



HAL
open science

Eléments d'Ichtyologie

Michel Dorson, Pierre de Kinkelin, Patrick Prunet

► **To cite this version:**

Michel Dorson, Pierre de Kinkelin, Patrick Prunet. Eléments d'Ichtyologie. Santé des poissons, 2018, 10.15454/1.5332136404038113E12 . hal-02790955

HAL Id: hal-02790955

<https://hal.inrae.fr/hal-02790955>

Submitted on 5 Jun 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives 4.0 International License

1

Éléments d'ichtyologie

Ce chapitre regroupe les éléments d'anatomie, de physiologie, d'éthologie, et d'immunologie qui ont été jugés utiles pour mieux connaître cette cible des agents ichtyopathogènes qu'est le poisson, avec ses points faibles et ses possibilités de défense. Chaque fois que possible, il est fait référence à des exemples reliant l'ichtyologie et la pathologie, les données sur les agents pathogènes étant détaillées par ailleurs. Le choix d'un traitement séparé entre structure et fonction des organes a été privilégié, afin de permettre une « double entrée » dans ce chapitre et d'y apporter principalement des informations utiles à la compréhension de la pathologie. Pour cette dernière raison les différentes rubriques sont développées de façon inégale.

1. Les poissons : définition et place dans la classification

Les poissons ont été longtemps définis comme les membres d'une super-classe de vertébrés à mâchoires (gnathostomes), à vie aquatique et à respiration branchiale, en les séparant des agnathes, ou cyclostomes (myxines, lamproies), dépourvus de mâchoire inférieure et de nageoires paires. Aujourd'hui, le terme « poissons » est banni de la systématique moderne fondée sur la phylogénie car il représente un mode de vie plutôt qu'un groupe monophylétique de crâniates. C'est toutefois dans ce sens le plus large que les poissons seront considérés ici.

Parmi les « ex-poissons » on distingue les poissons cartilagineux, ou chondrichthyens, et les poissons osseux, ou ostéichthyens. Les chondrichthyens possèdent un squelette formé de cartilage plus ou moins calcifié mais non ossifié et 5 à 7 paires de fentes branchiales. Ce sont essentiellement les requins, les raies et les chimères. Les ostéichthyens, dans les classifications les plus récentes fondées sur les caractères partagés (Lecointre, 2001), comprennent tous les autres vertébrés (Figure 1). En descendant dans la classification à partir des ostéichthyens on arrive aux actinoptérygiens dont les nageoires paires, insérées sur le corps par plusieurs rayons, constituent un caractère qui les sépare nettement des sarcoptérygiens (dont les célèbres cœlacanthes et, là encore, tous les autres vertébrés). Les actinoptérygiens englobent les groupes qui intéressent principalement l'élevage des poissons, les chondrostéens et les téléostéens. Les chondrostéens (représentés par les esturgeons) sont des ostéichthyens dont le squelette interne n'est que partiellement ossifié. Les téléostéens, au squelette

totalelement ossifié chez l'adulte, forment le groupe principal, riche de plus de 25 000 espèces, à peu près équitablement réparties entre les eaux douces et les eaux salées.

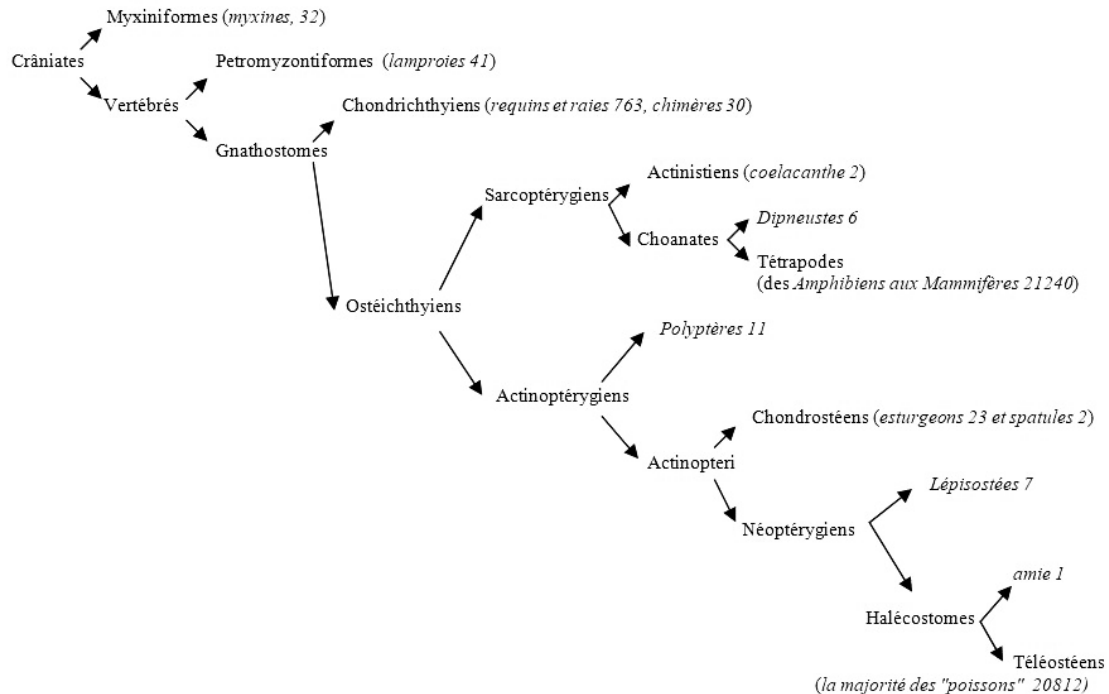


Figure 1. Arbre phylogénétique des crâniates. (d'après Lecointre, 2001). En italiques sont indiqués les noms communs des groupes et le nombre d'espèces qu'ils comprennent.

Avant d'aller plus loin il convient de préciser en quelques mots cette notion incontournable que représente l'espèce pour décrire toute collection d'êtres vivants. Élément fondamental de la classification, l'espèce désigne un ensemble d'individus possédant un nombre suffisant de caractères communs originaux et se perpétuant semblables à eux-mêmes de génération en génération. Si deux espèces différentes peuvent être interfécondes, les hybrides obtenus sont par définition stériles. Chaque être vivant est désigné par ses noms latins de genre et d'espèce, par exemple : la carpe, genre *Cyprinus*, espèce *Cyprinus carpio*. Cette nomenclature binomiale a été proposée par le naturaliste Suédois Linné (1758) et beaucoup d'espèces, dont un certain nombre déjà décrites par ses prédécesseurs, ont alors reçu un nouveau nom de baptême universellement adopté.

La définition de l'espèce, base de tout inventaire, est loin d'être aussi simple qu'il y paraît. Elle se heurte à la fois au dimorphisme sexuel, aux formes larvaires, à la variabilité intra-espèce. Le critère de l'absence d'interfécondité avec les espèces déjà connues n'est jamais vérifié lors de la description d'une nouvelle espèce, seul un suivi sur plusieurs générations pouvant en apporter la validation. Le catalogue des espèces est, de plus, continuellement modifié dans le temps par l'évolution, qui suscite l'apparition de nouvelles espèces et la disparition d'autres. Les activités humaines ont leur part dans ce dernier point : surexploitation ou modification d'habitat, éradication délibérée, rupture d'isolement géographique, sans compter l'affinement des connaissances scientifiques pouvant conduire au regroupement d'espèces déjà connues,

ou au contraire à leur éclatement. De nouvelles espèces restées ignorées sont sans cesse décrites. Liée enfin à l'investissement consenti en fonction des sujets étudiés la notion d'espèce devient de plus en plus floue quand on descend dans l'échelle de l'évolution. Même le séquençage de deux génomes, sans autre source d'information, peut alors être insuffisant pour reconnaître deux espèces différentes.

Un exemple historique suffira : avant de connaître le cycle biologique de l'anguille, des noms latins différents avaient été attribués à la larve et à l'adulte ! Certains poissons ont reçu près d'une vingtaine de noms latins depuis leur première description et de nouvelles espèces de « poissons » sont régulièrement décrites. Le site de référence *FishBase* en répertoriait plus de 30 000 en 2007.

2. L'anatomie des poissons

2.1. L'anatomie externe

Morphologie générale des poissons

La forme des poissons est étroitement dépendante de leur mode de vie, et surtout de la locomotion : les performances natatoires du poisson sont liées à l'hydrodynamisme de sa forme. Cette dernière est celle d'un fuseau asymétrique : la tête est grosse, il n'y a pas de cou individualisé et le « tronc » se termine par la queue. Les nageoires font à peine saillie sur ce fuseau hydrodynamique (Figure 2). Cependant, depuis les meilleurs nageurs qui possèdent une forme proche du « fuseau idéal » jusqu'à des animaux presque incapables de nage, la variété est immense. La symétrie bilatérale externe fondamentale a été perdue dans plusieurs familles (poissons plats).

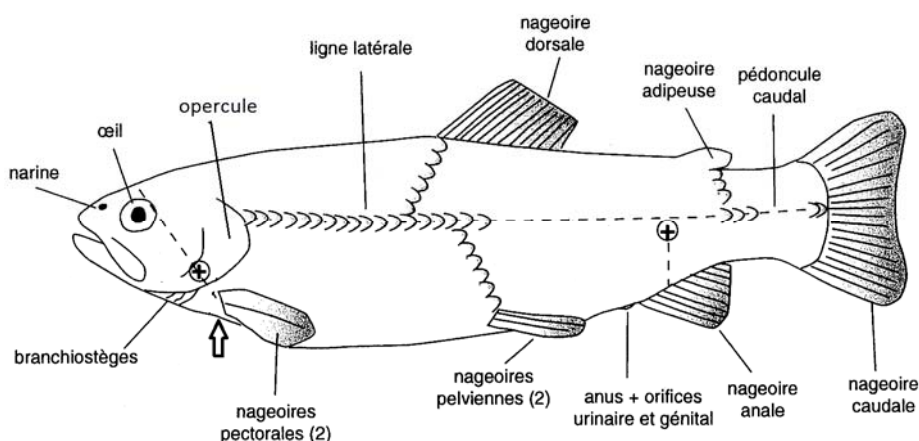


Figure 2. *Oncorhynchus mykiss* truite arc-en-ciel, anatomie externe. Le dessin montre en même temps les emplacements des points de ponction sanguine. tirets, ligne sur laquelle opérer la ponction de l'atrium et point de ponction (+) ; flèche, point de ponction du ventricule chez le poisson maintenu couché sur le dos ; x, point de ponction du vaisseau dorsal, le poisson étant couché sur le côté.

Les sexes sont séparés chez les poissons, en règle générale, mais sont le plus souvent difficiles à distinguer à l'examen externe, surtout chez les juvéniles. D'une façon constante les femelles atteignent une taille supérieure à celle des mâles. Le dimorphisme sexuel peut être absent, ou limité à la période de reproduction : boutons de noces de certains cyprinidés mâles, livrée nuptiale des épinoches et des vairons, bec des salmonidés mâles. Souvent, seul l'examen soigneux de l'orifice génital permet le sexage, qui devient facile avec l'émission des produits sexuels. La détermination du sexe des salmonidés prépubères peut être réalisée sans sacrifice de l'animal, grâce à une prise de sang suivie d'un test de précipitation en présence d'anticorps de lapin immunisé contre la vitellogénine, protéine impliquée dans la vitellogenèse et spécifique de la femelle. Chez le saumon atlantique, on peut utiliser l'échographie, qui renseigne sur la forme de la gonade, ou plus simplement la longueur relative du maxillaire mais tout cela n'est pas fiable à 100%.

La peau

La peau des poissons est d'épaisseur très variable suivant la région du corps et les espèces. Elle est constituée d'un épiderme formé d'un épithélium stratifié non kératinisé reposant sur le derme par l'intermédiaire d'une lame basale, la partie profonde du derme reposant elle-même sur la musculature superficielle (Figure 3). L'épithélium comprend

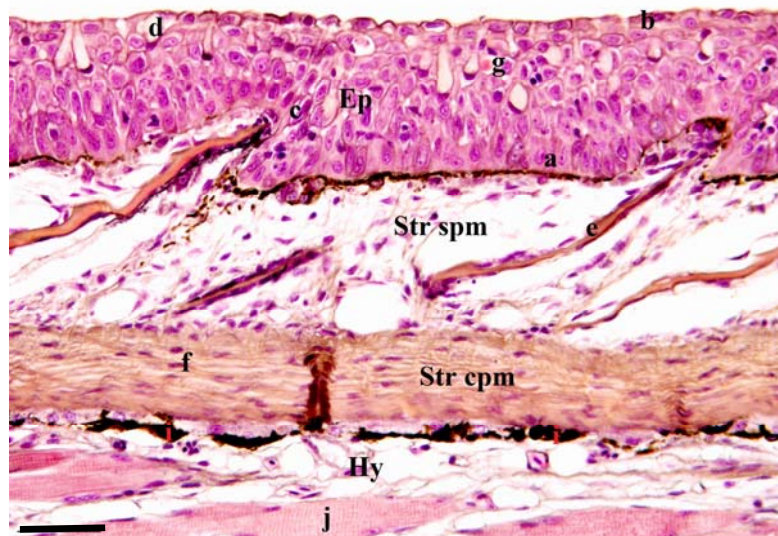


Figure 3. *O. mykiss* truite arc-en-ciel de 60 mm, peau. Photomicrographie d'une coupe histologique de la peau de la région dorso latérale en arrière de l'implantation de la nageoire dorsale. La coupe montre un épiderme stratifié (Ep), couvrant un derme constitué du stratum spongiosum (Str spm) et du stratum compactum (Str cpm) suivi d'un hypoderme (Hy) et de la musculature. Types cellulaires figurant sur la coupe : a, cellule de la couche basale ; b, cellule desquamante ; c, cellule fusiforme ; d, cellule à mucus (mucocyte) ; e, écaille ; f, fibroblaste ; g, lymphocyte ; h, mélanocyte ; i, mélanophore ; j, myoblaste ; [coloration hématoxyline, éosine, safran (HES)] ; barre = 50 µm.

10 à 30 couches de cellules épidermiques (épithéliocytes) avec parmi elles, des cellules à mucus (mucocytes) et des leucocytes. Parmi ces derniers se remarquent des lymphocytes et des macrophages, et il n'est pas à exclure que des épithéliocytes puissent exercer, comme chez les mammifères, des fonctions phagocytaires et participer à la

réponse immunitaire. Le derme est un tissu conjonctif qui contient les cellules pigmentaires (les chromatophores) et donne naissance aux écailles. Les chromatophores, situés essentiellement dans le derme, plus rarement dans l'épiderme, sont des cellules à contours ramifiés dont le pigment peut être réparti dans le cytoplasme ou se concentrer autour du noyau, la couleur en cause n'étant alors pratiquement plus extériorisée. L'organisation anatomique de ces chromatophores détermine la robe caractéristique d'une espèce qui, le plus souvent, est en harmonie avec son milieu. En effet, les chromatophores sont sous le contrôle, nerveux et hormonal, du système nerveux central et réagissent aux informations fournies par les yeux. Le poisson est ainsi capable d'harmoniser sa robe avec le milieu de façon active. Cette harmonisation est extrême chez les poissons plats. Des anomalies de la pigmentation comme le mélanisme sont observées lors de certaines pathologies, telle la myxobolose à *Myxobolus cerebralis*, ou en réponse aux agressions des individus dominants.

Le mucus, sécrété par les mucocytes, recouvre toute la surface du poisson. C'est un gel à base de mucopolysaccharides et de protéines qui représente la barrière la plus externe opposée au milieu extérieur. Le mucus concourt ainsi à limiter les échanges d'eau et de sels entre le milieu aquatique et le milieu intérieur du poisson, ainsi que la pénétration des organismes pathogènes, auxquels il oppose une protection mécanique et l'action de molécules antibactériennes. De plus, le mucus donne à la peau sa souplesse (glissement des écailles les unes sur les autres) et favorise la mobilité du poisson dans l'eau. La prolifération de parasites externes se traduit en général par une hypersécrétion de mucus, comme d'ailleurs la présence de tout agent d'irritation.

Les écailles des téléostéens sont minces, transparentes et formées d'une couche externe d'émail et d'une couche interne d'os lamellaire. Elles sont sécrétées dans le derme par des cellules osseuses (ostéoblastes). Certaines espèces ont un revêtement d'écailles incomplet, vestigial ou même absent. Des stries d'accroissement sont visibles à l'observation microscopique et permettent d'obtenir des indications sur l'âge et la croissance passée de l'individu. On distingue des écailles de forme simple (écailles cycloïdes des salmonidés) et de contour plus irrégulier et surtout parsemées d'excroissances épineuses, les spinules (écailles cténoïdes des percidés). La perte d'écailles consécutive à des manipulations s'accompagne inévitablement d'une lésion de l'épiderme qui les recouvre, favorisant ainsi l'entrée d'organismes pathogènes.

La peau est l'objet de nombreuses atteintes pathologiques. Cependant, même lorsqu'elle est en bon état et malgré sa structure et la présence du mucus, des organismes pathogènes peuvent s'y implanter, ou l'utiliser comme passage pour gagner des organes cibles profonds, ceci en l'absence de lésions préexistantes. Il n'est donc pas surprenant de trouver dans la peau des leucocytes qui n'empêchent pas toujours le développement d'atteintes bactériennes variées. Lors de la reproduction, la peau des salmonidés mâles présente un défaut de sécrétion de mucus qui, associé aux morsures qu'ils s'infligent, les rend extrêmement sensibles à l'implantation des oomycètes.

Les bourgeons gustatifs et les autres annexes cutanées

Les bourgeons gustatifs sont des formations cylindriques de cellules sensorielles accompagnées de cellules de soutien localisées dans l'épiderme et reliées à des nerfs crâniens (le facial, le glossopharyngien et le vague). Ils sont peu visibles. Leur abondance et leur répartition sur le corps sont variables. On peut les trouver non seulement dans les muqueuses buccales, mais en abondance sur les barbillons et dans la peau de la tête et de la région antérieure du tronc.

Les boutons de noccs (organes perliformes) des cyprinidés mâles sont des épaissements locaux de l'épiderme surmontés d'une couche cornée, qu'il ne faut pas confondre à l'occasion avec des ectoparasites ou avec des excroissances pathologiques. Il existe d'autre part, chez diverses espèces, des glandes venimeuses pluricellulaires dont la sécrétion a sur l'homme un effet parfois mortel (certains poissons des mers chaudes). Ces glandes sont le plus souvent associées à un appareil vulnérant (épines, aiguillon). On les rencontre entre autres chez certaines raies (pastenagues), les vives (trachinidés), les rascasses (scorpaenidés) et des poissons chats (ictaluridés), ainsi que chez de nombreux poissons tropicaux (*Pterois*, *Synanceus*).

Les embryons développent des glandes épidermiques unicellulaires dont la sécrétion enzymatique attaque la coque de l'œuf au moment de l'éclosion (glandes de l'éclosion). Après éclosion, de nombreux alevins se fixent au substrat grâce à la sécrétion muqueuse de glandes céphaliques de fixation. Tel est le cas chez le brochet. Certains téléostéens présentent des récepteurs de champs électriques superficiels : organes tubéreux et « ampoules » (analogues aux « ampoules de Lorenzini » des sélaciens).

Enfin de nombreuses espèces exotiques, en particulier les espèces des grandes profondeurs, possèdent des organes lumineux complexes, ou photophores, qui sont de nature glandulaire. La luminescence de leur sécrétion est en général reliée à la présence de photobactéries symbiotiques.

Les nageoires

Les nageoires se répartissent en nageoires paires et en nageoires impaires. Les nageoires impaires sont en nombre variable selon les espèces : une caudale, une ou plusieurs dorsales, une ou plusieurs anales. Les nageoires paires sont 2 pectorales et 2 pelviennes, ces dernières pouvant être en position jugulaire, thoracique ou abdominale ou même absentes. Ces caractères sont importants pour la systématique. Elles possèdent une armature squelettique (voir p. 12) soutenant un tissu conjonctif et l'épiderme, à l'exception des nageoires adipeuses de diverses familles (dont les ictaluridés et les salmonidés).

En élevage on constate souvent des érosions et des nécroses dites « pourritures de nageoires », dues essentiellement à des morsures liées au comportement des poissons dans des conditions de promiscuité. Ces lésions sont éventuellement compliquées par l'implantation de bactéries ou d'oomycètes. Les poissons supportent en général bien l'ablation partielle ou totale des nageoires, qui est à l'occasion pratiquée à des fins de marquage. Cependant cette pratique nécessite une bonne connaissance des capacités de régénération de l'espèce considérée, qui peuvent être élevées (alors qu'une ablation précoce de l'adipeuse des salmonidés est définitive, celle des nageoires paires requiert un « rafraîchissement » périodique). Signalons enfin que l'épithélium des nageoires est un des sites de pénétration des organismes pathogènes dans le poisson et notamment des virus.

Le système latéral

Le système latéral est un dispositif sensoriel propre aux vertébrés hétérothermes à vie aquatique. Il se compose de récepteurs cutanés, les neuromastes, reliés par des fibres nerveuses à des nerfs crâniens (les nerfs latéraux, antérieur et postérieur, qui sont désormais considérés comme particuliers aux vertébrés aquatiques) et disposés dans des fossettes et surtout des canaux : canal latéral (définissant à l'examen externe la ligne

latérale, sur laquelle les écailles sont modifiées et percées), canaux céphaliques et mandibulaires. Les neuromastes sont des amas de cellules sensorielles comportant à la fois une série de microvillosités (les stéréocils) et un cil véritable unique (le kinocil), réunis dans une structure gélatineuse, la cupula. La topographie du système latéral est très variable, et on peut trouver des neuromastes isolés à la surface du poisson. Le système latéral peut servir de porte d'entrée à certains organismes pathogènes, dont le virus de la SHV, ou même de lieu d'implantation à d'autres, comme le copépode *Philichthys sp.*

Les narines

Les narines des téléostéens ne communiquent pas avec la cavité buccale. Situées en général sur le dessus du museau, en avant des yeux, elles consistent en des sacs olfactifs dont l'ouverture est le plus souvent séparée par une cloison en orifices d'entrée et de sortie de l'eau. Le plancher du sac est tapissé d'un épithélium sensoriel plus ou moins plissé, relié par les nerfs olfactifs aux lobes olfactifs. Les narines peuvent être le siège d'infection massive par des ectoparasites, flagellés et ciliés.

Les yeux

L'œil des poissons est un œil typique de vertébré (cristallin unique et rétine comportant des cônes et des bâtonnets) et il est le plus souvent totalement dépourvu de paupières chez les téléostéens (Figure 4). Il est peu mobile et aplati sur sa face externe. L'accommodation se fait par variation de la distance cristallin-rétine sous l'action du muscle rétracteur.

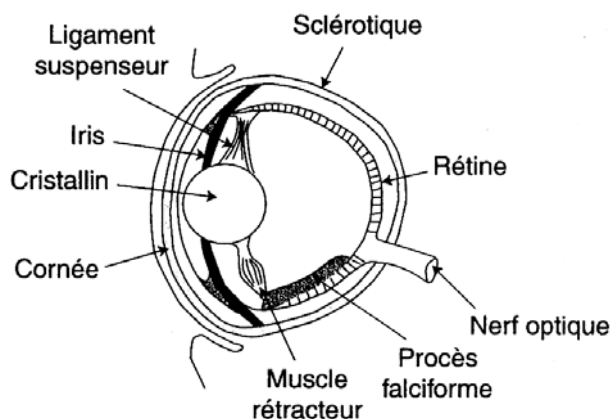


Figure 4. *O. mykiss* truite arc-en-ciel, dessin d'une coupe schématique longitudinale de l'œil passant par le centre du cristallin et le nerf optique. Le procès falciforme est un prolongement de la choroïde logé dans une « fissure » de la rétine, à la partie antérieure duquel s'insère le muscle rétracteur.

L'indice de réfraction du cristallin est élevé, et sa distance focale beaucoup plus courte que chez les vertébrés terrestres. L'œil des salmonidés en élevage apparaît comme un organe relativement sensible, et les lésions de cet organe sont fréquentes. L'opacification du cristallin est souvent observée en élevage. Plusieurs causes en sont connues (organismes pathogènes dont certains présentent un tropisme électif pour cet organe, comme *Diplostomum*, carences alimentaires) mais d'autres ne sont pas toujours identifiées (chocs lors des manipulations?). L'exophtalmie s'observe chaque fois que l'osmorégulation est perturbée chez un poisson d'eau douce, et comme conséquence d'hémorragies rétrooculaires. Elle est souvent observée lors des viroses et les pisciculteurs ont longtemps désigné la SHV sous l'appellation de maladie des gros yeux.

Les nodavirus responsables de nécroses nerveuses provoquent aussi des lésions de la rétine.

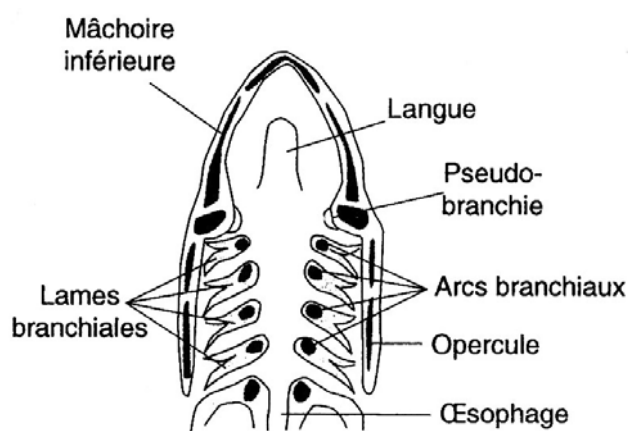
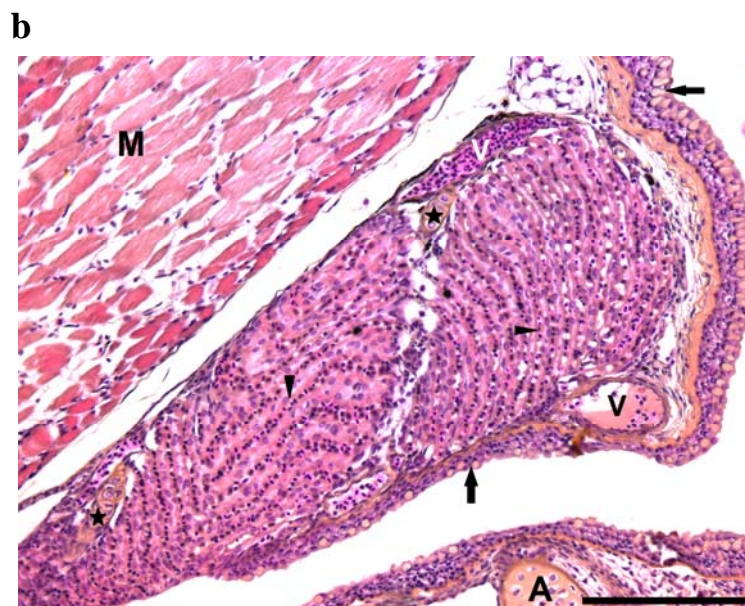
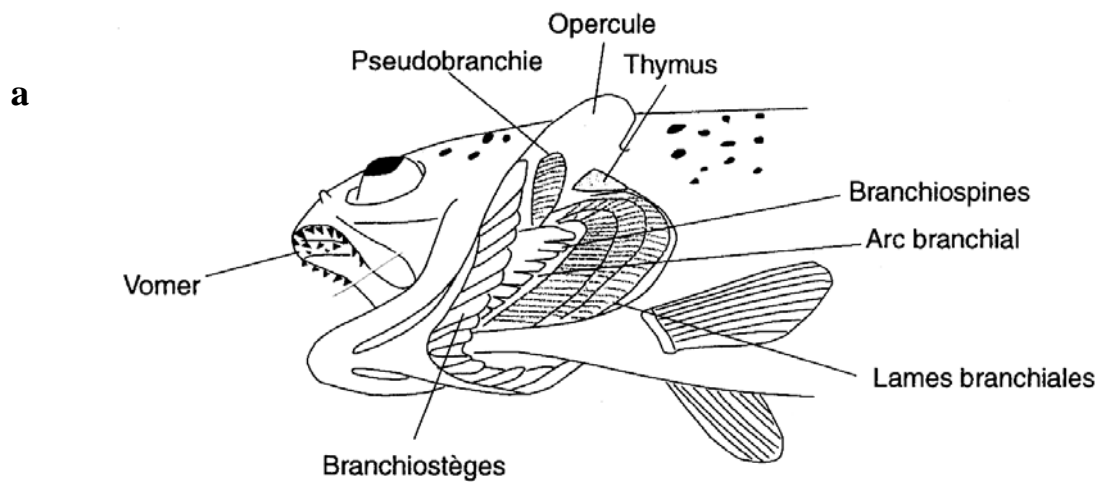


Figure 5. *O. mykiss* truite arc-en-ciel, cavité branchiale et branchies.

Fig 5a, dessin de la vue d'ensemble.

Fig 5b, pseudo branchie, photomicrographie d'une coupe histologique montrant l'organe richement vascularisé formé de lamelles accolées les unes aux autres (pointes de flèches), recouvert d'un épithélium riche en mucocytes (flèche) et son armature cartilagineuse (étoiles) A, 1^{er} arc branchial ; M, musculature de l'opercule ; V, vaisseaux sanguins.

Fig 5c, dessin schématique d'une coupe frontale passant par le maxillaire inférieur et les arcs branchiaux.

La bouche

La cavité buccopharyngienne (le pharynx représentant sa portion la plus postérieure) est à la fois la partie antérieure du tube digestif et l'entrée de l'eau utilisée pour la respiration. La forme de la bouche des poissons est très variable avec les régimes alimentaires. Les « lèvres » peuvent être charnues, cornées, ou munies de barbillons. La langue est un simple épaissement du plancher buccal pouvant comporter des papilles gustatives et des dents (Figure 5). Le revêtement buccal comporte des cellules sécrétrices de mucus. Sa position prédispose la bouche à l'implantation de formes infectantes véhiculées par l'eau, et certaines infections s'accompagnent d'hémorragies bien visibles à son niveau (SHV, entérosepticémie à *Y. ruckeri*, infections par les cercaires de digènes comme celles de *Bucephalus polymorphus*).

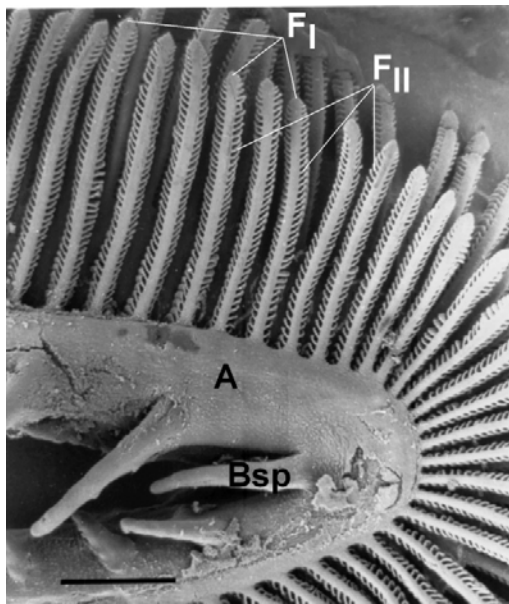
Les branchies

Les branchies des téléostéens sont recouvertes par les opercules et consistent, de chaque côté, en 4 arcs à squelette osseux portant chacun, à leur partie postérieure, 2 lames branchiales qui sont formées de filaments (également appelés lamelles primaires) supportant eux-mêmes les lamelles branchiales ou lamelles secondaires (Figures 5 et 6). La lecture de la revue d'Evans *et al.*, (2005) ne saurait être trop recommandée à qui veut bien comprendre l'organisation et le fonctionnement branchiaux.

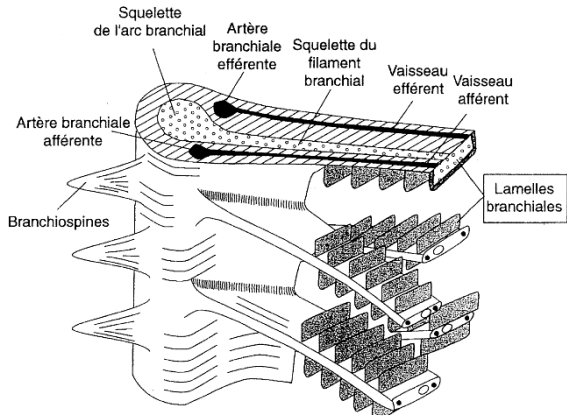
L'arc squelettique porte sur sa partie antérieure des excroissances plus ou moins développées, les branchiospines, qui ne sont pas particulièrement vascularisées et sont en général blanches comme les arcs branchiaux (Figures 6a et b). Chaque arc est alimenté par une artère branchiale afférente (Figures 6b et 7b) et l'extrême richesse en sang de la portion respiratoire lui donne une coloration rouge vif. Chaque lamelle peut être considérée comme un vaisseau sanguin aplati à l'extrême dans lequel le sang n'est séparé de l'eau ambiante que par deux couches de cellules représentant de 0,5 à 5 μm d'épaisseur (Figures 8 et 9). Les parois des lamelles branchiales sont reliées par des cellules « piliers » (ou « pilastres ») qui limitent ainsi les espaces intra lamellaires dans lesquels circule le sang (Figure 8 et 9). La base des lamelles comporte des « cellules à chlorures » (ou ionocytes) et des cellules à mucus (Figures 8 et 9). Les surfaces de contact de l'épithélium branchial avec l'eau vont ainsi de 0,7 à 35 cm^2/g , la truite disposant d'environ 2 cm^2/g . Exprimée en fonction de la surface de la peau, la fourchette est de 10 à 60 fois, et on atteint des valeurs proches de la surface des alvéoles pulmonaires des vertébrés supérieurs.

La pseudobranchie ou hémibranchie mandibulaire, plaquée à la base de l'opercule (Figure 5a et b), est un vestige homologue de l'hémibranchie mandibulaire des chondrichthyens qui n'a plus de rôle respiratoire.

Organes vitaux pour le poisson, les branchies sont extrêmement vulnérables à tous égards. Elles sont normalement recouvertes d'une couche insignifiante de mucus (pouvant même manquer totalement sur les lamelles branchiales), qui augmente notablement en cas d'irritation quelle qu'en soit la cause (toxiques, particules, parasites), ce qui perturbe les échanges. Elles constituent aussi la porte d'entrée de la plupart des substances toxiques en solution dans l'eau, sont souvent le site d'infections parasitaires et bactériennes, et les microlésions qui peuvent se produire au niveau branchial sont souvent colonisées par des microorganismes opportunistes qui compliquent le diagnostic. Enfin, pour un œil exercé, elles sont aussi le lieu d'observation privilégié d'une anémie.



a



b

Figure 6. *O. mykiss* truite arc-en-ciel, branchie. **Fig 6a**, vue d'ensemble en microscopie électronique à balayage : les 2 lames sont visibles et, sur la lame superficielle, les filaments (F_I) qui se présentent par leurs bords efférents portent les lamelles (F_{II}) ; les filaments sont attachés sur l'arc branchial (A) dont apparaissent les branchiospines (Bsp); barre = 500 μ m (Cliché S. Chilmonczyk). **Fig 6b**, diagramme schématique de l'organisation d'une lame branchiale en filaments et lamelles.

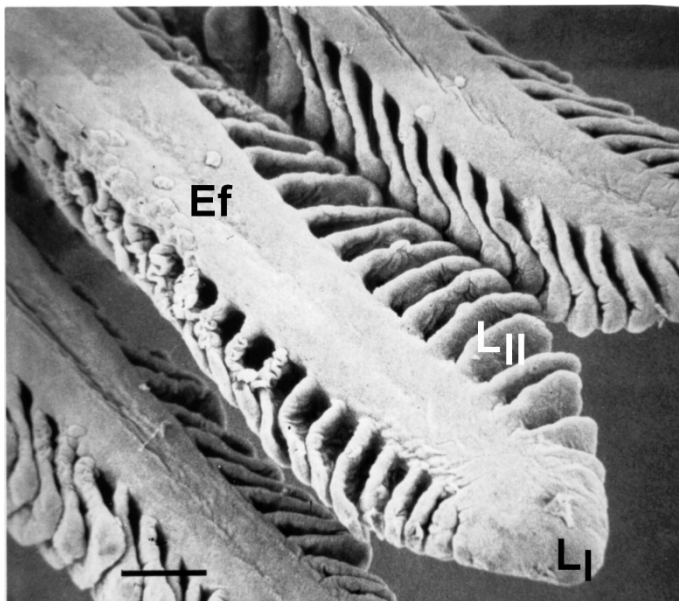
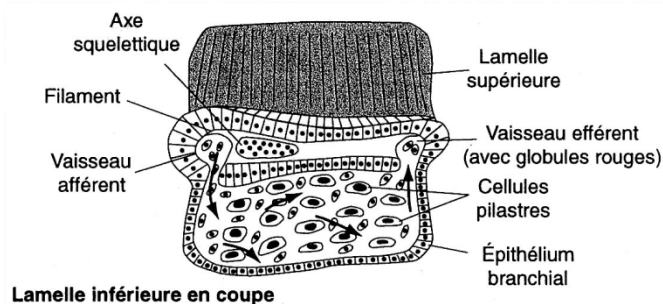


Figure 7. *O. mykiss* truite arc-en-ciel, filament et lamelle branchiales.

7a, électromicrographie à balayage d'une portion de filament (L_I) et de ses lamelles (L_{II}), Ef, bord efférent du filament ; barre = 50 μ m (Cliché S. Chilmonczyk).

7b, schéma d'une lamelle en coupe longitudinale (les flèches marquent le sens de la circulation sanguine).

a



b

Lamelle inférieure en coupe

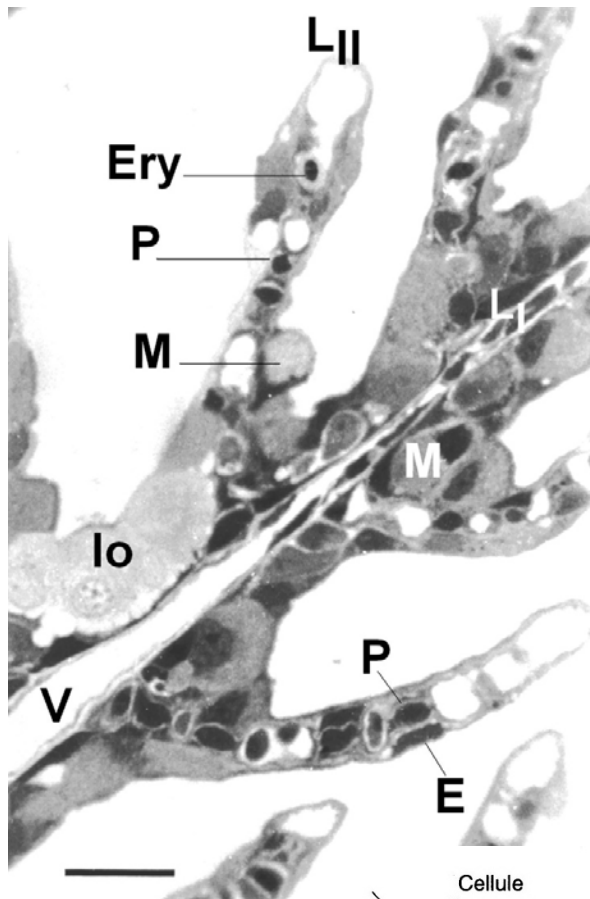
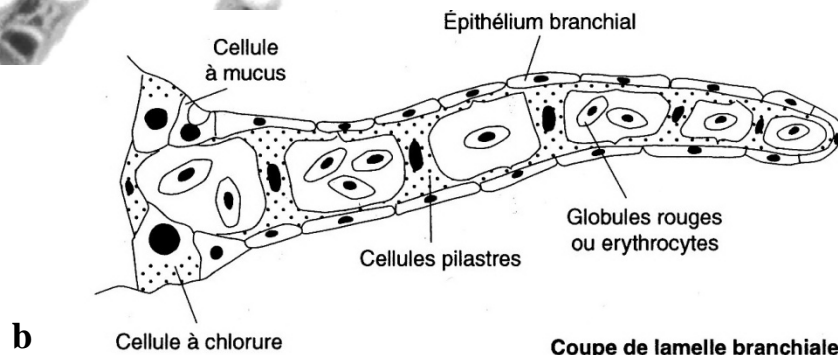


Figure 8. *O. mykiss* truite arc-en-ciel.

Fig 8a, coupe transversale semi-fine de lamelles (L_{II}) montrant un filament (L_I), un vaisseau sanguin (V) et les différents types cellulaires : Io, ionocyte ou cellule à chlorure à la base des lamelles ; E, épithéliocyte respiratoire ; M, mucocyte ; P, cellule pilastre ; Ery, érythrocyte; barre = 25 μ m (Cliché S. Chilmonczyk).

Fig 8b, dessin schématique de lamelle branchiale en coupe transversale.

a



b

Coupe de lamelle branchiale

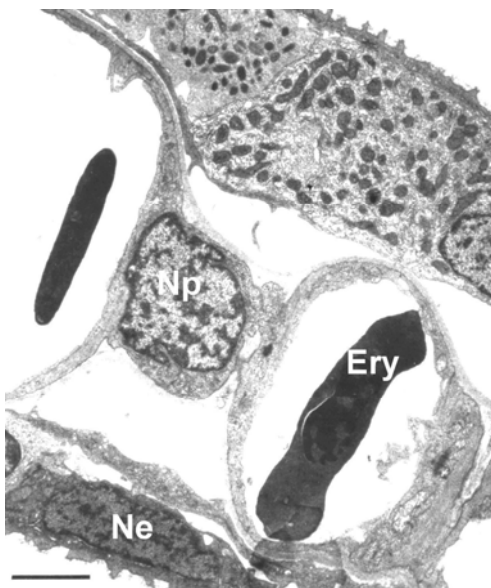


Figure 9. Electromicrographie d'une coupe transversale ultrafine de lamelle branchiale : Ery, érythrocyte ; Ne, noyau d'un épithéliocyte branchial ; Np, noyau d'une cellule pilastre. Barre = 1 μ m (Cliché S. Chilmonczyk).

2.2 L'anatomie interne

L'anatomie interne de 3 types de poissons est présentée en 3 schémas montrant : un poisson carnivore pourvu d'un estomac de type siphonal, la truite (Figure 10) ; un autre carnivore pourvu d'un estomac de type cœcal, la perche (Figure 11) ; un omnivore agastre porteur de dents pharyngiennes broyeuses, la carpe (Figure 12). Ces exemples pris parmi des espèces d'eau douce peuvent servir à illustrer aussi l'anatomie de nombreuses espèces marines, mais là encore ne pourront englober toutes les originalités anatomiques des poissons.

Le squelette des téléostéens. (Deschamps *et al.*, 2010)

Le squelette est bien ossifié chez l'adulte (Figure 13). Au cours du développement, l'ossification des cartilages du jeune poisson (endosquelette) s'accompagne de la formation de nombreux os de membrane (exosquelette). Cependant le squelette des poissons présente en masse une importance réduite par rapport à celui des vertébrés terrestres, ceci en rapport avec la densité du milieu de vie qui limite sa fonction de soutien.

Le squelette axial s'organise autour de la chorde embryonnaire sous la forme de vertèbres osseuses qui compriment ce qui reste de cette chorde chez l'adulte. Sur les vertèbres s'attachent les côtes qui peuvent être ventrales (en particulier celles qui sont dans la paroi abdominale) et dorsales (dans la masse musculaire). Les arêtes au sens strict n'ont pas de rapports avec les vertèbres et sont des ossifications des cloisons conjonctives séparant les masses musculaires. La nageoire caudale apparaît comme le prolongement de la colonne vertébrale ; son squelette est formé des dernières vertèbres et de leurs arcs neuraux (formant les épuraux) et surtout hémaux (les hypuraux). Les nageoires dorsale(s) et anale(s) présentent une grande analogie dans leur organisation. Des pièces endosquelettiques sont intercalées avec les épines neurales (ou hémales) des vertèbres et incluses dans la musculature. Elles soutiennent des rayons articulés. Ces rayons peuvent être modifiés en aiguillons (carpe, poisson chat) ou même en véritables rayons épineux (chez les percidés par exemple). Les nageoires pectorales sont articulées sur une ceinture pectorale complexe chez les téléostéens. L'os supérieur de cette ceinture est relié à la partie postérieure du crâne. La nageoire elle-même est formée de rayons souples s'articulant sur 3 à 5 éléments radiaux. Les nageoires pelviennes, de même organisation, sont supportées par une ceinture pelvienne beaucoup plus simple, faite de deux os pelviens inclus dans la paroi abdominale.

On distingue dans la tête le neurocrâne (boîte crânienne) et le splanchnocrâne (squelette viscéral) qui comprend l'arc mandibulaire suivi de l'arc hyoïde et des arcs branchiaux. L'arc mandibulaire comprend les principaux os suivants :

- Pour la mâchoire supérieure le prémaxillaire, le maxillaire et le carré.
- Pour la mâchoire inférieure le dentaire et l'articulaire. L'articulation se fait entre le carré et l'articulaire.

Dans certaines familles comme les percidés, le bord de la mâchoire supérieure est formé exclusivement du prémaxillaire. Chez les espèces à bouche protractile telle la carpe, le maxillaire est positionné derrière le prémaxillaire auquel il est relié par un « soufflet » conjonctif, et le système formé par ces deux os est tiré vers l'avant et le bas en même temps que s'abaisse le dentaire.

