d'après les données de la zoologie par Gilson (1908) - opinion abandonnée pendant de nombreuses années à la suite des résultats sur la répartition des populations de leptocéphales de différentes tailles dans l'Atlantique Nord (Schmidt, 1923) - est à nouveau aujourd'hui admise par la majorité des biologistes à la suite, notamment, des travaux d'écophysiologie et des progrès des techniques de plongée sous-marine profonde. Toutefois, en ce qui concerne les travaux d'écophysiologie ci-dessus mentionnés, il nous semble que, si l'effort qui a surtout porté sur les fonctionnements endocriniens et neuroendocriniens a été fécond, celui qui concerne le système nerveux et en particulier l'action intégrative du système nerveux central devrait être accentué, car il joue sans doute un rôle important dans les divers aspects d'un comportement migratoire.

Puisse cette modeste contribution à l'histoire de la science des comportements migratoires, aider ainsi à la démonstration de la valeur heuristique de l'histoire des sciences, valeur trop souvent méconnue.

Glossaire

Amphibiose : capacité d'un organisme de passer au cours de son cycle vital dans des milieux très différents (par exemple ici : aquatique - terrestre).

Amphihalin : dont le cycle biologique se déroule dans deux milieux de salinité différente (eau douce - eau de mer).

Anadrome : déplacement d'un animal aquatique d'aval en amont.

Catadrome : déplacement d'un animal aquatique d'amont en aval.

Euryhalin : qualifie un organisme qui tolère des variations importantes de salinité du milieu ambiant.

Eurythermie : capacité de vivre dans des milieux de températures très variées.

Fraie ou fraie : rapprochement sexuel et émission des gamètes chez les poissons à fécondation externe.

Halotropisme : tropisme dirigé vers les eaux salées.

Homing : ici, retour à la frayère natale.

Hydrotropisme : tropisme dirigé vers les eaux douces.

Isotherme : courbe qui joint les points dont les eaux ont la même température à un moment donné.

Lithosphère : couche superficielle de la Terre, divisée en plaques mobiles sur leur substratum.

² mot souligné par l'auteur car il ne lui paraît pas parfaitement adapté au contexte mais vise manifestement à exprimer une importante augmentation de sensibilité aux variations des facteurs mentionnés.

Monohalin : dont le cycle biologique se déroule dans un même milieu du point de vue salinité, soit eau douce, soit eau de mer.

Osmorégulation : régulation de la pression osmotique interne par échange d'eau et d'ions avec le milieu extérieur.

Parr : jeune Saumon sédentaire ayant une robe assez comparable à celle de la Truite.

Potamobie : dont tout le cycle biologique se déroule en eau douce.

Potamotoque : qui se reproduit en eau douce.

Rhéotropisme : réaction locomotrice provoquée par un courant d'eau.

Smolt : jeune Saumon ayant pris les caractères morphologiques (notamment l'argenture) qui caractérisent le poisson prêt à migrer.

Sténohalin : animal aquatique qui ne tolère que de faibles variations de salinité de son environnement.

Subduction : enfoncement de grande amplitude d'une portion de lithosphère sous une autre.

Tarodières : bassin où sont cultivés les taros (Aracées).

Thalassobie : dont tout le cycle biologique se déroule en mer.

Thalassotoque : qui se reproduit en mer.

Tropismes : réactions d'orientation de végétaux ou d'animaux, déclenchées et entretenues par des agents physiques ou chimiques externes (lumière, température, etc.).