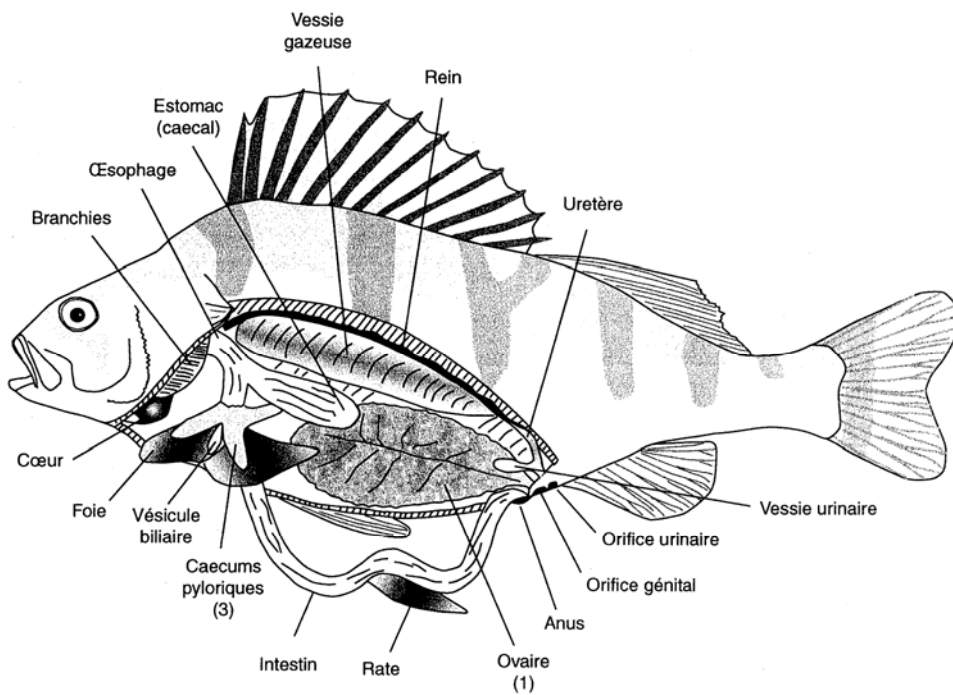
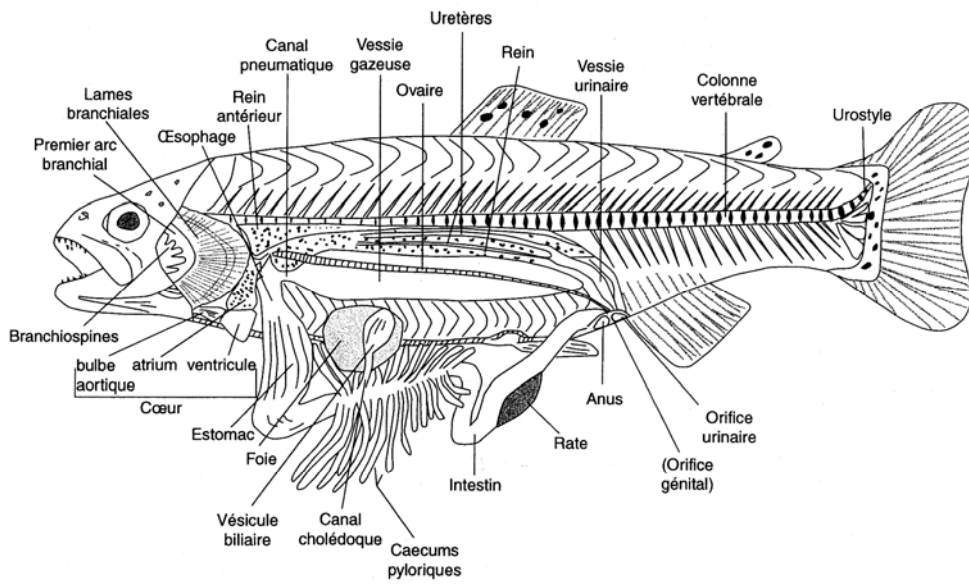


Figure 10. *O. mykiss* truite arc-en-ciel, anatomie interne.

Figure 11. *Perca fluviatilis* perche, anatomie interne

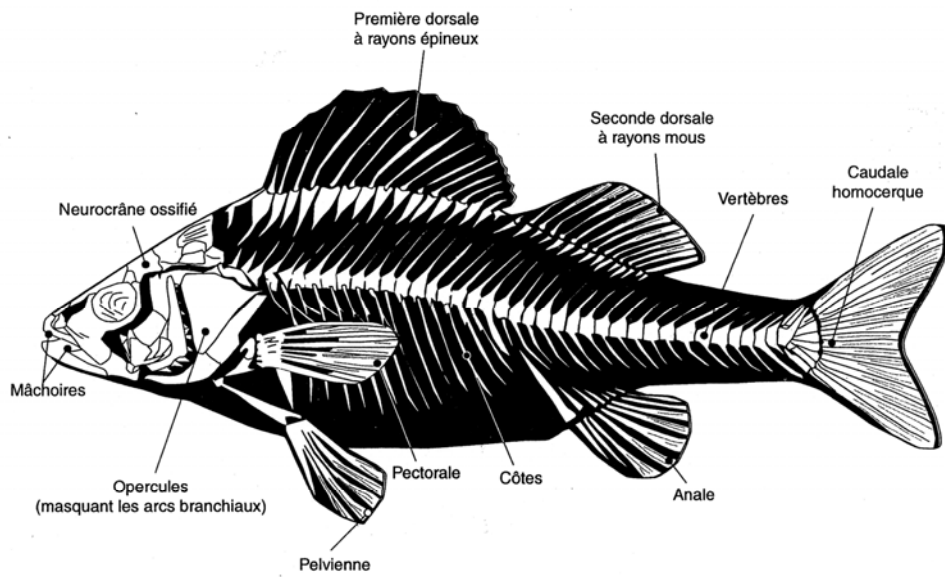
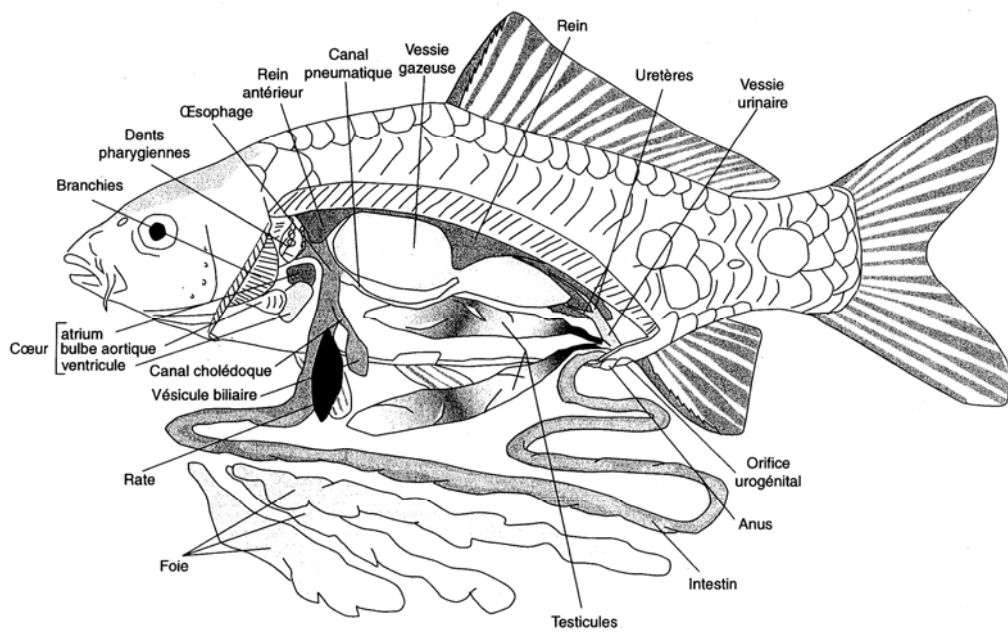


Figure 12. *Cyprinus carpio* carpe, anatomie interne.

Figure 13. *P. fluviatilis* perche, squelette

Chez des espèces migratrices dont le jeûne est prolongé pendant la migration génésique (saumon, anguille) on a observé que le calcium du squelette était utilisé et que la densité de celui-ci diminuait sous l'effet d'une déminéralisation diffuse sans dégradation de la matrice organique, nommée déminéralisation halastatique (Kacem et Meunier, 2003.).

Les pathologies spécifiques du squelette sont rares. Cependant, les déformations de la colonne vertébrale constituent une préoccupation en élevage, particulièrement en salmoniculture. On a décrit un « syndrome de compression de la colonne vertébrale » des salmonidés, qui affecte aussi à faible fréquence les populations naturelles. Les causes invoquées sont multiples, parfois identifiées (carences, bactéries, en particulier *Flavobacterium psychrophilum*, myxosporidies tel *Myxobolus cerebralis*). Des déformations squelettiques font partie des séquelles généralement admises de NHI mais elles peuvent survenir après la SHV. Des déformations brutales et spectaculaires accompagnées de lésions musculaires ont été signalées, rarement à la suite de chocs électriques (foudre, courts circuits) mais plus souvent à la suite de pêches électriques (Snyder, 2003).

Les **dents** peuvent être implantées sur tous les os de la bouche. Leur nombre, qui varie suivant les espèces et, à un moindre degré, suivant les individus d'une même espèce, peut aller de 0 à plusieurs milliers. Si l'homodontie (dents de forme semblable) est la règle, de nombreuses espèces présentent une hétérodontie, avec différenciation de dents préhensiles et de dents masticatrices. Les prédateurs possèdent essentiellement des dents fines et pointues orientées de façon à retenir les proies, des dents broyeuses pouvant se rencontrer aussi bien chez des malacophages que chez des granivores.

Le mode d'attache des dents aux os qui les supportent est varié. La fixation peut être réalisée par des ligaments élastiques, ou par soudure, allant de la soudure directe à la surface de l'os à l'implantation dans une véritable alvéole. Les modalités de formation et de remplacement sont, elles aussi, très diverses, mais on ne rencontre jamais les strictes successions de générations dentaires des mammifères. Les dents pharyngiennes des cyprinidés (et de quelques autres familles, catostomidés, cobitidés, cichlidés, labridés) sont implantées sur les os pharyngiens qui sont modifiés en appareil masticateur. Les aliments sont broyés contre une excroissance osseuse du basioccipital (pièce osseuse du neurocrâne) qui porte une plaque masticatrice cornée. Les dents ne semblent pas être l'objet d'une pathologie particulière mais des cas fortuits demeurent possibles. Ainsi avons-nous observé des lésions analogues à celles des plaques dentaires chez un brochet.

Pour en savoir plus sur le squelette, son développement et sa croissance, voir Alimi-Durante *et al.*, (2010) et Deschamps *et al.*, (2010).

La musculature

La musculature comprend une grande variété de muscles actionnant les nageoires paires et impaires, les mâchoires, les yeux, les arcs branchiaux, etc., mais les poissons se caractérisent surtout par le développement de la musculature du tronc et de la région caudale, en rapport avec leur locomotion. Il s'agit essentiellement des grands muscles latéraux. Dans la région latérale se remarque le muscle rouge, remarquablement irrigué et riche en myoglobine, qui est séparé par une gaine conjonctive du muscle latéral « blanc » sous-jacent. Le muscle rouge est spécialisé dans les efforts prolongés, et le muscle blanc utilisé pour des efforts intenses mais de courte durée.

Dans la musculature s'implantent plusieurs organismes pathogènes, des vers, des microsporidies (*Heterosporis*, *Glugea*) et surtout des myxosporidies, principalement des

kudoidés pouvant rendre le poisson inconsommable. Des hémorragies musculaires sont visibles lors d'infections bactériennes ou virales. Les *salmonid alphavirus*, responsables de la maladie du pancréas du saumon et de la « maladie du sommeil », provoquent des lésions du muscle rouge qui rendent compte des troubles comportementaux observés. Les nécroses bactériennes de l'épiderme s'étendent souvent à la musculature sous-jacente (*A. salmonicida*, *Flavobacterium columnare*).

Le système nerveux

Le système nerveux des poissons, comme celui de tous les vertébrés, comporte un système cérébrospinal (encéphale, moelle épinière, ganglions, nerfs crâniens et spinaux) contrôlant les relations avec l'environnement extérieur et le fonctionnement musculo-squelettique, et un système autonome (ganglions sympathiques, nerfs sympathiques et parasympathiques) en charge du fonctionnement viscéral. La croissance du système nerveux se poursuit tout au long de la vie de l'animal et il a de remarquables facultés de régénération.

L'encéphale

L'encéphale des poissons est de volume relativement modeste par rapport à celui de la boîte crânienne. Il est entouré par des méninges à une seule couche qui se prolongent dans le canal rachidien autour de la moelle épinière. Il comporte les 5 subdivisions existant chez les vertébrés qui sont, de l'avant vers l'arrière, le télencéphale, le diencephale, le mésencéphale, le métencéphale, le myélocéphale. Le télencéphale et le diencephale constituent le prosencéphale ou cerveau antérieur. Le mésencéphale est le cerveau moyen. Le métencéphale et le myélocéphale forment le rhombencéphale ou cerveau postérieur. Le mésencéphale comporte le cervelet qui le coiffe et un tronc ventral qui prolongé du myélocéphale est appelé *medulla oblongata* ou moëlle allongée (Figures 14a à 14e). Le développement relatif des différentes subdivisions cérébrales diffère de celui des amniotes et entre les taxons majeurs de poissons, existent également de notables différences.

Tableau 1. Place des poissons dans les groupes d'organisation cérébrale des vertébrés

Taxons	Cerveau de groupe 1 (laminaire)	Cerveau de groupe 2 (cerveau à migration neuronale poussée)
Agnathes	Pétromyzontiformes (Pétromyzontides)	Myxiniformes (Myxinoïdes)
Chondrichthyens	Squalomorphes Squatonimorphes Holocéphales	Galéomorphes Rajiformes
Actinoptérygiens	Cladistiens Chondrostéens Lépidostées (Ginglymodes) Amie (Halécomorphes)	Téléostéens
Sarcoptérygiens	Actinistiens Dipneustes Amphibiens	Mammifères Oiseaux Reptiles

Figure 14. Encéphale des poissons actinoptérygiens

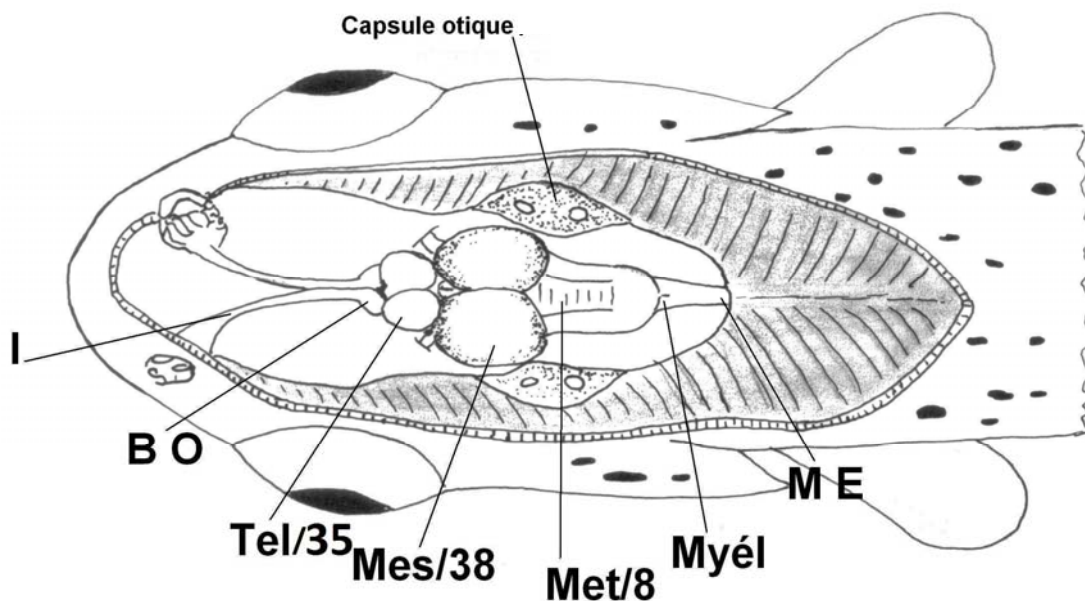
Légendes :

figures 14a, c et d : I : tractus olfactif/nerf olfactif ; B O, bulbe olfactif ; CO : capsule otique ; Die, diencéphale ; étoile, commissure antérieure ; H, hypophyse ; M E, moelle épinière ; Mes, mésencéphale (lobes optiques) ; Met, métencéphale (cervelet) ; Myél, myélocéphale (medulla oblongata, moelle allongée) ; Tel : télencéphale. N : noyau(x) ; m, moteur ; p, postérieur ; s, sensitif ; NDTL, noyau diffus du torus latéral. NX noyaux du X.

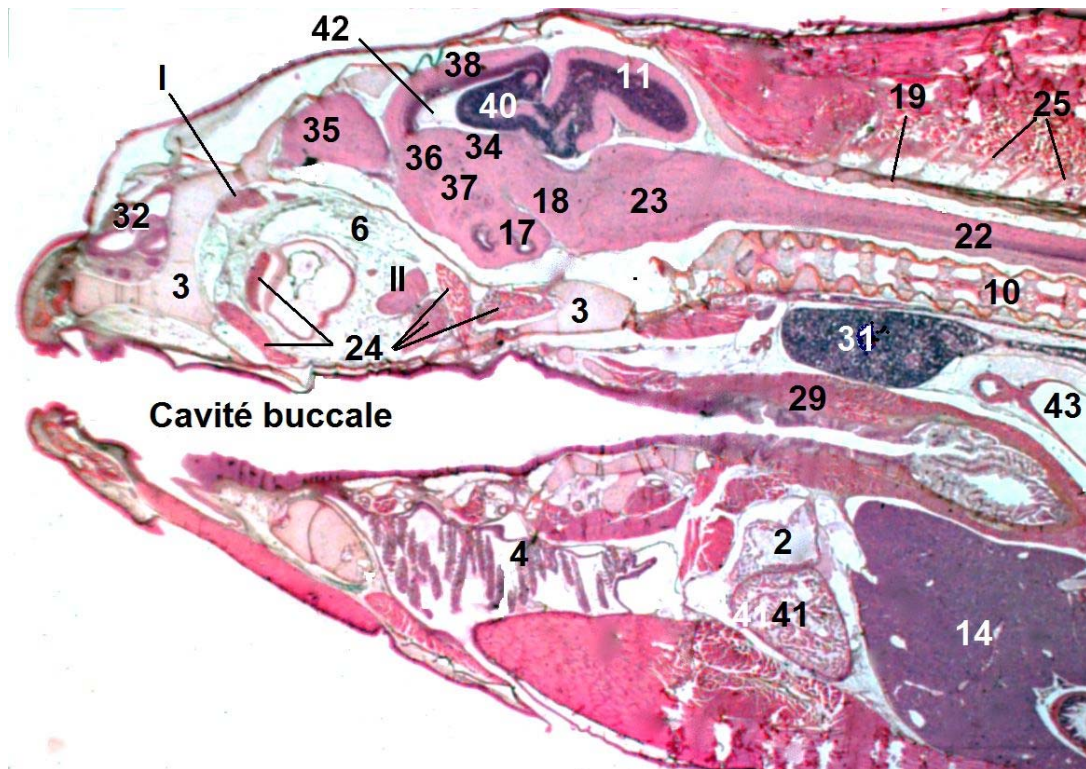
figures 14b et e : 1, aire préoptique ; 2, atrium cardiaque ; 3, boîte crânienne ; 4, branchies ; 6, cavité orbitale ; 7, cellule de Mauthner ; 8, cervelet ; 9, chiasma ; 10, colonne vertébrale ; 11, corps cérébelleux ; 12, épiphyse ; 13, faisceau de Mauthner ; 14, foie ; 15, habenula ; 16, hypophyse ; 17, hypothalamus ; 18, isthme ; 19, ligament dorsal ; 20, lobe olfactif ; 21, méninges ; 22, moelle épinière ; 23, moelle allongée (medulla oblongata, myélocéphale) ; 24, muscles moteurs de l'œil ; 25, neurépine ; 26, noyau du X ; 27, noyau réticulaire inférieur ; 28, noyaux réticulaires médian et supérieurs ; 29, œsophage ; 30, pallium, aire médiale ; 31, pronephros ; 32, sac olfactif ; 33, subpallium ; 34, tegmentum ; 35, télencéphale ; 36, thalamus dorsal ; 37, thalamus ventral ; 38, toit optique (lobe optique) ; 39, torus longitudinalis ; 40, valvule du cervelet ; 41, ventricule cardiaque ; 42, ventricule mésencéphalique ; 43, vessie gazeuse. NDLI, noyau diffus du lobe inférieur de l'hypothalamus ;

nerfs crâniens : I tractus olfactif/nerf olfactif ; II optique ; III oculomoteur ; IV trochléaire ; V trigéminal ; VI abducteur ; VII facial ; VIIIa auditif, branche antérieure ; VIIIp auditif, branche postérieure ; ALL antérieur de la ligne latérale ; PLL postérieur de la ligne latérale ; IX glossopharyngien ; X vague. N x, Noyau du nerf crânien correspondant ; Na Nm Np, noyaux antérieur, moyen, postérieur.

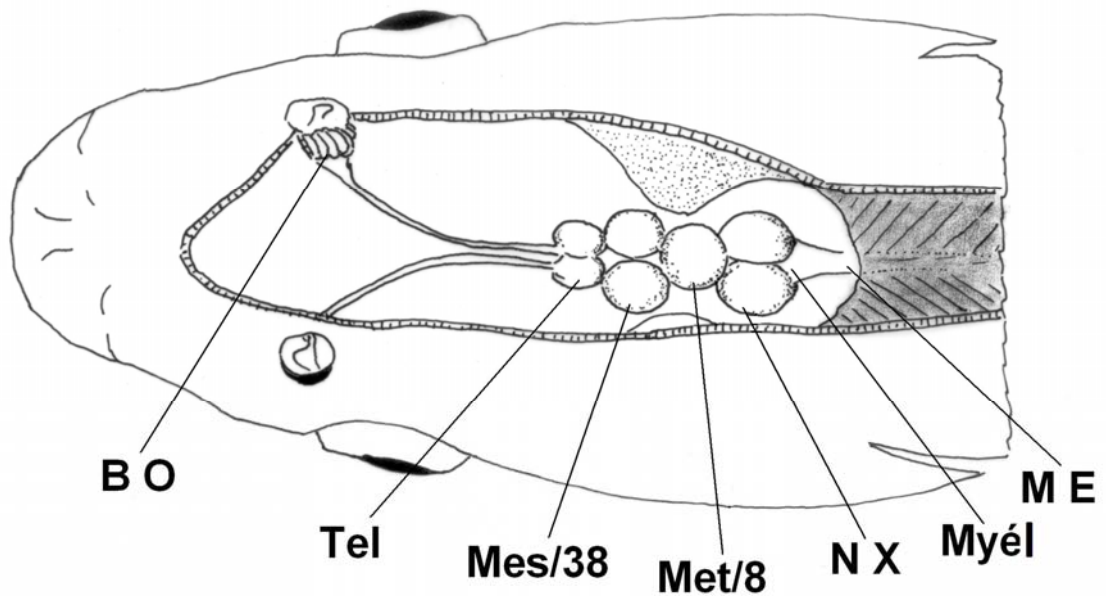
14a. *O. mykiss* truite arc-en-ciel, dessin schématique *in situ* après découpage de la calotte crânienne.



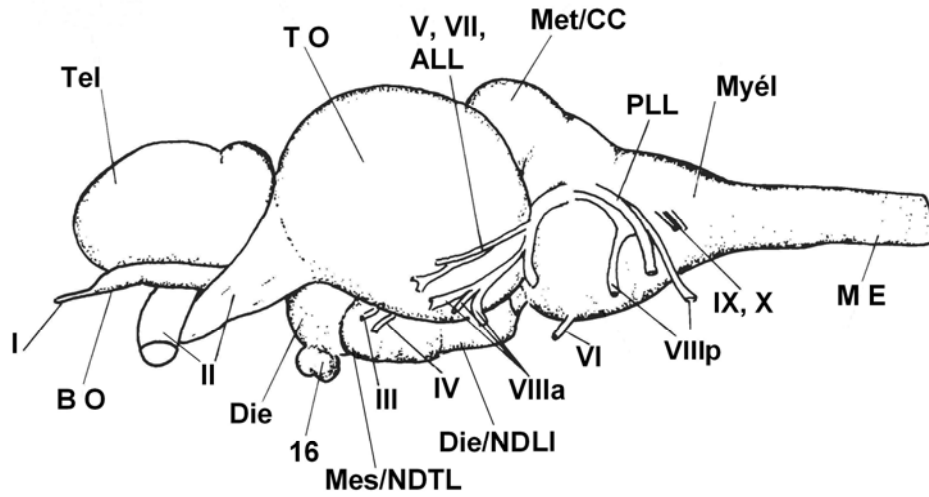
14b. Truite arc-en-ciel, disposition de l'encéphale dans une coupe histologique parasagittale de la partie antérieure du poisson.



14c. *C. carpio* carpe, schéma *in situ* après découpage de la calotte crânienne.



14d. *Oryzias latipes* médaka adulte, vue semi-schématique latérale gauche montrant les subdivisions anatomiques et les points d'insertion des nerfs crâniens.



14e. médaka, dessin en coupe parasagittale montrant l'organisation interne des subdivisions anatomiques majeures.

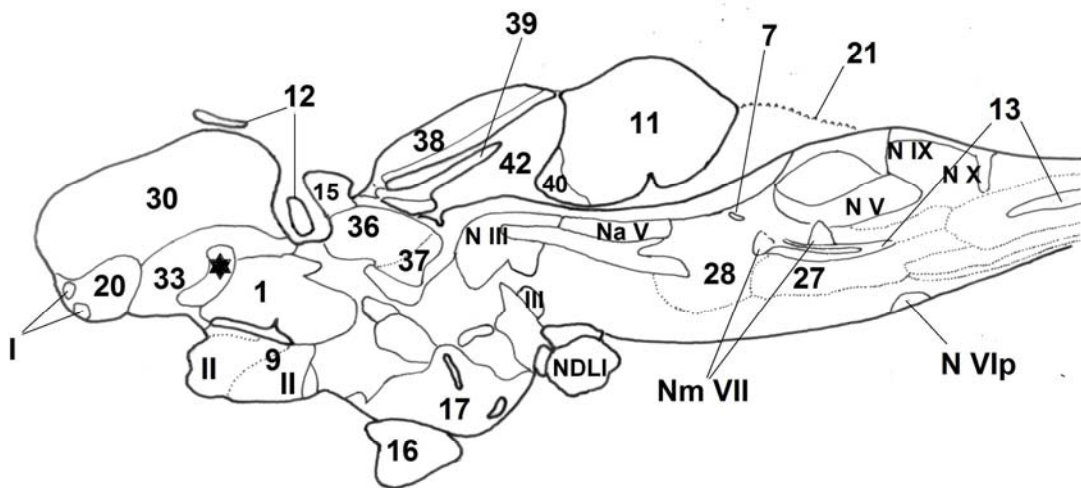


Tableau 2. Nerfs crâniens des actinoptérygiens

Symbole	Dénomination	Innervation	Terminaison centrale
0	Terminal	Sensorielle : épithélium olfactif	Bulbe olfactif, pallium
I	Olfactif	Sensorielle : épithélium olfactif	Bulbe olfactif, pallium
II	Optique	Sensorielle : rétine	Noyaux du thalamus et de l'hypothalamus et toit optique
E	Epiphysaire	Epiphyse	Epithalamus
III	Oculomoteur*	Motrice : muscles internes et externes de l'œil	Tegmentum, noyau oculomoteur
P	Profond	Sensorielle : peau de la tête et du museau	Ganglion du nerf profond
IV	Trochléaire	Motrice : muscles externes de l'œil	Isthme, noyau trochléaire
V	Trigéminal**	Sensorielle: face, cavité buccale, bourgeons gustatifs, système latéral antérieur. Motrice : mâchoires	Medulla, noyau descendant du trigéminal. Pont, noyau principal du trigéminal
VI	Abducteur	Motrice : muscles postérieurs de l'œil	Medulla, noyau abducteur (<i>abducens</i>)
VII	Facial **	Sensorielle : bourgeons gustatifs, système latéral antérieur Motrice : arc hyoïde.	Medulla, noyau descendant du trigéminal (VII dorsal). Medulla, noyau gustatif (VII ventro-latéral).
VIII	Auditif	Sensorielle : oreille interne, système latéral antérieur.	Medulla, noyaux dans la colonne octavale Pont, noyaux vestibulaire
LL	Nerfs de la ligne latérale	Sensorielle : neuromastes du labyrinthe et du système latéral, électrorécepteurs tégumentaires	Medulla, colonne placodale dorsolaterale
IX	Glossopharyngien**	Sensorielle : bourgeons gustatifs Motrice : musculature des arc branchiaux	Medulla, noyau descendant du trigéminal (IX dorsal). Medulla, noyau gustatif (IX ventro-latéral).
X	Vague	Sensorielle : cavité buccale, ligne latérale, bourgeons gustatifs, viscères thoraciques et abdominaux Motrice : arc branchiaux	Medulla, noyau descendant du trigéminal (X dorsal). Medulla, noyau gustatif (X ventro-latéral).

* Nerf comportant des fibres parasympathiques contrôlant le réflexe photo pupillaire. ** Nerfs comportant des fibres parasympathiques viscéro-sensorielles.

La colonisation cellulaire du cerveau des poissons sépare ces derniers en deux groupes définis en fonction de l'étendue de la migration des neurones à partir de la matrice péri ventriculaire du tube neural de l'embryon (Butler et Hodos, 2005). Le premier groupe correspond à une migration neuronale quasi nulle ou peu étendue et le cerveau est qualifié de laminaire. Dans le deuxième groupe, la migration est étendue et le cerveau peut être qualifié de « cerveau à migration neuronale poussée » qui traduit au mieux le concept anglais d'*elaborated brain*. Un même taxon de poissons peut comporter des représentants dans chacun des groupes de cerveaux (tableau 1). De plus, parmi des représentants du second groupe organisationnel comme les téléostéens, il existe une grande variété morphologique dans l'encéphale (Wullimann et Vernier, 2007). C'est plus spécialement l'encéphale des téléostéens qui est présenté dans ce qui suit.

Le **télencéphale** est proportionnellement moins développé en volume que celui des amniotes et il ne possède pas de néocortex, région du pallium exclusive aux mammifères. Le télencéphale comprend : les bulbes olfactifs (olfaction en relation avec la nutrition et la reproduction) ; le pallium ou hémisphères cérébraux avec ses différentes aires (terminus de l'information sensorielle, siège de la motivation, de la mémoire, de l'apprentissage, du comportement, des fonctions intégratives de réponses aux stimulus) ; un subpallium contrôlant les mouvements. Chez les actinoptérygiens, le télencéphale se forme par un processus d'éversion de la partie rostrale du prosencéphale et non d'évagination comme chez tous les autres vertébrés. Il en résulte que chez ces poissons les deux hémisphères cérébraux sont pleins. Ils ne possèdent donc pas un ventricule chacun mais sont séparés par un espace ventriculaire. De ce fait, la topologie télencéphalique des actinoptérygiens diffère de celle des non actinoptérygiens et des amniotes par les caractéristiques suivantes : la zone postérieure de l'aire dorsale du télencéphale est considérée comme l'homologue du pallium latéral (ou cortex olfactif) ; la zone latérale du pallium a été décrite comme l'aire visuelle ; les zones latérale, centrale et médiale correspondent aux aires mécanosensorielles de la ligne latérale et les zones latérales et médiales, aux aires auditives ; les zone médiale et centrale apparaissent comme somatosensorielles et la zone médiale, comme gustative (Wullimann, 1998 et Northcutt, 2006, cités par Wullimann et Vernier, 2007). Les homologies des zones cérébrales entre actinoptérygiens et non actinoptérygiens sont établies par des études comparatives d'immunoréactivité des cellules nerveuses et de projections.

Le **diencephale** comporte, dans l'ordre dorso-ventral : l'épithalamus ; le thalamus dorsal ; le thalamus ventral ; le tubercule postérieur ; l'aire préoptique ; l'hypothalamus. Le nerf optique (II) entre dans le diencephale en position ventrale, à la limite de l'aire préoptique et de l'hypothalamus. L'épithalamus (épiphyse et habenula) contrôle le rythme circadien et régule les comportements cycliques. Le thalamus dorsal renferme des noyaux relayant l'information vers le télencéphale. Le thalamus ventral abrite des noyaux impliqués dans les trajets nerveux moteurs et visuels, le tubercule postérieur est un relais d'information sensorielle vers le télencéphale. L'hypothalamus constitue un « cerveau viscéral » qui régule le système nerveux autonome et les grandes fonctions (nutrition, reproduction, stress) par l'intermédiaire de l'hypophyse avec laquelle il est connecté par voies nerveuse et humorale, l'hypophyse elle-même étant attachée à la face inférieure de l'hypothalamus (Figure 17). Dans le diencephale se trouve le sac vasculaire (Figure 17), une formation exclusive aux poissons.

Le **mésencéphale** comprend 3 régions principales, le tectum (toit) en partie dorsale, le tegmentum en partie ventrale et l'isthme en arrière du tegmentum. Le toit

optique (visuel et multisensoriel) correspond au colliculus supérieur des mammifères, et le torus semicircularis (acoustico-latéral) qu'il comporte, à leur colliculus inférieur. De plus, un torus longitudinalis s'y trouve également. Le tegmentum est principalement constitué de structures motrices (nerf oculomoteur, noyau du trigéminal, noyau rouge, divers autres noyaux). L'isthme est constitué de nombreux noyaux et faisceaux ascendants et descendants de fibres nerveuses reliant le télencéphale au rhombencéphale. Le mésencéphale lie les informations motrices, sensorielles et intégratives émanant du rhombencéphale avec celles du télencéphale. La présence dans le tectum d'aires recevant des projections topographiques organisées à partir des systèmes auditif, visuel et somatosensoriel produit une cartographie de l'espace de vie de l'animal.

Le **rhombencéphale**, composé de la moelle allongée et du cervelet qui la coiffe, est le tronc cérébral sur lequel s'insèrent la plupart des nerfs crâniens (tableau 2). Il précède la moelle épinière dont il constitue une extension plus élaborée et comporte les éléments suivants : des nerfs sensitifs afférents innervant les récepteurs de la tête et leurs ganglions ; des populations neuronales sensibles groupées en noyaux dans lesquels se terminent les nerfs afférents, noyaux qui possèdent des éléments innervant l'ensemble squelette-musculature et d'autres innervant les viscères ; des neurones efférents moteurs somatiques innervant la tête et les mâchoires ; des neurones efférents moteurs viscéraux dont les axones sont dans le nerf X et aboutissent à des ganglions situés à proximité de l'organe à innover (ganglions parasympathiques) ; deux systèmes intégrateurs d'informations et coordonnateurs de mouvements d'ensembles musculaires, la **formation réticulée** et le **cervelet** qui sont deux subdivisions encéphaliques complexes. Le cervelet intègre les informations des systèmes somatosensoriels de la tête, de la moelle épinière et du système vestibulaire avec les influx émanant de divers éléments moteurs du télencéphale. Il se trouve ainsi impliqué dans des fonctions sensori-motrices (équilibre, tonus postural, lissage de l'activité motrice) et des fonctions cognitives et émotionnelles (apprentissage, mémoire) (Rodriguez *et al.*, 2005). Par ailleurs, le volume cérébelleux est particulièrement important chez les poissons dont l'électroréception constitue une part notable de l'information sensorielle. La **formation réticulée** est faite d'un grand nombre de groupes de neurones qui ne sont vraiment ni sensitifs ni moteurs et qui occupent l'espace compris entre les noyaux et les faisceaux d'axones ascendants et descendants des nerfs sensitifs et moteurs. Le long du tronc cérébral, ces neurones sont disposés en colonnes longitudinales dont la plus médiale est le raphé, colonnes qui s'étendent jusque dans le diencéphale. La formation réticulée coordonne les activités de groupes de noyaux moteurs du mésencéphale et du rhombencéphale ayant des effecteurs en commun, de sorte qu'ils ne contrarient pas leurs actions.

La moelle allongée des téléostéens renferme les cellules de Mauthner, éléments existant également chez les agnathes et les amphibiens. Les cellules de Mauthner sont deux neurones de très grande taille (longueur 1 mm, diamètre 0,1 mm chez *Carassius auratus*), situés près de la terminaison de la branche vestibulaire du nerf VIII. Ces cellules possèdent deux dendrites principaux atteignant le diencéphale et émettant deux axones géants courant dans la moelle épinière. Elles sont remarquables par leurs liaisons avec différents éléments sensoriels et leur capacité d'intégration. Leur rôle est de déclencher une fuite très rapide en provoquant une torsion du corps en arc de cercle et un redressement instantanés dès la perception d'un stimulus inquiétant, permettant ainsi d'échapper à des prédateurs.

Les nerfs crâniens (tableau 2) sont, pour la plupart les mêmes que ceux des tétrapodes à l'exception des nerfs XI (spinal) et XII (grand hypoglosse) qui manquent chez les poissons. En revanche les nerfs latéraux, l'un antérieur et l'autre postérieur, et parfois un 3^e médian, qui innervent le système latéral sont propres aux poissons. De même le nerf profond est individualisé alors que chez les mammifères, il chemine avec la branche oculaire du V. Les fibres du nerf terminal cheminent associées à celles du nerf olfactif et se terminent dans le bulbe olfactif d'où partent des projections vers le pallium dorsal. Les bulbes olfactifs peuvent être sessiles chez certaines espèces de téléostéens. Ils peuvent être aussi très volumineux. Les informations des nerfs olfactifs servent en particulier aux fonctions de nutrition et de reproduction (comportement sexuel, nidification). Le nerf terminal, d'ailleurs, a des neurones sécrétant la *gonadotropin-releasing hormone* GnRH. Les nerfs T et I sont anatomiquement des expansions des bulbes olfactifs. Pareillement, le nerf II émane des bulbes optiques. L'innervation gustative est particulièrement développée, impliquant les nerfs V, VII (ventro-latéral), IX (ventro-latéral) et X (ventro-latéral). Les nerfs VII et VIII forment le complexe « acoustico-facial ». Chez les Siluridae et les Cyprinidae, le noyau gustatif du VII forme 2 éminences en position dorso-médiale du rhombencéphale, les lobes faciaux. Pareillement, chez les Siluridae et les Cyprinidae, les nombreux noyaux des nerfs IX et X forment 2 renflements dorso-latéraux légèrement en arrière des précédents, les lobes vagues (Figure 14 c).

La moelle épinière, entourée de sa couche méningée, s'étend le long d'un canal rachidien délimité par les corps vertébraux en partie ventrale, et les arcs neuraux en partie dorsale. Elle forme ainsi une succession de segments correspondant chacun à une vertèbre. Au plan général, la moelle épinière est constituée de colonnes de corps cellulaires de neurones et de faisceaux d'axones. Les faisceaux d'axones (ascendants et descendants) forment la substance blanche périphérique et les colonnes de corps cellulaires, la substance grise autour du canal central. Cette dernière se présente en coupe transversale sous l'aspect de deux cornes ventrales et deux dorsales. Les nerfs spinaux en partent à raison d'une paire par métamère. Ces nerfs émergent de la substance grise par leurs racines dorsale, sensitive, et ventrale, motrice, qui fusionnent ensuite pour former un nerf mixte sortant par l'espace compris entre deux arcs neuraux. En dérivation sur chacune des racines se trouve un ganglion. Chez les agnathes, les racines restent séparées.

L'organisation de la moelle épinière des poissons diffère sensiblement de celle des tétrapodes. D'une manière générale, les corps cellulaires des neurones moteurs forment une colonne assez uniforme dans la substance grise alors que chez les tétrapodes ils se disposent en pools de cellules desservant un muscle distinct. De plus, les neurones moteurs sont de deux types : l'un innerve les fibres musculaires blanches (nage rapide), l'autre les fibres rouges (nage lente). Parmi les neurones moteurs, il y a des neurones électro-effecteurs commandant les organes électriques, qui sont des muscles modifiés, chez certaines espèces de poissons comme la torpille *Torpedo spp.*, le gymnote ou anguille électrique *Gymnotus (Electrophorus) electricus* ou le poisson chat électrique *Malapterurus electricus*. La périphérie de la moelle épinière est occupée par le plexus dendritique marginal, un réseau dense d'axones d'interneurones (neurone-relais). Ce plexus est la zone principale d'interactions entre les neurones médullaires car les axones sensitifs afférents y aboutissent ainsi que ceux des interneurones. Des interneurones particuliers, les neurones-relais envoient non seulement des axones dans le plexus dendritique mais aussi un autre axone qui franchit la partie médiale de la moelle où il se ramifie en T. Il peut ainsi atteindre d'une part, l'extrémité postérieure de la moelle et de l'autre, le télencéphale, en émettant le long de ses trajets des branches collatérales.

Cette organisation de la moelle épinière permet aux poissons de répondre à leurs exigences locomotrices, fondées sur l'ondulation rythmée de leur corps due à l'action des myomères. La contraction des myomères correspondants de part et d'autre du corps doit être coordonnée pour obtenir un rythme de fonctionnement délié propulsant efficacement l'animal dans son milieu. La moelle épinière contrôle ainsi de façon plus autonome que chez les tétrapodes le système musculo-squelettique. Elle assume beaucoup des activités relatives à la locomotion et à la posture et les coordonne avec les signaux sensoriels émanant du pallium, du tectum, du cervelet et de la formation réticulée.

Les **neurotransmetteurs** ont été bien conservés au cours de l'évolution. On retrouve ainsi dans la plupart des neurones de poissons les activateurs acide glutamique et glutamate et des inhibiteurs comme l'acide γ -aminobutyrique (GABA). Les substances neuro modulatrices (dopamine, noradrénaline, sérotonine, histamine et acétylcholine) sont sécrétées par des neurones envoyant principalement leurs projections vers le télencéphale, le diencephale et le mésencéphale. Ces neurones sont répartis inégalement le long de l'axe encéphalique comme le montre l'organisation des actinoptérygiens d'après le modèle du poisson zèbre *Brachydanio rerio* (Wullimann et Vernier, 2007). Le système noradrénergique se concentre dans les cellules du *locus coeruleus* et dans les groupements neuronaux dorso-postérieurs de la moelle allongée. Le système dopaminergique réside dans différentes populations neuronales du diencephale, du subpallium et des bulbes olfactifs. Le système cholinergique est présent dans la moelle allongée et le diencephale. Le système histaminergique se trouve dans des neurones placés en position caudale extrême de l'hypothalamus. Enfin les neurones cholinergiques forment des groupes cellulaires allant du subpallium à l'avant, jusqu'à l'extrémité caudale de la moelle allongée, et tous les noyaux des nerfs crâniens moteurs sont cholinergiques.

Le système nerveux autonome

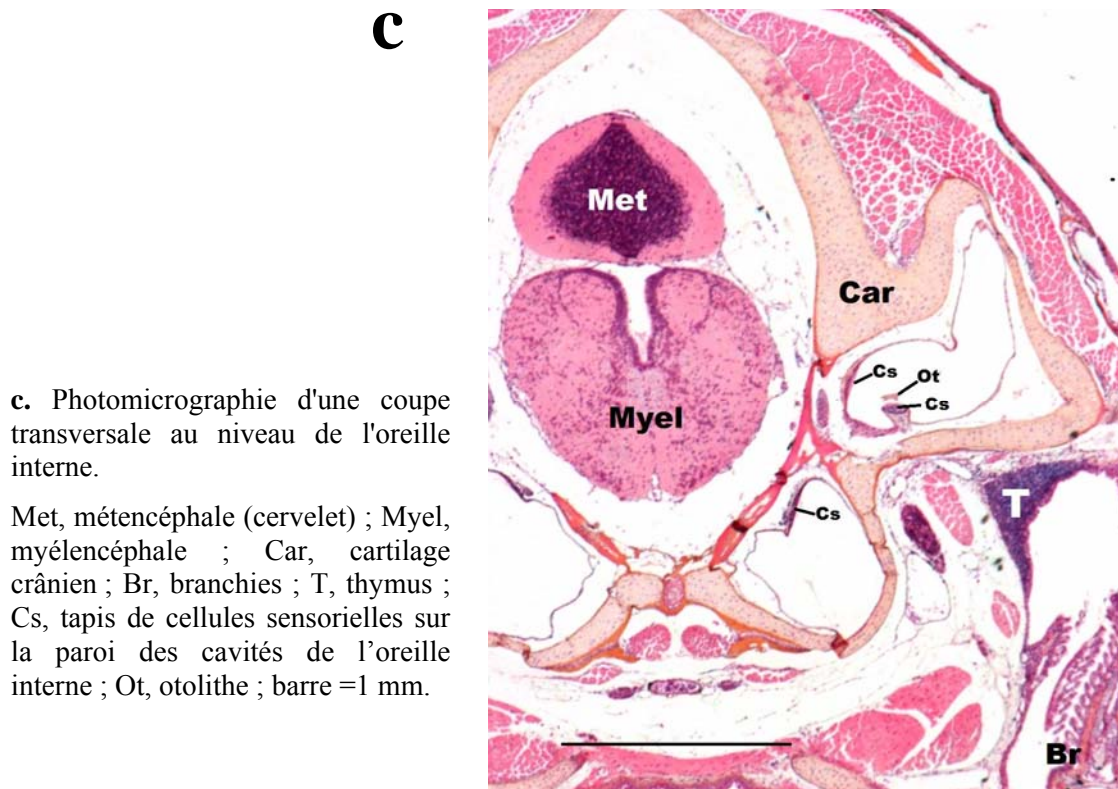
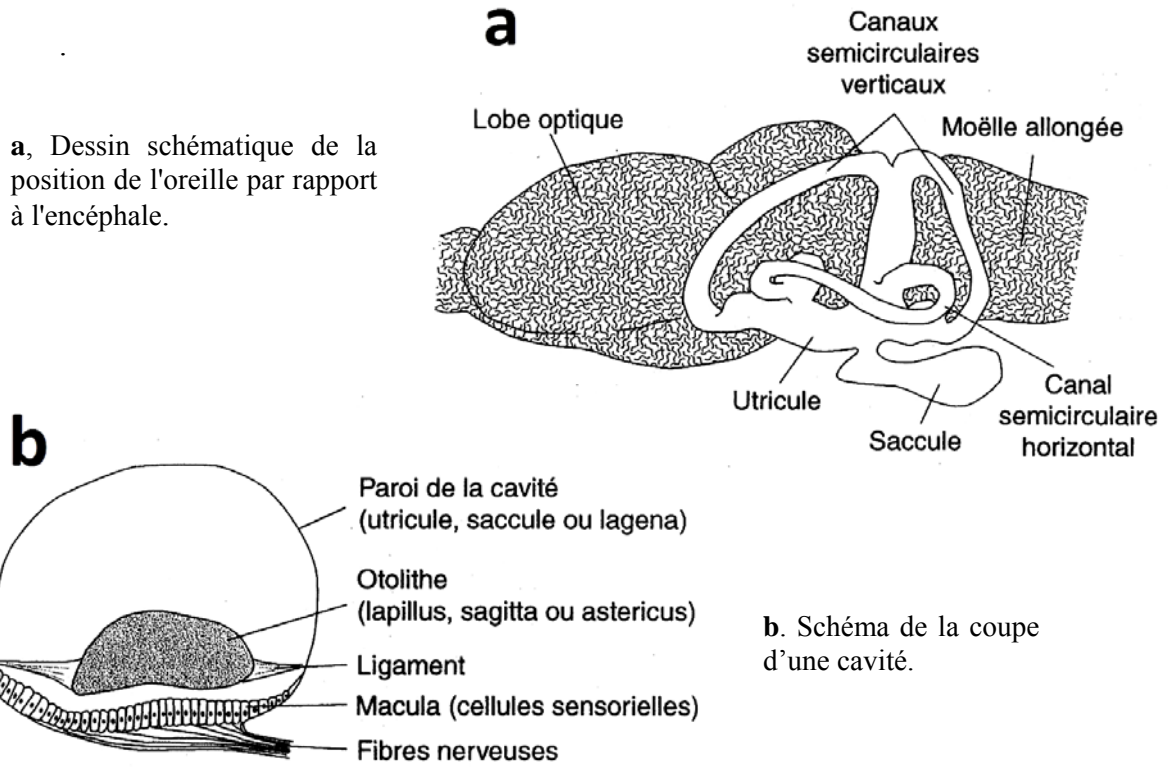
Moins bien connu que celui des tétrapodes, le système nerveux autonome comporte un système sympathique et un système parasympathique. Le système sympathique comporte des corps cellulaires, ou péricaryons, dans la moelle épinière et des neurones dans les ganglions placés en dérivation sur la racine ventrale des nerfs rachidiens, tout le long de la moelle épinière. Le neurone post ganglionnaire demeure éloigné du tissu qu'il innerve. Les neurotransmetteurs respectifs des neurones préganglionnaires et post ganglionnaires sont l'acétylcholine et la norépinéphrine (noradrénaline).

Le système parasympathique a ses neurones localisés dans la moelle allongée et dans la région sacrée de la moelle épinière. Les axones afférents aboutissent d'une part, dans les noyaux sensitifs des nerfs crâniens et de l'autre, dans les noyaux viscéro-moteurs de la région sacrée de la moelle. Les axones efférents sont émis par les neurones des noyaux du nerf X et cheminent dans ce nerf vers des ganglions situés très près des organes innervés. L'acétylcholine est le seul neurotransmetteur parasympathique. D'une manière générale, la double innervation des viscères par le système nerveux autonome engendre la modération avec le système parasympathique et l'exacerbation avec le système sympathique. On constate les effets de cette dernière lors du stress aigu.

Système nerveux et organismes pathogènes

Le système nerveux est la cible d'élection des bétanodavirus (virus des nécroses nerveuses) qui infectent de nombreuses espèces marines. Comme le système nerveux est hors d'atteinte des anticorps, du fait de la barrière hémato-encéphalique, différents

Figure 15. Oreille interne d'un poisson téléostéen



virus peuvent se « réfugier » à la fois dans les neurones et les cellules de la glie. Ainsi trouve-t-on des virus comme ceux de la SHV, de la NHI, de la VPC, de la NPI dans le cerveau de poissons en état d'infection inapparente. Divers parasites peuvent de même occuper le système nerveux. Des scuticociliés peuvent s'introduire dans le cerveau en cheminant le long du tractus olfactif. Diverses myxosporidies affectent le tissu nerveux, ainsi que des larves de digènes (métacercaires). Enfin si une « protéine prion » normale a été mise en évidence chez le saumon atlantique, sa modification pathologique n'a pas encore été observée.

Les oreilles internes

Les oreilles internes, enfermées dans les capsules otiques, sont situées symétriquement à l'intérieur du crâne en position latéro-postérieure par rapport au cerveau (Figures 15 a et c). Elles comportent des cavités (sacculé, utricule ou lagena) communiquant avec 3 canaux semi-circulaires, l'ensemble formant le labyrinthe, à paroi membraneuse. C'est sur la paroi interne de ce labyrinthe que sont répartis les organes sensoriels eux-mêmes. L'oreille interne des poissons ne comporte pas de cochlée.

Dans des renflements des canaux semi-circulaires se trouvent des bourgeons sensoriels (organisés en « cupula ») très comparables à ceux du système latéral ; dans les cavités, les cellules sensorielles organisées en « macula » sont recouvertes par des pièces compactes de carbonate de calcium, les otolithes (sagitta, lapillus, astericus) (Figures 15 b et c). Ce sont là les organes impliqués dans le maintien de l'équilibre. Ce système sensoriel est relié au cerveau par le huitième nerf crânien (nerf auditif).

Le fonctionnement de l'oreille interne peut être perturbé par des lésions causées par les myxozoaires attaquant le cartilage de la capsule otique. Il a été montré que *Myxobolus cerebralis* pouvait se disséminer dans l'organisme en cheminant dans les nerfs eux-mêmes pour atteindre ses cibles cartilagineuses.

Les glandes endocrines

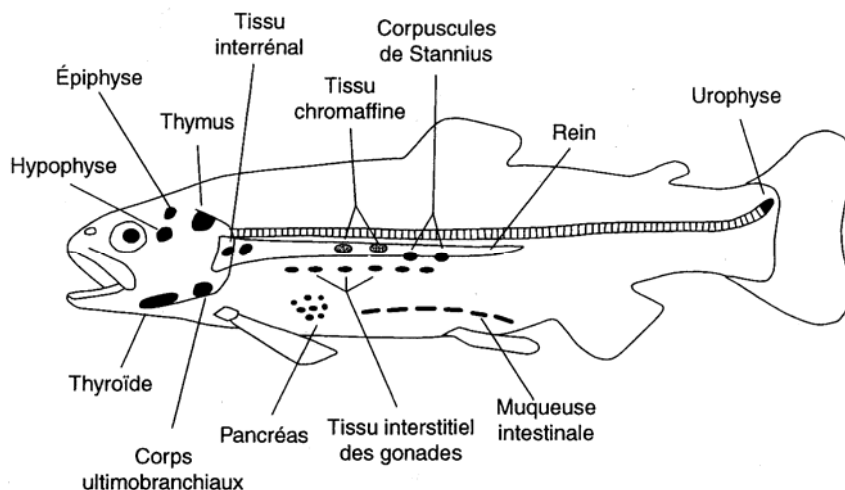


Figure 16. *O. mykiss* truite arc-en-ciel. Représentation schématique de la localisation des glandes endocrines.

Cette section résume la localisation (Figure 16) et la fonction des glandes endocrines connues chez les poissons. Les données présentées servent de préliminaire et de complément aux éléments de physiologie développés plus loin, avec lesquels il peut y avoir quelque redondance.

L'hypophyse

Hormones (H) hypothalamiques de libération	Hormones hypophysaires effectrices	Tissus cibles	
GnRH (<i>Gonadotropin releasing H</i>)	FSH (hormone folliculo-stimulante)	Gonades	Endocrine
CnRH (<i>Corticotropin releasing H</i>)	LH (hormone lutéinisante) ACTH hormone corticotrope	Cortex adréral	
TRH (<i>Thyrotropin releasing H</i>)	TSH (<i>Thyroid stimulating H</i>), Thyréostimuline	Thyroïde	
PRF (<i>Prolactin releasing factor</i>) PRIH (<i>Prolactin release inhibiting H</i>) <i>Melanocyte stimulating H releasing factor</i> (MRF) <i>Melanocyte stimulating H release-inhibitory factor</i> (MIF)	Prolactine MSH (<i>Melanocyte stimulating H</i>)	Rein, branchies Mélanophores	Non endocrine
GHRH (<i>Growth hormone releasing H</i>), Somatolibérine	GH (hormone de croissance), Somatotropine	Squelette	
Hormones hypothalamiques effectrices transitant par l'hypophyse			
AVT (<i>Arginine vasotocin</i>)		Rein et aorte (chez les Acanthoptérygiens)	
Isotocine		Vaisseaux sanguins, Oviducte (chez les Acanthoptérygiens)	
Ocytocine		Rein (Actinoptérygiens)	
Vasopressine		Rein	

Tableau 3. Hormones hypothalamiques et hypophysaires.

Située à la base du diencephale, l'hypophyse est composée de deux parties imbriquées : la **neurohypophyse**, en continuité avec les centres nerveux (hypothalamus), et l'**adénohypophyse** (Figure 17). Chez les poissons les deux parties sont reliées par des connections nerveuses. Cette glande joue un rôle central dans le contrôle hormonal du fonctionnement de l'organisme, soit directement, soit par le relais d'autres glandes endocrines (tableau 3).

- La neurohypophyse produit des nonapeptides apparentés à la vasopressine (en particulier vasotocine et isotocine). Elle aurait un rôle dans la pression sanguine, l'osmorégulation, l'oviposition et la stimulation de la production de testostérone par le

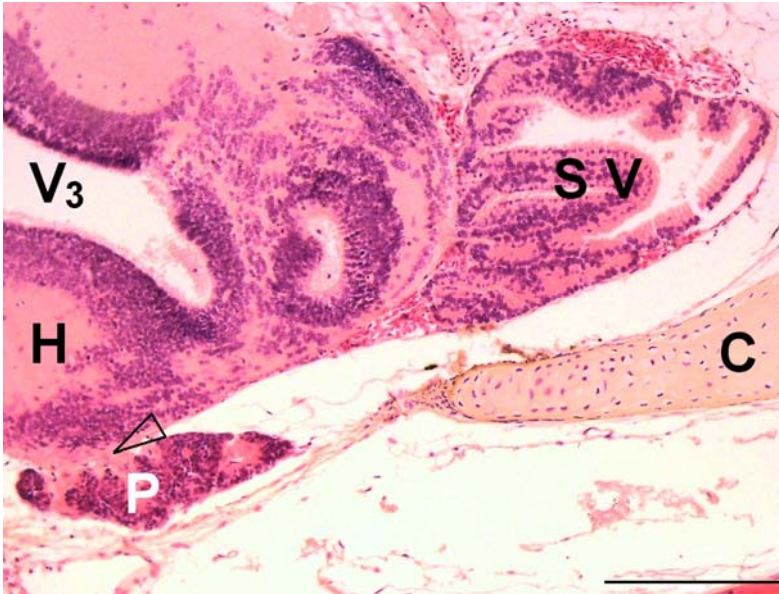


Figure 17. *O. mykiss* truite arc-en-ciel, partie postérieure du diencéphale en coupe sagittale. L'hypothalamus (H) qui renferme le 3^e ventricule (V), porte l'hypophyse ou glande pituitaire (P) appendue par un pédoncule (pointe de flèche) ; le sac vasculaire (SV) occupe la région caudale du diencéphale ; cartilage de la boîte crânienne (C). Barre = 200 μ m.

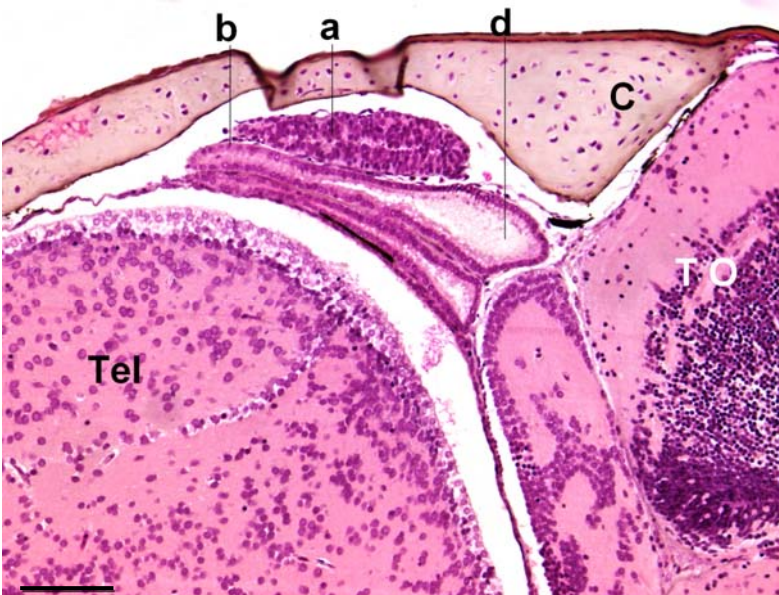


Figure 18. *Salmo trutta* truite commune, épiphyse ou glande pinéale. La glande, surplombée par la boîte crânienne (C), émerge entre le télencéphale (Tel) et le toit optique (TO) et montre : a, la vésicule terminale (cellules sensorielles et lumière) ; b, les cellules du sac dorsal ; d, la lumière du sac dorsal. Barre = 100 μ m

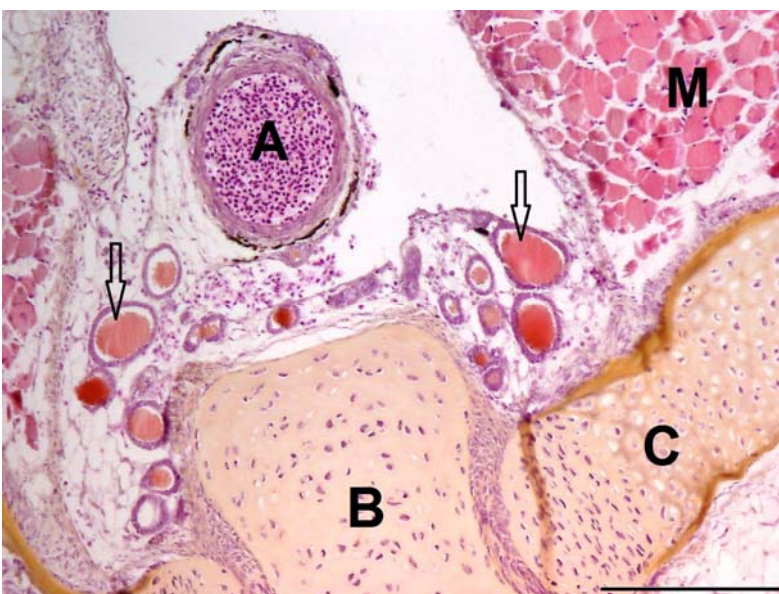


Figure 19. *O. mykiss* truite arc-en-ciel, follicules thyroïdiens (flèches) dans une coupe transversale de la tête au niveau des branchies. A, aorte ventrale ; B, basi-branchial ; C, cartilages des arcs branchiaux ; M, muscles. Barre = 200 μ m.

testicule. Elle produit aussi des neuropeptides stimulant et régulant l'adénohypophyse (exemple la GRH, *gonadotropin-releasing hormone*).

- L'adénohypophyse agit par ses différentes hormones sur la thyroïde, et donc la croissance, sur les gonades et la reproduction, sur les corps suprarénaux et interrénaux, sur la pigmentation. Elle agit sur diverses régulations métaboliques et sur le comportement, ainsi que sur l'osmorégulation en eau douce (prolactine).

Le sac vasculaire

Le sac vasculaire ou *saccus vasculosus* (Figure 17), souvent considéré comme un organe particulier aux poissons, pourrait être l'homologue de *l'eminentia saccularis* des amniotes. Il est situé en position dorsale par rapport à la partie postérieure de l'hypophyse. Il présente une structure à la fois sensorielle (en particulier des neurones en contact avec le liquide céphalorachidien) et glandulaire. On y a mis en évidence une protéine analogue à l'hormone parathyroïdienne, un récepteur pour les glucocorticoïdes, et la sécrétion de neuropeptides. Son rôle, qui n'est pas encore bien établi, est peut-être celui d'un régulateur entre différentes parties de la région thalamique.

L'épiphyse

L'épiphyse, ou organe pinéal, est située à la partie dorsale du diencephale (Figure 18). Elle joue le rôle de photorécepteur et transmet des signaux nerveux et hormonaux. On y trouve des cellules photoréceptrices analogues aux cônes de la rétine. La principale hormone synthétisée est la mélatonine, qui agit sur la plupart des processus physiologiques pour les adapter à la photopériode.

La thyroïde

La thyroïde se présente parfois sous la forme d'un organe massif mais le plus souvent sous celle de vésicules dispersées entre la langue et la base des derniers arcs branchiaux, le long de l'aorte ventrale (Figure 19). Sa structure histologique est semblable à celle qui est rencontrée chez les mammifères, comme le sont sa concentration en iode et sa réactivité à cet élément (hyperplasie et hyperfonctionnement). Elle concentre l'iode à partir du sang et le fixe à la thyroglobuline, qu'elle synthétise. Après stimulation par l'hypophyse, la thyroïde libère des iodo-thyrosines (en particulier la tétra-iodo-thyrosine, ou thyroxine) dans le sang. Les hormones thyroïdiennes contrôlent la croissance, le développement, et la métamorphose chez les poissons plats. La thyroïde est aussi impliquée dans les modifications morphologiques et physiologiques accompagnant les migrations, ainsi que dans l'osmorégulation en eau salée.

Les corps ultimo-branchiaux

Les corps ultimo-branchiaux (ou formations post-branchiales) (Figure 20) sont deux glandes situées entre la paroi ventrale de l'œsophage et le sinus veineux, et à proximité de la thyroïde. Elles produisent une calcitonine et ont longtemps été considérées comme homologues des parathyroïdes des vertébrés supérieurs, appellation désormais réservée aux vertébrés terrestres. Le rôle de cette calcitonine semble bien établi mais quelque peu différent de celui qu'elle a chez les vertébrés supérieurs : elle stimule la production d'os par les ostéoblastes. Le pic de calcitonine observé pendant l'ovogenèse n'est pas encore totalement expliqué (mobilisation du calcium dans la vitellogénine ou protection du squelette contre une déminéralisation excessive ?)

Figure 20. *S. trutta* truite commune de 35 mm, organe ultimo-branchial (U). a, muqueuse de l'œsophage ; b, musculature ; c, capsule conjonctive ; d, septum péricardique ; h, foie. Barre = 100 µm.

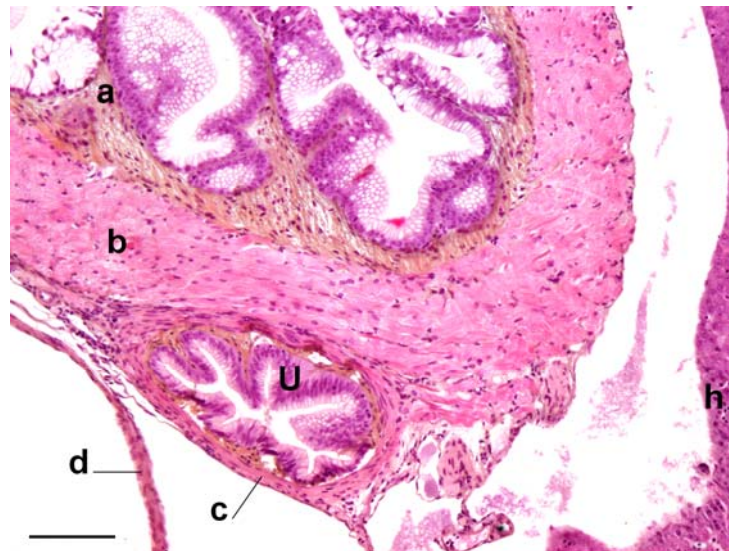
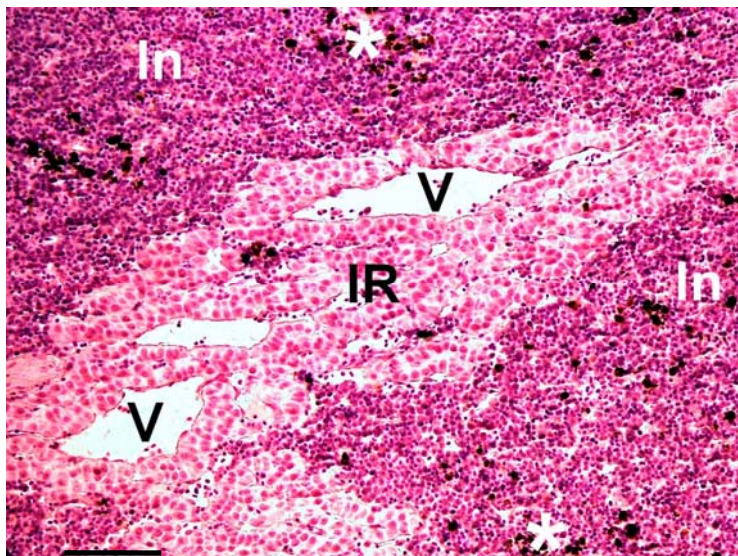
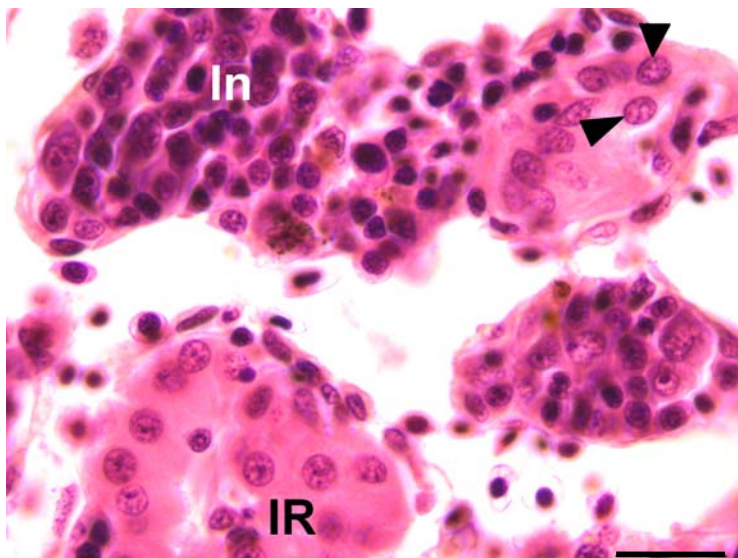


Figure 21. *O. mykiss* truite arc-en-ciel, formations endocriniennes présentes dans le pronéphros.

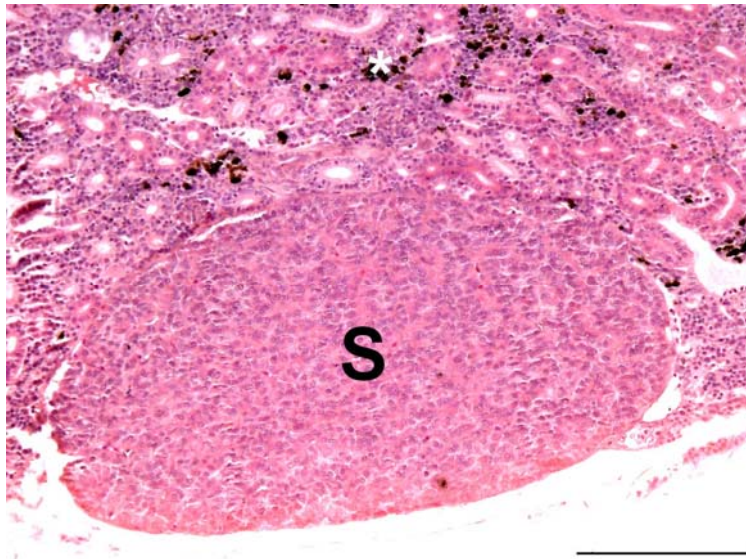


a - tissu interrénal chez une truite de 100 g : massifs de cellules cubiques claires (IR) bordant des espaces vasculaires (V) au sein de zones de cellules mononucléées hématopoïétiques et lymphoïdes de l'interstitium (In) renfermant des foyers mélanomacrophagiques (astérisques) ; barre = 100 µm.



b - chez un alevin de 50 mm, éléments de tissu interrénal (IR) et de tissu adrénal représenté par des cellules dont les noyaux, sensiblement ovoïdes, ont une chromatine marginée (pointes de flèches), ces cellules sont les cellules chromaffines ; barre = 20 µm.

Figure 22. *O. mykiss* truite arc-en-ciel, corpuscule de Stannius (S). Masse de cellules épithéliales enchâssées dans le parenchyme rénal dont on voit les tubules urinaires sectionnés selon diverses incidences et les foyers noirs formés par des agrégats de mélanomacrophages (astérisque). Barre = 200 μ m.



Les formations chromaffines (corps suprarénaux), interrénales et les corpuscules de Stannius

Ces trois types de formations, distinguées par l'histologie, comportent des amas de cellules glandulaires plus ou moins importants localisés dans le rein.

Les formations chromaffines et interrénales se trouvent dans le rein antérieur, autour de la veine cardinale (Figure 21), et sont d'ailleurs réunies chez de nombreux téléostéens, tandis que les corpuscules de Stannius (Figure 22) sont implantés dans le rein postérieur. Les formations chromaffines et interrénales peuvent être considérées comme homologues des capsules surrénales des vertébrés supérieurs.

- Le tissu chromaffine, équivalent de la médullosurrénale des amniotes, sécrète des catécholamines sous l'impulsion du système sympathique, en particulier l'épinéphrine (adrénaline) qui élève le rythme et la puissance des battements cardiaques, la glycolyse hépatique, l'hydrolyse des acides gras, et provoque une vasoconstriction et une hypertension en même temps qu'une vasodilatation branchiale.

- Les formations interrénales correspondent à la corticosurrénale et sécrètent des hormones stéroïdes (cortisol, cortisone). Ces hormones interviennent dans la réponse de type « stress », l'inflammation, l'osmorégulation, le métabolisme du glucose et le contrôle des mélanophores. Elles sont elles-mêmes sous contrôle hypophysaire. Chez les saumons du Pacifique, il semble que la maturation sexuelle, avec sa libération accrue d'androgènes et d'œstrogènes, entraîne lors de la reproduction une hyperplasie et un « emballement » de la glande interrénale pouvant rendre compte des mortalités massives observées après celle-ci (Henderson et Kime, 1987).

Les corpuscules de Stannius sont désormais considérés comme des formations originales chez quelques groupes de poissons dont les téléostéens. Ils produisent une hormone, la stannioalcine, qui régule l'entrée du calcium dans le poisson et le protège d'une hypercalcémie. En effet, les poissons tirent en général l'essentiel de leur calcium directement du milieu ambiant et sont parfois exposés à un excès de cet élément.

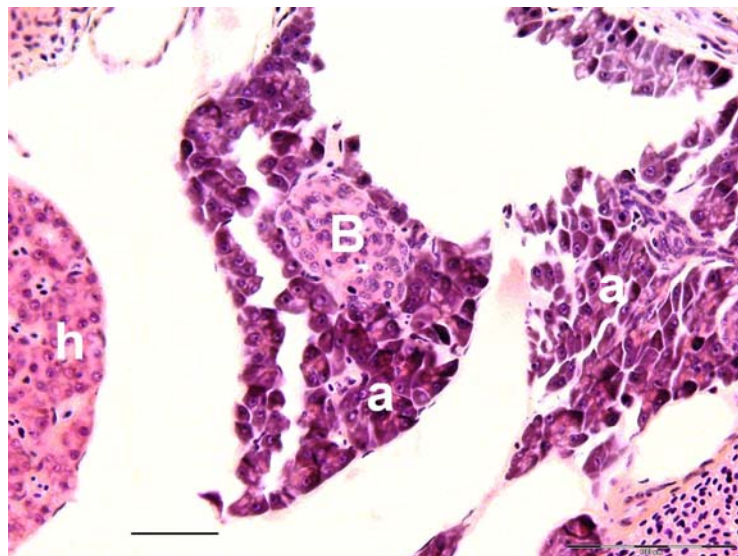
L'urophyse

L'urophyse, particulière aux poissons à mâchoires, est un appareil neurosécréteur situé dans l'urostyle (dernier corps vertébral marquant l'extrémité de la moelle épinière), dont la structure rappelle la neurohypophyse. Elle est en rapport avec la veine porte rénale. Elle synthétise les urotensines I et II. Les deux urotensines jouent un rôle dans l'osmorégulation, plus particulièrement l'adaptation à l'eau salée. L'urotensine I stimule la synthèse de stéroïdes interrénaux, l'urotensine II stimule les contractions du cœur, de la vessie urinaire, de l'intestin et des canaux génitaux, ainsi que l'absorption des ions par l'intestin.

Le pancréas endocrine

Comme le pancréas exocrine (voir appareil digestif, p. 37), avec lequel il est intriqué, le pancréas endocrine est diffus, sauf chez quelques espèces (brochet, anguille, silure) et formé en partie d'îlots (îlots de Brockman, comparables aux îlots de Langerhans des vertébrés supérieurs) dont l'un peut être particulièrement développé (Figure 23). Comme chez les vertébrés supérieurs il assure la régulation du taux de glucose plasmatique en sécrétant une insuline hypoglycémiante et un glucagon hyperglycémiant agissant sur le muscle et le foie. Une fonction apparemment originale de l'insuline des téléostéens est de stimuler l'incorporation des acides aminés. Le pancréas synthétise aussi une somatostatine dont un des rôles est de réguler l'excrétion des ions par les cellules à chlorures des téléostéens marins.

Figure 23. *O. mykiss* truite arc-en-ciel, tissu pancréatique. Un îlot de Brockman (B) est entouré d'acini exocrines (a), à gauche, se trouve un fragment de foie (h). Barre = 50 µm.



Le tissu interstitiel des gonades

Le tissu interstitiel des gonades, soumis à l'action des hormones gonadotropes hypophysaires, est lui-même producteur d'hormones (testostérone et progestérone) influençant les caractères sexuels secondaires et le comportement sexuel.

La muqueuse intestinale

La muqueuse intestinale possède des formations sécrétoires dont les hormones, parmi lesquelles il s'en trouve d'identiques à celles du pancréas, contrôlent différents aspects de la digestion et contribuent à la régulation des sécrétions pancréatiques.

L'appareil digestif et ses organes annexes

Le tube digestif (Guillaume et Choubert, 1999)

Le tube digestif est formé de la superposition de couches tissulaires qui sont, de l'intérieur vers l'extérieur : une muqueuse, une sous muqueuse, une double couche musculaire et une séreuse. L'importance relative de chacune de ces couches varie selon le segment tubaire et les espèces de poissons considérés.

La bouche est prolongée par l'œsophage, tube court et rectiligne à paroi souple, faite d'un épithélium riche en cellules à mucus et de fibres musculaires sous-jacentes, avec systématiquement une musculature striée (donc à contraction volontaire) permettant la régurgitation à volonté. L'estomac, défini par sa capacité de sécrétion de pepsine et d'acide chlorhydrique, est bien développé chez les nombreuses espèces qui avalent leurs aliments sans mastication. On distingue plusieurs types morphologiques : estomac rectiligne, siphonal, comportant une portion descendante et une portion ascendante, caecal comportant un « cul de sac » important (Figure 24). Il existe un sphincter à la limite de l'œsophage et de l'estomac, surtout répandu chez les espèces d'eau douce et considéré comme une adaptation destinée à limiter l'ingestion d'eau (voir l'osmorégulation p.76).

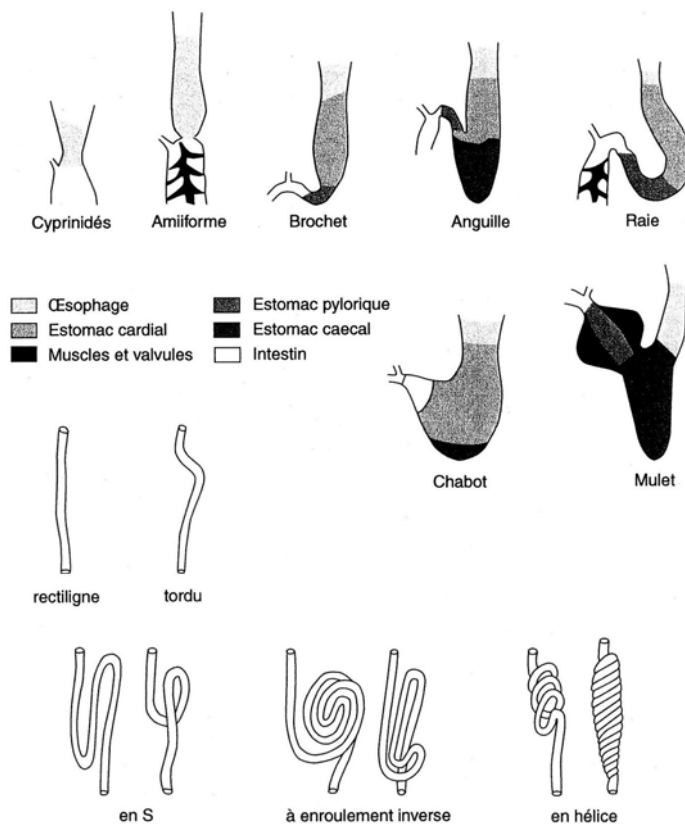


Figure 24. Différents types d'estomacs et d'intestins rencontrés chez les poissons (d'après Guillaume et Choubert, 1999).

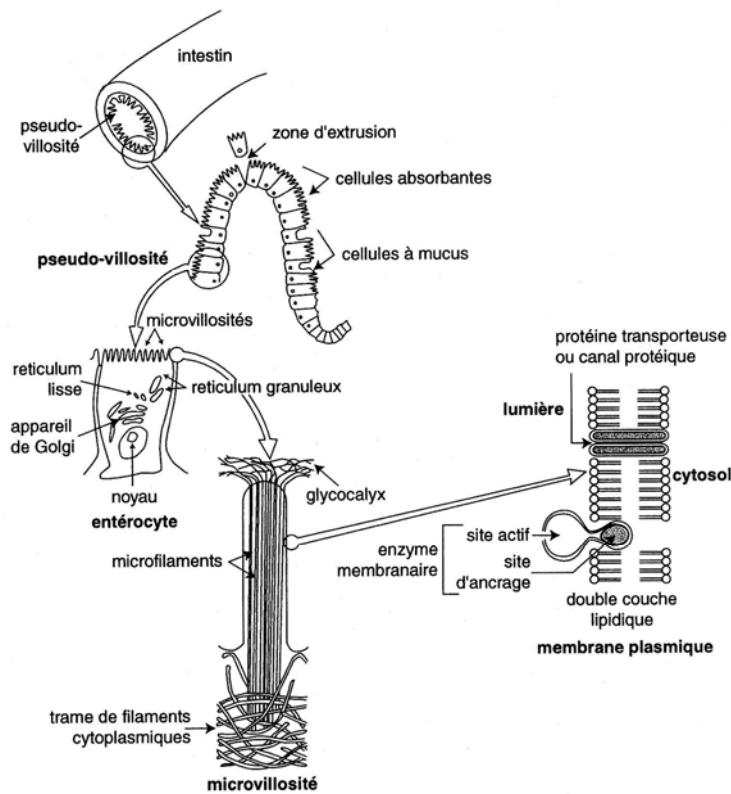
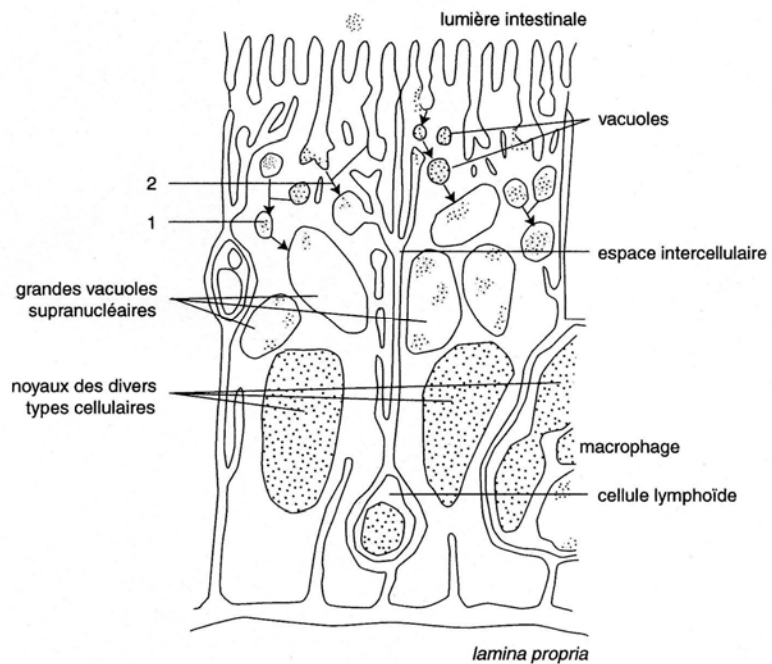


Figure 25. Représentation schématique de l'anatomie et de l'histologie de l'intestin, de la coupe de l'organe (échelle macroscopique) à la structure moléculaire de la membrane plasmique des micro-villosités. (d'après Guillaume et Choubert, 1999).

Figure 26. Cellule à endocytose de l'épithélium intestinal postérieur des poissons (d'après Vernier et Sire, 1988, in Guillaume et Choubert, 1999). Les macromolécules protéiques de la lumière intestinale pénètrent par les invaginations situées à la base des microvillosités. Elles forment des vacuoles qui peuvent, soit fusionner pour donner de grandes vacuoles supranucléaires où les molécules sont digérées (1), soit gagner l'espace intercellulaire (2), où elles entrent en contact avec les cellules lymphoïdes et les macrophages.



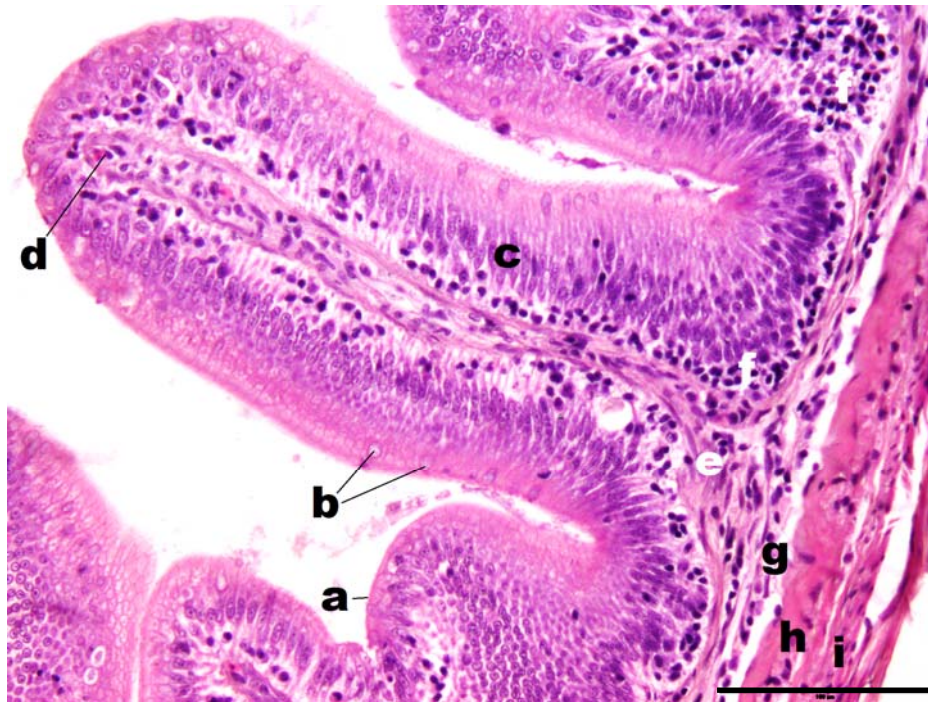


Figure 27. *O. mykiss* truite arc-en-ciel. Photomicrographie de la muqueuse intestinale. Éléments représentés : a, plateau strié ; b, mucocytes ; c, noyaux des entérocytes (cellules absorbantes) ; d, vaisseau sanguin ; e, *lamina propria* ; f, lymphocytes ; g, *stratum granulosum* ; h, musculature circulaire ; i, musculature longitudinale. Barre = 100 μm .

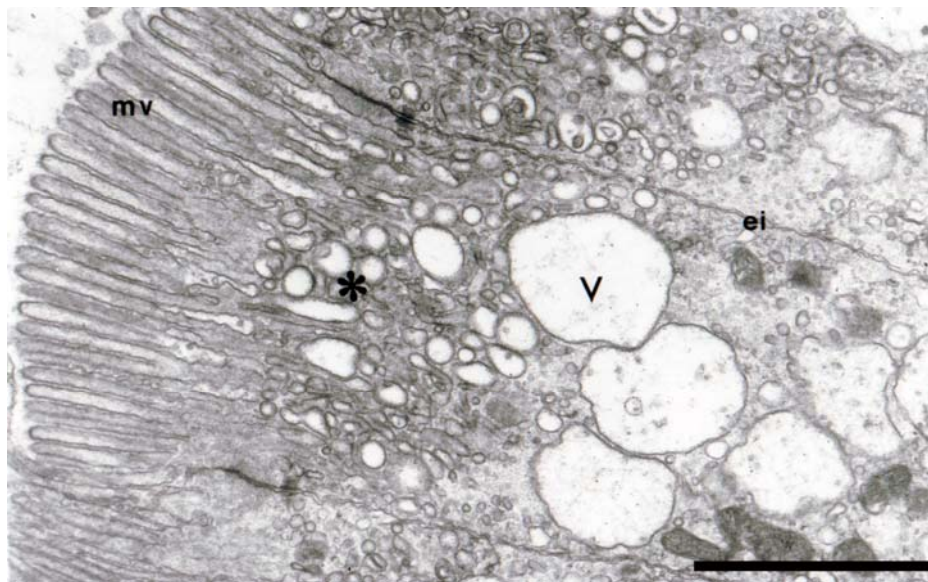


Figure 28. Electromicrographie de l'épithélium intestinal montrant une cellule à endocytose ou cellule absorbante. Éléments montrés : astérisque, petites vacuoles avant fusion ; ei, espace intercellulaire ; mv, microvillosité ; V, grande vacuole supranucléaire ; barre = 1 μm . (Cliché M.F. Sire).

La paroi de l'estomac, souple et contractile comporte : une muqueuse bordée intérieurement d'un épithélium simple formé de cellules à pôle muqueux fermé, riche en cellules glandulaires auxquelles s'ajoutent des glandes pluricellulaires ; une sous muqueuse ; une tunique musculaire ; une séreuse. L'estomac est absent chez des familles qui possèdent un appareil masticateur (cyprinidés), et d'une façon générale chez les larves. La limite entre estomac et intestin est souvent peu visible (région pylorique) : très souvent la valvule pylorique (ou sphincter pylorique lorsqu'elle est doublée d'un anneau de fibres musculaires) fait défaut. Le débouché du canal cholédoque, en général situé immédiatement en arrière, marque cette limite.