References

- Bern H.A. & Mahnken C.V.W. 1982. Salmonid smoltification. *Aquaculture*, **28** : 1-270.
- Dutil J.D. 1984. Electrolyte changes of serum and muscles, and related mortalities in maturing *Anguilla rostrata* migrating down the Saint-Lawrence estuary (Canada). *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, **37** : 425-432.
- Fontaine M. 1930. Sur le parallélisme existant chez les poissons entre leur résistance aux variations de salinité et l'indépendance de leur milieu intérieur. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, **191** : 796.
- Fontaine M. 1951. Sur la diminution de la teneur en chlore du muscle des jeunes Saumons (smolts) lors de la migration d'avalaison. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, **232** : 2477-2479.
- Fontaine M. 1960. Quelques problèmes physiologiques posés par le *Salmo salar*. Intérêt de l'étude de la smoltification, type de préparation au comportement migratoire. *Experientia*, **16** : 1-6.
- Fontaine M. 1973. Migratory behaviours in marine animals and their physiological regulations. *Special Publication of Marine Biology of the Association of India* : 122-138.
- Fontaine M. 1975. Physiological mechanisms in the migration of marine and amphihaline fish. *Advances in Marine Biology*, **13** : 241-355.
- Fontaine M. 1981. Communications chimiques chez les Poissons. *Journal de psychologie* **1** : 42-70.
- Fontaine M. 1991. Fonction osmorégulatrice et écophysiologie d'anticipation chez les poissons migrateurs amphihalins. *Archives Internationales de Physiologie, de Biochimie et de Biophysique*, **99** : 221-225.
- Fontaine M. & Callamand O. 1941. Sur l'hydrotropisme des civelles. *Bulletin de l'Institut océanographique*, **811** : 1-6.
- Fontaine M. & Koch J. 1950. Les variations d'euryhalinité et d'osmorégulation chez les Poissons. Leur rapport possible avec le déterminisme des migrations. *Journal de Physiologie*, **42** : 287-318.
- Fontaine M., Lopez E., Lallier F. & Vidal B. 1987. The Eels of lake Lalo lalo (Uvea Islands, Wallis). Abstract. *16th Congress of the Pacific Science Association*, Seoul (Korea), 20-23 août 1987, **1** : 68.
- Fontaine M. & Vibert R. 1952. Migration fluviale anadrome du Saumon (*Salmo salar* L.) et gradient de salinité. *Annales de la Station Centrale d'Hydrobiologie appliquée*, **4** : 339-345.
- Fontaine Y.-A. 1994. L'argenture de l'Anguille, métamorphose, anticipation, adaptation. *Bulletin français de la pêche et de la pisciculture*, **335** : 171-183.
- Fontaine Y.-A., Dufour S. & Fontaine M. 1985a. Un vieux problème très actuel : la reproduction des Anguilles. *La Vie des Sciences. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, série générale, **2(1)** : 1-10.
- Fontaine Y.-A., Dufour S., Alinat J. & Fontaine M. 1985b. L'immersion prolongée en profondeur stimule la fonction hypophysaire gonadotrope de l'Anguille européenne (*Anguilla anguilla* L.) femelle. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, **300**, série III : 83-87.
- Gerber N. 1968. Geosmin, from microorganisms, is *trans*-1, 10-dimethyl-*trans*-9-decalol. *Tetrahedron Letters*, **25** : 2971-2974.
- Gilson G. 1908. L'Anguille, sa reproduction, ses migrations et son intérêt économique en Belgique. *Annales de la Société royale zoologique et malacologique de Belgique*, t. **43** : 7-58.
- Gueguen J.C. & Prouzet P. 1994. *Le Saumon atlantique*. Éditions de l'IFREMER : 330 pp.
- Harms J.W. 1935. Die Realisation von Genen und die consecutive Adaptation. IV. Mitteilung Experimentelle hervorgerufener Medienwechsel : Wasser zu Feuchtluft, b.z.w. zu Trockenluft bei Goliiformen (*Gobius*, *Boleophthalmus* und *Periophthalmus*). *Zeitschrift fuer Wissenschaftliche Zoologie*, **146** : 417-463.
- Haro A.J. 1991. Thermal preference and behavior of Atlantic eels (genus *Anguilla*) in relation to their spawning migration. *Environmental Biology of Fishes*, **31(2)** : 171-184.
- Hasler A.D. 1960. Homing orientation in migrating fish. *Ergebnisse der Biologie*, **23** : 94-115.
- Hasler A.D. & Scholz A.T. 1983. Olfactory imprinting and homing in Salmon. In: *Zoophysiology* (Springer ed.), **14** : 134.
- Hoar W.S. 1988. The physiology of smolting salmonids. In: *Fish Physiology* (Hoar W.S. & Randall D.J. eds.), vol. **11 B**, pp. 275-343. Academic Press : New York.
- Jellyman D.J. 1991. Biology of the Shortfinned Eel *Anguilla obscura* in Lake Te Rotonui, Mitiaro, Cook Islands. In: *Pacific Science*, University of Hawai'i Press, vol. **45(4)** : 362-373.

- Kubo T. 1960.** Notes on the blood of masu Salmon during inshore migration with special reference to the osmoconcentration. *Bulletin of the Faculty of Fisheries, Hokkaido University*, **11** : 15-19.
- Le Gall J. 1949.** Résumé des connaissances acquises sur la biologie du germon. *Revue des Travaux de l'Office scientifique et technique des pêches maritimes*, **15** (1-4) : 1-42.
- Morin P. P. & Døving K.B. 1992.** Changes in the olfactory function of atlantic Salmon *Salmo salar*, in the course of smoltification. *Journal canadien des Sciences halieutiques et aquatiques*, **49** : 1704-1713.
- Nordeng H. 1971.** Is the local orientation of anadromous fishes determined by pheromones ? *Nature*, **233** : 411-413.
- Schmidt J. 1923.** The breeding places of the eel. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, **211** : 179-208. (*Internationale Revue Der Gesamten Hydrobiologie*, **11** : 1-40).
- Schmidt J. 1932.** 25 années de recherches danoises sur l'Anguille (1905-1930). Fondation Carlsberg au Danemark ed. : 1-16.
- Stabell O.B. 1984.** Homing and olfaction in Salmonids : a critical review with special reference to the Atlantic Salmon. *Biological Review*, **59** (3) : 333-388.
- Teichman H. 1959.** Über die Leistung des Geruchssinnes beim Aal *Anguilla Anguilla L.* *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, **42** : 206-254.
- Tosi L. & Sola C. 1993.** Role of Geosmin, a Typical Inland Water Odour, in Guiding Glass Eel *Anguilla anguilla* (L.) Migration. *Ethology*, **95** : 177-185.
- Tsukamoto T. K. 1992.** Discovery of the spawning area for Japanese eel. *Nature*, **356** : 789-791.
- Woodhead P.M. J. & Woodhead A.D. 1965.** Seasonal changes in the physiology of the Barents Sea cod, *Gadus morrhua* L. in relation to its environment. II. Physiological reactions to low temperature. *Special Publication of the International Commission N.W. Atlantic Fisheries*, **6** : 717-721.