L'intestin peut être court et rectiligne ou long et plus ou moins enroulé : sa longueur peut être de 0,2 à 2,5 fois celle du corps chez les carnivores, de 0,8 à 15 fois chez les herbivores. Il est utile de signaler que les différentes parties décrites peuvent recevoir des définitions variables selon les auteurs (Guillaume et Choubert *in* Guillaume *et al.*, 1999). Les cæcums pyloriques sont des évaginations en doigts de gants de la paroi intestinale de la région pylorique. Ils font défaut chez les espèces dépourvues d'estomac. Leur nombre peut aller de 1 à près de 1000 (Bergot, 1981). On ne note pas de différenciation entre intestin grêle et gros intestin : l'intestin des poissons ressemble à l'intestin grêle des mammifères. La muqueuse intestinale rappelle celle des vertébrés homéothermes et présente des « pseudovillosités » augmentant la surface de contact avec le contenu intestinal (Figure 25). L'épithélium intestinal est composé de cellules présentant des microvillosités du côté de la lumière intestinale, les entérocytes, et de cellules à pôle muqueux ouvert (Figure 25). Les entérocytes absorbent les macromolécules issues de la digestion, de traitements ou d'apport d'antigènes vaccinaux par endocytose, pour les transmettre au sang ou à des cellules macrophagiques (Figures 26 à 28). La sous muqueuse est absente, la couche musculaire est plus réduite que dans l'estomac et la séreuse est présente. Chez les poissons dulçaquicoles la muqueuse intestinale est imperméable à l'eau, alors que chez les poissons marins elle est perméable. Cela permet d'absorber l'eau de mer ingérée en compensation des pertes osmotiques créées par la différence de salinité entre le sang et l'eau ambiante au niveau des épithéliums branchial et buccal. En outre, des lymphocytes sont présents entre les entérocytes et dans la couche tissulaire sous-jacente, la *lamina propria*, et des granulocytes forment une couche cellulaire, le *stratum granulosum*, le long de la face interne de la couche musculaire circulaire. Ces dernières formations révèlent l'implication de l'intestin dans la réponse immunitaire.

Chez les élasmobranches (requins et raies), les chondrostéens (esturgeons), les holostéens et les dipneustes, l'intestin est rectiligne et assez court. Son intérieur comporte une « valvule spirale », sorte de columelle ou de vis sans fin prenant naissance dans la paroi et dont la largeur de lame est plus ou moins grande selon les taxons. Cette valvule ralentit la vitesse du transit digestif et favorise l'absorption de nutriments, compensant la faible longueur de l'intestin qui autoriserait un transit trop rapide.

Le tube digestif est le siège d'une pathologie spécifique et diversifiée due aux helminthes (digènes, cestodes, acanthocéphales) et aux protistes (*Spironucleus*, *Cryptobia*, *Goussia*), ainsi qu'aux bactéries (entérites estivales à *Candidatus* *Arthromitus*, *Yersinia ruckeri*) et à certains virus. La nécrose pancréatique infectieuse, par exemple, engendre une sévère entérite qui est en même temps une source importante de dissémination du virus. De la même façon, divers virus se multiplient dans le tube digestif, comme ceux de la NHI (nécrose hématopoïétique infectieuse), de la SHV, de la VPC (virémie printanière de la carpe), et se disséminent par son intermédiaire.

Le foie

Le foie des téléostéens peut être simple (anguille, brochet, salmonidés), bi ou trilobé, ou comporter des lobes compliqués de franges (cyprinidés). Cependant certains auteurs ont décrit le foie des salmonidés comme bilobé. La bile sécrétée par les cellules hépatiques est collectée par des canaux hépatiques et stockée dans la vésicule biliaire, d'où elle se déverse dans l'intestin par un canal cholédoque. Quelques parasites provoquent des atteintes spécifiques du foie, par exemple le cestode *Triaenophorus*.

Le pancréas

Le pancréas des téléostéens est, à de rares exceptions près, diffus et formé de traînées contenues dans le mésentère (le long des cæcums pyloriques quand ceux-ci sont présents). Il peut être partiellement inclus dans le foie (cyprinidés). Comme chez les autres vertébrés, il possède une portion endocrine (îlots de Langerhans ou de Brockman) et une portion exocrine (Figure 23) déversant ses sécrétions dans l'intestin par de fins canaux débouchant à proximité du canal cholédoque. Ces deux portions sont en général réunies. De rares virus sont réputés pour un tropisme particulier (mais jamais exclusif) pour le pancréas (NPI, salmonid alphavirus) mais force est de constater que les virus des grandes infections septicémiques (SHV, NHI) n'épargnent pas cet organe.

La vessie gazeuse.

La majorité des téléostéens possède une vessie gazeuse qui apparaît comme un diverticule de la paroi dorsale de l'œsophage auquel elle reste éventuellement reliée par un canal pneumatique (Figures 10 à 12). La vessie gazeuse manque chez de nombreuses espèces benthiques. La forme de la vessie est très variable. Elle peut être cloisonnée. Le canal pneumatique subsiste en règle générale chez les espèces les plus « primitives » (physostomes) et disparaît chez les plus « évoluées » (physoclistes). La paroi de la vessie comporte une tunique muqueuse et une tunique fibreuse. Quelques physostomes peuvent absorber de l'air par leur canal pneumatique (surtout les alevins qui remplissent ainsi leur vessie gazeuse) et en rejeter. En revanche les physoclistes (sauf durant leurs premiers jours) ne peuvent en faire autant. Il existe donc des organes de sécrétion gazeuse, parfois à l'état d'ébauche chez les physostomes, hautement différenciés chez les physoclistes : glande à gaz (ou corps rouge), en position antéro-ventrale, remarquable par son irrigation sanguine. Il existe aussi un organe de résorption gazeuse : l'ovale, situé en position postéro-dorsale. Le fonctionnement de ces organes sera précisé plus loin.

Quelques parasites, nématodes en particulier (*Anguillicola*, *Cystidicola*) et myxosporidies (*Sphaerospora*), se localisent dans la vessie gazeuse. Différentes pathologies, pas toujours bien expliquées, ont également été décrites. Le gonflement initial, important pour les larves des poissons, peut être compromis par l'hypoxie. Tel est le cas chez les tilapias, qui n'avalent pas d'air pour le gonflement initial, ou chez des physoclistes comme le bar ou la dorade, qui eux avalent de l'air pour procéder à ce gonflement, quand un film huileux est laissé à la surface de l'eau par l'aliment. Il a été aussi observé qu'un éclaircissement trop intense entraînait des absences et ou des malformations de la vessie gazeuse chez le bar.

L'appareil circulatoire

Dans cette section Figurent le cœur et les vaisseaux, le sang et les organes impliqués dans la production des cellules sanguines et dans l'immunité.

Le cœur et les vaisseaux sanguins et lymphatiques

Les téléostéens ne possèdent pas la double circulation des vertébrés supérieurs. Le sang propulsé par le cœur traverse les branchies avant d'irriguer les différents organes (avec interposition éventuelle d'un système porte) et de faire retour au cœur par le sinus veineux. (Figure 29). L'ensemble cardiaque (Figure 30) est entouré d'une séreuse, le

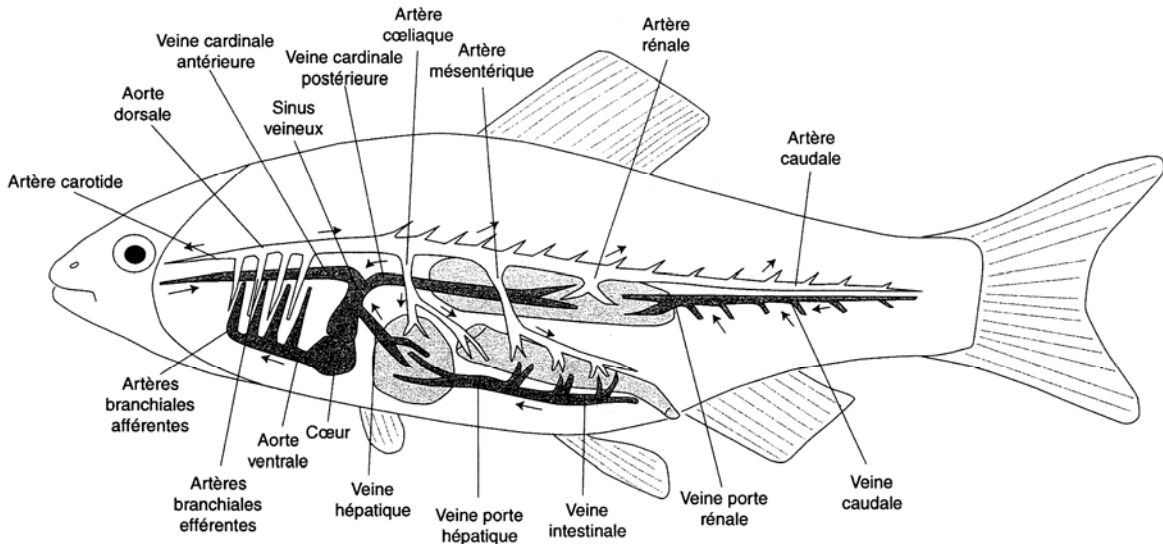


Figure 29. Schéma de l'appareil circulatoire d'un poisson.

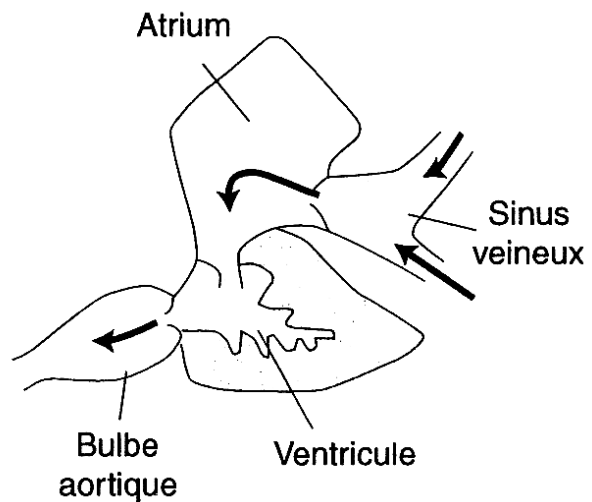


Figure 30. *O. mykiss* truite arc-en-ciel. Schéma du cœur.

péricarde. Le sinus veineux est un sac à paroi mince faite d'un endothélium bordé à l'extérieur d'une légère couche conjonctivo-musculaire, qui débouche dans l'atrium par une paire de valves. L'atrium, qui coiffe le ventricule, est une poche également à paroi mince mais de musculature plus développée que celle du sinus, et dont se détachent des travées dans la lumière vasculaire. Les contractions atriales chassent le sang dans le ventricule au travers de deux valves. Le ventricule est un organe auquel sa paroi musculaire épaisse confère le rôle de pompe sanguine. Le ventricule comporte une masse musculaire dense en périphérie, doublée à l'intérieur d'une couche donnant des travées de texture lâche. Cette dualité musculaire varie selon les espèces de poissons. Le

ventricule communique avec le bulbe artériel par l'intermédiaire de deux valves. Ce bulbe est un tube à paroi épaisse faite de fibres musculaires lisses et de fibres élastiques, qui se prolonge vers l'avant par l'aorte ventrale se dirigeant vers les branchies. Les cellules endothéliales de l'atrium et du ventricule sont dotées de propriétés phagocytaires qui les impliquent dans la réponse immunitaire.

Les premiers auteurs ayant étudié l'anatomie de l'appareil circulatoire des poissons ont décrit un système lymphatique (Bertin, 1958 ; Lagler *et al.*, 1977) en soulignant un point fondamental, l'absence de ganglions lymphatiques. Smith et Bell (1978) ont pratiqué des injections d'acétate de vinyle polymérisant dans les vaisseaux de saumons du Pacifique et obtenu après élimination du reste par la potasse des moulages très complets de l'appareil circulatoire. Ils ont aussi réalisé des radiographies après injection d'une solution contrastante. Cela leur a permis d'observer ce qu'ils ont interprété prudemment comme un système lymphatique, en remarquant cependant qu'il semblait plutôt relié au système artériel et non au système veineux. Les auteurs plus récents (Satchell, 1992 ; Farrell, 1993) considèrent qu'il n'y a pas de système lymphatique chez les poissons mais décrivent une « circulation secondaire » prenant naissance en de nombreux points des artères principales, irrigant les branchies, la peau, ainsi que l'intestin. Le retour se fait par les veines principales. Le sang qui y circule est très pauvre en globules rouges, la pression y est faible et le débit très lent.

Plusieurs rôles encore peu documentés ont été attribués à ce système, y compris une fonction immunologique de capture des antigènes par les cellules endothéliales des vaisseaux (Iwama et Farrell, 1998).

On peut retrouver dans le sang et les vaisseaux tous les organismes pathogènes septicémiques (virus, bactéries), mais ces organes peuvent aussi être le siège de pathologies spécifiques : flagellés (*Trypanosoma*, *Cryptobia*) ; helminthes (*Sanguinicola*) ; copépodes (*Cardiodectes*) ; virus (AIS, nécrose érythrocytaire, leucémie plasmocytoïde). De plus divers virus responsables d'infections à évolution aiguë se répliquent dans les parois vasculaires ou y induisent des lésions (SHV, NHI, AIS) et l'on constate de plus en plus que l'issue fatale de bien des maladies septicémiques résulte de ruptures vasculaires et d'arrêts cardiaques. Signalons enfin que hors les infections, le cœur est le point faible des salmonidés sélectionnés pour leur vitesse de croissance, chez lesquels des ruptures de la paroi cardiaque ont été observées.

Le sang

Le volume sanguin relatif est le plus souvent inférieur à celui des mammifères. Il représente environ 5 % de la masse corporelle chez la truite. En revanche, sa constitution est semblable à celle du sang des autres vertébrés : des cellules sanguines en suspension dans du plasma (Figure 31).

Le plasma est une substance interstitielle fluide d'un pH moyen de 7,4, constituée d'une solution aqueuse de sels minéraux, de sucres et de nombreuses protéines (tableau 4). Les cellules sanguines sont les érythrocytes ou globules rouges, et les leucocytes ou globules blancs. Les érythrocytes sont de forme ovale et possèdent un noyau. Leur nombre peut atteindre 3 millions par mm³ (autour de 1 million chez la truite arc-en-ciel). Ils contiennent le pigment respiratoire, l'hémoglobine. Les leucocytes comportent des phagocytes et des lymphocytes (effecteurs des réactions de défense) et les thrombocytes, qui interviennent dans la coagulation.

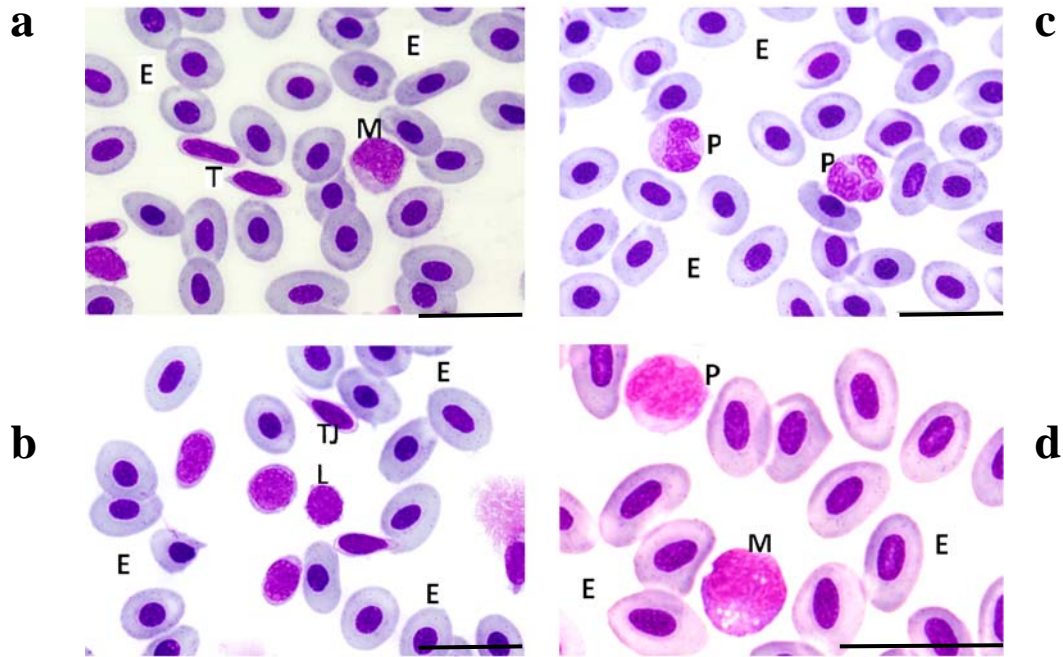


Figure 31. *O. mykiss* truite arc-en-ciel, cellules sanguines, étalements de sang sur lames de verre colorés par le May Grünwald - Giemsa : a, érythrocytes (E), monocyte (M), thrombocyte (T) ; b, érythrocytes (E), lymphocytes (L), thrombocytes jeunes (TJ) ; c, polynucléaires neutrophiles (P) ; d, monocyte (M), polynucléaire neutrophile jeune (P). Echelles : a,b,c = 20 μm ; d = 25 μm .

Les paramètres sanguins sont affectés par les différentes maladies mais leurs variations ne sont que rarement pathognomoniques, une des raisons étant que leurs valeurs « normales » se situent dans des fourchettes bien plus larges que chez l'homme : par exemple, 0,84 à 1,35 10^6 globules rouges par μL avec un hémocrite de 25 à 31 % pour un échantillon de 10 truites arc-en-ciel (Aldrin *et al.*, 1985). On peut pourtant envisager la prévision d'une pathologie avant apparition de ses signes cliniques par l'observation des paramètres sanguins, à condition d'avoir pratiqué un suivi hématologique préalable de la population piscicole concernée. Il ne faut pas oublier, à cet égard, que les cellules sanguines des animaux triploïdes (voir 3.3, Reproduction) sont une fois et demie plus grosses que celles des diploïdes et partant, environ 30 % moins nombreuses.

Les organes et tissus impliqués dans l'hématopoïèse et l'immunité

L'hématopoïèse et les fonctions immunitaires s'accomplissent dans plusieurs organes : le rein, la rate, le thymus, l'intestin, la peau et la branchie. Hors la production d'érythrocytes (hématopoïèse), les autres fonctions sont la phagocytose (élimination des érythrocytes âgés, des organismes pathogènes et des éléments étrangers par des cellules spécialisées, les macrophages), la leucopoïèse (production de leucocytes) et l'élaboration d'une réponse immunitaire spécifique cellulaire ou humorale. Chaque organe assume une part plus ou moins grande des fonctions énumérées (tableau 5).

Tableau 4. Valeurs de quelques paramètres sanguins chez certaines espèces de poissons par rapport à celles de l'homme.

Paramètres mesurés	<i>Homo sapiens</i> (mâle adulte)	<i>Oncorhynchus</i> <i>mykiss</i>	<i>Salmo salar</i>	<i>Cyprinus</i> <i>carpio</i>	<i>Ictalurus</i> <i>punctatus</i>	<i>Dicentrarchus</i> <i>labrax</i>	<i>Scophthalmus</i> <i>maximus</i>	<i>Sparus auratus</i>	<i>Gadus morhua</i>
Hémogramme									
Erythrocytes (10 ⁶ /μL)	4,6 ± 0,4	0,7-1,6	0,97-1,20	1,5-2,5	2,2-3	2,4-2,8	0,9-1,8	2,3-2,9	1,05-1,78
Hématocrite (% volume/volume) ¹	47 ± 7	26-46	36-43	24,6-37,4	30-34	22-33	15,6-18,6	23-32	24-39
Hémoglobine (g/100 mL)	14-18	5,4-9,8	7,1-9,5	5,28-10,37	6,4-7,4	6-6,5	3,55-7,12	6-8,3	5.3-7,4
Volume globulaire moyen (fL) ¹	90 ± 5	301-408	339-550	187-247	103-115	84-99	94,2-145	99-107,5	
TGMH (pg) ¹	29 ± 2	75-88	69-100	52,2-64,9	35 ± 3	21-27	22-31	26-28,8	
CCMH (%) ¹	33,5 ± 1,5	21-26	18-23,9	21,6-31,3		23-29	27-33	23,4-26,8	23,7±4,6
Leucocytes (10 ³ /μL)	6,5 ± 2,5	37-45		31,5±0,14	9,5 ± 0,8	55-86	74-87	58,8	1,15±0,21
Granulocytes neutrophiles (%)	65 ± 15	5-18	2±0,5	4±2	3,5 ± 2	8-13	21-37	13 ³	
Granulocytes éosinophiles (%) ²	2,5 ± 1,5								
Granulocytes basophiles (%) ²	< 1								
Lymphocytes %	30 ± 10	70-92	96,2±1,2	92±4	43 ± 8,4	86-92	62-79	85	
Monocytes	6 ± 4	2-5	1,7±0,5	2±2		1	0,2		
Plaquettes/thrombocytes (10 ³ /μL)	275 ± 175	82-98						9,25	
Leucocrite (peu fiable !)		2 ± 0,8	0,7 ± 0,3			0,94±0,21			
Biochimie									
Calcium (mg/L)	90-105	12 ± 1		195,6±13,6	102-116 10 ± 2	107-133	105,5±5,47		
Chlorures (mEq/L)	100-110	104-126		111,8±1,09	114 ± 10	154-168	142-153		139,3±1,5
Magnésium (mg/L)	18-22	17-38			20 ± 5	14-32	19,33±0,52		
Phosphore (mg/L)	25-45	220 ± 30			80 ± 20		98-127		
Potassium (mEq/L)	3,8-4,9	3,4-4,3	2,8±0,15	3,30±0,7	3 ± 0,5	3,6-6,4	3-3,7		3,7-4,79
Sodium (mEq/L)	135-145	142-212	146±1,3	185,2±8,07	130 ± 10	160-184,8	153-163		
Protéines totales (g/L) (colorimétrie)	60-80	25,6-40	48-55,4	22,46-34	31-46	36-55	26-26,8		40±23
Albumine (g/l)	35-50		20-22		10 ± 2		5,65		
Bilirubine (mg/L)	5 ± 5	0,4- 4,5							
Créatinine (mg/L)	6-13	2,9 ± 0,3	3-7,5		5 ± 1		5,11±1,44		
Urée (g/L)	0,15-0,45	44 ± 5							0,132±0,03
Glucose à jeun (g/L)	0,6-0,9	0,5-0,7	0,97-1,03	58-119	0,5 ± 0,2	0,7-1,03	0,39- 0,53	0,65-1,15	0,7-0,99
Cholestérol total (g/L)	1,8-2,6	1,6-3,6	4,3 ± 0,6		2,8 ± 0,9	2,6-5,5	0,75-1,35		
Triglycérides (g/L)	0,40-1,75	3 ± 1	3 ± 1			1,4-14,9			
Phosphatase alcaline (UI/L)	40-100		853±59				17,54±3,51		
Alanine amino transférase (UI/L)	10-45		26-46			3,3±2,9g/l	8,02±2,07		
Aspartate amino transférase (g/L)	10-40		227-278			13,5±4,3g/l	25,88±8,68		

Tableau 5. Organes et tissus impliqués dans la phagocytose, la leucopoïèse et l'érythropoïèse.

Organe / Fonction	Rein antérieur	Rein postérieur	Rate	Thymus	Intestin		Espaces intermusculaires de l'atrium	Endothélium ventriculaire cardiaque	Branchie (cellules) piliers
					Lamina propria	Epithélium			
Phagocytose	+	±	+	±		+	+	+	+
Leucopoïèse	+	±	+	+					
Erythropoïèse	+	±							

La rate

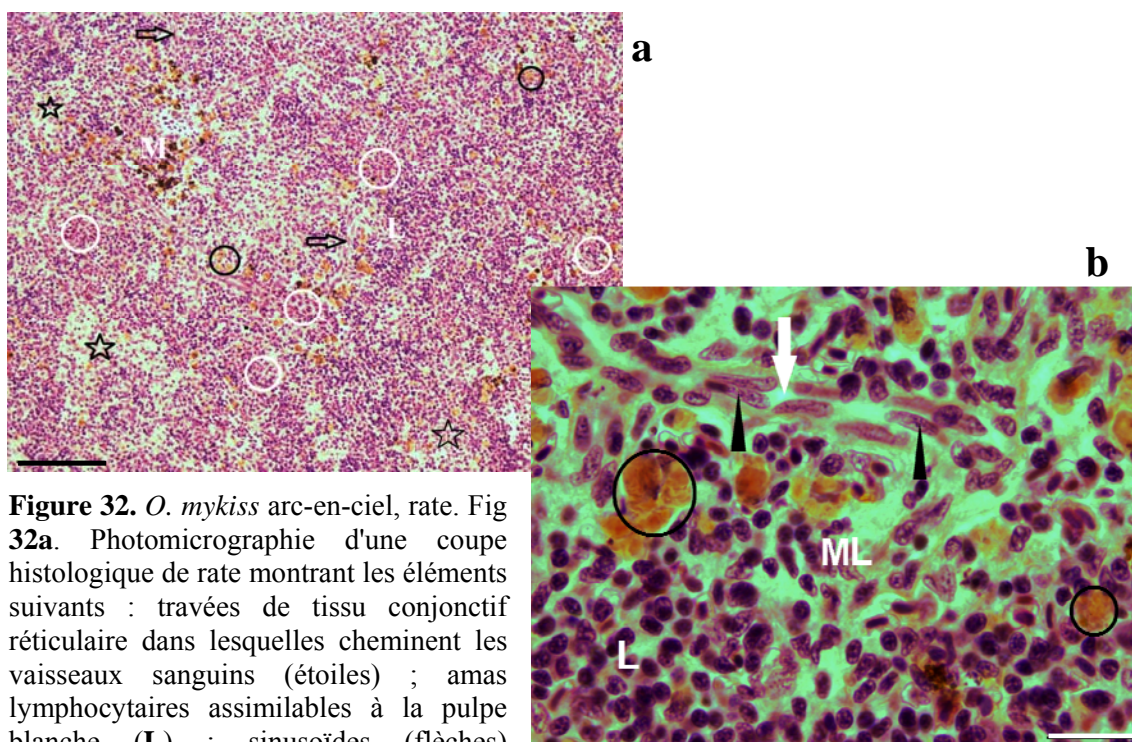


Figure 32. *O. mykiss* arc-en-ciel, rate. Fig 32a. Photomicrographie d'une coupe histologique de rate montrant les éléments suivants : travées de tissu conjonctif réticulaire dans lesquelles cheminent les vaisseaux sanguins (étoiles) ; amas lymphocytaires assimilables à la pulpe blanche (L) ; sinusoides (flèches) conduisant à des accumulations d'érythrocytes assimilables à la pulpe rouge (cercles blancs) ; dépôts d'hemosidérine (cercles noirs) ; mélanomacrophages (M); barre = 100 µm.

Fig 32b. Image du parenchyme splénique à un grossissement 6,3 fois supérieur à celui de la précédente : L, éléments lymphoïdes ; M, macrophage ; dépôts d'hemosidérine (cercles) ; sinusoides (flèche blanche) ; cellules de l'endothélium veineux sinusoidal (pointes de flèche noires) ; barre = 20 µm.

Notes du Tableau 4

¹ Paramètres calculés : hémocrite = volume relatif des érythrocytes dans le sang total ; TCMH, teneur corpusculaire moyenne en hémoglobine (pg) = taux Hb/nombre d'érythrocytes ; CCMH, concentration corpusculaire moyenne en hémoglobine = taux Hb/hémocrite.

² rares dans le sang des poissons. ³ chez la daurade il s'agit de granulocytes hétérophiles

La rate est un organe capsulé rouge sombre, bien différencié, généralement simple mais parfois double ou même multiple chez certaines espèces, qui est situé, le plus souvent, près de la grande courbure de l'estomac (figure 10 à 12). Chez les téléostéens elle est l'organe lymphoïde se rapprochant le plus du ganglion lymphatique des mammifères. La rate comporte une pulpe rouge hématopoïétique, principalement, et une pulpe blanche leucopoïétique et phagocytaire. Chez de nombreuses espèces la masse splénique est entourée d'une capsule et pénétrée par des travées de cellules pancréatiques. Le parenchyme splénique se présente comme un tissu conjonctif réticulé formé de cellules anastomosées en réseau et soutenues par des fibres de réticuline. Il est parcouru des veines cerclées de réticuline et à paroi fenêtrée, qui forment des espaces appelés sinusoïdes (Figure 32). Les cellules réticulaires et celles de l'endothélium des veines sinusoïdales sont de puissants phagocytes. Les espaces sanguins sont occupés par de nombreux érythrocytes et des leucocytes de toutes sortes qui offrent, à l'observation histologique, une image dense ne facilitant pas la perception de l'organisation de l'organe. La pulpe blanche, assez peu développée, comporte deux entités tissulaires : les groupements de mélano-macrophages et les ellipsoïdes. Chez d'autres espèces que les salmonidés, les mélano-macrophages se regroupent en centres mélano-macrophagiques entourés d'une capsule, d'artérioles et de leucocytes. L'association des mélano-macrophages est plus diffuse chez les salmonidés. Ces formations assurent la destruction des érythrocytes et la collecte des déchets métaboliques en général.

Les ellipsoïdes représentent la partie extrême de la circulation artérielle avant qu'elle ne rejoigne les sinusoïdes. Un ellipsoïde est un capillaire réduit à son endothélium, qui chemine dans une gaine de tissu conjonctif réticulé renfermant des macrophages. Il est le siège d'une filtration plasmatique qui en extrait des molécules comme les immun-complexes. Les substances extraites passent dans la paroi de l'ellipsoïde avant d'être captées par les macrophages et acheminées vers les groupements mélano-macrophagiques.

La rate est donc le centre d'épuration du sang des éléments d'origine exogène (organismes pathogènes) ou d'origine endogène (cellules en fin de vie et leurs débris). De ce fait tous les organismes pathogènes ayant une phase évolutive septicémique sont captés par les macrophages spléniques et certains, tels *Renibacterium salmoninarum*, y persistent. Le prélèvement de rate est donc indispensable dans le diagnostic de laboratoire. De plus, certaines infections bactériennes (rénibactériose, mycobactérioses, flavobactériose à *F. psychrophilum*, piscirickettsiose à *Piscirickettsia salmonis*), des parasitoses (tétracapsuloïdose à *Tetracapsuloides bryosalmonae*, cryptobiose à *Cryptobia salmositica*) et des viroses (mégaloctyvirioses) induisent des lésions spléniques macroscopiques, telles la splénomégalie et l'éclosion de granulomes. Lors d'une infection par le virus de la SHV la rate se révèle un puissant producteur d'interféron (Dorson et Torhy, 1994).

L'interstitium rénal

Les fonctions immunitaires et hématopoïétiques sont localisées dans l'interstitium du rein et sont décelables en histologie. Le rein se présente en général comme un organe indivis, bien que fondamentalement pair, de consistance spongieuse et très riche en sang, accolé au plafond de la cavité abdominale (figures 10 à 12 ; figure 33). La parité bilatérale subsiste cependant plus ou moins partiellement chez de nombreuses espèces, seules les parties antérieures de l'organe étant alors séparées et l'on peut même, rarement, trouver deux reins seulement reliés par leur portion postérieure. On distingue le rein antérieur essentiellement immunitaire et hématopoïétique qui débute juste derrière la tête, un rein moyen « mixte » et le rein postérieur, urinaire. L'interstitium est

présent de manière inégale dans les trois régions de l'organe : seul représenté, ou presque, dans le rein antérieur (figure 21 ; figure 34) il se retrouve ensuite dans toute la longueur du rein, associé aux néphrons dont il assure le maintien *in situ*. L'interstitium a la même texture de base que celle de la rate : un tissu conjonctif réticulaire hébergeant une circulation ouverte du fait de ses veines sinusoidales. Dans ce cadre Figurent les cellules des lignées hématopoïétique et leucopoïétique et les cellules qui en dérivent. Les lymphocytes s'y trouvent en grand nombre, associés à des mélano-macrophages.

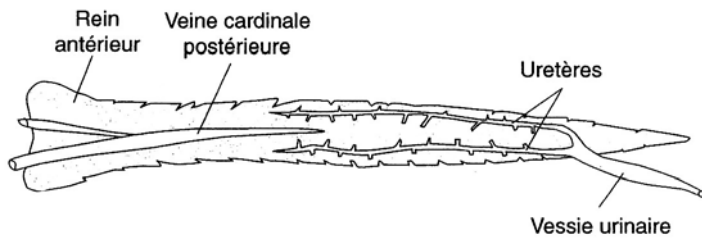
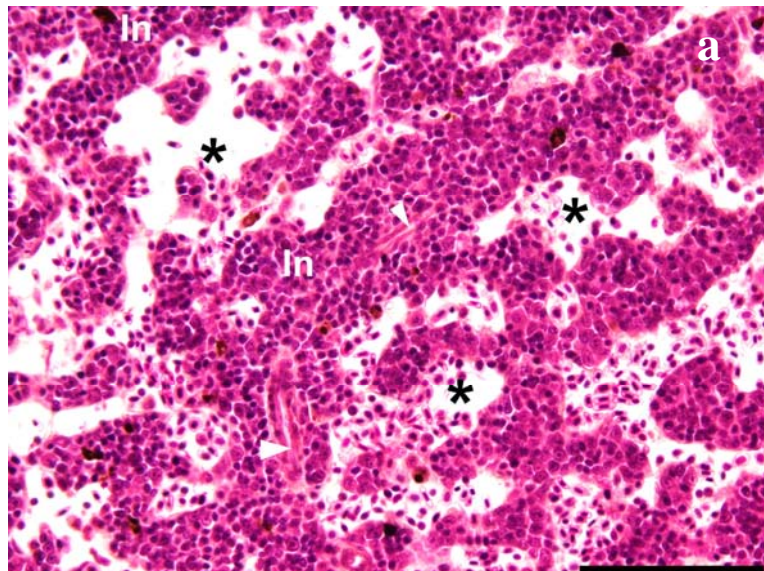


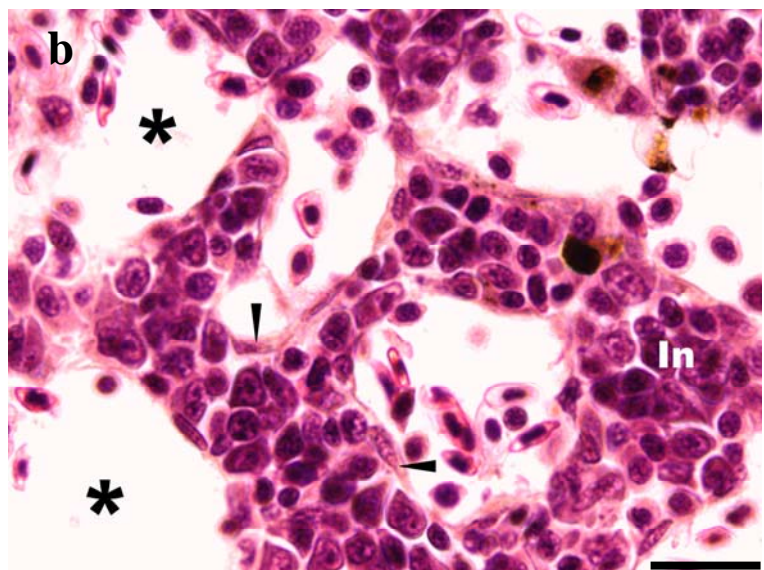
Figure 33. *O. mykiss* truite arc-en-ciel, morphologie du rein. Dessin schématique de l'organe vu par sa face ventrale.

Figure 34. *O. mykiss* truite arc-en-ciel, pronéphros.

a. Photomicrographie d'une coupe histologique de pronéphros (rein antérieur) montrant une petite artère (pointes de flèches) cheminant parmi les éléments hématopoïétiques et lymphoïdes de l'interstitium (In) et allant se résoudre en un réseau veineux fenêtré occupé par des érythrocytes (étoiles) ; barre = 100 µm.



b. Cellules de l'endothélium veineux sinusoidal (pointes de flèche) ; éléments des tissus hématopoïétique et lymphoïde (In) ; réseau veineux fenêtré (astérisques) ; barre = 20 µm.



Ces derniers peuvent former des agrégats dont l'importance varie avec l'espèce, l'âge et l'état de santé des poissons. Comme pour la rate, le prélèvement de tissu rénal est inclus dans la plupart des diagnostics d'organismes pathogènes. De plus, comme certains organismes phagocytés peuvent persister dans les phagocytes, ces derniers constituent le siège d'un portage à long terme. C'est le cas pour le virus de la NPI. Le rein antérieur produit aussi de l'interféron lors d'une infection par le virus de la SHV (Dorson et Torhy, 1994).

Le thymus

Le thymus est un organe pair de couleur rose, situé en position sous-cutanée dans la cavité branchiale, à la commissure dorsale de l'opercule (figures 5a et 35a). Reposant sur un socle de tissu conjonctif, le thymus est recouvert d'une couche d'épithéliocytes qui dérive du revêtement de la cavité branchiale et comporte des orifices, apparaissant ainsi comme un organe intra épithélial. L'épithélium envoie des travées de cellules dites épithélio-réticulaires dans le parenchyme thymique, où elles forment un maillage. Le parenchyme est formé d'une zone corticale externe à forte densité en lymphocytes et d'une zone médullaire interne à texture moins serrée, comportant des cellules épithéliales et des macrophages, éléments beaucoup moins visibles dans le cortex (Figure 35b). La morphologie thymique et sa persistance varient selon les espèces de

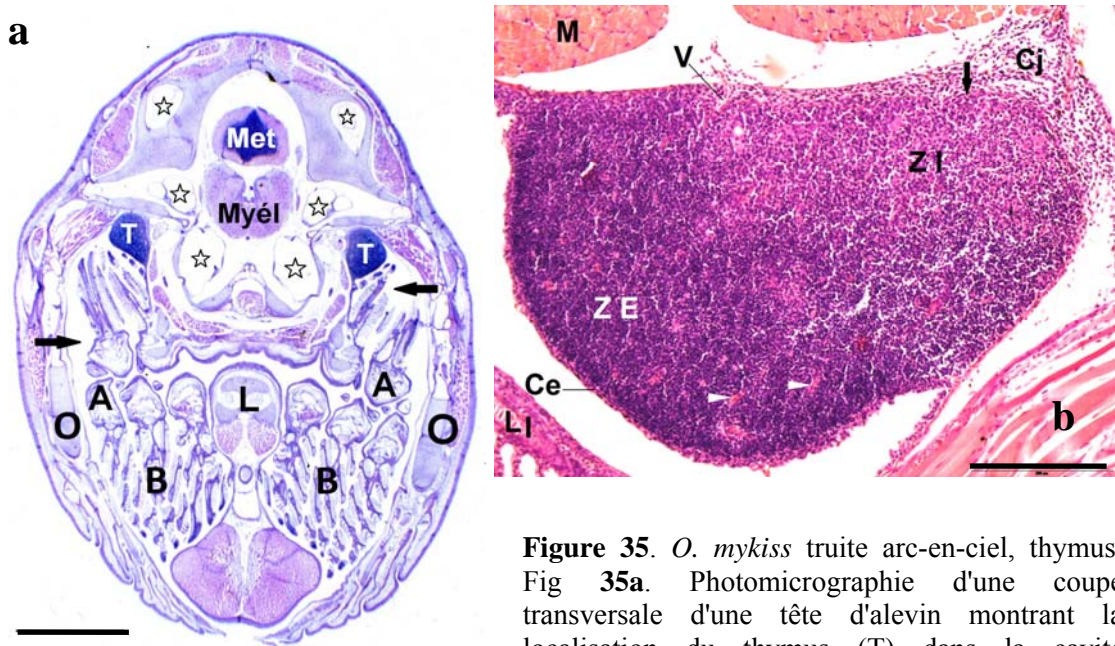


Figure 35. *O. mykiss* truite arc-en-ciel, thymus. Fig 35a. Photomicrographie d'une coupe transversale d'une tête d'alevin montrant la localisation du thymus (T) dans la cavité branchiale (flèches) ; autres éléments : A, arcs branchiaux ; B, filaments et lamelles branchiales ; L, langue ; Met, métencéphale (cervelet) ; Myél, myélencéphale (moelle oblongue) ; O, opercule ; oreille interne (étoiles) ; barre = 1,5 mm (Cliché S. Chilmonczyk). Fig 35b. Photomicrographie d'une coupe transversale de thymus montrant : Ce, la capsule épithéliale ; ZE, la zone externe ; ZI, la zone interne, Cj, le conjonctif sous-épithélial ; les septums dans lesquels cheminent les vaisseaux sanguins (pointes de flèches) ; V, un vaisseau sanguin s'engageant dans le parenchyme thymique ; la basale (flèche) séparant le Cj de la zone interne; M, la musculature ; Li, un filament branchial. Barre = 200 μ m.

poissons. Le thymus fonctionne comme un organe lymphoïde primaire, en produisant un grand nombre de lymphocytes qu'il exporte vers les autres organes effecteurs de la réponse immunitaire, mais il ne répond pas directement à une stimulation antigénique.

Rappelons qu'à côté de l'appareil circulatoire et de ses annexes, plusieurs organes déjà cités, intestin, peau, branchies, cœur, possèdent des tissus participant à la réponse immunitaire.

L'appareil urinaire

L'espace rénal (figure 33) englobe les formations urinaires dans celles de l'interstitium aux rôles hématopoïétique et immunitaire (figure 34). Les unités productrices d'urine, les néphrons (figure 36), sont des tubes décrivant des circonvolutions avant d'être collectés par deux uretères, lesquels fusionnent en une vessie urinaire plus ou moins marquée débouchant à l'extérieur par un orifice urinaire (figures 11 et 12). Les néphrons eux-mêmes présentent une grande variété morphologique : les glomérules sont moins développés chez les espèces marines et peuvent être totalement absents.

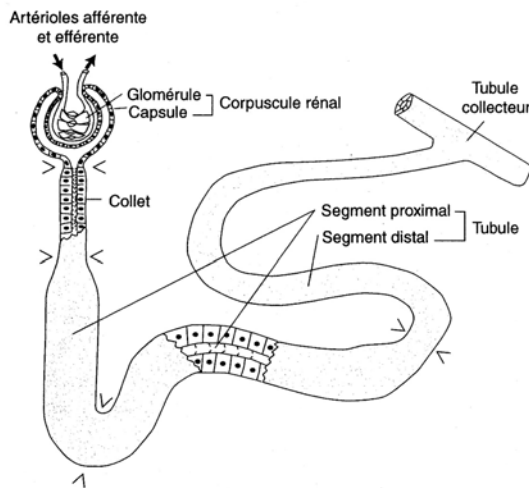
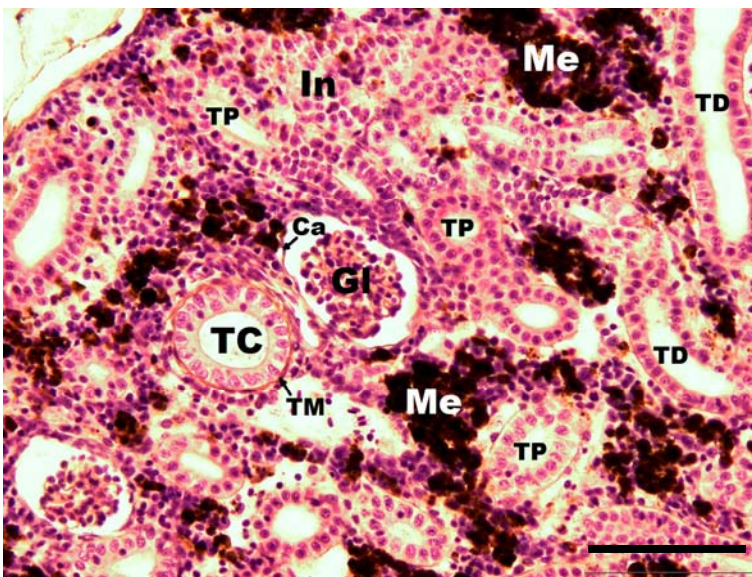


Figure 36. Néphron de poisson actinoptérygien.

a. Diagramme schématisique de l'organisation.



b. Photomicrographie d'une coupe de rein postérieur montrant certains éléments de l'organisation histologique du néphron :

Ca, capsule de Bowman ; Gl, glomérule ; TP, tube contourné proximal premier segment ; TD, tube contourné distal; TC, tube collecteur et sa tunique musculaire lisse (TM) ; In, interstitium ; Me, mélanomacrophages. Barre = 100 µm.

On retrouve dans l'entité anatomique richement irriguée qu'est le rein tous les organismes dotés de pouvoir septogène. De plus, les tubules urinaires sont le siège de lésions induites par des déséquilibres environnementaux ou nutritionnels comme la néphrocalcinose et sont souvent infectés par des myxosporidies.

L'appareil génital

L'appareil génital se compose des glandes génitales elles-mêmes, ou gonades, et des voies génitales (figures 10 à 12). Les gonades sont généralement paires bien que des exceptions existent : ainsi chez la perche, l'ovaire est impair alors qu'il y a chez le mâle 2 testicules distincts. Les voies génitales comportent le spermiducte ou canal déférent (mâle) et l'oviducte (femelle). Dans les gonades s'effectue la maturation de cellules souches en cellules reproductrices hautement différenciées : le spermatozoïde (mâle) et l'ovule (femelle). Le rapport gonado-somatique (RGS = poids des organes génitaux/poids de la carcasse) peut atteindre 15% chez le mâle et 30% chez la femelle. L'appareil génital des téléostéens est totalement interne (exception faite de l'organe copulateur mâle des rares espèces vivipares).

Les testicules peuvent être réunis dans leur partie postérieure et les canaux déférents s'unissent pour déboucher, soit à l'extérieur entre le pore urinaire et l'anus, soit dans les voies urinaires, Chez les salmonidés il n'existe pas de véritable canal déférent mais un pavillon qui se soude à la partie postérieure du testicule pour déboucher, à maturité sexuelle, entre l'anus et l'orifice urinaire... ce qui revient au même.

Les ovaires sont prolongés par des oviductes qui se réunissent avant de déboucher entre anus et pore urinaire par un pore génital. Chez certaines familles (salmonidés, esturgeons) il n'y a pas d'oviducte. Les ovules mûrs sont libérés dans la cavité générale pour être recueillis par un entonnoir et émis par le pore génital (salmonidés) ou par l'intermédiaire d'un canal urogénital (esturgeons).

La différenciation sexuelle des poissons est toujours tardive et aisément réversible. On observe dans la nature des cas d'inversion sexuelle. On observe aussi des cas d'hermaphrodisme, accidentels, ou de règle chez certaines espèces appartenant aux familles marines des serranidés et des sparidés, qui possèdent des gonades mixtes ou ovotestis. Ainsi les daurades sont protandriques, les jeunes étant mâles avant de se transformer en femelles.

On a parfois enregistré des cas de stérilité provoquée par l'accumulation dans les gonades de différents polluants toxiques. Si peu d'organismes pathogènes s'attaquent de façon élective aux gonades, il faut tout de même signaler des flagellés (*Cryptobia* dans les ovaires), des apicomplexes (*Eimeria sardinae* dans le testicule), des microsporidies (*Ovipleistophora* dans les ovaires), des myxosporidies (*Sphaerospora*, *Agarella*), des nématodes (*Eustrongylides* dans l'ovaire), des cestodes (œufs de *Proteocephalus* dans l'ovaire). La présence de virus de la NPI a été constatée dans le sperme et peut être considérée comme le point de départ de la transmission verticale de ce virus. Dans le cas de la NHI, on retrouve le virus dans le liquide cœlomique qui accompagne les ovules et cela peut être l'origine de contaminations horizontales au moment de la reproduction. D'ailleurs, si l'on pratique le dépistage virologique dans le liquide cœlomique des populations pisciaires infectées, on peut y retrouver la plupart des virus.

3. Aspects physiologiques et éthologiques des principales fonctions biologiques des poissons

3.1 Relation au milieu aquatique

L'hétérothermie (Boeuf 1988)

La grande majorité des poissons limite sa production de calories à ce qui est rendu inévitable par le métabolisme et n'a pas développé de structures d'isolation thermique par rapport à un milieu extérieur à chaleur massique et conductivité thermique élevées. Les calories émises sont donc très rapidement dissipées et le poisson se contente d'ajuster sa température à celle du milieu ambiant. La température interne des poissons peut donc être considérée, à de rares exceptions près, comme égale à celle de l'eau (à 0,5 °C près, 2 °C pour les plus gros). Cependant, chez les grands thons (par exemple le thon rouge *Thunnus thynnus*), la température interne peut excéder de plus de 10 °C celle de l'eau ambiante. Dans ce cas il y a une dépense énergétique spécifique et, bien sûr, des besoins énergétiques accrus.

Il est remarquable que les enzymes des poissons fonctionnent de manière la plus optimale entre 36 et 42 °C (température des homéothermes). Le Q10 (coefficient multiplicateur des réactions biochimiques pour une augmentation de température de 10°C, qui est de 2 pour des réactions purement chimiques) est d'environ 3,5 chez la truite en dessous de 10 °C, mais descend à 1,7 au dessus de 12°. Ceci est interprété comme une adaptation à l'économie dans les hautes températures.

Tableau 6. Incidences physiopathologiques des variations de la température de part et d'autre de la zone optimale.

Fonctions affectées	Températures infraoptimales	Températures supraoptimales
Métabolisme basal	diminué	augmenté
Métabolisme d'activité	diminué	diminué
Consommation d'oxygène	diminuée	augmentée
Rythme respiratoire	diminué	augmenté
Absorption branchiale et pénétration des toxiques	diminuées	augmentées
Cinétique des réactions de défense	diminuée	augmentée pour la phagocytose; variable pour les autres réactions.
Motricité gastro-intestinale	diminuée	augmentée
Infection par organismes pathogènes	Pour une espèce de poisson donnée : variable selon l'organisme pathogène	

L'hétérothermie (= poïkilothermie ou ectothermie) est évidemment une caractéristique déterminante pour toutes les fonctions physiologiques. Le fait sera particulièrement à considérer pour la croissance, la reproduction (tableau 6) ainsi que les réactions de

défense. Il est souvent plus informatif d'exprimer l'âge des animaux en « degrés-jours », ou « degrés x jours », unité définie comme le produit de la température moyenne quotidienne par l'âge en jours, plutôt qu'en valeurs calendaires.

L'hétérothermie est importante pour la pathologie, car la température influencera à la fois les réactions de défense du poisson et la multiplication de l'organisme pathogène et, partant, la réceptivité à divers agents d'infections. Le poisson ne dispose pas du moyen de défense que représente la fièvre chez les homéothermes et ce n'est qu'exceptionnellement qu'il pourra faire appel à la « fièvre comportementale » mise en évidence expérimentalement, lors de laquelle des poissons soumis à une infection bactérienne choisissent de se tenir dans les zones les plus chaudes de leur habitat. On peut cependant envisager de diminuer le risque de manifestation de la NPI dans les écloséries de salmonidés en élevant la température de l'eau à 15-16°C grâce au recyclage de celle-ci.

Les chocs thermiques sont sources de préoccupation pour tous ceux qui ont à changer des poissons de milieu. Cependant d'après Wedemeyer (1997), un passage brusque entre deux températures différant de 10°C n'est pas léthal bien qu'il n'exclue pas une réponse de type stress. De notre côté, nous l'avons vérifié en passant des truitelles arc-en-ciel de 5 g de 12 à 21 °C sans mortalité. D'une manière générale le risque de choc thermique est d'autant plus faible que les poissons sont plus âgés. Pour cette raison, les œufs transportés sous glace font l'objet de la mise en température la plus progressive possible avant d'être placés dans leur milieu de destination. Une élévation thermique inférieure à 3 °C par heure paraît constituer une valeur raisonnable pour éviter les soucis.

L'équilibre hydrostatique et la locomotion

Pour la grande majorité des poissons dont l'existence est totalement aquatique, équilibre et locomotion se confondent avec la nage. Si le principe de base apparaît simple, l'analyse du phénomène se complique singulièrement dès qu'on l'envisage dans le détail, et les variantes apparaissent nombreuses en fonction de l'adaptation à des modes de vie particuliers. Le milieu aquatique, 800 fois plus dense que l'air, offre une grande résistance à l'avancement, mais affranchit en grande partie l'animal des problèmes de sustentation, et même totalement grâce à la vessie gazeuse.

Le rôle hydrostatique de la vessie gazeuse

A part les masses graisseuses, tous les tissus animaux sont plus denses que l'eau, le squelette en particulier. Or les poissons de pleine eau présentent des densités très proches de 1 en eau douce et de 1,03 en mer. Le fait est rendu possible par la présence d'une vessie gazeuse relativement importante (jusqu'à 5% du volume total en mer et 7% en eau douce). Les poissons de fond, avec des vessies gazeuses vestigiales (loches) ou absentes (chabots), ont des densités de l'ordre de 1,1. Même aux plus grandes profondeurs, le gaz de la vessie gazeuse est moins dense que les graisses les plus légères. La vessie gazeuse présente cependant certains inconvénients. Le centre de gravité du poisson est déplacé vers le haut, ce qui nécessite un maintien actif de la posture (un poisson anesthésié repose ou flotte sur le flanc). La présence d'une vessie gazeuse limite les modifications rapides de profondeur, surtout à la remontée, du fait de sa tendance à augmenter de volume. En fait elle ne constitue pas un avantage pour les espèces à nage constante et rapide (les scombridés par exemple), pour lesquelles l'augmentation de volume est un handicap hydrodynamique. D'ailleurs ces espèces en sont fréquemment dépourvues et utilisent la portance des nageoires paires comme le

font les requins, également dépourvus de vessie gazeuse. Lorsqu'un canal pneumatique existe, il ne permet que rarement le remplissage et la vidange de la vessie gazeuse (comme chez les jeunes salmonidés, et les harengs). Ces fonctions sont alors remplies respectivement par la glande à gaz (corps rouge) irriguée par l'artère coéiliaque et l'ovale lorsqu'il est présent. Donc le poisson est incapable de faire varier rapidement la quantité de gaz présente dans sa vessie gazeuse (il faut 10 h à une anguille pour remplir sa vessie gazeuse). L'anatomie de la glande à gaz et de l'ovale est très variable suivant les espèces, et dans de nombreux cas ces organes sont impossibles à mettre en évidence au niveau anatomique. La composition gazeuse est elle aussi variable : souvent proche de celle de l'air chez des poissons de surface, très riche en oxygène chez des poissons de profondeur. Chez l'anguille, qui possède une glande à gaz bien développée et bien étudiée, celle ci consiste en un réseau extrêmement dense de capillaires d'une longueur totale estimée à 800 m (!), organisés en système à contre courant (« réseaux admirables »). Chez cette espèce, la résorption se fait par le canal pneumatique.

Le mécanisme de sécrétion de l'oxygène serait le suivant : le relargage d'acide lactique produit par les cellules de la glande à gaz dans la circulation entraîne une baisse du pH, donc une baisse du taux de saturation de l'hémoglobine en oxygène (effet BOHR) et de la capacité du sang à fixer l'oxygène (effet ROOT), aboutissant à la libération de ce dernier dans la vessie gazeuse. De surcroît, l'acidification entraîne une baisse de solubilité de tous les gaz dissous (azote en particulier).

La résorption gazeuse au niveau de l'ovale se ferait par simple diffusion, le contrôle de la pression gazeuse étant assuré par la dilatation ou la constriction d'un sphincter commandé par le nerf vague. Un poisson donné est donc limité en matière de déplacements verticaux, et il peut être dangereux de les lui imposer, en particulier en le remontant brusquement à la surface quand il est capturé à partir de quelques dizaines de mètres de profondeur. En effet, la loi « pression x volume = constante » tend alors à dilater sa vessie gazeuse, qui cherche une issue du côté de la bouche et peut dépasser ses limites élastiques. Il faut lui ménager des paliers ou, comme font ceux qui capturent en plongée des poissons destinés à l'aquariophilie, ponctionner la vessie gazeuse à l'aide d'une aiguille médicale (pratique qui elle-même peut d'ailleurs présenter quelques inconvénients).

L'analyse de la nage.

Si on décompose le mouvement et si on analyse les forces en jeu chez un poisson type, on constate que le corps tout entier est animé d'ondulations progressant d'avant en arrière avec une amplitude croissante et à une vitesse supérieure à celle du déplacement de l'animal. Chaque unité de surface du corps est ainsi animée périodiquement de mouvements latéraux au cours desquels elle s'appuie sur l'eau. La force de réaction de la masse liquide, perpendiculaire à l'élément de surface, peut être décomposée en une force perpendiculaire à l'axe de déplacement du poisson et à une poussée dirigée suivant cet axe (principe de la godille à l'aviron). On constate qu'au cours du temps les poussées s'ajoutent pour propulser l'animal tandis que les forces latérales se neutralisent. Différentes dispositions anatomiques permettent au système de fonctionner efficacement :

- l'hydrodynamisme corporel, avec parfois des « accessoires hydrodynamiques » (écailles, pinnules).
- la présence du mucus sur une peau souple, favorisant la pénétration dans l'eau.
- l'importance et la disposition de la masse musculaire dont les contractions assurent l'ondulation. On distingue le muscle rouge, spécialisé dans les efforts

prolongés (nage lente, peu coûteuse en énergie), et le muscle blanc (qui fonctionne en anaérobiose) utilisé pour des efforts de courte durée. L'infection par le virus de la maladie du sommeil, *salmonid alphavirus*, qui affecte électivement le muscle rouge, entraîne le décubitus latéral des sujets atteints.

- l'élasticité de la colonne vertébrale.
- la présence des nageoires impaires augmentant la surface latérale.

Dans la plupart des cas les nageoires paires, rabattues contre le corps en nage rapide, ne servent que pour freiner ou changer de direction mais elles peuvent améliorer la portance et servir de gouvernail de profondeur. Cependant, chez le coelacanthé, elles sont utilisées comme des rames en nage lente.

Les spécialisations natatoires.

A partir du type moyen de nage ainsi exposé, on peut observer des variations dans des directions extrêmes :

- l'augmentation de la surface dans la partie postérieure du corps (nageoires anale et dorsale rejetées vers l'arrière, associées à une large nageoire caudale) conférant une grande capacité d'accélération, comme chez le brochet ;
- l'augmentation de l'amplitude des ondulations latérales, comme chez l'anguille, ou dans un plan perpendiculaire, comme chez les poissons plats chez lesquels la nageoire caudale ne joue qu'un rôle mineur .
- l'augmentation du rôle de la nageoire caudale, soutenue par un pédoncule fin et robuste et animée de battements de fréquence élevée par une masse musculaire importante mais peu déformable, comme chez les thons, capables de soutenir une vitesse élevée.

En outre, de nombreuses espèces spécialistes des manœuvres ou du sur-place utilisent souvent des ondulations des nageoires dorsale ou anale (ex. les hippocampes *Hippocampus* spp. et les gymnotes *Gymnotus* spp.).

La perception du milieu extérieur

La vision

Il est difficile de se faire une idée précise de ce que voit un poisson. La vision éloignée semble vite floue, et est de toute façon limitée par l'opacité de l'eau. La position des yeux du poisson n'autorise pratiquement pas de vision binoculaire, mais la faible distance focale du cristallin (nécessaire dans un milieu de réfringence élevée) procure un angle de vision très ouvert ; chez la truite, par exemple, l'angle mort se limite à un cône d'une dizaine de degrés vers l'arrière. La vision d'un poisson proche de la surface est compliquée par des phénomènes de réflexion totale sur celle-ci, permettant de voir le reflet d'objets non visibles directement mais limitant la vision de l'environnement aérien - en admettant une surface calme - à une fenêtre circulaire.

La rétine des poissons comporte au minimum des bâtonnets contenant le même pigment que chez les vertébrés supérieurs, la rhodopsine, qui absorbe les radiations autour de 500 nanomètres (bleu-vert), ainsi qu'un type de cônes contenant un pigment identique ou différent selon les cas, ce qui leur confère une vision de type noir et blanc. En fait, de nombreuses espèces présentent deux ou trois types de cônes dotés de pigment différents qui leur permettent une vision des couleurs plus ou moins complète.

La vision des poissons s'exerce dans des conditions très variées. Le spectre visible (400 à 700 nm) est absorbé de façon différentielle par l'eau pure. Le violet et le rouge ne dépassent pas 25 m de profondeur tandis que le bleu pénètre jusqu'à 75 m. Dès 100 m, c'est le noir absolu. Les matières en suspension altèrent cette transmission : dans une eau chargée en phytoplancton c'est le vert et le jaune qui vont le plus bas (25 m) ; dans une eau boueuse ce sera le rouge (3 m). La présence d'un ou deux pigments « accordés » avec certaines conditions du milieu permet une meilleure sensibilité en faible éclairage et une meilleure perception des contrastes.

Les sens olfactif et gustatif (chimioréception)

Les sens olfactif et gustatif procèdent de la chimioréception. La différenciation entre sens olfactif et sens gustatif n'est pas toujours aisée chez les poissons puisque, dans les deux cas, il s'agit de la détection de molécules en solution dans l'eau. Par définition l'olfaction met en jeu les nombreuses terminaisons nerveuses situées dans les plis de l'épithélium olfactif des cavités nasales et les informations sont transmises au cerveau par les nerfs olfactifs (nerf crânien I, voir figure 14). Comme l'épithélium olfactif est riche en mucus les molécules à détecter doivent y être solubles. Le goût implique les bourgeons gustatifs, qui sont d'une localisation beaucoup plus variée (bouche, tête, barbillons, parfois toute la surface du corps). Les terminaisons nerveuses de ces bourgeons transmettent les informations via les nerfs facial (VII), glossopharyngien (IX) et vague (X). La gustation concerne plutôt la recherche de la nourriture. L'olfaction est en plus impliquée dans la recherche et la reconnaissance d'individus de la même espèce, partenaires sexuels en particulier, par la détection de leurs phéromones. Cependant, toutes les phéromones ne sont pas attractives. Ainsi des lésions épidermiques provoquent la libération du contenu de cellules en massue (*club cells*) et ce contenu entraîne la fuite des congénères du poisson blessé.

L'olfaction a également un rôle déterminant dans la reconnaissance d'un écosystème par les poissons migrateurs anadromes, soit par reconnaissance de l'odeur de la rivière natale, soit par celle des congénères présents en amont (exemple du retour des saumons à la frayère natale).

La perception des variations de pression et des vibrations : rôle du système latéral

Le rôle des mécanorécepteurs du système latéral est double : d'une part, ils décèlent les mouvements d'eau par perception des variations de pression et de l'autre, ils perçoivent des vibrations de basse fréquence. Cette perception concernerait des vibrations plus proches et de fréquences plus basses que celles perçues par l'oreille interne. Les informations sont transmises à l'encéphale par les nerfs latéraux. L'implication du système latéral dans la perception des vibrations émises par les proies, ainsi que dans le repérage des obstacles, a bien été démontrée. Pour des espèces vivant en bancs, il contribue au positionnement par rapport aux congénères. De plus, un rôle chimiosensoriel (en particulier une perception de la concentration en chlorure de sodium) lui a aussi été attribué.

La perception des champs électriques : les électrorécepteurs de la ligne latérale

Les champs électriques de basse fréquence (< 50 cycles par seconde) issus des contractions musculaires (y compris les muscles des arcs branchiaux) sont captés par les ampoules de Lorenzini chez les sélaciens. Les champs de fréquence supérieure (50-200

cycles par seconde) provenant des organes électriques de certaines espèces sont reçus par les récepteurs tubéreux. Les signaux sensoriels sont acheminés par les nerfs latéraux vers la medulla. Dans le premier cas, le poisson perçoit directement un champ électrique étranger. Dans le second, il perçoit les modifications de son propre champ électrique, induites par la présence d'un autre poisson ou d'un obstacle inerte. Il a ainsi la possibilité de détecter une proie, un partenaire ou d'éviter des obstacles.

La perception de la posture et des sons : rôle de l'oreille interne

L'oreille interne assume 4 fonctions. La première est le maintien du tonus musculaire. La seconde est la réception des accélérations : les canaux semi-circulaires informeraient le poisson sur les rotations, et aideraient à stabiliser le regard. La troisième est la perception de la pesanteur et le maintien de l'équilibre : l'ablation unilatérale d'un lapillus (un des **otolithes** de l'oreille interne) fait pencher le poisson du côté opéré. La quatrième fonction est la perception des sons. Les sons, ultrasons et infrasons, se propagent en effet vite et loin dans l'eau. La saccula et la lagena sont des récepteurs sonores chez les ostariophysaires (familles chez lesquelles une chaîne d'osselets dits de Weber relie l'oreille interne à la vessie gazeuse, comme les siluridés, les cyprinidés), et le rôle transmetteur des osselets de Weber a été démontré. Certains poissons sont connus pour la production intense de sons (Sciaenidae, Triglidae), et on sait que certaines espèces appellent ainsi leur partenaire sexuel.

En fait on est arrivé à l'idée que les composants de l'oreille interne étaient assez multifonctionnels, et qu'il était illusoire de prétendre séparer équilibre et audition comme chez les vertébrés supérieurs. De plus il est souvent difficile aussi de séparer certaines fonctions entre système latéral et oreille interne ; on parle alors de système « acousticolatéral », ou « octavolatéral » par référence à son innervation.

la perception de la température

Il existe des récepteurs thermiques au niveau de la surface du corps et il a été montré que des poissons étaient capables de choisir une température ambiante préférentielle à 0,1 °C près. C'est le cas des carassins infectés par la bactérie *Aeromonas hydrophila*, dont les préférences thermiques se portent vers des températures plus élevées (« fièvre comportementale » de Reynolds *et al.*, 1978).

La perception des effets des facteurs d'inconfort et d'agression

La perception de l'atteinte de l'intégrité tissulaire : concept de douleur chez les poissons

Le concept de douleur, chez les animaux comme chez l'homme, fait appel à la double perception d'une agression périphérique nocive (nociception) et d'un ressenti désagréable, à la fois sensoriel et émotionnel, associé à la prise de conscience d'une atteinte corporelle. La nociception s'effectue grâce à la combinaison de terminaisons nerveuses libres et de cellules spécialisées qui, en formant des récepteurs distribués dans la bouche, la peau et les organes internes, détectent les effets des stimuli agressifs agissant au contact des tissus. Ces éléments, appelés nocicepteurs, existent chez tous les vertébrés sauf, peut-être, les sélaciens. Ils sont actionnés sous l'effet de piqûres, déchirures, écrasements, irritations ou brûlures par agents physiques, chimiques, biologiques (cas des venins), toutes causes connues pour engendrer une douleur physique chez les mammifères et l'Homme. La dimension émotionnelle de malaise et de souffrance de la douleur met en jeu chez ce dernier des perceptions conscientes

associées à des régions spécifiques du cerveau, à savoir les régions sensorielles du néocortex et les lobes frontaux et pariétaux.

Le principal intérêt de la douleur, en termes de survie, est évident : elle permet d'identifier rapidement une cause de dommages pour l'organisme et d'y mettre fin si possible. Ses manifestations conscientes sont bien établies chez l'homme, qui peut facilement se la représenter avec les aspects insupportables qui parfois dépassent son intérêt utilitaire. L'analyse se complique dès qu'on s'adresse aux animaux et qui plus est, aux poissons.

La notion de douleur chez les poissons est la clé du débat qui a opposé initialement les pêcheurs et des défenseurs du droit animal pour qui la pêche est d'une insoutenable cruauté. Le débat s'est étendu maintenant à tous ceux qui sont conduits à détenir et à manipuler des poissons. Parallèlement, la prévention de la douleur étant considérée comme une composante majeure du bien-être animal, le concept de douleur chez les poissons a fait l'objet de plus en plus de travaux et d'analyses contradictoires qui ont été répercutés dans plusieurs articles de synthèse (Rose *et al.* 2014 ; Brown, 2015 ; Sneddon, 2015).

En 2002, Rose a procédé à une revue exhaustive des travaux menés en neurobiologie sur le sujet. Après avoir présenté la définition de la douleur chez l'homme, cet auteur s'est livré à une analyse critique des informations connues chez les poissons. Les poissons téléostéens sont dépourvus du néocortex dont la fonction, chez les humains, est clairement associée à la perception consciente de la douleur. Comme ils semblent ne posséder aucune structure cérébrale qui pourrait tenir la place du néocortex, Rose en déduit que les téléostéens ne sont capables que de nociception, incapable par conséquent de ressentir la douleur ou la peur. Les réactions réflexes d'évitement ou de fuite observées chez ces animaux ne s'accompagneraient donc pas de douleur, quelque puisse être leur intensité et leur complexité. Elles peuvent, en revanche, entraîner la cascade des réactions compensatoires inconscientes englobées sous le terme de « stress », qui lui non plus ne présuppose aucune composante consciente ou « émotionnelle ».

Les travaux réalisés depuis 2003 chez différentes espèces de poisson téléostéens ont relancé le débat en apportant des données souvent contradictoires. Ainsi, en suivant l'activité du nerf trijumeau de la truite arc-en-ciel et en appliquant divers stimuli superficiels (pression, chaleur, acide), Sneddon *et al.* (2003) ont mis en évidence de chaque côté de la tête une vingtaine de récepteurs nociceptifs qui réagissaient aux trois types de stimuli (soit des nocicepteurs au plein sens du terme), ainsi qu'une dizaine de récepteurs spécialisés. La présence de tels nocicepteurs a été confirmée chez d'autres poissons téléostéens mais ils semblent, en revanche, être absents chez tous les sélaciens (requins et raies). Ces travaux sur les nocicepteurs ont ensuite été complétés par des expériences consistant à injecter dans le museau des truites du venin d'abeille ou de l'acide acétique (à l'échelle de l'être humain, le volume injecté aurait représenté environ 100 ml !). Les auteurs ont alors observé une augmentation du rythme cardiaque de 20 p.100 et un retard à la reprise du comportement alimentaire que l'utilisation de drogues analgésiques (« anti-douleurs ») agissant au niveau central permettait plus ou moins de compenser, améliorant les effets négatifs observés à la suite du traitement douloureux (voir la revue de Sneddon *et al.*, 2003). L'étude de l'activité des différentes parties du cerveau a enfin permis de mieux comprendre l'importance des réponses induites par des stimulations nocives, attestant l'augmentation d'activité de nombreux domaines cérébraux chez différents poissons téléostéens (voir Sneddon, 2015). Ces résultats conduisent leurs auteurs à suggérer que des domaines cérébraux différents pourraient jouer chez les poissons le même rôle que le néocortex chez les humains et les mammifères.

L'étude des réponses physiologiques et comportementales à des stimuli nocifs conduite, chez différentes espèces de poissons, sur différents paramètres (cortisol plasmatique, battements operculaires, activité de nage, comportement alimentaire) pour lesquels les perturbations observées peuvent perdurer plusieurs heures ou plusieurs jours après l'application du stimulus douloureux, tend à conforter, elle aussi, l'hypothèse d'une perception douloureuse. Bien que ces travaux aient aussi mis en évidence, quelle que soit l'espèce considérée, une diversité des réponses qui complique la mise au point d'indicateurs de douleur valables (Sneddon, 2015), les résultats renforcent chez les poissons téléostéens l'hypothèse d'une capacité de perception douloureuse, et pas uniquement nociceptive.

Pourtant, malgré leur multiplication, les résultats, et surtout les interprétations de ces travaux ne sont pas exempts de remarques critiques : Dans leur article de 2014, Rose *et al.* dressent un tableau sans complaisance des objections pouvant leur être opposées. Pour ces auteurs, les données comportementales et neurobiologiques publiées ne démontrent pas que les poissons téléostéens sont capables d'éprouver de la douleur. Les réactions observées après exposition à un stimulus nocif peuvent aussi bien être interprétées comme des réponses de stress inconscientes, réponses en l'occurrence limitées et sans commune mesure avec la douleur ressentie chez l'homme.

Il est actuellement difficile de départager les arguments échangés entre les pro- et les anti- douleur des poissons. Des deux côtés on relève des arguments convaincants, d'autres moins et pas toujours exempts de subjectivité dans cet affrontement complexe et rarement dépassionné ! La réponse viendra vraisemblablement d'une meilleure connaissance des perceptions conscientes chez les poissons, lesquelles ne sont pas identiques suivant les espèces étudiées. Cette connaissance permettra de répondre espèce par espèce à la question la plus importante, « quelle sorte de douleur est ressentie par les poissons ? », et d'éviter de nous focaliser sur une réponse binaire « il y a / il n'y a pas » de douleur chez les poissons.

En l'état actuel, il est cependant possible de reconnaître : (1) que les poissons possèdent des structures anatomiques centrales et périphériques (nocicepteurs, structures cérébrales et voies de connexion) dont les propriétés fonctionnelles (neuroélectrophysiologie, pharmacologie des récepteurs aux analgésiques) sont analogues à celles des mammifères ; (2) que la nociception conduit à des modifications physiologiques et comportementales identifiables et décrites chez les tétrapodes ; (3) que la notion de douleur implique l'intervention de perceptions conscientes qui ne sont pas à exclure chez les poissons mais dont la démonstration reste à établir (4) que les réponses à un stimulus douloureux peuvent être complexes et diverses suivant l'espèce considérée et mériteraient d'être davantage explorées.

Ces éléments laissent à tout un chacun la possibilité d'agir selon sa conviction personnelle suivant l'empathie qu'il éprouve pour ces animaux, en évitant toutefois de leur infliger inconsidérément des traitements jugés « douloureux ».

La perception des facteurs d'inconfort et d'agression par les poissons : douleur, stress et bien être

La douleur (déjà développée ci-dessus), le stress et le bien-être sont des sujets qui ont pris une importance grandissante au cours des dernières décennies, essentiellement sous la pression de mouvements très actifs nés au Royaume Uni et en Europe du Nord, avec pour point de départ une conception nouvelle de l'animal au sens large, et pour « cibles » principales les éleveurs, expérimentateurs, pêcheurs et chasseurs. Les poissons sont restés initialement un peu en dehors de cette évolution peut-être à cause

de la difficulté de s'identifier sur le plan affectif avec ces animaux froids, gluants et peu expressifs. Ce retard a commencé à se combler.

La réponse à l'agression : le stress chez les poissons

La définition du stress varie sensiblement selon que l'on a affaire à des physiologistes, des éthologistes, des environmentalistes ou des biochimistes.

Initialement formalisé par le médecin Hans Selye au début des années 1930, le stress peut être défini comme la cascade d'évènements physiologiques qui se met en place quand un organisme tente de résister à la mort ou de rétablir son homéostasie après avoir été exposé à des agents d'inconfort ou d'agressions (Schreck et Tort, 2016). Le stress comporte une phase d'alarme mobilisant la circulation sanguine et le métabolisme énergétique, suivie d'une phase de compensation avec retour des valeurs physiologiques à la normale. Les agents d'agression ou d'inconfort en cause (agents stressants, « stressés ») sont parfois eux-mêmes improprement appelés « stress ». Ce n'est que lorsque leur action est prolongée que la réponse compensatoire devient inopérante et que des troubles pathologiques apparaissent.

Le phénomène inducteur de stress peut être brutal et ponctuel (capture, mise au sec, pollution aiguë, baisse brutale de l'oxygène, repeuplement, passage en mer), ou chronique (confinement, densité, dominance, pollution chronique, séjour prolongé en conditions hypoxiques). En fait, tout ce qui éloigne le poisson des conditions définies comme idéales pour son homéostasie est facteur de stress. Si le stressor perdure (ou si les stressors s'accumulent) et si la réponse d'adaptation se révèle insuffisante ou au contraire « s'emballe », la survie de l'animal peut être compromise. Actuellement, nous connaissons suffisamment bien les réponses au stress pour savoir reconnaître un poisson stressé. Par contre il reste difficile d'affirmer qu'un poisson n'est pas stressé car l'absence de signe clinique ne signifie pas nécessairement l'absence de stress.

La réponse de type stress comporte trois niveaux : primaire ; secondaire ; tertiaire (Schreck et Tort, 2016).

La **réponse primaire** à la perception d'un agents stressant débute par une stimulation du système nerveux central aboutissant à l'hypothalamus. Les axes hypophyso-hypothalamo-interrénal et sympatho-adrénergique (voir *supra* : Système nerveux autonome (p. 24) et Formations chromaffines p. 31) sont stimulés via l'hypothalamus et conduisent respectivement à la libération de corticostéroïdes (cortisol) et de catécholamines (épinéphrine et norépinéphrine). Le rôle principal de ces hormones est de favoriser la mobilisation d'énergie pour permettre à l'individu s'enfuir ou de faire face et de se battre.

La **réponse secondaire** inclut les réponses cardiovasculaire et respiratoire, la mobilisation de l'énergie et le maintien de l'équilibre osmotique. Ainsi, les catécholamines (épinéphrine) entraînent une augmentation de la force des pulsations cardiaques, et partant du débit sanguin, de la pression artérielle et de la perméabilité branchiale. Elles stimulent, en outre, la glycogénèse, la mobilisation des acides gras et des réactions de vasoconstriction par leur action sur les récepteurs vasculaires α . C'est notamment le cas dans les vaisseaux des nageoires (Davie, 1981 ; Wahlquist et Nilsson, 1981, cités par Udomkusomsri *et al.*, 2004). C'est d'ailleurs à la vasoconstriction consécutive au stress hypoxique qu'Udomkusomsri *et al.* (2004) font appel pour expliquer la pathogénie d'un syndrome ulcératif aigu décrit par Noga *et al.* (1998) chez un hybride de bar d'Amérique (*Morone saxatilis* femelle x *M. chrysops* mâle). Ce syndrome paraît être une convaincante illustration clinique des effets de la réponse secondaire du stress dans une espèce qui y est particulièrement sensible.

La libération de corticoïdes (cortisol essentiellement) a pour but la régulation de l'équilibre hydrominéral et du métabolisme énergétique. De ce fait, c'est fréquemment la concentration du cortisol plasmatique qui est utilisée pour apprécier l'intensité du stress. Cependant, le rôle du cortisol soulève encore des interrogations : l'intérêt de son rôle immunodépresseur en particulier n'est pas évident. Certains l'interprètent comme une protection contre un emballement des réponses immunitaires innées (inflammation) et adaptatives, qui pourrait devenir néfaste. Cette interprétation a beaucoup de vraisemblance. D'après ce qui est connu de l'immunité des mammifères on sait en effet qu'une réponse inflammatoire insuffisamment régulée est responsable de la pathogénie d'infections par divers agents pathogènes. Or des facteurs de stress physiques, chimiques ou biologiques induisent la libération par les cellules lésées, de signaux endogènes de dangers, les alarmines (protéines de choc thermique, ARNs, ATP etc.) qui déclenchent une réponse inflammatoire (Sansonetti, 2006). Au cours de cette dernière, sont émises diverses cytokines de l'inflammation qui sont à l'origine de sa régulation. Ces cytokines ont une action centrale aboutissant à la libération par l'hypothalamus de *corticotropin releasing factor* (CRF), un facteur qui induit la synthèse d'hormone adrénocorticotrope (ACTH) par l'hypophyse. L'ACTH, à son tour, active la synthèse dans les surrénales de glucocorticoïdes, puissants anti inflammatoires qui répriment la production des cytokines de l'inflammation en agissant sur la transcription de leurs gènes. La réponse de stress partage ainsi des voies d'induction et de cheminement avec la réponse inflammatoire (immunité innée). Elle est même à son origine quand l'inflammation est engendrée par les signaux d'alarme endogènes en présence d'un danger.

La **réponse dite tertiaire**, résumée entre autres par Barton (1997 ; 2002), recouvre les conséquences, le plus souvent néfastes à long terme, de la non compensation du stress sur la croissance, la fécondité et l'immunité. De par la nature de leurs cibles, ces conséquences peuvent s'étendre à la qualité de la chair, à la sensibilité aux agents pathogènes, et même à la survie de l'animal, que la prolongation de la confrontation stressueur/réaction peut finir par mettre en péril.

Pour tout agent stressant, il existe des facteurs de risque inhérents à l'animal. Ces derniers sont d'ordre génétique et d'ordre non génétique. Le principal facteur est l'espèce du poisson : ainsi si l'on compare des poissons sauvages capturés, le sandre est-il beaucoup plus sensible aux manipulations que le black-bass. Au sein même d'une espèce comme le saumon atlantique le poisson issu d'élevage, dont la domestication est intégrée dans le patrimoine génétique, se montrera plus résistant que des descendants d'animaux ayant toujours vécu à l'état sauvage. Au facteur espèce, s'ajoutent les facteurs souche et individu. En plus du facteur génétique, deux éléments modulent le risque de stress : le conditionnement et l'état d'infection.

Le conditionnement, c'est à dire l'habitude prise par l'animal de subir certaines manipulations, réduit nettement le stress et ses conséquences (Vandeputte et Prunet 2002). En revanche, une infection subclinique transitoire ou une infection latente par des organismes pathogènes bactériens ou viraux peuvent déboucher sur la maladie déclarée à la suite d'une réponse de stress. Ainsi, pour prendre un exemple bactérien, voit-on souvent un transport et un rempoissonnement faisant appel à des truites communes sanctionné par un épisode de furonculose à *Aeromonas salmonicida*. De même une injection de corticoïde associée à un choc thermique peut-elle révéler, par l'expression clinique de cette maladie, le portage de *A. salmonicida* par le poisson. Il en est de même dans les infections silencieuses par *Yersinia ruckeri* et *Edwardsiella ictaluri*. L'effet favorisant du stress sur le déclenchement de certaines infections bactériennes latentes est cohérent avec ce que l'on sait de ses effets dépresseurs sur le

pouvoir bactéricide lié au lysozyme, au complément et à l'activité macrophagique. Les conséquences d'un stress préalable au contact infectant avec la bactérie sont beaucoup plus nuancées. Elles peuvent peser dans les directions opposées d'un accroissement de la sensibilité ou de la résistance de l'animal, en fonction du délai séparant le moment de survenue du stress de celui du contact infectant.

La diminution des activités du complément et des macrophages s'accorde également avec l'exercice d'un effet favorisant le déclenchement clinique d'infections virales jusque là latentes, comme celle de la carpe par l'herpèsvirus de cyprinidé 3 (CyHV-3) (Saint Hilaire *et al.*, 2005). Nous n'avons pas de tels éléments à proposer pour une virose comme la NPI. Dans cette dernière, l'action d'un inducteur de stress ne rend pas malades les porteurs de virus mais déclenche l'excrétion du virus dans le milieu, participant ainsi indirectement à la future maladie chez des poissons naïfs. Nous ignorons si les rhabdoviroses sont dans le même cas. En revanche, concernant le stress préalable à l'infection, plusieurs décennies d'observations et d'expérimentations ont convaincu les auteurs que des poissons sensibles à la SHV, la NHI ou la NPI du fait de leur génotype, en parfaite condition, et auxquels étaient épargnées les causes de stress, présentaient régulièrement des mortalités de 75 à 85 % au cours des épreuves expérimentales sans qu'une manipulation préalable n'y change rien. Les liens du stress et des infections par les organismes pathogènes apparaissent donc extrêmement complexes et ne permettent pas, pour l'instant, de tirer des conclusions de portée générale autres que « cela dépend ».

Le bien-être des poissons

- Définition :

Les poissons téléostéens sont de plus en plus utilisés non seulement en aquaculture pour la production de poisson mais aussi comme espèces modèles en recherche biomédicale ou écologique. Dans ce contexte, il n'est pas surprenant de voir se développer depuis une vingtaine d'années des préoccupations sur le bien-être de ces animaux, avec les mêmes questionnements que ceux mis en avant pour les mammifères. Ceci a conduit la Commission Européenne à inclure très clairement les poissons comme animaux sensibles dans la Directive 2010/63/UE relative à la protection des animaux utilisés à des fins scientifiques. Cette directive précise que les conditions de bien-être doivent être respectées de manière à réduire le plus possible la douleur et la souffrance des animaux en expérimentation. C'est dans la même logique que le Conseil de l'Europe a formulé un cadre de recommandations destinées à l'aquaculture. Ces recommandations s'appuient sur les cinq grands critères suivants, déjà utilisés pour les animaux de rente :

L'absence de soif, faim et malnutrition ;

La présence d'abris appropriés et le maintien du confort ;

L'absence de douleurs, de maladies et de blessures ;

L'absence de peur et de détresse

La possibilité d'exprimer les comportements normaux de l'espèce

A partir de ces critères, une définition du bien-être a été proposée, qui n'inclut pas uniquement une bonne santé physique mais intègre aussi l'absence de douleur « mentale » (Ashley, 2007 ; Toni *et al.*, 2019). Le concept de bien-être apparaît ainsi plus large que la simple absence de stress puisqu'il inclut aussi les états mentaux. Dans ce contexte, le débat scientifique en cours sur la capacité des poissons à ressentir ou non la douleur et la peur a des conséquences immédiates sur la définition et la mesure du bien-être chez ces animaux. Comme indiqué plus haut (voir le concept de douleur chez les poissons, p.53), il paraît actuellement raisonnable de ne pas exclure la possibilité

pour les poissons de ressentir la douleur, en gardant à l'esprit que l'expérience consciente qu'ils en font est vraisemblablement différente de ce qui est connu chez l'homme, de même que très variable suivant l'espèce considérée. Cela étant, on imagine aisément que l'attribution aux poissons de capacités à ressentir des expériences conscientes va rendre particulièrement complexes les méthodes permettant d'évaluer leur bien-être. Il faudrait pour cela être capable de tenir compte d'un état mental des poissons lié à la satisfaction ou non de leurs besoins physiologiques et comportementaux, ce qui suppose une très bonne connaissance de la biologie de l'espèce élevée et le développement d'outils d'analyse donnant accès à des mécanismes neuro-psychiques sur lesquels nos connaissances sont encore très limitées (Ashley, 2007).

- Les indicateurs de bien-être :

L'évaluation de l'état de bien-être des poissons passe par la mise en place et le suivi d'indicateurs d'accès facile, compatibles avec les approches les moins invasive possible. Ces indicateurs doivent couvrir différents aspects des performances physiologiques et comportementales des poissons (Toni *et al.*, 2019). Ainsi, les réponses physiologiques et/ou comportementales au stress constituent des marqueurs pertinents de l'état de mal-être, en particulier lorsque les poissons sont exposés de manière chronique. Ces considérations ont conduit à la mise en place d'indicateurs opérationnels de bien-être qui caractérisent l'état de santé optimal et permettent de diagnostiquer non seulement des perturbations accidentelles de cet état de santé, mais aussi la présence de troubles pathologiques passés inaperçus.

Les indicateurs opérationnels reposent à la fois sur des mesures non-invasives, comme pour la croissance ou la prise alimentaire, et sur des opérations plus intrusives pouvant impliquer la capture et l'anesthésie des poissons lorsqu'il s'agit de mesurer des paramètres plasmatiques ou tissulaires. Pour éviter la manipulation des poissons, des éleveurs se sont plus plutôt orientés vers l'analyse des caractéristiques de comportement après enregistrement par des caméras immergées. La méthode évite les biais d'analyse liés à la présence de l'observateur et permet de mesurer différents paramètres comme l'espace utilisé, les comportements agressifs, le comportement de prise alimentaire, la vitesse de nage, etc. Ils peuvent être complétés par des informations sur les changements de couleur des yeux ou de la robe du poisson, la présence de lésions cutanées au niveau des nageoires, l'observation de postures inhabituelles ou de modifications du rythme operculaire. Reste que, même si l'on dispose d'une palette assez large d'indicateurs physiologiques et comportementaux de leur bien-être, nous sommes loin de pouvoir encore évaluer le ressenti conscient et l'état mental des poissons.

Les indicateurs précédemment cités sont tous liés à des caractères exprimés par les poissons. L'évaluation du bien-être sur ces seuls critères resterait incomplète si l'on ne prenait pas en compte les caractéristiques physico-chimiques du milieu dans lequel vivent les animaux. Les paramètres de l'eau (température, pH, salinité...) ont en effet un impact très fort sur le comportement et la physiologie des poissons (Toni *et al.*, 2017) et par là même, sur leur bien-être. La mesure de ces paramètres constitue donc une source d'information importante à mettre en regard des données biologiques collectées sur les poissons pour évaluer une situation de mal-être.

- Les paramètres à prendre en compte pour le bien-être des poissons :

Même si l'appréciation du bien-être reste un objectif délicat, l'entretien de poissons dans de bonnes conditions, en élevage ou en expérimentation, a fait l'objet de nombreux travaux qui permettent d'ores et déjà de dégager des facteurs importants. Comme

indiqué précédemment, le maintien d'une qualité d'eau optimale, compatible avec un bon état de santé pour l'espèce détenue, est un des premiers paramètres à prendre en considération. Par son impact sur la qualité de l'eau mais aussi sur le comportement, le développement des relations sociales et la santé des poissons, la densité d'élevage apparaît également déterminante. Une expertise d'ensemble des travaux de recherche publiés a conduit l'Autorité européenne de sécurité des aliments (EFSA) à produire, en 2008 et 2009, des opinions scientifiques sur le bien-être de différentes espèces de poissons d'élevage et sur les principaux facteurs qui le conditionnent : les recommandations de ces expertises concernent essentiellement les caractéristiques des systèmes d'élevage (notamment la densité) et la qualité de l'eau. La stratégie de nourrissage des poissons s'est imposée, elle aussi, comme un facteur essentiel à prendre en compte : cependant, l'analyse de ce paramètre est complexe, contrariée en particulier par une grande variabilité selon les espèces considérées. Actuellement, la stratégie la plus en faveur reste l'utilisation des systèmes d'auto-alimentation qui permettent aux poissons de déclencher eux-mêmes la distribution de l'aliment (Lopez-Olmeda *et al.*, 2012). Plus récemment, différentes études ont mis en évidence que l'aménagement en milieu d'élevage de structures permettant aux individus de s'abriter ou de se cacher avait des effets positifs sur le bien-être des poissons (Toni *et al.*, 2019).

- La réglementation sur le bien-être des poissons :

Nous avons indiqué plus haut que, pour répondre à la demande sociale sur le bien-être des animaux et aux dernières conclusions des chercheurs sur la sensibilité des poissons, la Commission Européenne avait publié en 2010 une Directive sur la protection des animaux d'élevage ou d'expérimentation qui inclut toutes les espèces de poissons. Ces textes font rentrer dans le domaine juridique une définition du bien-être qui intègre à la fois un bon état de santé physique mais aussi l'absence de douleur mentale (Toni *et al.*, 2019). Ils ont été complétés par des documents d'expertise précisant, pour les principales espèces utilisées, les conditions d'élevage à respecter pour assurer au mieux le bien-être des poissons (voir le site de la Commission Européenne¹).

Cette nouvelle réglementation sur le bien-être des poissons a rapidement conduit à une évolution sensible des conditions d'expérimentation employant ces animaux : ainsi, des exigences nouvelles ont fait leur apparition, imposant la justification éthique des expérimentations et l'application de la règle des 3R, mises en place par la Commission Européenne en 2015. Cette règle des 3R (*Replacement, Reduction, Refinement*) vise à développer dans la conduite de l'expérimentation animale les trois concepts suivants : le Remplacement (comment substituer à l'utilisation d'animaux vivants des expérimentations menées *in vitro* ou *in silico* ?) ; la Réduction (comment réduire le nombre d'animaux utilisés dans une expérience donnée ?) et l'Amélioration (Comment améliorer les conditions d'expérimentation pour réduire autant que se peut la souffrance des animaux ?). Dans le cadre de cette nouvelle réglementation européenne, toute expérimentation sur poissons doit faire l'objet d'une demande d'autorisation, introduite par un Comité d'éthique en expérimentation animale, dans laquelle les expérimentateurs doivent justifier le bien fondé des expériences envisagées et appliquer à leurs protocoles expérimentaux la règle des 3R précédemment énoncée. L'application de cette règle a bien évidemment un impact positif sur le bien-être des poissons servant aux expérimentations et, par voie de conséquence, sur la qualité des résultats obtenus. En particulier, le suivi régulier du bien-être des poissons et des conditions expérimentales utilisées deviennent des conditions nécessaires à toute étude sur matériel vivant. L'analyse des données de la littérature montre cependant qu'il subsiste encore des

¹ <https://ec.europa.eu/food/animals/welfare.en>

marges importantes d'amélioration quant à l'application de la règle des 3R dans les travaux réalisés en Europe (Sneddon *et al.*, 2017).

- Conclusion :

Ces dernières années ont vu la publication de nombreux travaux de recherche sur le bien-être des poissons et la prise en compte de ces questions, dans des textes réglementaires ou des guides de bonnes pratiques, au niveau Européen. Même si nous disposons de données approfondies sur la physiologie et le comportement des poissons, permettant de réaliser une évaluation plus ou moins précise de l'état de bien-être des animaux dans une situation donnée, il est clair que ces efforts de recherche doivent être poursuivis. Nos connaissances sur la douleur et sur les perceptions conscientes chez les poissons restent encore trop incomplètes pour pouvoir évaluer leurs besoins par rapport à leur état mental et pour caractériser les besoins spécifiques des différentes espèces. C'est à partir de ces informations que l'on pourra réellement évaluer le bien-être des poissons et apporter des solutions aux situations critiques

3.2. La nutrition et l'alimentation des poissons

Régimes alimentaires des poissons

Les diverses catégories de régimes se retrouvent chez les poissons : herbivores, carnivores, omnivores s'observent avec toutes les spécialisations possibles mais la majorité sont des carnivores peu spécialisés ou des omnivores très opportunistes.

Les herbivores stricts sont relativement rares chez les poissons. Les meilleurs exemples dans nos eaux sont le hotu (qui se nourrit surtout d'algues unicellulaires) et l'amour blanc *Ctenopharyngodon idella*. On peut citer aussi l'exemple les serrasalminés herbivores de Guyane mais leurs juvéniles sont des carnivores zooplanctonophages.

Les carnivores sont très répandus (85% environ des espèces marines, parmi lesquelles les herbivores stricts sont très rares), allant des zooplanctonophages jusqu'à des espèces ichtyophages (brochet, cristivomer, nombreux grands poissons marins) qui possèdent en général des dents destinées à retenir les proies et un estomac différencié, en passant par des prédateurs « généralistes » qui consomment indifféremment crustacés, insectes et poissons, tels les truites et les saumons. De bons exemples d'omnivores sont fournis par la carpe commune, le chevaine *Leuciscus cephalus* et la majorité des cyprinidés, chez lesquels sont répandus les détritivores.

Les larves de pratiquement toutes les espèces de poissons sont zooplanctonophages. C'est chez elles qu'existe aussi, notamment, la possibilité d'absorber des substances organiques dissoutes comme les acides aminés libres. Cette disposition expliquerait, par exemple, l'alimentation des leptocéphales, larves d'anguille n'ayant pas encore d'activité prédatrice.

Chaque espèce se caractérise par un rythme alimentaire naturel qui est fonction de facteurs intrinsèques (rythme endogène) et environnementaux (photopériode, température).

Besoins alimentaires des poissons

Les régimes alimentaires précédents apportent aux poissons diverses catégories d'aliments : glucides, lipides, protides, minéraux et vitamines. Les trois premières représentent les macronutriments qui, ingérés sous une forme plus ou moins complexe,

possèdent une valeur énergétique propre : glucides, 4,2 kCal (17,6 kJ)/g ; lipides 9,4 kCal (39,3 kJ)/g ; protides, 5,6 kCal (23,4 kJ)/g. Cependant ces valeurs doivent être corrigées en fonction d'une caractéristique importante, la digestibilité, c'est-à-dire la proportion effectivement absorbée par l'organisme, qui dépend à la fois de la structure moléculaire de l'aliment et de l'équipement enzymatique digestif du poisson. Puis vient la notion d'énergie métabolisable, qui reflète l'utilisation métabolique de ces macronutriments, Comme les poissons ne peuvent synthétiser toutes les molécules dont ils ont besoin, on définit aussi des « nutriments essentiels » qui doivent être apportés par l'alimentation. Les besoins nutritionnels de l'organisme doivent être pris en compte pour la formulation des aliments des poissons en élevage. Selon le système d'élevage (de l'extensif à l'intensif), il peut être nécessaire de moduler les apports alimentaires en fonction de ceux que les poissons puisent directement dans du milieu naturel.

Les protides (Mambrini et Guillaume, *in* Guillaume *et al.*, 1999)

Les protides, ou protéines, sont formés d'enchaînements d'acides aminés plus ou moins complexes. Une vingtaine d'acides aminés (AA) différents suffisent à constituer toutes les protéines d'origine animale ou végétale. Dix AA sont essentiels aux poissons, et ce sont d'ailleurs les mêmes que ceux des vertébrés supérieurs. Matériau fondamental de l'architecture du vivant, les protéines sont aussi la principale source d'énergie métabolisable des poissons. Elles sont généralement bien digérées, avec une digestibilité dépassant 90%, mais cette digestibilité peut varier d'une source protéique à l'autre, en fonction de la composition en acides aminés ou de la présence ou non de d'anti-protéases.

Le rôle prépondérant des protides dans la nutrition des poissons en général, et de ceux d'élevage en particulier, est connu depuis qu'on s'intéresse à l'optimisation de leur alimentation: la proportion de protéines nécessaire dans leur ration est beaucoup plus élevée que dans celle des mammifères et des oiseaux (de l'ordre de 2 fois). Ce fait reflète quelque peu la composition des proies en milieu naturel (peu de glucides, richesse en protides et lipides) et aussi les faibles besoins énergétiques globaux des poissons. Des recherches visent à définir la proportion optimale de chacun des AA pour la croissance afin de formuler des aliments ayant un profil correspondant à une protéine idéale.

Les lipides (Corraze, *in* Guillaume *et al.*, 1999)

Les lipides (voir GSP, chapitre 4²) sont presque tous des esters d'alcools et d'acides gras (AG) aliphatiques à longue chaîne. Ils sont les principaux constituants des systèmes membranaires et constituent aussi des sources d'énergie stockées dans différents tissus (musculature et masse périvercérale). Les lipides sont des substances hydrophobes et sont classés en simples ou complexes selon qu'ils sont formés d'un seul alcool et d'acides gras ou renferment, en plus, de l'azote (alcool aminé) et du phosphore (acide phosphorique) pour les phosphoaminolipides (PAL) ou de l'azote et un sucre pour les sphingosines et cérébrosides. Chez les lipides simples, on distingue selon l'alcool impliqué : les glycérides avec le glycérol ; les stérides avec les stérols, le plus connu étant le cholestérol ; les cérides avec l'alcool cétylique, qui sont abondants dans le zooplancton. Les triglycérides synthétisés à partir des acides gras représentent la principale forme de stockage hépatique, musculaire, périvercéral et sous-cutané. Dans le muscle blanc se trouve du tissu adipeux inséré entre les feuillettes musculaires, alors que

² Kaushik S., de Kinkelin P., 2018. Qualité et bonne conduite de l'alimentation. In : *Gestion de la santé des poissons* (C. Michel coord.), collection Savoir faire, éditions Quae, 209-249.

dans le muscle rouge les lipides sont des constituants des myoblastes. Suivant la teneur en lipides du muscle, on distingue des poissons gras (plus de 10% de lipides dans le muscle) et maigres (moins de 2%). La teneur en lipides augmente avec l'âge et la taille ; les poissons d'élevage tendent généralement à être plus gras qu'à l'état sauvage. Les PAL sont les constituants des systèmes membranaires où ils sont présents en quantité à peu près constante. Les sphingomyélines se trouvent dans les substances grise et blanche du système nerveux.

Les poissons sont remarquables pour leur richesse en AG insaturés de la série $\omega 3$ appelés plus communément $\omega 3$ (voir GSP, chapitre 4, p. 253-254). Cette prépondérance des acides gras insaturés est liée à la nécessité de maintenir les processus vitaux aux basses températures. En effet, à basse température le fonctionnement des cellules exige le maintien d'une fluidité suffisante des membranes, ainsi que de la phase phospholipidique de certaines enzymes. Un fort degré d'insaturation des acides gras qui leur confère un point de fusion bas, permet ce maintien. Il a été montré chez diverses espèces que le profil en acides gras de l'épithélium branchial est modifié par la température de l'eau. La température exerce un effet sur la synthèse des lipides de membranes en agissant sur l'activité des AG désaturases, laquelle conditionne l'incorporation de tel ou tel AG. L'activité de ces enzymes, elles mêmes membranaires, croît avec des changements thermiques du milieu. La fluidité des lipides influe sur le fonctionnement de nombreuses enzymes (Hazel et Carpenter, 1985 ; Sargent *et al.*, 2002).

Les poissons sauvages trouvent évidemment dans leur régime alimentaire naturel les aliments lipidiques dont ils ont besoin en quantité, et spécialement en qualité puisque les AG polyinsaturés y sont largement représentés. S'il est possible d'apporter des lipides dans les aliments composés, ces derniers doivent apporter les AG qui servent à l'édification et au fonctionnement des membranes et enzymes, c'est-à-dire les AG essentiels. Ces derniers existent en abondance dans les ingrédients d'origine marine, huiles et farines de poissons. Cependant sur ce point, il existe quelques différences dans le caractère essentiel des AG en fonction des espèces de poissons concernées. De façon schématique, les besoins en AG des espèces dulçaquicoles et ceux des salmonidés peuvent être couverts par l'acide linoléique (C 18:3 ω -3) présent à environ 1 % dans la ration. Par élongation de ce précurseur, ces poissons peuvent synthétiser des AG polyinsaturés plus longs, C20:3 ω -3 (EPA) et C22:6 ω -3 (DHA), mais leur croissance paraît meilleure si ces deux AG leurs sont directement apportés dans la ration. En revanche, les salmonidés élevés en mer et les poissons marins nécessitent absolument un minimum de 0.5 % de ces AG essentiels pour assurer au mieux leurs croissance, santé et bien-être physiologique. Il apparaît qu'une fois les besoins en AG essentiels couverts, l'énergie peut être apportée par d'autres formes lipidiques et notamment par diverses huiles végétales (colza, lin, palme, soja). Les graisses corporelles qui en sont issues sont mises en réserve dans les tissus habituels. Il a été possible d'assurer une croissance normale de la truite arc-en-ciel ou du saumon atlantique avec un apport lipidique uniquement à base d'huiles végétales, pour peu qu'une alimentation de finition réincorporant des huiles de poissons restaure un profil en AG compatible avec la saveur et l'apport nutritionnel attendus par l'homme.

La truite, mais aussi d'autres poissons, tolèrent des concentrations sanguines en lipides très élevées, jusqu'à 35 mg/L, contre 11 mg/L chez l'homme. Ce fait est lié entre autre à la présence de vitellogénine (lipoprotéine de très haute densité synthétisée dans le foie, comportant 80% de protéines et 20% de lipides, destinée à être incorporée dans le vitellus). D'une façon générale, les lipides assurent une bonne couverture des besoins énergétiques chez pratiquement tous les poissons. Dans des conditions naturelles, les

salmonidés en cours de migration anadrome utilisent leurs réserves lipidiques et leur teneur en eau augmente notablement (elle passe de 60 à 77 % chez un saumon sockeye *Oncorhynchus nerka*).

Les carences en acides gras essentiels ont de nombreuses conséquences : dégénérescence hépatique, lésions branchiales, baisse du taux d'hémoglobine, chute de fécondité. Chez la truite peut s'observer un « syndrome de choc » se traduisant par une perte de mobilité lors d'un stress. Au début des années 2000 la tendance des fabricants d'aliments a été d'augmenter la teneur lipidique des aliments afin d'économiser les protéines et de réduire les rejets azotés. La teneur limite est variable selon les espèces. Cependant on se heurte à un écueil, bien visible chez les salmonidés : l'augmentation de l'adiposité, surtout au niveau périsvical. Une autre conséquence négative est la stéatose hépatique observée chez différentes espèces.

Les glucides (Kaushik, 1999a)

Les glucides ou hydrates de carbones ou sucres, dont la formule brute est $(CH_2O)_n$, sont formés d'enchaînements plus ou moins complexes de sucres élémentaires (fructose, glucose...). Les glucides ne sont pas considérés comme indispensables et les sucres complexes (cellulose) sont absents de l'alimentation de la plupart des espèces de poissons. Ils sont généralement peu abondants dans l'alimentation naturelle et leur digestibilité est le plus souvent faible, en particulier chez les poissons ayant un comportement alimentaire du type carnivore. Chez la truite, 60 % de l'amidon d'origine alimentaire peut ainsi se retrouver dans les excréments. Mais des traitements, comme la cuisson ou l'extrusion permettent d'abaisser cette proportion à moins de 20 %. Il faut signaler que la cellulose n'est généralement pas digérée, même par des espèces comme la carpe herbivore dont la flore intestinale ne semble ordinairement jouer qu'un rôle modeste dans l'activité cellulolytique, justifiant des recherches sur les possibilités d'apport exogène en cellulase par le biais de probiotiques (Zhou *et al.*, 2013). Jusqu'à présent, des preuves d'une digestion significative de la cellulose n'existent que chez quelques rares espèces, dont aucune ne fait encore l'objet d'élevage. Par exemple on soupçonne le nématode *Rondonia rondoni* de contribuer à la digestion de la cellulose chez des serrasalminés de Guyane (Meunier 2004). En revanche la chitine (polymère voisin de la cellulose) est répandue chez les insectes et les crustacés et il existe une chitinase stomacale chez certaines espèces consommant régulièrement ces arthropodes.

Même après absorption, le glucose est mal utilisé, avec une glycémie très élevée et prolongée (presque 24 heures) et on a considéré les poissons comme « diabétiques ». En effet il a été observé que les poissons régulent mal leur glycémie malgré une insuline active. Ils utilisent peu le glucose comme substrat d'oxydation cellulaire, mais le remplacent par des acides aminés entrant à différents niveaux du cycle de Krebs. Le glycogène est une réserve d'énergie peu utilisée, sauf par le muscle blanc.

Les minéraux (Kaushik, 1999b)

Sept macro-minéraux et quinze oligo-éléments sont connus pour avoir un rôle physiologique chez les poissons. Les éléments minéraux sont en général fournis par l'alimentation, mais peuvent aussi être extraits de l'eau, plus facilement, bien sûr, par les espèces marines que par celles d'eau douce. Suivant les quantités en jeu, on distingue les macroéléments et les oligoéléments. Parmi les macroéléments, le calcium (squelette) et le sodium (milieu intérieur) sont nécessaires en grande quantité, ainsi que le phosphore, le magnésium, le potassium, le chlore et le soufre. Les oligoéléments sont indispensables à faible dose, mais peuvent devenir toxiques à forte concentration dans

l'eau (fer, zinc, cuivre, manganèse, sélénium, iode). Un besoin nutritionnel quantitatif est établi chez les salmonidés, au moins pour la plupart d'entre eux. De nombreux signes de carence en minéraux et oligo-éléments ayant des conséquences sur le développement et la santé des poissons sont répertoriés. Parmi les minéraux, le phosphore est le constituant minéral quantitativement le plus important avec un besoin de l'ordre de 6 g de phosphore disponible par kg d'aliment. C'est l'élément minéral le plus étudié, compte tenu du fait qu'une carence entraîne des perturbations dans le développement squelettique, mais dont l'excès peut se traduire par des conséquences sur l'eutrophisation du milieu aquatique. Les poissons peuvent mobiliser le calcium du squelette et des écailles en cas de besoin, en particulier chez la femelle lors de la gamétogenèse.

Les vitamines (Guillou-Coustans et Guillaume, *in* Guillaume *et al.*, 1999)

Les vitamines sont des molécules diverses, ne présentant pas de communauté structurale, que l'organisme ne sait pas synthétiser mais qui lui sont indispensables à des doses extrêmement faibles en tant que cofacteurs de nombreuses réactions enzymatiques. Leur classification fonctionnelle est difficile car leur rôle est en général multiple et pas toujours totalement élucidé. On se contente, en général, de distinguer des vitamines liposolubles et hydrosolubles. Les carences vitaminiques entraînent des troubles physiopathologiques dont l'expression constante est le ralentissement de croissance, éventuellement associé à des déformations corporelles et aboutissant parfois à la mort. Une carence en acide ascorbique (vitamine C) entraîne des déformations osseuses et des hémorragies. Le manque de riboflavine (vitamine B₂) provoque la cécité. Comme il est difficile de quantifier l'apport en vitamines, présentes en quantités variables dans l'alimentation naturelle et dans certains ingrédients utilisés par les fabricants d'aliments commerciaux, il est de règle d'en incorporer sous forme d'un mélange dans les aliments composés. Au cours de la décennie 1990, de nouvelles recommandations relatives aux apports vitaminiques conseillés pour l'alimentation des

UI ou mg/kg aliment	Woodward (1994)	NRC (1981)	NRC (1993)
Vitamine A Acétate, UI	2500-5000	2500	2500
Vitamine D ₃ UI	2400	2400	2400
Vitamine E, mg	27,5	30	50
Vitamine K ménadione, mg	0,45	10	R
Thiamine (B ₁), mg	1	10	1
Riboflavine (B ₂), mg	3,6	20	4
Pyridoxine (B ₆), mg	2	10	3
Acide pantothénique, mg	19,1	40	20
Vitamine (B ₁₂)	0,007	0,02	0,01
Niacine, mg	10	150	10
Biotine, mg	0,08	1	0,15
Acide folique, mg	0,6	5	1
Acide ascorbique (PO ₄), mg	10	100	50
Choline, mg	430-4050	3000	1000
Inositol, mg	250	400	300

Tableau 7. Estimation des besoins minimaux en vitamines et en facteurs nutritionnels chez la jeune truite arc-en-ciel, en unités internationales (UI) ou mg par kg d'aliment.

poissons (tableau 7) ont été proposées (NRC, 1993 ; Woodward, 1994 ; Kaushik *et al.*, 1998). Un des grands problèmes, pour les vitamines, tient à leur conservation. En conditions d'élevage, la stabilité de la plupart d'entre elles est affectée par divers facteurs de milieu comme l'humidité, la température, le pH, l'oxygène (voir GSP, tableau 4-1), Il convient donc de respecter scrupuleusement les consignes de stockage données par les fabricants. Le rôle des diverses vitamines est repris à propos des carences dans le complément 6³.

Les carotènes et caroténoïdes ne sont pas non plus synthétisés et doivent donc être fournis par l'alimentation. Ce sont des molécules liposolubles à longue chaîne carbonée portant des doubles liaisons conjuguées terminées par des cycles en C 6 (famille des terpènes). Ils forment la base des pigments jaunes, rouges et orangés, cutanés ou musculaires, responsables de la pigmentation de la peau ou de la chair. Leur concentration dans le muscle constitue souvent un critère important de la qualité de la chair des salmonidés. Leur rôle fonctionnel, comme provitamine A par exemple, a fait également l'objet d'études. Les principales sources naturelles en sont les levures, algues, crustacés. Si l'incorporation de caroténoïdes de synthèse dans les aliments reste la pratique la plus courante, la tendance actuelle est la recherche de sources naturelles de ces pigments.

Digestion

La digestion est la transformation par le tube digestif d'aliments souvent complexes en molécules de petite taille assimilables par l'organisme, les nutriments, suivie de l'absorption de ces derniers par les cellules dont ils sont les aliments. La première phase après l'ingestion comporte donc des réactions de dégradation, essentiellement des hydrolyses catalysées par toute une panoplie d'enzymes.

Le rôle de la bouche se limite le plus souvent à la préhension des aliments, pour laquelle les poissons ont développé des adaptations plus ou moins poussées à des fonctions précises (dents destinées à retenir les proies, lèvres racleuses, bouches protractiles, becs suceurs...). Quelques espèces présentent des dents destinées au broyage des coquillages ou même de graines coriaces. Il n'a jamais été mis en évidence de sécrétions buccales.

L'œsophage est en général un simple passage. Cependant, dans diverses familles (cyprinidés, cobitidés, catostomidés, labridés, cichlidés) existent des dents pharyngiennes broyeuses.

L'estomac ne se différencie que tardivement chez la plupart des larves de poissons et manque chez 15% des espèces, en particulier chez les cyprinidés. Il se définit avant tout par la présence dans la muqueuse gastrique de glandes tubulaires qui sécrètent une enzyme protéolytique, la pepsine (absente chez les agastres), et de l'acide chlorhydrique. En général bien individualisé sur le plan anatomique, il se termine par un sphincter pylorique. Les sécrétions de la muqueuse gastrique sont donc acides (pH de 1,5 à 4). L'hydrolyse acide des protéines peut s'opérer lentement à très basse température (2 °C) mais on constate, *in vitro*, que la température optimale de fonctionnement des pepsines de poisson est de 37 °C.

Dans l'intestin antérieur se trouvent, comme chez les vertébrés supérieurs, des enzymes membranaires hydrolisant les différentes catégories d'aliments, tandis que l'absorption des petites molécules qui résultent de cette dégradation se fait surtout dans l'intestin postérieur. Les entérocytes de l'intestin moyen des poissons gardent leur capacité

³ De Kinkelin P., 2019. L'alimentation et les maladies d'origine alimentaire, INRA, [en ligne], doi : 10.15454/1.533214080330475E12

d'endocytose (limitée aux nouveaux nés chez les mammifères). L'absorption des protéines par endocytose ne représente qu'une petite fraction de l'absorption protéique mais joue peut-être un rôle immunologique. Comme on l'a vu plus haut la digestion de la cellulose est une fonction rarement rencontrée chez les poissons. Les cæcums pyloriques, lorsqu'ils existent, jouent un rôle qui n'est pas toujours bien défini, dans la dégradation et l'absorption des graisses et des sucres. On considère souvent que leur rôle se limite à l'augmentation de la surface d'absorption. Il faut signaler que chez des kyphosidés, poissons marins herbivores australiens, l'existence d'une flore cellulolytique a été démontrée dans les cæcums pyloriques. Le pancréas exocrine secrète une protéase (trypsine), une amylase et une lipase. Le foie élabore la bile (à partir de la destruction de l'hémoglobine et du cholestérol) qui aide à la solubilisation des graisses. Il a aussi un rôle d'élaboration et de stockage des sucres (glycogénèse) et des graisses (lipogénèse). La digestion entraîne une dépense énergétique (action dynamique spécifique, aussi nommée effet dynamique spécifique) qui est particulièrement élevée pour les protides et qui s'accompagne d'un pic de consommation d'oxygène (effet repas) dont l'estimation est importante en pisciculture.

Le transit digestif et la vitesse de la digestion dépendent étroitement de la température, mais aussi de la taille de l'animal. Chez des larves pesant autour de 1 mg, qui consomment journalièrement plusieurs fois leur poids d'aliment, le temps de séjour des aliments dans le tube digestif est de l'ordre d'une heure. En revanche chez une truite nourrie avec un aliment granulé sec, ce délai de vidange de l'estomac est respectivement de 79 h, 40 h, 24 h et 18 h à des températures de 5, 10, 15 et 23 °C. L'efficacité en terme de croissance est évaluée par l'indice de consommation (synonymes : indice de transformation ou taux de conversion), défini comme le rapport du poids de nourriture absorbée au poids gagné par le poisson. Trois indices sont donnés à titre d'exemples : granulé sec / truite = 1 à 1,5 ; poisson fourrage / brochet = 4 ; blé / carpe = 10.

La digestion des poissons a très tôt soulevé la question du rôle que pourrait jouer, comme chez les animaux terrestres, une flore microbienne implantée dans l'intestin. Les premiers travaux entrepris sur ce thème ont surtout concerné des populations d'élevage tropicales (Lésel, 1993) ou marines (Ringø *et al.*, 2001 ; Gatesoupe et Lésel, 1998) qu'une phase critique de métamorphose, à l'issue du stade larvaire, rendait particulièrement vulnérables aux infections digestives. Comparées aux 10^{10} à 10^{11} bactéries trouvées en moyenne dans 1 g de fèces d'homéotherme, les valeurs actuellement reconnues chez les poissons, fondées sur le marquage et le dénombrement total au microscope des bactéries vivantes, apparaissent plutôt faibles (Nayak, 2010). Comme on ne disposait lors des premières études que de techniques de numération bactérienne tributaires de la production de colonies sur milieux de culture, les charges microbiennes paraissaient encore plus faibles, de l'ordre de 10^4 cellules/g, un ordre de grandeur qui ne différait guère des valeurs trouvées par millilitre dans l'eau ambiante. La majorité des spécialistes a donc pensé que les associations bactériennes détectées sur la peau, les branchies, et même dans le tube digestif des poissons reflétaient plus ou moins la composition qualitative et quantitative de la flore aquatique environnante (Horsley 1977 ; Lésel 1993 ; Ringø *et al.*, 1995) et ne participaient pas de l'existence d'une véritable microflore.

Toutefois, des valeurs plus élevées (jusqu'à 10^7 /g), relevées dans les proies vivantes servant à l'alimentation des jeunes poissons marins, laissaient pressentir une influence possible de l'aliment sur la composition des flores microbiennes (Muroga *et al.*, 1987). Des différences notables étaient pareillement observées quand on comparait les mêmes animaux à des stades de développement différents (Eddy et Jones, 2002) et la littérature laissait apparaître, dans un même environnement, une grande variabilité de la

composition spécifique et quantitative de la microflore en fonction des espèces, des individus, des sites d'élevage et de la saison d'échantillonnage.

Ce sont les progrès des techniques de détection des bactéries de culture difficile ou infructueuse, puis des méthodes moléculaires et génomiques, qui ont mis en évidence une diversité bactérienne bien plus importante qu'on ne l'avait soupçonné (Ringø *et al.*, 2005). L'existence chez les poissons de bactéries anaérobies, parfois en proportions dominantes, est devenue une certitude, même si leur identité ne peut toujours être établie avec précision (Huber *et al.*, 2004), ni leur stabilité et leur signification physiologique démontrées. Alors que le domaine des recherches sur les interactions des animaux et de l'homme avec leur flores microbiennes commensales s'épanouissait, l'existence d'un microbiote intestinal chez les poissons s'est imposée définitivement.

En fait, des observations microscopiques directes avaient déjà suggéré la formation d'associations plus ou moins étroites et durables entre certains microorganismes et la muqueuse intestinale chez quelques espèces de poissons (Ringø *et al.*, 2003). Désormais, la possibilité de compétition entre souches dans le milieu intestinal n'a pas plus de raison d'être mise en doute que chez les homéothermes et, à la lumière des connaissances aujourd'hui accumulées sur l'adhésion des bactéries, nier qu'une certaine sélection puisse s'exercer dans les populations microbiennes qui transitent dans les segments successifs du tube digestif ne paraîtrait plus très réaliste. Il n'en reste pas moins que le rôle naturel communément reconnu aux flores digestives des homéothermes est encore loin d'être précisément défini chez les poissons.

Le fait qu'une part considérable du groupe des γ -protéobactéries, souvent dominant dans ces flores digestives, soit constituée de familles largement répandues dans l'environnement aquatique et pouvant aussi bien renfermer des représentants pathogènes que des souches d'intérêt probiotique est assez singulier. Cela permet rétrospectivement de juger des difficultés d'interprétation affrontées par les premiers auteurs. Pour l'heure, la composition de ces microflore continue à livrer ses secrets grâce aux méthodes métagénomiques et l'obtention contrôlée de sujets gnotobiotiques, chez *Danio rerio* (Nayak, 2010 ; Llewellyn *et al.*, 2014), a récemment permis d'objectiver certains effets fonctionnels qui leur sont imputables, faisant de la recherche sur les microbiotes des poissons un des domaines les plus dynamiques du moment. Les applications qui déjà en résultent, dans les nouvelles formes de thérapeutiques par exemple, en portent témoignage (voir GSP, Ch. 8)⁴.

Métabolisme et respiration

Métabolisme (Médale et Guillaume, *in* Guillaume *et al.*, 1999)

Le métabolisme des poissons se résume par l'équation générale suivante :

Nutriments + Oxygène → Synthèses/dégradations + Travail + Chaleur + Déchets

Le métabolisme peut ainsi être globalement estimé par calorimétrie indirecte en mesurant la consommation d'oxygène. Chaque gramme d'oxygène consommé traduit une production de chaleur moyenne de 13,6 kJ (58,5 kcal). Cette énergie contribue à la couverture des dépenses fonctionnelles des poissons, depuis celles nécessaires à leur

⁴ De Kinkelin P., Michel C., Calvez S., 2018. La thérapeutique chez les poissons. *In* : *Gestion de la santé des poissons*. op. cit., p. 381-465.

survie à jeun (équivalent du métabolisme basal) jusqu'à celles de leurs productions (croissance, gamètes).

La dépense énergétique des poissons à jeun est 10 à 30 fois inférieure au métabolisme basal des mammifères et jusqu'à 100 fois inférieure à celui des oiseaux. En effet, les poissons économisent de l'énergie du fait de leur hétérothermie (à de rares exceptions près), et aussi de leur ammoniotélie et de leur flottaison. Une des conséquences de cette réduction des besoins énergétiques par rapport à ceux des homéothermes est la capacité de jeûne extraordinaire des poissons (un an chez certains saumons lors de la remontée, 3 ans expérimentalement chez l'anguille européenne). Comme il a été dit plus haut la dépense énergétique des poissons à jeun varie avec la température (d'environ 10 % par °C). Elle varie aussi, bien sûr, avec l'espèce, l'âge et la taille de l'animal. La dépense énergétique quotidienne des poissons dulçaquicoles à jeun, d'un poids de 10 à 250 g se situe entre 25 et 50 kJ/kg selon la température et représente autour de 3 g d'oxygène/kg/j.

Un deuxième niveau métabolique est la dépense énergétique d'entretien. Elle équivaut à l'énergie que la couverture alimentaire doit apporter au poisson pour que le bilan énergétique soit nul. En effet, un poisson maintenu à jeun maigrit et son bilan énergétique est négatif. La dépense énergétique d'entretien est tributaire des mêmes facteurs de variations que la dépense précédente : ainsi pour une carpe de 80 g la dépense énergétique quotidienne est-elle de 28 kJ/kg à 10 °C et de 67 kJ/kg à 20 °C ; de même chez le channel catfish *Ictalurus punctatus* à 25 °C, elle est de 84 kJ/kg chez les sujets pesant de 10 à 20 g et de 72 kJ/kg chez ceux pesant 100 g (Médale et Guillaume, *in* Guillaume *et al.*, 1999).

Le troisième niveau métabolique est celui qui intéresse l'élevage : les dépenses énergétiques qu'il faut couvrir pour assurer la production en termes de croissance et de reproduction (Médale et Guillaume, *in* Guillaume *et al.*, 1999). Le besoin de croissance peut se définir comme la quantité d'énergie nécessaire pour produire 1 kg de poisson, qu'on exprime en mégajoules (MJ) par kg de gain corporel en matière sèche (MS), sachant que 1 MJ représente à peu près 239 kilocalories. Pour la croissance d'animaux nourris à satiété, les aliments doivent apporter un minimum d'énergie digestive de 15 à 18 MJ/kg de MS. Pour la truite arc-en-ciel le besoin est de 15-16 MJ/kg de gain de masse corporelle à 8 °C et de 17-19 MJ/kg entre 15 et 18 °C. Le besoin de croissance connaît les mêmes facteurs de variation que ceux des autres métabolismes. Il est donc à établir pour chaque espèce et ne peut être automatiquement dérivé de la connaissance du besoin d'une autre espèce. Concernant la reproduction, le contenu énergétique moyen établi pour les œufs d'une cinquantaine d'espèces de téléostéens est de 23,5 kJ/g de MS quelle que soit la taille des œufs, le poids des ovaires matures pouvant représenter jusqu'à 30 % de celui des femelles. Chez les salmonidés, la quantité d'énergie corporelle investie dans les œufs représente 8 à 15 % de l'énergie corporelle totale.

Une particularité des poissons, à l'état naturel, est l'utilisation importante des protéines et la faible utilisation des sucres comme sources d'énergie. Ainsi la truite arc-en-ciel peut-elle satisfaire environ 70 % de ses besoins énergétiques avec des protéines. Pour cette raison, les premiers aliments artificiels apportaient principalement des protéines que les poissons utilisaient à la fois comme sources d'énergie pour leurs productions et comme matières premières de ces productions. Les progrès de l'alimentation artificielle, contemporains du développement de la pisciculture, permettent maintenant d'épargner les protéines et de les réserver à la production et spécialement, celle de chair. A cette fin, pour orienter les protéines alimentaires vers l'anabolisme plutôt que le catabolisme, les nutritionnistes jouent sur le rapport de la quantité de protéines digestibles (mg/g de

MS) à l'énergie digestive totale (kJ/g MS) apportée majoritairement par les lipides et en moindre mesure par les glucides.

Respiration

La concentration maximum de l'eau en oxygène (concentration à saturation) croît avec la pression atmosphérique, et décroît avec la température et la salinité. Elle est de l'ordre de 10 mg/l dans les eaux bien oxygénées, soit 7 ml/L, alors que l'air contient environ 200 ml/L d'oxygène. Cette pauvreté relative fait de l'oxygène le premier facteur limitant à prendre en compte en élevage piscicole. En effet, pour la truite arc-en-ciel, selon que l'aliment sec est à haute ou à basse teneur en énergie, il faut de 250 à 300 g d'oxygène par kg pour l'assimiler sans compter l'oxygène nécessaire à la couverture du métabolisme basal. De plus le déficit en oxygène peut aussi affecter la santé des peuplements de poissons sauvages.

Les échanges gazeux au niveau branchial

L'appareil branchial fonctionne en deux temps. Les opercules étant d'abord fermés, le poisson ouvre la bouche et dilate sa cavité, provoquant ainsi l'entrée de l'eau. Ensuite la bouche étant fermée et les opercules relâchés, la contraction des parois de la cavité buccale chasse l'eau à travers le filtre branchial. L'efficacité du système d'échange gazeux est due au fait que le courant d'eau irrigant les lamelles branchiales circule en sens inverse de celui du sang à l'intérieur de ces dernières. Comme l'eau est environ 800 fois plus dense que l'air, son pompage a un coût énergétique certain. La vitesse de circulation de l'eau dans le milieu du poisson (courant) tend à minorer ce coût.

L'accroissement des besoins en oxygène du poisson (exercice, rationnement pour croissance rapide) par rapport à la disponibilité de ce gaz dans l'eau, entraîne une augmentation de la fréquence et de l'amplitude des battements operculaires et une diminution de la résistance de la branchie du fait de la vasodilatation. Chez la truite, l'irrigation branchiale peut passer de 0,5 à 3 litres d'eau /kg/min, et la consommation d'oxygène de 80 à 500 mg/kg/heure. Le même phénomène est observé pour les battements cardiaques. Comme chez les homéothermes, le rythme cardiaque résulte de 3 mécanismes : l'automatisme du cœur et l'action des systèmes sympathique (aussi appelé orthosympathique, stimulateur) et parasympathique (modérateur). Les informations sont fournies par des récepteurs de pression et des chimiorécepteurs (CO₂, O₂, pH) cardiaques. Les neurotransmetteurs sont les mêmes que chez les mammifères : les catécholamines (adrénaline et noradrénaline) et l'acétylcholine. Les fibres adrénergiques sympathiques du cœur viennent des ganglions les plus antérieurs. Quant à l'acétylcholine, longtemps considérée comme le seul neurotransmetteur des neurones parasympathiques, elle coexiste en fait, avec d'autres neurotransmetteurs. Chez certaines espèces (requins, scombridés) les mouvements respiratoires sont insuffisants et le poisson doit nager en permanence pour assurer le débit qui lui est nécessaire.

Le passage de l'oxygène de l'eau dans le sang se fait par simple diffusion (figure 37). Il est ensuite fixé par l'hémoglobine des érythrocytes, qui est très semblable dans sa structure à celle des autres vertébrés et présente une excellente affinité pour l'oxygène. Il a été montré que des truites triploïdes, dont les érythrocytes sont plus gros mais moins nombreux, présentent une résistance à l'effort inférieure à celle des diploïdes. Quelques espèces de poissons vivant dans les mers froides sont dépourvues d'hémoglobine, ainsi que les stades larvaires précoces.

Suivant les espèces, de 50 à 90% de l'oxygène dissous peuvent être extraits de l'eau. Les salmonidés ne peuvent en extraire que la fraction située au dessus de 4,5 à 5 mg/L. Pour

cette raison, les populations sauvages de salmonidés nécessitent des eaux contenant au moins 6 mg/L pour se maintenir. En trutticulture dulçaquicole, la quantité d'oxygène

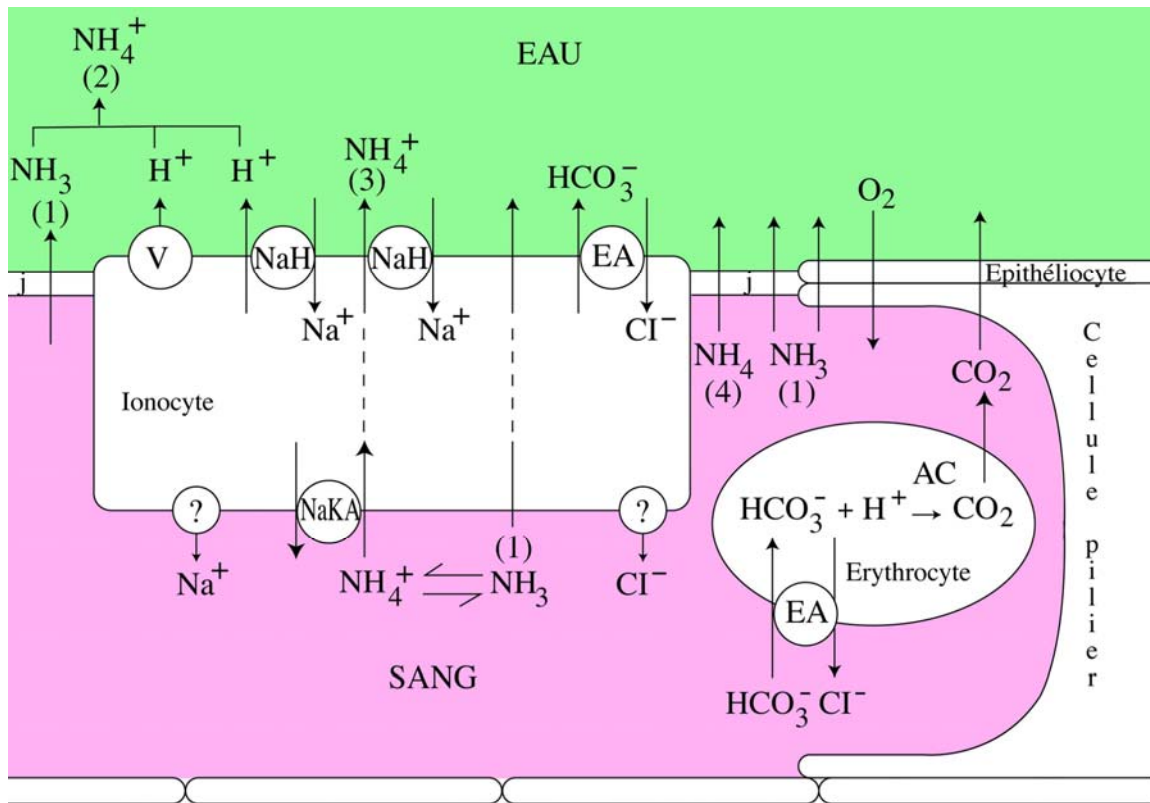


Figure 37. Représentation schématique des principaux échanges liés à la respiration et à l'excrétion azotée et carbonée au niveau branchial chez un téléostéen d'eau douce. AC : Anhydrase carbonique (apparemment réservée à l'érythrocyte chez les téléostéens) ; V : H+ATPase vacuolaire ; NaH : Pompe sodium/hydrogène ; EA : Echangeur d'anions ; NaKA : Na, K ATPase ; ? : mécanisme encore inconnu ; j : jonctions intercellulaires. L'excrétion de l'ammoniac se fait suivant les modalités (1) à (4) par ordre d'importance décroissante : (1) Simple diffusion du NH₃ par les jonctions intercellulaires et les cellules elles-mêmes ; (2) Diffusion du NH₃ couplée à une sécrétion de proton aboutissant à l'ion NH₄⁺ ; (3) Transport de l'ion NH₄⁺ par une pompe sodium/hydrogène ; (4) Diffusion de l'ion NH₄⁺ par les jonctions intercellulaires lâches.

En eau de mer le chlore passe du sang dans les ionocytes par un « canal sodium-potassium-chlore » et est excrété par un « canal à chlore » à leur partie apicale. Le sodium est expulsé par un potentiel électrique transépithélial.

utilisable pour les poissons sera donc la fraction comprise entre la concentration du gaz présente dans l'eau à son arrivée en tête de bassin (dans le meilleur des cas la valeur à saturation) et la concentration de 5 mg/L. Connaissant le débit, on peut ainsi, en théorie, faire une première estimation de la charge maximum admissible (kg de poisson/m³/heure) pour une ration donnée en l'absence de dispositif d'aération ou d'apport d'oxygène.

La plupart des espèces sont incapables de respirer l'oxygène atmosphérique, et les poissons émergés périssent rapidement par asphyxie accompagnant le dessèchement des branchies. Certaines retardent ce dessèchement par leur comportement (fermeture de la cavité branchiale et réduction des mouvements), comme c'est le cas de la carpe, des

poissons-chats, de l'anguille. Il a été montré que des carassins pouvaient vivre transitoirement en anaérobiose (Shoubridge et Hochachka, 1980).

Le pipage pratiqué par de nombreuses espèces lorsque la concentration de l'oxygène dissous devient insuffisante revient à absorber de l'air immédiatement brassé avec l'eau, augmentant la concentration en oxygène de celle ci.

Les autres types de respiration

L'ingestion d'air est un mode respiratoire pratiqué par certains poissons comme les loches. L'air avalé transite dans le tube digestif et l'oxygène est absorbé par une portion spécialement vascularisée de celui-ci. La respiration peut aussi être cutanée. Ainsi l'anguille peut assurer temporairement ses besoins respiratoires et résister plus longtemps à l'air libre que dans une eau très pauvre en oxygène. Il en va de même chez les poissons plats qui présentent une bonne résistance à l'exondation. Dans plusieurs familles de poissons vivant dans des régions chaudes, où les eaux perdent l'essentiel de leur oxygène dissous avant de disparaître du fait de la sécheresse, existent des structures anatomiques augmentant la surface de la cavité branchiale et permettant l'extraction de l'oxygène de l'air.

Les conséquences sanitaires de la respiration branchiale

Le débit d'eau passant à travers les lamelles les conduit à rencontrer un grand nombre d'agents pathogènes présents dans le milieu, comme des organismes pathogènes (bactéries, parasites), des substances toxiques (polluants chimiques) et irritantes (matières en suspension). La finesse de leurs structures rend les branchies particulièrement fragiles et sensibles aux agressions. Toute altération branchiale se répercutera alors sur la respiration et les performances du poisson, cela d'autant plus que parallèlement à la respiration les branchies sont impliquées dans l'excrétion azotée et carbonée, ainsi que dans le maintien de l'équilibre hydrominéral (osmorégulation). Les troubles engendrés par l'hypoxie sont décrits dans le complément 3⁵.

Excrétion

Excrétion azotée (Evans *et al.*, 2005).

Une part importante de l'excrétion azotée est effectuée sous la forme d'azote ammoniacal ($\text{NH}_4^+ + \text{NH}_3$) par les téléostéens et sous la forme d'urée par les chondrichthyens, chez lesquels cette dernière a un rôle osmorégulateur. Bien que tous les téléostéens soient ammoniotéliques ils conservent un potentiel d'uréogénèse lié à la possession de l'équipement enzymatique nécessaire, mais plus ou moins fonctionnel. Ainsi, certaines espèces de tilapias qui comme *Oreochromis alcalicus grahami* vivent dans un milieu à pH 10, le Lac Magadi (Wilkie, 2002), sont uniquement urotéliques. En revanche, le turbot *Scophthalmus maximus*, urotélique la nuit, est ammonio-télique le jour.

Chez les poissons ammoniotéliques, les AA sont désaminés dans le foie, ainsi que dans les muscles, les reins, les branchies et probablement les entérocytes, grâce à l'intervention de désaminases. Il y a production d'énergie par phosphorylation oxydative et trois molécules d'ATP sont formées à chaque libération d'une molécule d'ammoniac (NH_3). D'autres voies plus complexes (cycle des nucléotides) aboutissent

⁵ De Kinkelin P., Petit J., 2019. Maladies et troubles engendrés par la qualité de l'eau et l'environnement du poisson. INRA, [en ligne], doi : 10.15454/1.5332132075866326E12

aussi à la formation d'ammoniac. De l'urée $\text{CO}-(\text{NH}_2)_2$ et de l'acide urique $\text{C}_5\text{H}_4\text{N}_4\text{O}_3$ peuvent aussi être produits accessoirement. L'avantage de l'excrétion d'ammoniac par rapport à celle d'urée ou d'acide urique réside dans son moindre coût énergétique. Cependant, l'azote est aussi éliminé sous la forme de substances autres que l'azote ammoniacal et l'urée comme l'ont montré Kajimura *et al.*, (2004) avec l'exemple de la truite arc-en-ciel. D'après ces auteurs, l'azote ammoniacal ne représente que 53 à 68 % des rejets d'azote et l'urée que de 4 à 10 % des mêmes rejets. Pris à leur maximum, ces pourcentages cumulés approchent les 80 % classiquement admis pour ces rejets mais Kajimura *et al.*, (2004) démontrent que l'excrétion azotée prend aussi la forme de rejets d'acides aminés (4 à 10 %) et de protéines (3 à 11 %), sans préjudice de faibles rejets de créatinine. Ces valeurs de pourcentages laissent encore dans l'inconnu 12 à 20 % de l'azote excrété.

Une part importante de l'excrétion azotée est effectuée par la branchie (azote ammoniacal, urée, acides aminés) mais elle ne semble toutefois pas atteindre les 80 % de l'azote excrété jusqu'à présent avancés pour les seuls azote ammoniacal et urée (Evans *et al.*, 2005). Il est, en effet, apparu que plus de 40 % de l'azote ammoniacal, plus de 30 % de l'urée et plus de 50 % de la créatinine empruntaient la voie intestinale (Kajimura *et al.*, 2004). Quant aux protéines, elles se retrouvent dans le mucus cutané. A partir d'un bruit de fond, et quelle que soit la voie suivie, l'excrétion azotée augmente et forme des pics pendant quelques heures (2 à 5 h) après la prise alimentaire. La température module la cinétique de ces réponses.

La concentration sanguine en azote ammoniacal ($\text{NH}_4^+ + \text{NH}_3$) se situe entre 4 à 8 mg/L, soit 220 à 440 μM , voire davantage, alors qu'elle est de 1 mg/L chez les mammifères. L'excrétion de l'azote ammoniacal au niveau branchial se fait selon au moins 4 modalités (figure 37) : simple diffusion du NH_3 à travers les épithéliocytes et les jonctions intercellulaires ; diffusion du NH_3 couplée à une sécrétion de protons aboutissant à la formation de l'ion NH_4^+ sur la face externe de la membrane des épithéliocytes lamellaires ; transport de l'ion NH_4^+ par une pompe sodium/hydrogène ; diffusion de l'ion NH_4^+ par les jonctions intercellulaires lâches.

Nous revenons sur l'excrétion ammoniacale pour souligner son avantage pour la physiologie du poisson et la position clé de la branchie dans la santé de cet animal. Le fonctionnement de l'excrétion azotée branchiale dépend du pH de la fine couche muqueuse retenue par les villosités et replis qui constituent le microenvironnement lamellaire, épais de quelques μm . En effet, en milieu aqueux (cytosol, sang, eau), l'ammoniac NH_3 s'ionise en donnant l'ion ammonium (NH_4^+) qui s'associe aux ions (OH^-) pour former une base. Une équation proposée par Emerson *et al.* (1975) permet de calculer pour chaque température (T) et à partir de la constante de dissociation de NH_3 (K_a , elle même variant avec T) le pourcentage d'ammoniac non dissocié :

$$\% \text{NH}_3 = 1 / 1 + (10^{\text{p}K_a - \text{pH}})$$

Ainsi, plus le pH est bas, plus le pourcentage de NH_3 non dissocié est faible. Par exemple à 5°C les pourcentages respectifs de NH_3 sont-ils de 0,04 et 0,4 aux pH de 6,5 et 7,5. De même à 15°C, ils sont de 0,09 et 0,85 aux valeurs de pH précédentes. Il apparaît ainsi qu'une élévation thermique de 10 °C double la teneur de l'eau en ammoniac et qu'une unité de pH supplémentaires la décuple.

Pour que NH_3 diffuse de l'intérieur vers l'extérieur du poisson il faut que sa concentration interne soit supérieure à sa concentration dans le microenvironnement branchial et pour cela, qu'une faible acidité y soit maintenue. La branchie y pourvoit par une sécrétion de protons résultant du fonctionnement des systèmes de pompes ioniques impliquées dans l'osmorégulation et la régulation du pH, ainsi que par le rejet de

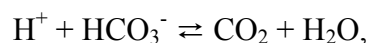
dioxyde de carbone d'origine respiratoire (Evans *et al.*, 2005). L'élévation de l'activité métabolique augmente le niveau des excréta acides. Quant à l'azote ammoniacal rejeté, il est emporté par l'eau et ceci, d'autant plus efficacement qu'elle est courante et que les poissons sont en mouvement. Si les conditions de milieu permettant la diffusion de NH₃ ne sont pas réunies, les pompes échangeuses d'ions doivent se charger de l'excrétion avec un coût énergétique élevé, impliquant de maintenir les teneurs de l'eau en oxygène à des taux égaux ou supérieurs à la saturation.

Lorsque le gradient des concentrations de NH₃ ne permet plus sa diffusion, la capacité d'excrétion des pompes ioniques peut être dépassée. Le risque d'intoxication du poisson par l'azote ammoniacal endogène s'instaure alors, la substance étant toxique pour le fonctionnement du système nerveux.

Chez des poissons dulçaquicoles, seule une proportion mineure de l'azote (moins de 10 %), est excrétée par l'urine. Au niveau du rein urinaire, le glomérule produit un ultrafiltrat plasmatique (seules les grosses molécules, protéines en particulier, sont retenues). Il y a ensuite réabsorption d'eau, de sucres et de sels minéraux et sécrétion de déchets azotés au niveau du tubule. L'excrétion azotée présente un pic important à la suite d'un repas, mais le poisson à jeun continue à excréter de l'azote : on parle alors d'excrétion endogène, provenant de la dégradation de ses propres protéines comme source d'énergie. Comme la digestion, l'excrétion azotée varie aussi selon les espèces, la température, la salinité, le poids du sujet : les jeunes poissons, qui présentent une croissance relative plus élevée, excrètent d'avantage que les individus âgés.

Excrétion carbonée

Le métabolisme des sucres et des graisses (et partiellement celui des protéines) aboutit à la formation dans le sang de dioxyde de carbone (CO₂) dont la quantité est, en masse, 1,375 fois celle de l'oxygène consommé. Le dioxyde de carbone est en équilibre avec l'ion bicarbonate :



un pH acide entraînant un déplacement de l'équilibre vers la droite et la formation de davantage de CO₂.

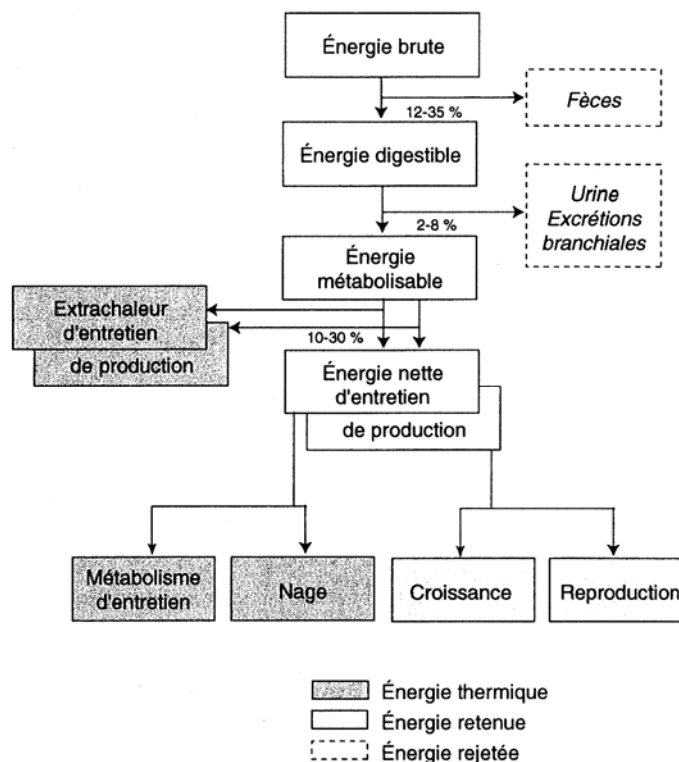
Dans les érythrocytes, l'ion bicarbonate est transformé en dioxyde de carbone qui passe dans le sang par diffusion et rejoint ainsi le milieu aquatique, également par diffusion, à travers l'épithélium branchial (figure 37). Comme pour l'ammoniac, la possibilité de la diffusion implique l'existence d'un gradient, donc que la teneur de l'eau en dioxyde de carbone soit inférieure à celle du sang. Pour cela, le gaz excrété doit rapidement disparaître de l'eau. Il y parvient par dégagement dans l'atmosphère et du fait du pouvoir tampon de l'eau. Le dégazage est largement favorisé par la vitesse de circulation de l'eau et son brassage par les mouvements des poissons.

La toxicité potentielle des produits d'excrétion est sous la dépendance du pH tant pour ce qui concerne les rejets d'ammoniac que de dioxyde de carbone, les événements survenant à l'interface de l'épithélium branchial et de l'eau. Les eaux acides des massifs cristallins limitent la toxicité des déchets azotés mais impliquent une certaine vigilance vis-à-vis du gaz carbonique tandis que les eaux alcalines des régions calcaires, de même que l'eau de mer, ne conservent pas le gaz carbonique. En revanche, dans les eaux douces alcalines, il faut compter avec le risque de toxicité de l'ammoniac en l'absence de dispositifs apportant de l'oxygène dissous.

Bilans alimentaire et énergétique.

Le devenir de l'énergie de l'aliment consommé par le poisson est schématiquement représenté dans la figure 38. La qualité de l'aliment, le rationnement et le mode de distribution doivent être tels que la plus grande part possible de l'énergie ingérée soit utilisée dans les productions du poisson.

Figure 38 . Devenir de l'énergie alimentaire chez le poisson (d'après Guillaume *et al*, 1999).



Globalement l'ingestion de 1000 kg d'aliment sec par des truites arc-en-ciel d'élevage aboutit, en poids frais, à la production de 700 à 800 kg de poissons, voire d'une tonne avec les aliments de dernière génération. Cette production s'accompagne du rejet dans le milieu de 400 à 500 kg de déchets solides (fèces) et dissous (excrétas urinaires et branchiaux), et d'une quantité de dioxyde de carbone comprise entre 340 et 400 kg.

A partir d'un aliment sec à 40 % de protéines et 15 % de lipides représentant une énergie de 20 MJ/kg, la truite retient 120 à 200 g de protéines (soit 19 à 32 g d'azote) et entre 6 et 10 MJ de l'énergie ingérée (soit 30 à 50 %) (figure 40 d'après Cho et Kaushik, 1990). Ce gain azoté s'accompagne :

- du rejet de 40 à 100 g de fèces (6,4 à 16 g d'azote fécal et 4 à 8 MJ) ;
- du rejet de 160 à 240 g de protéines résultant des pertes métaboliques liées aux excréments branchiaux et urinaires, soit 26 à 38 g d'azote (40 à 60 %) mais seulement 0,6 à 1,6 MJ, soit 3 à 8 % de l'énergie ingérée ;
- des dépenses énergétiques correspondant à l'utilisation des nutriments absorbés (extra chaleur), 5 à 7 MJ, soit 25 à 35 % de l'énergie ingérée.

Bases des calculs : 400 g de protéines dans 1 kg d'aliment sec ; 16 % d'azote en moyenne dans les protéines, donc 64 g d'azote dans l'exemple de la figure 39.

Il apparaît aussi qu'un 1 kg d'aliment sec à 40 % de protéines ingéré par des truites correspond au rejet de 32,4 à 54 g d'azote dans le milieu d'élevage, une partie de cet azote se trouvant dans les MES. Pour ces raisons, l'élevage intensif fait l'objet d'une

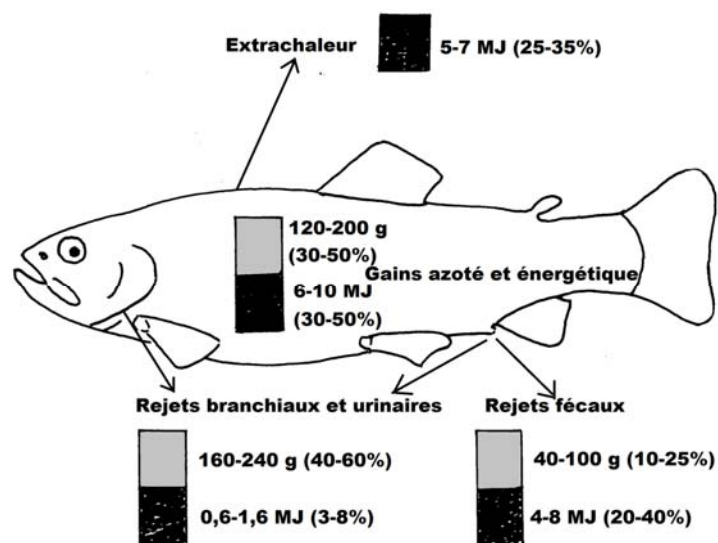


Figure 39. Bilan azoté et énergétique chez le poisson (d'après Cho et Kaushik, 1990).

réglementation de ses rejets dans le cadre de la lutte contre la pollution des eaux et le tonnage d'aliment entré sur le site sert de base à la taxation. Quant au MES, elles doivent être captées et éliminées, tant en raison de leur danger sanitaire pour les poissons que pour la source de polluants qu'elles représentent pour l'environnement.

Osmorégulation (Boeuf 1987a, Kaushik 1999b)

La composition du milieu intérieur des poissons téléostéens, celle du plasma en particulier, restent relativement constantes quelque soit celle du milieu extérieur. A l'exception d'eaux de salinités intermédiaires comme celles des estuaires, étangs littoraux, « mers » partiellement fermées et abondamment alimentées en eau douce comme la mer Baltique, le milieu extérieur est soit l'eau douce, à minéralisation très faible, voire pratiquement nulle, soit l'eau de mer qui renferme de 30 à plus de 40 g / L d'éléments minéraux, dont environ 88 % de chlorure de sodium. Donc, sauf dans les milieux particuliers évoqués ci-dessus, la pression osmotique du plasma est très différente de celle du milieu ambiant, du moins chez tous les téléostéens, et selon que le poisson se trouve en eau douce ou salée des mécanismes physiologiques différents sont mis en jeu pour maintenir la pression osmotique du milieu intérieur dans des limites compatibles avec la survie de l'animal.

Les poissons peuvent être classés en sténohalins et euryhalins. Les poissons sténohalins ne supportent pas les changements importants de salinité, en particulier le passage de l'eau douce en eau de mer et vice-versa. On les appelle thalassobies en mer et potamobies en eau douce. Les poissons euryhalins supportent de tels changements de salinité, avec des restrictions éventuelles. En effet, soit ces passages d'un milieu à l'autre peuvent se faire à tout moment comme chez le flet ou l'épinoche, soit ils n'interviennent, et c'est le cas le plus fréquent, qu'à des stades précis du cycle biologique des poissons qui correspondent, comme chez les migrateurs amphibiotiques (anguille, lamproies, salmonidés) à un bouleversement physiologique. Il est donc logique que la mise en

contact naturelle ou accidentelle d'un poisson d'une espèce ou d'une souche dont les facultés osmorégulatrices ne sont pas connues avec un milieu d'une certaine salinité, puisse déboucher sur des troubles pathologiques.

Il convient cependant de signaler que les crossoptérygiens et les sélaciens sont osmoconformes : une concentration élevée d'urée dans le plasma (20 à 30 g/L) leur assure une pression osmotique équivalente à celle de l'eau de mer. Les rares sélaciens d'eau douce présentent une concentration en urée bien inférieure. C'est chez les salmonidés que les mécanismes de l'osmorégulation, c'est-à-dire la façon dont ils maintiennent la concentration ionique de leur milieu intérieur dans des conditions de salinité extérieures très différentes, ont été les plus étudiés.

En eau douce (figure 40), la concentration osmotique (osmolarité) du milieu intérieur, située autour de 300 milliosmoles (mOsm/L), est très supérieure à celle du milieu ambiant qui est comprise entre 0 et 20 mOsm/L. Suivant les lois de l'osmose l'eau, passant essentiellement par les branchies, a tendance à envahir le poisson qui doit en rejeter l'excès tout en conservant ses sels minéraux. Il va produire une urine diluée abondante (100 à 200 ml/kg/jour), grâce à une importante filtration glomérulaire suivie d'une réabsorption du glucose et des sels minéraux au niveau du tubule contourné distal. Les traces de Na^+ et Cl^- présentes dans l'eau sont réabsorbées par les cellules à chlorures (ionocytes) des branchies, en couplage avec l'excrétion de l'ammoniaque et du gaz carbonique. Intervient aussi une réabsorption des sels minéraux par l'intestin postérieur. La prolactine est la principale hormone contrôlant l'adaptation à l'eau douce.

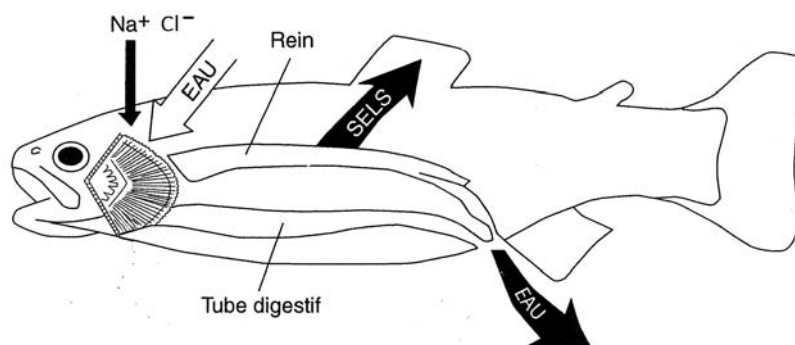
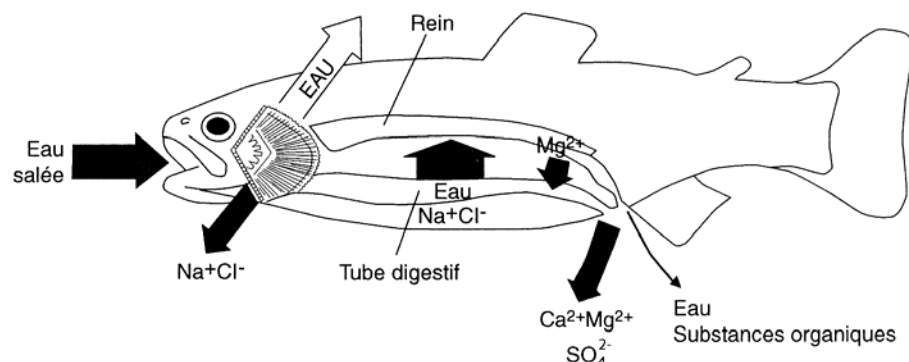


Figure 40. Osmorégulation d'un téléostéen en eau douce (d'après Bœuf 1987a). Les flèches claires correspondent aux mouvements passifs et les flèches pleines aux mouvements actifs (la surface des flèches indique l'importance des flux).

Figure 41. Osmorégulation d'un téléostéen en eau de mer (d'après Bœuf 1987a). Les flèches claires correspondent aux mouvements passifs et les flèches pleines aux mouvements actifs (la surface des flèches indique l'importance des flux).



En eau de mer (figure 41), la situation est totalement différente. La concentration osmotique du milieu intérieur est peu supérieure (autour de 320 mOsm/L) à ce qu'elle est en eau douce mais celle du milieu ambiant est de l'ordre de 1050 mOsm/L. Les lois de l'osmose entraînent cette fois une importante sortie d'eau, et le poisson doit lutter contre la déshydratation, ce qu'il fait d'abord en buvant beaucoup (50 à 200 ml/kg/j) et en urinant peu (moins de 10 ml/kg/j) en raison d'une filtration glomérulaire réduite et d'une réabsorption tubulaire importante. La filtration glomérulaire est en effet très réduite chez les téléostéens marins, quelques espèces ne possédant même pas de glomérule, comme les lophiidés et les syngnathidés. L'ingestion d'eau en abondance entraîne une importante absorption intestinale de sels minéraux, principalement du chlorure de sodium, dont l'excès est rejeté au niveau branchial par les cellules à chlorures, extrêmement actives et nombreuses en milieu marin, à tel point que leur multiplication diminue les capacités respiratoires de la branchie. Un indicateur classique de l'activité des cellules à chlorures est une enzyme, la Na-K-ATPase. Présente dans les membranes cellulaires et directement impliquée dans ces transferts, elle assume à la fois la fourniture de l'énergie nécessaire à partir de l'ATP et l'échange des ions Na^+ et K^+ . Le rein, pour sa part, excrète le magnésium et les ions sulfate. Le contrôle hormonal implique particulièrement l'hormone de croissance et deux urotensines qui jouent un rôle dans l'osmorégulation et dans l'adaptation à l'eau salée.

Tableau 8. Conditions osmotiques rencontrées par un poisson téléostéen en eau douce et en eau de mer et mécanismes mis en jeu pour maintenir la pression osmotique de son milieu intérieur.

		Eau douce	Eau de mer
Milieu extérieur	NaCl g/l	0,00...	35
	Osmolarité (mOsm/l)	≤ 20	1050
	$\Delta t^\circ \text{C}$	$\leq 0,02$	2
Milieu intérieur (1)	NaCl g/l	9	9 à 12
	Osmolarité (mOsm/l)	300	300 à 400
	$\Delta t^\circ \text{C}$	0,6	0,6 à 0,8
Mouvements passifs d'eau à travers l'épithélium branchial		Entrée	Sortie
Tendance		Hydratation excessive	Déshydratation
Action compensatrices			
Ingestion d'eau		Limitée aux aliments	50 à 200 ml/kg/j (boisson)
Perméabilité intestinale à l'eau		Faible	Importante
Filtration glomérulaire		Importante	Faible
Réabsorption tubulaire	Eau	Faible	Importante
	Sels	Importante	Faible
Urine	ml/kg/j	100 à 200	2 à 3
	Osmolarité (mOsm/l)	≈ 50	≈ 370
	$\Delta t^\circ \text{C}$	0,1	0,7
Activité des ionocytes		Faible : absorption de Na^+ , Cl^-	Importante : excrétion de Na^+ , Cl^- , K^+

(1) $\Delta t^\circ \text{C}$ = abaissement du point de congélation.

Le tableau 8 résume les conditions imposées par ces deux habitats extrêmes et les réponses physiologiques apportées.

Quelque soit leur cause initiale, les atteintes des branchies ou/et du rein entraînent une perturbation de l'osmorégulation qui se traduira en eau douce par de l'œdème et en mer par une déshydratation.

Les premiers essais d'élevage marin de la truite arc-en-ciel sur les côtes françaises ont révélé sa difficulté osmorégulatrice dès que la température atteignait 18°C. Cette difficulté se traduisait par des mortalités importantes, précédées par une baisse de croissance et des difficultés respiratoires (Aldrin *et al.*, 1985 ; Baudin Laurencin *et al.*, 1985).

La smoltification (transformation du tacon en smolt, Boeuf 1987b) est une profonde modification du jeune salmonidé migrateur précédant la dévalaison et constituant une préadaptation au milieu salé. Chez le saumon atlantique, elle se produit en général au printemps, mais parfois aussi en automne : on parle de « fenêtres de smoltification ».

Les critères de la smoltification sont d'ordres morphologique, biochimique et comportemental. Au plan morphologique, la smoltification se traduit par : l'acquisition par le tacon d'une livrée argentée (synthèse de guanine) ; une facilité de détachement des écailles ; l'affinement du pédoncule caudal et l'extension de l'échancrure de la nageoire caudale sur laquelle apparaît un liseré noir ; l'élancement de la silhouette générale du poisson. Aux plans physiologique et biochimique surviennent de profondes modifications qui sont : une élévation de la perméabilité du tube digestif et de la teneur en eau du poisson ; une baisse de la filtration glomérulaire ; une synthèse d'hormone thyrotrope par l'hypophyse ; la stimulation de la thyroïde avec libération de thyroxine ; une élévation du nombre et de l'activité Na-K-ATPase des cellules à chlorure. Au plan comportemental, se manifestent : de l'agitation ; une augmentation de l'appétit ; une tendance grégaire ; la dévalaison active.

La taille du tacon apparaît déterminante dans le déclenchement de la smoltification, l'élévation de la température et de la photopériode s'imposant comme les facteurs externes les plus importants. Le transfert en mer des tacons est suivi d'anorexie et d'une mortalité quasi totale. Inversement le transfert des smolts n'entraîne qu'une très faible mortalité et l'appétit reprend rapidement. Si la dévalaison des smolts est empêchée, les caractères de smolt régressent et l'on obtient alors, des *post-smolts*. Ces derniers peuvent malgré tout être transférés en mer avec une reprise d'alimentation plus lente que les smolts et une mortalité plus élevée (5 à 10%). Le transfert en mer des truites communes est possible dès qu'elles atteignent 40 g mais engendre un retard de croissance, aussi est-il préférable d'attendre un poids de 80-90 g avant d'opérer.

L'idée répandue que la smoltification serait un facteur de risque de par son effet déprimeur sur l'immunité n'a pas été confortée par des démonstrations probantes. En effet, les études les plus exhaustives menées sur le saumon atlantique confronté à la furunculose, la vibriose et la NPI n'ont pas permis d'établir un rapport de cause à effet (Eggset *et al.*, 1997).

3.3. La reproduction

Dans un écosystème naturel la reproduction est, avec la nutrition, une des deux fonctions conditionnant la présence et l'abondance d'une espèce. Elle fait donc l'objet de la plus grande attention de la part des responsables de la gestion piscicole, d'autant plus

que sa réussite dépend toujours des conditions environnementales. En élevage, la maîtrise de la reproduction assure les perspectives de développement et d'amélioration de cette activité, aussi constitue-t-elle fréquemment un « verrou » à faire sauter, souvent au prix de recherches opiniâtres.

La reproduction comporte deux phases, la gamétogenèse et la fécondation, qui conduisent au développement embryonnaire et post embryonnaire. Ces deux phases, placées sous contrôle hormonal et influence environnementale, comportent en outre des aspects éthologiques importants. Les dysfonctionnements intéressant la reproduction peuvent être perçus au cours de l'activité diagnostique.

Tout ce qui suit sera développé à partir de l'exemple de la truite arc-en-ciel

La gamétogenèse (Billard 1979)

L'élaboration des gamètes repose sur la méiose. La méiose désigne l'ensemble des deux divisions ultimes conduisant des cellules souches de la lignée germinale aux gamètes. Lors de la prophase de la première division ont lieu des échanges de segments d'ADN entre les chromatides des chromosomes homologues (par enjambement ou *crossing over*) et la duplication des chromatides sans duplication des centromères. On aboutit à deux cellules encore diploïdes si on se réfère aux chromatides mais déjà haploïdes pour les « chromosomes » définis par leurs centromères. Lors de la dernière division il y a simplement duplication des centromères et séparation des chromatides. Ainsi, en partant de cellules à $2n$ chromosomes identiques pour leur contenu génétique on aboutit aux gamètes à n chromosomes et possédant chacun un patrimoine génétique original.

Spermatogenèse

Au cours d'un cycle spermatogénétique se déroulant dans l'hémisphère nord, des cellules souches, les spermatogonies A, se divisent activement entre les mois d'avril et de juin pour donner les spermatogonies B, de plus en plus petites, puis les spermatocytes I. Ces derniers subissent la première division de méiose pour donner les spermatocytes II qu'on peut déjà considérer comme haploïdes (à n chromosomes), puis les spermatides, de juillet à septembre. La fin de la spermatogenèse (appelée spermiogenèse) consiste en une transformation de la spermatide en spermatozoïde (réduction du cytoplasme, développement du flagelle), entre septembre et octobre (figure 42). La phase ultime de maturation conduit au sperme fonctionnel qui contient jusqu'à 10^{10} spermatozoïdes par millilitre et se trouve émis à la moindre pression

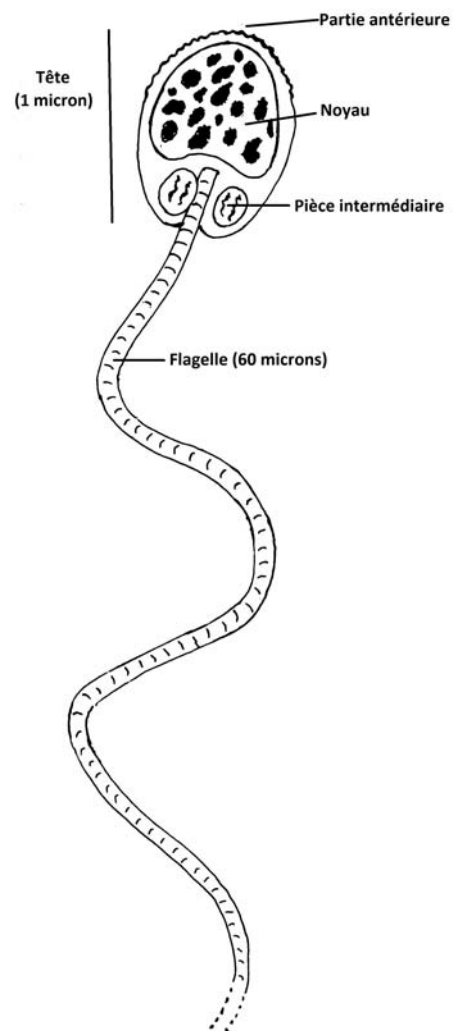


Figure 42. *O. mykiss* truite arc-en-ciel, schéma d'un spermatozoïde. La partie antérieure équivaut à l'acrosome et au "perforateur" décrit chez d'autres espèces.

abdominale. Le sperme garde son pouvoir fécondant 1 à 2 mois avant de subir un phénomène de vieillissement révélé par les troubles de fertilité qu'il entraîne dans les pontes.

Ovogenèse

Les ovogonies conduisent après divisions aux ovocytes I, qui subissent la méiose mais vont connaître une croissance importante par accumulation de réserves, le vitellus, dans leur cytoplasme. La vitellogénèse commence aux environs du mois de juin, et dure jusqu'en novembre-décembre. Il s'agit essentiellement de matériel lipoprotéique d'origine hépatique transporté dans le sang sous forme de vitellogénine, et dont l'incorporation dans l'ovocyte est faite par les cellules folliculaires qui entourent l'ovocyte, formant la thèque folliculaire. Ces cellules folliculaires synthétisent aussi la coque de l'œuf. La première division de méiose est asymétrique dans son résultat : les deux stocks chromosomiques se séparent mais une seule des deux cellules filles (qui devient l'ovocyte II) conserve l'essentiel du cytoplasme, l'autre étant expulsée sous la forme du premier globule polaire (GP1) qui va dégénérer. L'ovocyte II est alors bloqué dans sa maturation, qui ne s'achèvera que lors de la pénétration d'un spermatozoïde. C'est donc un ovocyte II bloqué en métaphase de deuxième division de méiose qui va être libéré de sa thèque folliculaire lors de l'ovulation. Cette ovulation s'accompagne chez les salmonidés de la rupture de l'ovaire et de la libération des « ovules » (souvent nommés « œufs » de façon impropre) dans la cavité abdominale (figure 43). Ils sortent alors par l'orifice génital à la moindre pression exercée sur les flancs et ne gardent leur fécondabilité qu'environ une semaine à 10°C.

Figure 43. *O. mykiss* truite arc-en-ciel. Ovules dans la cavité abdominale d'une femelle mature : la paroi de l'ovaire a disparu.



Ces ovules sont des cellules énormes (diamètre de 4-5 mm), entourées d'une coque percée d'un orifice, le micropyle, en regard duquel le noyau (vésicule germinative) vient se placer (figure 44). Le micropyle reste obstrué par une cellule folliculaire jusqu'à l'ovulation. Dès le début de la fécondation (pénétration du spermatozoïde dans le micropyle) va rapidement s'achever la seconde division de méiose, conduisant à l'ovotide à n chromosomes et à un second globule polaire (GP2) lui aussi haploïde.

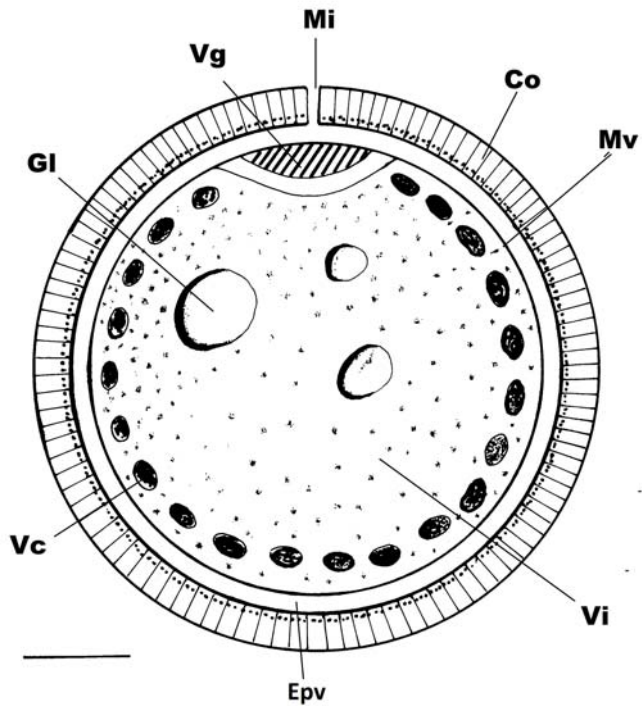
La fécondation

A l'exception des quelques espèces vivipares, la fécondation est externe chez les téléostéens (alors qu'elle est interne chez les sélaciens) et se déroule dans l'eau. Les gamètes, ovules et spermatozoïdes, sont émis de façon pratiquement simultanée. En effet les ovules ne conservent leur aptitude à la fécondation que quelques minutes une fois libérés dans l'eau, et les spermatozoïdes moins d'une minute.

Dès la mise en présence d'eau, qui entraîne une chute brutale de la pression osmotique et en particulier de la concentration en ion potassium par rapport au liquide séminal (facteur déterminant dans le cas de la truite), les spermatozoïdes jusque là immobiles

Figure 44. *O. mykiss* truite arc-en-ciel, schéma d'un ovule. Epaisseur de la coque, 40 à 80 μm , avec des pores d'environ 1 μm ; épaisseur de la membrane vitelline, environ 0,02 μm ;

Mi, micropyle ; Co, coque ; Epv, espace périvitellin ; Mv, membrane vitelline ; Vg, vésicule germinative ; Vc, vésicules corticales ; Vi, vitellus ; Gl, globule lipidique. Barre = 1 mm.



sont activés et se propulsent à l'aide d'ondulations de leur flagelle. Quand un spermatozoïde pénètre par le micropyle, l'activation de l'ovule débute aussitôt. La 2^e division de méiose s'achève, libérant le 2^e globule polaire et les vésicules corticales, qui se rompent en libérant leur contenu entre la membrane cytoplasmique de la cellule vitelline et la *zona radiata*. Par augmentation de la pression osmotique il y a alors entrée d'eau dans cet espace périvitellin. Simultanément la coque durcit et son durcissement est pratiquement achevé au bout d'une heure.

Peu après l'émission du 2^e globule polaire se produit l'évènement principal de la fécondation : la fusion des noyaux du spermatozoïde et de l'ovule restaurant un stock chromosomique diploïde dans le noyau de la cellule œuf.

Ces particularités rendent la fécondation dite « artificielle » ou *in vitro* particulièrement facile à réaliser à partir du moment où on dispose de géniteurs arrivés à maturité. Il suffit en effet d'arroser les ovules avec le sperme et de recouvrir l'ensemble avec de l'eau (ou mieux un dilueur de fécondation optimisant les performances des spermatozoïdes) en les mélangeant rapidement.

Il faut remarquer que la phase de pénétration du spermatozoïde permet l'entrée simultanée d'organismes pathogènes de petite taille, éventuellement véhiculés par ce dernier, et que la période de durcissement autorise le passage, voulu ou non, de petites molécules en solution.

Le développement embryonnaire et post embryonnaire (figures 45 et 46).

Une description chronologique en a été donnée chez la truite par Vernier (1969). Chez les téléostéens l'œuf est dit télolécithe (vitellus abondant) et la segmentation est dite méroblastique, c'est-à-dire partielle : elle n'affecte que la cellule œuf (qui devient le blastodisque) et n'intéresse pas le vitellus. La première division va conduire au stade à deux cellules filles (blastomères), la seconde à quatre blastomères, etc. Ces divisions

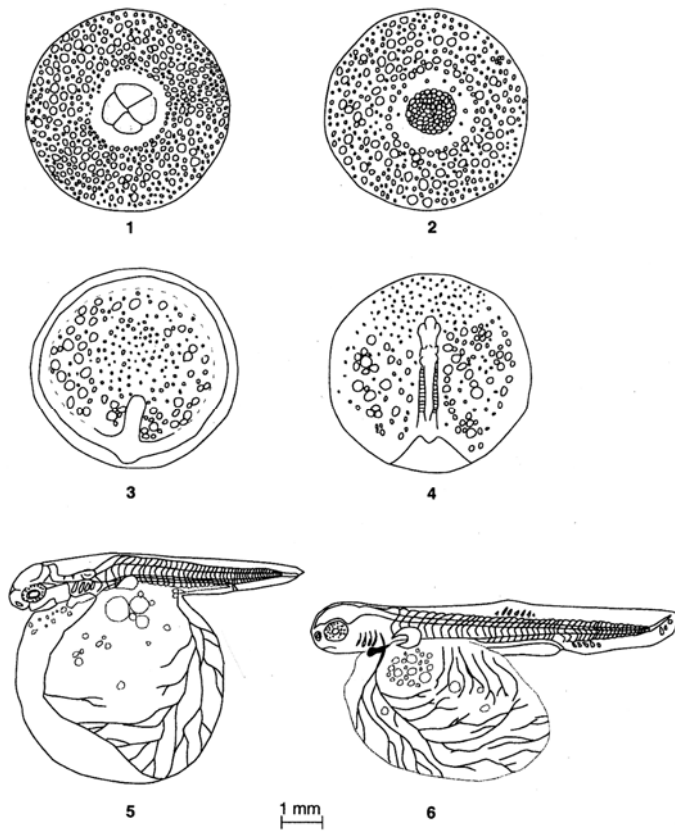
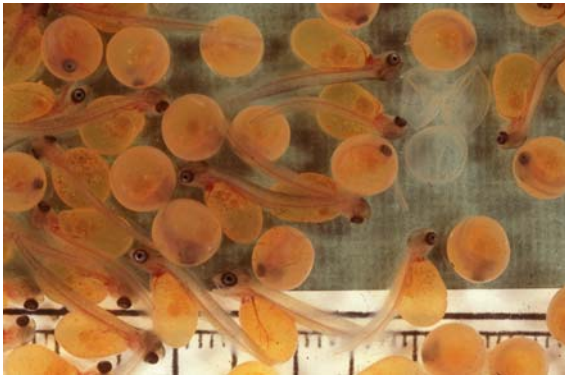


Figure 45. *O. mykiss* truite arc-en-ciel. Quelques stades du développement embryonnaire d'après Vernier (1969). 1) 10° x j, stade 4 blastomères ; 2) 20° x j, morula ; 3) 70° x j, début de la gastrulation : embryon nettement visible, tube neural ébauché, épibolie 1/2 ; 4) 80° x j, suite de la gastrulation : tube neural formé, premiers somites, vésicules optiques et placodes otiques, épibolie presque totale. 5) 160° x j, cœur fonctionnel : circulation bien développée faisant retour par le vitellus, tube digestif et cerveau bien différenciés, œil pigmenté, 4 fentes branchiales, ébauche des pectorales. 6) 300° x j, vitellus totalement vascularisé, ébauche des rayons des nageoires dorsale, anale et caudale, nombreux mélanophores.

a

b



c

d



Figure 46. Développement post-embryonnaire de la Truite Arc-en-ciel . 47a : éclosion ; 47b : 70° x j après éclosion ; 47c : 140° x j ; 47d : 210° x j.

synchrones conduisent à un disque embryonnaire aussi appelé morula (« petite mûre », de par son aspect). A la fin de la segmentation (environ 40 degrés x jours) les cellules forment un disque appliqué sur le vitellus, c'est la blastula. A partir de ce stade, les cellules jusqu'alors semblables vont commencer à se différencier et s'organiser en ébauches embryonnaires. Le stade gastrula, qui dure entre 40 et 90 degrés x jours à compter de la fécondation, débute par la mise en place des deux premiers feuillet de cellules (ectoderme externe, endoderme interne) puis du 3^e feuillet, le mésoderme, dans lequel se forme le cœlome tandis que se poursuit l'organisation de l'embryon et que le blastodisque enveloppe progressivement le vitellus (épibolie). Cet enveloppement se terminera par la fermeture du blastopore, à l'extrémité caudale de l'embryon. Entre-temps les crêtes neurales édifiées à partir de l'ectoderme se sont refermées en un tube neural comportant trois vésicules encéphaliques : c'est la neurulation qui débute. Les vésicules optiques et otiques apparaissent, ainsi que les poches branchiales, et la partie post céphalique de l'embryon se segmente en somites de plus en plus nombreux organisés autour de la chorde dorsale.

La première manifestation du développement de l'appareil circulatoire est l'apparition du tube cardiaque, dont les battements sont perceptibles dès 120 degrés x jours. Les vaisseaux sanguins s'organisent rapidement, gagnant à la surface du vitellus. Les divers organes s'individualisent progressivement : les fentes branchiales apparaissent vers 140 degrés x jours, les vésicules optiques se pigmentent à partir de 160 degrés x jours, les ébauches des nageoires apparaissent entre 180 et 220 degrés x jours ainsi que les opercules, et les premiers mélanophores apparaissent à 250 degrés x jours.

Lors de l'éclosion (vers 330 degrés x jours) l'alevin est encore très rudimentaire et possède une énorme vésicule vitelline à partir de laquelle il continuera à assurer ses besoins énergétiques et sa propre édification jusqu'à la résorption de cette vésicule et au début de la prise de nourriture (environ 700 degrés x jours après la fécondation). Ainsi, dans le cas général, il sort de l'œuf un organisme qui est en fait une larve, un « embryon libre », morphologiquement très différent du poisson adulte dont il va acquérir progressivement l'aspect au cours de la résorption de la vésicule vitelline. La taille de l'alevin à l'éclosion est très variable et dépend de la taille de l'œuf (sans rapport direct avec celle de l'adulte) : de 0,6 à 20 mm chez les téléostéens. Chez bien des espèces



Figure 48. Anomalie du développement non létale.

Figure 47. Anomalies du développement peu après l'éclosion (plus ou moins létales à court terme).



l'alevin ne dépasse pas un à une dizaine de mg, au regard desquels l'alevin de truite arc-en-ciel paraît un géant avec ses 150 mg.

Comme chez tous les êtres vivants, il peut survenir des anomalies du développement, le plus souvent imputées à un accident du développement embryonnaire (suite de chocs thermiques ou mécaniques, manque d'oxygène, utilisation d'ovules surmatures). Ces monstruosités peuvent être létales à plus ou moins brève échéance ou conduire à des adultes présentant des anomalies de toutes sortes (figure 47 et 48). Une origine génétique est également possible, par exemple chez des populations obtenues après sélection ou manipulation du génome. Des pathologies infectieuses et parasitaires sont connues pour les déformations osseuses qu'elles provoquent.

On définit des stades dits « larvaires » entre l'ouverture de l'œsophage et l'acquisition de la morphologie adulte, qui correspond à la fin de la « métamorphose » quand celle-ci existe. Les exemples les plus spectaculaires de métamorphoses sont :

- les cyclostomes (lamproies) qui donnent naissance à une larve aveugle et dépourvue de ventouse à dents cornées (l'ammocète) pouvant vivre plusieurs années ;
- les poissons plats dont l'alevin présente une symétrie normale bilatérale, avant que les deux yeux ne se rejoignent sur un des flancs qui sera pigmenté et exposé vers le haut ;
- les anguilles chez lesquelles l'œuf donne naissance à une larve munie de longues dents transitoires se transformant rapidement en une larve aplatie, la leptocéphale, qui va vivre de nombreux mois avant de se métamorphoser en une minuscule anguille transparente, la civelle.

La croissance des poissons est continue, c'est-à-dire que leur taille peut augmenter jusqu'à leur mort et s'accompagne jusqu'au bout d'une multiplication cellulaire (hyperplasie). La croissance après la puberté peut ainsi être très importante. On ne peut pas précisément parler de « poids adulte ».

La longévité des poissons est souvent mal connue mais bien inférieure à ce que peuvent affirmer certaines légendes. Peu d'espèces semblent capables de dépasser 50 ans comme l'anguille ou l'esturgeon.

Aspects éco-physiologiques de la reproduction

Facteurs extrinsèques de la gamétogenèse. (Billard 1979)

Comme chez la majorité des espèces sauvages, dans les régions tempérées en conditions naturelles, la reproduction des téléostéens est en général annuelle et « réglée » sur des facteurs saisonniers qui agissent en synergie avec l'« horloge interne » des animaux. La gamétogenèse suit donc un rythme saisonnier lui aussi, de façon à amener les gamètes à maturité à une époque telle que la survie de la progéniture sera assurée au mieux, en particulier du fait de la présence de nourriture. Bien que les enchaînements de stimulus impliqués n'aient été que rarement élucidés en totalité on peut distinguer, chez les poissons dulçaquicoles de la zone tempérée, une gamétogenèse de type 1 (salmonidés) et une de type 2 (carpe).

L'essentiel de la gamétogenèse de type salmonidé s'étend sur l'été et l'automne, la reproduction étant en règle générale hivernale. La gamétogenèse se fait donc en photopériode décroissante et il a été effectivement démontré que la durée quotidienne d'éclairement conditionnait celle-ci. En effet, si on soumet des truites maintenues à température constante à 16 heures d'éclairement quotidien au mois de janvier et qu'on abaisse progressivement cette durée pour parvenir à 8 heures en juin, on provoque la

gamétogenèse durant cette période et les gamètes sont utilisables pour la reproduction en juillet. Au cours de ces manipulations photopériodiques, la température ne doit pas dépasser 15 °C pour la truite arc-en-ciel (Breton *et al.*, 1983)

La gamétogenèse de type carpe débute en automne, subit une pause pendant l'hiver, et reprend au printemps pour s'achever en début d'été. Cette fois c'est la température qui est déterminante, et la gamétogenèse ne peut être menée à son terme qu'après l'accumulation d'un nombre suffisant de degrés x jours. En maintenant des carpes, des tanches *Tinca tinca* ou des barbeaux, *Barbus barbus* à une température supérieure à 25 °C, on peut observer plusieurs cycles gamétogénétiques par an. De nombreux cyprinidés appartiennent à ce type. Il a été montré que certaines espèces, comme le gardon ou la perche, avaient besoin de traverser une période froide avant d'initier leur gamétogenèse.

Chez l'anguille on a montré que c'était la profondeur (obscurité, pression) qui déclenchait la gamétogenèse.

Facteurs intrinsèques : contrôle hormonal de la gamétogenèse et de la reproduction (Billard 1979)

La liaison entre les facteurs externes mentionnés plus haut et les organes génitaux est d'ordre nerveux et hormonal, l'hypophyse jouant le rôle fondamental de relais. Les stimulus extérieurs sont captés par les organes des sens (thermorécepteurs, chimiorécepteurs, photorécepteurs) et transmis par voie nerveuse aux centres supérieurs du cerveau, puis à l'hypothalamus. Ce dernier agit sur l'adénohypophyse par des neurohormones ou facteurs hypothalamiques. L'hypophyse sécrète des hormones gonadotropes contrôlant l'activité des organes génitaux : il a ainsi été montré chez la truite que l'initiation de l'ovogénèse, comme celle de l'ovulation, correspondaient à un pic d'hormone gonadotrope plasmatique. Le testicule et l'ovaire, à leur tour, synthétisent respectivement des hormones stéroïdes, androgènes et œstrogènes qui interviennent dans l'expression des caractères sexuels secondaires et le comportement, en régulant aussi l'activité de l'hypothalamus et de l'hypophyse.

La démonstration du contrôle de la maturation sexuelle ainsi que de la spermiation et de l'ovulation par les hormones gonadotropes hypophysaires a conduit à diverses applications pratiques visant les buts suivants (Billard 1982) : induire l'ovulation chez des poissons n'ovulant pas, ou mal, en captivité (carpe, esturgeon, brochet) ; assurer la maturation et entraîner l'ovulation chez des espèces élevées en dessous du minimum thermique exigé (carpes chinoises) ; avancer et synchroniser les ovulations (carpe, salmonidés).

Les produits utilisés sont, soit des extraits d'hypophyses (« poudre acétonique »), soit des hormones de synthèse du commerce (analogues de la progestérone ovarienne), et nécessitent l'obtention d'autorisations de mise sur le marché (AMM). Les hypophyses sont prélevées sur des lieux d'abattage (saumons en Amérique du Nord et au Japon, carpes en Europe de l'Est). Les hormones du commerce sont utilisées le plus souvent en complément des extraits car leur activité paraît inférieure. L'utilisation de facteurs hypothalamiques provoquant la décharge de l'hormone gonadotrope par l'hypophyse a fait l'objet d'essais parfois encourageants, en particulier chez les salmonidés. L'intérêt de ces facteurs serait leur simplicité de structure et donc de synthèse.

Comme toute injection de matériel biologique certaines de ces pratiques peuvent transmettre des virus, mais les traitements subis par les extraits rendent cet événement peu probable en ce qui concerne les virus pourvus d'une enveloppe lipidique externe

(virus de la NHI, de la SHV, de l'anémie infectieuse, herpèsvirus de cyprinidés). Cependant, l'utilisation de tels extraits comme médicaments est maintenant interdite.

Aspects éthologiques de la reproduction (Billard 1997)

Les « stratégies » reproductives des poissons, pour variées qu'elles soient, consistent toujours à garantir la survie d'un nombre suffisant de jeunes dans le contexte de la niche écologique considérée, en assurant en particulier à ceux-ci la nourriture nécessaire à leur croissance. Les poissons ont pour cela « choisi » des solutions variées, qui peuvent être classées et dont l'énumération simplifiée va des comportements des espèces n'assurant aucune protection à leur progéniture jusqu'à ceux des espèces ayant développé au plus haut point des dispositifs de protection des jeunes. Leur présentation se terminera sur les apports de la reproduction artificielle, rendue possible à l'origine par l'observation des comportements génésiques des poissons et améliorée par le progrès des connaissances en physiologie de la reproduction.

La reproduction naturelle

Ponte abandonnée par les parents

La ponte est abandonnée soit en milieu ouvert, soit en milieu fermé. En milieu ouvert, la ponte peut être effectuée en pleine eau (ponte pélagique) ou sur le fond et ses supports vivants et inertes (ponte benthique). La reproduction pélagique est surtout répandue en mer, chez des poissons vivant en bancs comme les harengs, les maquereaux, les bars. Les œufs pélagiques sont le plus souvent petits et très nombreux, jusqu'à un million par kg de femelle (morue), de façon à compenser une énorme mortalité par prédation ou rayonnements lumineux. Souvent la ponte peut être pélagique mais les œufs tendent à tomber sur le fond (hareng). La ponte benthique comme chez l'esturgeon, l'omble chevalier, le barbeau, est souvent un phénomène collectif mais on peut aussi observer la formation de petits groupes ou de couples. Très fréquemment, les œufs démerseaux (plus denses que l'eau) sont munis d'une « couche collante » qui leur permet d'adhérer au substrat (roches, graviers, sable, plantes).

La ponte en milieu fermé est davantage protégée, d'une façon ou d'une autre, contre les prédateurs mais les parents s'en désintéressent après l'acte reproducteur. L'exemple le plus classique est celui des saumons et des truites dont la reproduction est hivernale. Les femelles creusent le nid sur une frayère de granulométrie adéquate (1 à 3 cm pour la truite) en se contorsionnant vigoureusement sur le flanc. La femelle émet alors ses ovules qui tombent au fond de l'excavation. Simultanément le mâle (il arrive que les mâles soient deux ou trois) émet sa laitance et féconde les ovules. Les œufs sont ensuite recouverts par la femelle, et ne font plus l'objet de la moindre attention de la part de leurs parents. L'embryogenèse, l'éclosion et la résorption de la vésicule vitelline s'effectuent sous les graviers et les alevins n'émergent qu'au moment de se nourrir. Cette stratégie convient à un nombre d'œufs beaucoup plus faible (de 1 000 à 2 000 par kg de femelle).

Ponte surveillée ou portée par les parents

Quand l'incubation a lieu en présence des parents, elle peut se dérouler dans des localisations variées : un nid ; la bouche ; une poche marsupiale ; les voies génitales femelles.

Dans la construction ou le choix du « nid », différents degrés d'élaboration existent. Le sandre, *Sander lucioperca* délimite son nid sur le fond, parmi des algues et des racines

de plantes vasculaires, et le mâle protège la ponte. Le mâle du black-bass *Micropterus salmoides* dégage un nid circulaire sur un fond de sable ou de vase, parmi les roseaux ou les nénuphars, et défend son territoire avec agressivité. La ponte est précédée d'une parade nuptiale. Les œufs, puis les alevins sont surveillés par le mâle. Chez le poisson chat *Ameiurus melas*, c'est la femelle qui creuse le nid. Les œufs sont gardés par les deux parents. Après éclosion les jeunes restent groupés en un banc sphérique, la boule, gardée par un des parents jusqu'à ce qu'ils atteignent une longueur d'environ 2,5 cm. Les comportements les plus complexes, dans la construction du nid comme au niveau de la parade nuptiale, se rencontrent chez les représentants de la famille des gastérostéidés, en particulier l'épinoche *Gasterosteus aculeatus*.

L'incubation buccale est pratiquée par des représentants de groupes très différents (cichlidés, siluroïdes). Après fécondation, parfois même avant, les œufs sont placés dans la bouche d'un des parents, le plus souvent le mâle, où ils se développent.

L'incubation marsupiale se rencontre chez l'hippocampe. Le marsupium du mâle est une poche ventrale cutanée. Après une danse nuptiale, la femelle introduit ses ovules dans le marsupium grâce à sa papille génitale allongée. La fécondation se fait au passage, et le développement embryonnaire s'effectue à l'intérieur du marsupium. Au terme de cette gestation, c'est donc le mâle qui donne le jour à des jeunes hippocampes libres.

Dans les nombreux cas plus ou moins poussés de viviparité, le développement des œufs s'effectue dans les voies génitales de la femelle après une fécondation interne réalisée grâce à des organes copulateurs qui sont des nageoires modifiées, pelviennes ou anale du mâle. Plusieurs dizaines d'espèces réparties dans une douzaine de familles de téléostéens, en particulier celle des poeciliidés qui comprend des espèces communes en aquariophilie comme les guppys, les mollys et les xiphos, sont vivipares. Relativement rare chez les téléostéens, la viviparité est très répandue chez les sélaciens.

La reproduction artificielle.

Méthode générale de la reproduction artificielle d'une espèce de poisson.

Dans l'évocation qui vient d'être faite de la reproduction en milieu naturel, chacune des étapes obéit à des contraintes qu'on peut qualifier d'écophysiologiques, rappelant la grande dépendance des poissons vis à vis de leur milieu. En élevage, la plupart des poissons requièrent au minimum des aménagements pour permettre leur reproduction et, le plus souvent, une intervention humaine importante pour la réaliser : on parle alors de reproduction artificielle. La fécondation externe est un facteur favorisant majeur. Pour reprendre l'exemple des salmonidés, les premiers succès datent des années 1840 avec les travaux de Rémy et Géhin (défendus par le journal *Le Siècle* du 7 mai 1853) et des améliorations n'ont pas cessé d'y être apportées depuis. La maturation sexuelle des salmonidés en élevage ne nécessite que le maintien de quelques paramètres simples (photopériode, température) et l'observation de la fin de la maturation des géniteurs. Elle nécessite néanmoins un tri des femelles régulier et d'autant plus fréquent que la température est élevée. Comme les conditions d'élevage suppriment totalement le comportement de fraie, les gamètes doivent être récoltés par pression manuelle des flancs, ou grâce à l'utilisation de gaz comprimé. Les ovules sont égouttés, arrosés de la quantité de sperme requise, et recouverts d'eau (environ la moitié de leur volume). L'ensemble est aussitôt mélangé par quelques transvasements. Une amélioration importante a été la mise au point d'un dilueur de fécondation réalisant les meilleures conditions d'efficacité des spermatozoïdes. La truite représente cependant un des exemples les plus faciles.

Chaque espèce nécessite une mise au point pour les différentes étapes de sa reproduction artificielle : détermination des conditions de maturation ; utilisation d'hormones pour provoquer l'ovulation ; collecte et conservation des gamètes, par congélation du sperme en particulier ; conditions optimales de fécondation ; élimination de la couche collante de certains œufs par un des traitements suivants : terre à foulon, papaine, sulfite de sodium ou urée + tannins ; dispositifs d'incubation. Par exemple l'activation des spermatozoïdes, immédiate après émission dans l'eau, n'obéit pas à une règle universelle. Elle peut être déclenchée par la chute (en eau douce) ou l'augmentation (en eau de mer) brutales de la pression osmotique, la variation du pH, la variation de concentration d'un ion. Le but des dilueurs est de déclencher l'activation tout en réduisant les effets du choc osmotique et de prolonger ainsi la durée de motilité qui, pour la plupart des espèces, ne dépasse guère les 30 secondes (ce qui est aussi souvent le délai de fermeture du micropyle). Malgré de longues recherches, la reproduction artificielle de nombreuses espèces d'intérêt piscicole n'est pas maîtrisée, l'anguille en constituant le meilleur exemple. Cependant, à l'inverse, on peut rencontrer des espèces acceptant de se reproduire « naturellement » en bassins, comme le bar, ce qui peut constituer une entrave aux travaux de génétique !

Hybridation chez les poissons (Chevassus 1979)

- Définitions et généralités

On appelle hybride le produit du croisement de parents appartenant à deux lignées ou races différentes (hybrides interraciaux), à deux espèces différentes (hybrides interspécifiques) ou même à deux genres différents (hybrides intergénériques). Ces hybrides peuvent être naturels ou artificiels. Il existe deux types d'obstacles à l'obtention d'hybrides interspécifiques, à fortiori intergénériques : des obstacles d'ordre purement génétique (même si la rencontre des gamètes a lieu, elle ne conduit à aucun développement embryonnaire complet) et des obstacles d'ordre écologique ou éthologique (isolement géographique ou comportemental) qui peuvent être surmontés soit accidentellement et naturellement, soit volontairement et artificiellement.

Les hybrides naturels sont souvent à l'origine de difficultés de détermination, et c'est là ce qui conduit à suspecter leur état d'hybrides (Brassington et Fergusson 1976). La stérilité est théoriquement la règle pour les hybrides intergénériques, mais elle n'est pas du tout systématique dans le cas des hybrides interspécifiques. On se heurte d'ailleurs rapidement à la définition du genre et de l'espèce, encore principalement basée sur des critères anatomiques. La dénomination spécifique subit de ce fait des remaniements incessants, et la truite arc-en-ciel est ainsi passée en trois décennies de *Salmo irideus* à *Salmo gairdneri* puis à *Oncorhynchus mykiss* !

En principe les hybrides artificiels sont relativement faciles à obtenir chez les poissons osseux (gamètes nombreux, fécondation externe) et ont été utilisés soit pour apprécier la distance génétique entre espèces différentes, soit pour obtenir des produits présentant de meilleures performances zootechniques que leurs parents (notion de « vigueur hybride » obtenue en croisant des souches différentes de la même espèce).

- Hybridation naturelle : des exemples.

L'obtention d'hybrides interspécifiques naturels est favorisée par l'utilisation d'aires de ponte communes et le caractère souvent collectif de la fraye, mais il s'en rencontre aussi fréquemment chez des espèces se reproduisant par couples.

De nombreux exemples ont ainsi été décrits chez les cyprinidés, en particulier entre brème, gardon et rotengle, ou entre carpe et carassin. L'hybridation entre le barbeau

commun et le barbeau méridional se produit régulièrement là où les deux espèces vivent en sympatrie et a été bien étudiée. Les hybrides auraient une survie inférieure à celle de leurs parents et, si les femelles sont fécondes, les mâles seraient stériles.

Chez les salmonidés de tels hybrides peuvent aussi être mis en évidence, en particulier entre le saumon atlantique et la truite commune (Solomon et Child 1978, Youngson *et al.*, 1992). Ces hybrides seraient stériles.

- Hybridation artificielle : des exemples.

C'est chez les salmonidés que les essais ont été les plus poussés, avec des buts appliqués évidents : obtenir la réunion de caractères parentaux différents et intéressants sur le plan zootechnique (exemples : vitesse de croissance et résistance à des maladies différentes) ou disposer d'animaux stériles ne risquant pas de faire souche et d'éliminer les espèces autochtones. On peut retrouver avec les salmonidés tous les types d'hybrides déjà définis :

- Hybrides interraciaux : entre la truite arc-en-ciel « normale » et sa variété *golden*.
- Hybrides interspécifiques : omble de fontaine *Salvelinus fontinalis* mâle x cristivomer *Salvelinus namaycush* femelle ou *splake* ; saumon atlantique x truite commune.
- Hybrides inter-génériques : omble de fontaine x truite commune (truite tigre) ; omble de fontaine mâle x truite arc-en-ciel femelle.

Il est remarquable que l'hybridation puisse se réaliser entre des espèces dont les nombres de chromosomes sont très différents (ce qui ne signifie pas que les génomes le soient autant).

Sur une centaine de combinaisons testées, une trentaine a conduit à des alevins viables en nombre important. On peut retenir les tendances suivantes:

- Dans le genre *Salvelinus*, tous les hybrides sont viables et fertiles.
- Dans le genre *Salmo* les hybrides sont moins viables dans le sens truite femelle x saumon mâle.
- La truite arc-en-ciel s'hybride mieux avec les *Oncorhynchus* japonais qu'avec les américains.
- Le genre *Salvelinus* s'hybride mal avec le genre *Oncorhynchus*.

Les six espèces de brochets présents en Amérique du Nord ont fait l'objet d'essais d'hybridation intensifs. Une mention particulière peut être faite du *tiger muskellunge*, résultant du croisement entre *Esox masquinongy* femelle et *Esox lucius* mâle. Cet hybride, stérile, accepte plus facilement les aliments artificiels, présente une croissance et une survie élevées, et s'est révélé intéressant pour les pêcheurs.

Des hybrides féconds ont été obtenus en URSS entre deux esturgeons, le béluga, *Huso huso* femelle et le sterlet, *Acipenser ruthenus* mâle. Cet hybride, baptisé *bester*, est fécond, et présente la croissance rapide du beluga avec la qualité de chair et la précocité sexuelle du sterlet.

Manipulations cytogénétiques de la reproduction. (Chevassus *et al.*, 1979)

L'intérêt des manipulations cytogénétiques est d'obtenir des produits ayant des caractéristiques intéressantes soit au plan zootechnique, soit au plan scientifique.

- Techniques utilisées (limitées aux plus utilisées et au mieux documentées).

Très étudiées chez les salmonidés, mais aussi chez de plus en plus d'espèces, ces manipulations reposent sur l'emploi d'une ou plusieurs des techniques suivantes :

- Irradiation du sperme (rayons UV, X ou γ) conduisant à la destruction complète ou partielle du matériel génétique des spermatozoïdes sans affecter leur motilité.

- Inactivation du génome femelle (rayons γ)

- Application d'un choc hyperbare ou thermique inhibant la division cellulaire en cours, soit en fin de méiose (par exemple 26,5 °C pendant 20 mn pour la truite arc-en-ciel, débutant 20 mn après la fécondation et provoquant la rétention du 2^e globule polaire), soit lors de la 1^{ère} mitose de l'embryon (on provoque alors une « endomitose »). Traitement des futurs géniteurs à la méthyltestostérone (hormone masculinisante) permettant d'obtenir des « néomâles » à partir de juvéniles de sexe génétique femelle, ou des hermaphrodites dans les cas d'inversion partielle (figure 49).



Figure 49. Testicule normal et deux ovotestis obtenus après une inversion sexuelle incomplète.

- Gynogenèse et androgenèse (Komen et Thorgaard 2007)

La gynogenèse (Chevassus *et al.*, 1979) consiste à obtenir un développement embryonnaire à partir d'un stock génétique uniquement maternel. L'activation est réalisée à l'aide de sperme irradié aux UV, et la diploïdie assurée par rétention du 2^e globule polaire. On parle alors de gynogenèse « méiotique ». Les salmonidés ^{présentant} un déterminisme génétique du sexe de type « femelle homogamétique », la descendance est ainsi uniquement femelle. Il faut signaler que ce phénomène se rencontre dans la nature chez plusieurs espèces : il a été mis en évidence en Europe centrale chez *Carassius gibelio* dont les ovules seraient activés par des spermatozoïdes de la carpe sans que les chromosomes de ces derniers participent à la fécondation. On peut aussi pratiquer l'inhibition de la première division de l'embryon. (« gynogénèse mitotique »). Dans ce cas les animaux sont totalement homozygotes.

L'androgénèse (moins utilisée en pratique) consiste en l'opération inverse : on inactive le génome de l'ovule, cette fois à l'aide de rayons γ , la fécondation est assurée par du sperme intact, et la première division est bloquée (choc hyperbare) afin d'assurer la diploïdie. Les poissons obtenus sont homozygotes (Parsons et Thorgaard 1985).

- Triploïdisation

Lorsque la rétention du 2^e globule polaire est provoquée après fécondation par des spermatozoïdes normaux, l'œuf comprend 3 n chromosomes (2 n d'origine maternelle

et n d'origine paternelle) et les poissons obtenus sont par conséquent triploïdes. La triploïdisation se traduit en général par une stérilité complète. Si les « mâles » présentent malgré tout un développement du testicule (avec émission de sperme non fonctionnel) et des caractères sexuels secondaires, les femelles gardent toutes les caractéristiques de l'immaturité. L'intérêt de tels animaux est qu'ils peuvent être amenés à une grande taille sans passer par la crise physiologique de la maturité sexuelle (arrêt de croissance, mortalités, en particulier chez les mâles). L'emploi de « néomâles » à génotype femelle comme donneurs de sperme permet donc d'obtenir des lots de femelles stériles, utilisées pour produire de la grosse truite de consommation.

On a observé que les hybrides naturels de salmonidés étaient souvent triploïdes, et en effet la triploïdisation permet aussi d'obtenir avec un rendement acceptable (de l'ordre de 60 %) des hybrides qui ne sont obtenus qu'avec de faibles rendements (de l'ordre de quelques %) en fécondation « classique ». C'est le cas pour les hybrides obtenus en inséminant des ovules de truite arc-en-ciel avec du sperme de saumon coho (*Oncorhynchus kisutch*) ou d'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*). De tels hybrides résistent beaucoup mieux à la SHV et à la NHI que la truite arc-en-ciel (Ord *et al.*, 1976 ; Dorson et Chevassus, 1985 ; Dorson *et al.*, 1991). L'hybridation peut aussi être pratiquée à l'aide de sperme irradié « modérément » aux rayons γ de façon à transmettre « au hasard » certains caractères paternels. On observe alors une transmission « en mosaïque » qui, si elle produit des animaux à la robe surprenante (figure 50) n'a pas permis de transmettre durablement des caractères de résistance de l'espèce paternelle résistante



Figure 50. a) Truite Arc-en-ciel (en bas) et sa variété *golden* (caractère dominant). b) Deux individus obtenus en inséminant des ovules de la variété « sauvage » avec du sperme de golden soumis à une irradiation γ n'ayant pas totalement inactivé le génome paternel.

- Tétraploïdisation

En pratiquant une endomitose à la suite d'une fécondation normale, on obtient des animaux tétraploïdes (4n chromosomes), viables mais difficiles à faire reproduire, essentiellement parce que leurs spermatozoïdes sont trop gros !

- Clonage

Le croisement de géniteurs homozygotes (femelles et néomâles issus de gynogénèse mitotique) donne naissance à des individus génétiquement identiques, de sexe féminin évidemment, qui sont hétérozygotes, et ne correspondent, ni plus ni moins, qu'à la réplique à quelques milliers d'exemplaires d'un individu banal. On dispose ainsi d'un outil puissant pour fixer des caractères intéressants. Une étape supplémentaire consiste à

reproduire par gynogénèse méiotique une femelle homozygote, ce qui conduit à un clone homozygote qui peut alors, contrairement au précédent, être entretenu génération après génération de la même façon ou en croisant des femelles et des néomâles. Les poissons homozygotes obtenus après androgénèse peuvent aussi être le point de départ de clones homozygotes, entretenus par gynogénèse ou androgénèse. De tels clones se sont révélés de puissants outils pour étudier les facteurs de résistance aux maladies (Quillet *et al.*, 2007) .

Evidemment l'homozygotie n'est pas sans retentir sur les performances et la simple survie, et beaucoup de ces clones ne sont pas viables. Cependant leur intérêt scientifique est encore plus grand. Ainsi des clones à sensibilité/résistance extrêmes à des maladies ont été obtenus, permettant d'étudier les caractères de résistance. Il faut souligner que les clones ne correspondent pas à la définition des organismes génétiquement modifiés (OGM) qui ont actuellement si mauvaise presse dans certains pays. Il convient aussi de rappeler que la gynogénèse et le clonage ont été utilisés par les poissons avant l'intervention humaine, par *Carassius gibelio*, qui utilise la gynogénèse pour se reproduire et par *Rivulus marmoratus*, espèce hermaphrodite se reproduisant par autofécondation.

Références

- Aldrin JF, Quentel C, Mevel M, Bardou LG, Messenger JL, Baudin-Laurencin F, Tixerant G, Guillaume J, Stephan G, 1985. Quelques conséquences physio-pathologiques de l'élévation de la température et de la salinité chez la truite arc-en-ciel, *Salmo gairdneri* Richardson. *Ichthyophysiological Acta*, 9, 113-176.
- Alimi-Durante H, Bugeon J, Deschamps MH, Gabillard JC, Lefèvre F, Meunier F, Rescan PY, Sire JY, Weil C, 2010. Croissance squelettique et musculaire. *In : La truite arc-en-ciel, de la biologie à l'élevage*, (B Jalabert, A Fostier eds.), Editions Quae, Versailles. 121-157.
- Ashley PJ, 2007. Fish welfare: Current issues in aquaculture. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 104, 199-235.
- Bagley MJ, Bentley B, Gall GAE, 1994. A genetic evaluation of the influence of stocking density on the early growth of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture*, 121, 313-326.
- Barton BA, 1997. Stress in finfish: Past, present and future- a historical perspective. *In : Fish Stress and Health in Aquaculture* (GK Iwama, J Sumpter, AD Pickering, CB Schreck eds.), Cambridge University Press, 1-33.
- Barton BA, 2002. Stress in fish: A diversity of responses with particular reference to changes in circulating corticosteroids. *Integr. Comp. Biol.* 42, 517-525.
- Baudin-Laurencin F, Aldrin JF, Messenger JL, Tixerant G, 1985. "Summer pathology" in marine cultured rainbow trout. *In : Fish Shellfish Pathol.* (AE Ellis ed.), Academic Press. 211-221.
- Bergot P, 1981. Structure et fonctions des caeca pyloriques. *In : Nutrition des poissons* (M Fontaine ed.), CNRS, Paris. 45-53.
- Bertin L, 1958. Système circulatoire. *In : Traité de zoologie. XII. Agnathes et poissons. Anatomie, éthologie, systématique* (PP Grassé ed.), Masson, Paris, 1399-1458.
- Billard R, 1979. La gamétogenèse, le cycle sexuel et le contrôle de la reproduction chez les poissons téléostéens. *Bull. Fr. Piscic.* 273, 117-136.

- Billard R, 1982. Sur quelques possibilités de maîtriser la reproduction chez les poissons téléostéens. *La Pisciculture Française*, 67, 15-33.
- Bobe J, Breton B, Fostier A, Guiguen Y, Jalabert B, Kah O, Labbé C, Lareyre JJ, Le Bail PY, Le Gac F, Leveroni-Calvi S, Mahé S, Quillet E, Vandeputte M, 2010. Sexualité et reproduction. In : *La truite arc-en-ciel, de la biologie à l'élevage* (B Jalabert, A Fostier eds.), collection Savoirs, éditions Quae, Versailles. 39-79.
- Boeuf G, 1987a. Bases physiologiques de la salmoniculture : osmorégulation et adaptation à l'eau de mer. *La Pisciculture Française*, 87, 28-40.
- Boeuf G, 1987b. Bases physiologiques de la salmoniculture : le phénomène de la smoltification. *La Pisciculture Française*, 88, 5-21.
- Boeuf G, 1988. Le facteur température et la physiologie des poissons. *La Pisciculture Française*, 91, 15-29.
- Brassington RA, Fergusson A, 1976. Electrophoretic identification of roach (*Rutilus rutilus* L.), rudd (*Scardinius erythrophthalmus* L.), bream, (*Abramis brama* L.) and their natural hybrids. *J. Fish Biol.* 9, 471-477.
- Breton B, Jalabert B, Labbé L, Quillet E, 2010. Reproduction. In : *La truite arc-en-ciel, de la biologie à l'élevage* (B Jalabert, A Fostier), collection Savoirs, éditions Quae, Versailles. 213-225.
- Breton B, Maisse G, Lemenn E, 1983. Contrôle photopériodique de la saison de reproduction en salmoniculture : une expérience pilote en Bretagne. *Bull. Fr. Pisc.* 288. 35-45.
- Brown C, 2015. Fish intelligence, sentience and ethics. *Anim. Cogn.* 18, 1-17.
- Buss K, Graff DR, Miller ER, 1970. Trout culture in vertical units. *Prog. Fish Cult.* 32, 187-191.
- Butler AB, Hodos W, 2005. *Comprehensive Vertebrate Neuroanatomy: Evolution and adaptation*. Wiley-Liss, New-York, 715 pp.
- Chevassus B, 1979. Hybridization in salmonid: results and perspectives. *Aquaculture*, 17, 113-128.
- Chevassus B, Chourrou D, Jalabert B, 1979. Le contrôle de la reproduction chez les poissons. I. Les populations monosexes. *Bull. Fr. Pisc.* 274, 18-31.
- Cho CY, Kaushik SJ, 1990. Nutritional energetics in fish: Energy and protein utilization in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). In : *World Rev. Nutr. and Diet*, 161, 132-172.
- Deschamps MH, Meunier F, Sire J-Y, 2010. L'organisation du squelette de la truite et son développement. In : *La truite arc-en-ciel, de la biologie à l'élevage* (B Jalabert, A Fostier eds.), collection Savoirs, éditions Quae, Versailles. 295-312.
- Dorson M, Chevassus B, 1985. Etude de la réceptivité d'hybrides triploïdes truite arc-en-ciel x saumon coho à la nécrose pancréatique infectieuse et à la septicémie hémorragique virale. *Bull. Fr. Pêche Pisc.* 296, 29-34.
- Dorson M, Chevassus B, Torhy C, 1991. Comparative susceptibility of three species of char and of rainbow trout x char triploid hybrids to several pathogenic salmonid viruses. *Dis. Aquat. Org.* 11, 217-224.
- Dorson M, Torhy C, 1994. Viral haemorrhagic septicaemia virus replication and interferon production in organs excised from resistant and susceptible trout. Abstracts of the International symposium on Aquatic Animal Health, Seattle, Washington, 4-8 Sept.
- Eddy SD, Jones SH, 2002. Microbiology of summer flounder *Paralichthys dentatus* fingerling production at a marine fish hatchery. *Aquaculture*, 211, 9-28.

- Eggset G, Mortensen A, Johansen LH, Sommer AI, 1997. Susceptibility to furunculosis, coldwater vibriosis, and infectious pancreatic necrosis (IPN) in post-smolt Atlantic salmon (*Salmo salar* L) as a function of smolt status by seawater transfer. *Aquaculture*, 158, 179-191.
- Emerson K, Russo RC, Lund RE, Thurston RV, 1975. Aqueous ammonia equilibrium calculations: Effect of pH and temperature. *J. Fish. Res. Bd Can.*, 32, 2379-2383.
- Evans DH, Piermarini PM, Choe KP, 2005. The multifunctional fish gill: dominant sites of gas exchange, osmoregulation, acid-base regulation, and excretion of nitrogenous waste. *Physiol. Rev.* 85, 97-177.
- Farrell AP, 1993. Cardiovascular system, *In : The Physiology of Fishes* (DH Evans ed.), Marine Science Series. CRC Press, 219-250.
- Gatesoupe F-J, Lésel R, 1998. Flore digestive des poissons. *Cahiers Agricultures*, 7, 29-35.
- Guillaume J, Choubert G, 1999. Physiologie digestive et digestibilité des nutriments. *In : Nutrition et alimentation des poissons et crustacés* (J Guillaume, SJ Kaushik, P Bergot, R Métailler eds.), INRA IFREMER, Paris, 51-86.
- Guillaume J, Kaushik SJ, Bergot P, Métailler R, 1999. *Nutrition et alimentation des poissons et crustacés*. INRA IFREMER, Paris, 489 pp.
- Hazel J, Carpenter R, 1985. Rapid changes in the phospholipid composition of gill membranes during thermal acclimation of the rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *J. Comp. Physiol. B*, 155, 597-602.
- Henderson IW, Kime DE, 1987. The adrenal cortical steroids. *In : Vertebrate Endocrinology* (PKT Pang, MP Schreibman eds.), Academic Press, London. 121-142.
- Horsley RW, 1977. A review of the bacterial flora of teleosts and elasmobranchs, including methods for their analysis. *J. Fish Biol.* 10, 529-553.
- Huber I, Spanggaard B, Appel KF, Rossen L, Nielsen T, Gram L, 2004. Phylogenetic analysis and *in situ* identification of the intestinal microbial community of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*, Walbaum). *J. Comp. Microbiol.* 96, 117-132.
- Iwama GK, Farrell AP, 1998. Disorders of the cardiovascular and respiratory systems. *In : Fish Diseases and Disorders, volume 2: Non-infectious Disorders* (JF Leatherland, PTK Woo eds.), Cabi, p. 245-278.
- Kacem A, Meunier FJ, 2003, Halastatic demineralization in the vertebrae of Atlantic salmon, during their spawning migration. *J. Fish Biol.* 63, 1122-1130
- Kajimura M, Crocke SJ, Glover CN, Wood CM, 2004. Dogmas and controversies in the handling of nitrogenous wastes: The effect of feeding and fasting on the excretion of ammonia, urea and other nitrogenous waste products in rainbow trout. *J. Exp. Biol.* 207: 1993-2002
- Kaushik SJ, 1999a. Nutrition glucidique : intérêt et limites des apports de glucides. *In : Nutrition et alimentation des poissons et crustacés* (J Guillaume, SJ Kaushik, P Bergot, R Métailler eds.), INRA IFREMER, Paris. 171-186.
- Kaushik SJ, 1999b. Nutrition minérale. *In : Guillaume J, 1999. Nutrition et alimentation des poissons et crustacés* (J Guillaume, SJ Kaushik, P Bergot, R Métailler eds.), INRA IFREMER, Paris. 213-227.
- Kaushik SJ, Guillou-Coustans MF, Cho CY, 1998. Application of the recommendations on vitamin requirements of finfish by NRC (1993) to salmonids and sea bass using practical and purified diets. *Aquaculture*, 161, 463-474.
- Komen H, Thorgaard GH, 2007. Androgenesis, gynogenesis and the production of clones in fishes: A review. *Aquaculture*, 269, 150-173.

- Lagler KF, Bardach JE, Miller RR, May-Passino DR, 1977. *Ichthyology*. John Wiley and sons, New-York, 506 pp.
- Lecointre G, 2001. Qu'est-ce qu'un poisson ? In : *Atlas des poissons d'eau douce de France* (P Keith, J Allardi eds.), Coll. Patrimoines naturels, MNHN, Paris, 15-16 (existe en cdrom).
- Lésel R. 1993, Does a digestive active bacterial flora exist in fish? In : *Fish Nutrition in Practice*. (SJ Kaushik, P Luquet eds.), INRA, Paris, 655-664.
- Linnæus C. von, 1758. *Systema Naturae*.
- Lopez-Olmeda J.F., Noble C., Sanchez-Vazquez F.J., 2012. Does feeding time affect fish welfare ? *Fish Physiol. Biochem.* 38, 143-152.
- Meunier FJ, 2004. *Piranhas enivrés, des poissons et des hommes en Guyane*. SFI/RMN. 128 pp.
- Llewellyn M S, Boutin S, Hoseinifar S H, Derome N, 2014. Teleost microbiomes: The state of the art in their characterization, manipulation and importance in aquaculture and fisheries. *Front. Microbiol.* 5, 207.
- Muroga K, Higashi M, Keitoku H, 1987. The isolation of intestinal microflora of farmed red seabream (*Pagrus major*) and black seabream (*Acanthopagrus schlegeli*) at larval and juvenile stages. *Aquaculture*, 65, 79-88.
- Nayak SK, 2010. Role of gastrointestinal microbiota in fish. *Aquac. Res.* 41, 1553-1573
- Noga EJ, Botts S, Yang MS, Avtalion R, 1998. Acute stress causes skin ulceration in striped bass and hybrid bass (Morone). *Vet. Pathol.* 35, 102-107.
- NRC (National Research Council), 1993. *Nutrient Requirements of Fish*. National Academy of Sciences, National Academy Press. Washington, DC, USA, 116 pp.
- Ord W, Le Berre M, De Kinkelin P, 1976. Viral hemorrhagic septicaemia: Comparative susceptibility of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) and hybrids (*Salmo gairdneri* x *Oncorhynchus kisutch*) to experimental infection. *J. Fish. Res. Brd Can.* 33, 1205-1208.
- Parsons JE, Thorgaard GH, 1985. Production of androgenetic diploid rainbow trout. *J. Hered.* 76, 177-181.
- Reynolds WW, Covert JB, Casterlin ME, 1978. Febrile response of goldfish *Carassius auratus* (L.) to *Aeromonas hydrophila* and to *Escherichia coli* endotoxin. *J. Fish Dis.* 1, 271-273.
- Ringø E, Strom E, Tabachek J-A, 1995, Intestinal microflora of salmonids: A review. *Aquac. Res.* 26, 773-789.
- Ringø E, Lødemel JB, Myklebust R, Kaino T, Mayhew TM, Olsen RE, 2001. Epithelium-associated bacteria in the gastrointestinal tract of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L). An electron microscopical study. *J Applied Microbiology*, 90, 294-300.
- Ringø E, Olsen RE, Mayhew TM, Myklebust R, 2003. Electron microscopy of the intestinal microflora of fish. *Aquaculture*, 277, 395-415.
- Ringø E, Sperstad S, Myklebust R, Refstie S, Krogdahl Å, Krogdahl Å, 2005. Characterisation of the microbiota associated with intestine of Atlantic cod (*Gadus morrhua* L). The effect of fish meal, standard soybean meal and a bioprocessed soybean meal. *Aquaculture*, 261, 829-841.
- Rodriguez F, Duran A, Gomez A, Ocana FM, Alvarez E, Jimenez-Moya F, Broglio C, Salas C, 2005. Cognitive and emotional functions of the teleost fish cerebellum. *Brain Res. Bull.* 66, 365-370.
- Rose JD, 2002. The neurobehavioral nature of fishes and the question of awareness and pain. *Rev. Fish. Sci.* 10, 1-38.
- Rose JD, Arlinghaus R, Cooke SJ, Diggles BK, Sawynok WS, Stevens ED, Wynne CDL, 2014. Can fish really feel pain? *Fish and Fisheries*, 15, 97-133.

- Saint-Hilaire S, Beevers N, Le Deuff RM, Martin P, Joiner C, 2005. Reactivation of koi herpes virus infections in common carp *Cyprinus carpio*. *Dis. Aquat. Org.* 67, 15-23.
- Sansonnetti, PJ, 2006. The innate signaling of dangers and the dangers of innate signaling. *Nat. Immunol.* 1237-1242
- Sargent JR, Tocher DR, Bell GJ, 2002. The lipids. *In : Fish Nutrition*, 3rd ed. (JE Halver, R Hardy eds.), Academic Press, Elsevier Science, pp. 181-257.
- Satchell GH, 1992. The venous system. *In : Fish Physiology, vol. 12: The Cardio-vascular System*, part A (WS Hoar, DJ Randall, AP Farrell eds.), Academic Press, p. 141-183.
- Schreck CB., Tort L. 2016. The concept of stress in fish. *In : Fish Physiology – Biology of Stress in Fish*, vol. 35 (CB Schreck , L Tort, AP Farrell, CJ Brauner), Academic Press, 1-34.
- Selye H, 1936. A syndrome produced by diverse nocuous agents. *Nature*, 138, 32.
- Shoubridge EA, Hochachka PW, 1980. Ethanol: Novel end product of vertebrate anaerobic metabolism. *Science*, 209, 308–309.
- Smith LS, Bell GR, 1978. *Guide pratique de l'anatomie et de la physiologie du saumon du Pacifique*. Publication diverse spéciale N° 27F Ministère des Pêches et de l'Environnement, Ottawa. 15 pp.
- Sneddon LU, 2015. Pain in aquatic animals. *J. Exp. Biol.* 218: 967-976.
- Sneddon LU, Braithwaite VA, Gentle MJ, 2003. Do fishes have nociceptors? Evidence for the evolution of a vertebrate sensory system. *Proc. Roy. Soc. B*, 270, 1115-1121.
- Sneddon L.U., Halsey L.G., Bury N.R., 2017. Considering aspects of the 3Rs principles within experimental animal biology. *J. Exp. Biol.* 220 : 3007-3006.
- Snyder DE 2003. Electrofishing and its harmful effects on fish. Information and Technology report USGS/BRD/ITR—2003-02 September 2002.
- Solomon DJ, Child AR, 1978. Identification of juvenile natural hybrids between Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and trout (*Salmo trutta* L.). *J. Fish Biol.* 12, 499-501.
- Toni M, Angiulli E, Malavasi S, Alleva E, Cioni C, 2017. Variation in environmental parameters in research and aquaculture: Effects on behaviour, physiology and cell biology of teleost fish. *Journal of Aquaculture and Marine Biology (JAMB)*, 5 (6), 00137. [en ligne], doi: 10.15406/jamb.2017.05.00137 (consulté 8-3-2019)
- Toni M, Manciocco A, Angiulli E, Alleva E, Cioni C, Malavasi S, 2019. Review: Assessing fish welfare in research and aquaculture, with a focus on European directives. *Animal*, 13 : 161-170.
- Udomkusionsri P, Noga EJ, Monteiro-Riviere NA, 2004. Pathogenesis of acute ulceration response (AUR) in hybrid striped bass. *Dis. Aquat. Org.* 61, 199-213.
- Vandeputte M, Prunet P 2002. Génétique et adaptation chez les poissons : domestication, résistance au stress et adaptation aux conditions de milieu. *INRA Productions Animales*, 15 (5), 365-371.
- Vernier JM, 1969. Table chronologique du développement embryonnaire de la truite arc-en-ciel, *Salmo gairdneri* Rich. 1836. *Ann. Embryol. Morphogen.*, 2, 495-520.
- Vernier JM, Sire MF, 1989 (cf. figures)
- Wedemeyer GA, 1997. Effect of rearing conditions on the health and physiological quality of fish in intensive culture. *In : Fish Stress and Health in Aquaculture* (GK Iwama, J Sumpter, AD Pickering, CB Schreck eds.), Cambridge University Press, 35-71.
- Wilkie MP, 2002. Ammonia excretion and urea handling by fish gills: Present understanding and future research challenges. *Journal of Experimental Zoology*, 293, 284–301.
- Woodward B, 1994. Dietary vitamin requirements of cultured young fish with emphasis on quantitative estimates for salmonids. *Aquaculture*, 124, 133-168.

- Wulliman MF, Vernier P, 2007. Evolution of the nervous system in fishes. *In : Evolution of the Nervous Systems: A Comprehensive Reference* (J Kaas ed.) Elsevier. 39-60.
- Youngson AF, Knox D, Johnstone R, 1992. Wild adult hybrids of *Salmo salar* L. and *Salmo trutta* L. *J. Fish Biol.* 40, 817-820.
- Zhou Y, Yuan X, Lian XF, Fang L, Li J, Guo X, Bai X, He S. 2013. Enhancement of growth and intestinal flora in grass carp: The effect of exogenous cellulase. *Aquaculture*, 416, 1-7.

Sites Internet

- <http://www.fishbase.org>
<http://www.mnhn.fr/base/gicim.html>

Références complémentaires non citées dans le texte

Ouvrages généraux, zoologie, zoogéographie

- Banarescu P, Blanc M, Gaudet JL Hureau JC, 1971. *Poissons des eaux continentales d'Europe, catalogue multilingue*. Fishing News (Books), London.
- Bauchot ML, Pras A, 1980. *Guide des poissons marins d'Europe*. Delachaux et Niestlé, Neuchatel. 427 pp.
- Billard R, 1997. *Les poissons d'eau douce des rivières de France*, coll. Les encyclopédies du naturaliste, Delachaux et Niestlé, Lausanne, 192 pp.
- Devillers C, François Y, 1964. *Les vertébrés. I. Généralités, agnathes. II. Chondrichthyens. III. Osteichthyens*. Les cours de Sorbonne, Centre de documentation universitaire, Paris.
- Dufour S, 1986. La saga des anguilles. *La Recherche*, 182, 1456-1459
- Greenwood PH, Rosen DE, Weitzman SH, Myers GS, 1966. Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 131, 339-456.
- Maitland PS, 1977. *Les poissons des lacs et rivières d'Europe*. Elsevier-Séquoia. Bruxelles. 255 pp.
- Moyle PB, Cech JJ, 1982. *Fishes: an Introduction to Ichthyology*. Prentice-Hall Inc. Englewood cliffs, New Jersey. 593 pp.
- Muus BJ, Dahlstrom P, 1968. *Guide des poissons d'eau douce et pêche*. Delachaux et Niestlé, Neufchâtel, Suisse, 242 pp.
- Wheeler A, 1978. *Key to the Fishes of Northern Europe*. Warner, London, 380 pp.

Monographies d'espèces

- Baglinière JL, Maisse G, 1991. *La truite, biologie et écologie*. INRA Editions. 303 pp.
- Frost WE, Brown ME, 1967. *The Trout*. Collins. 286 pp.
- C.S.P., 1998. L'anguille européenne. *Bull. Fr. Pêche Pisc.* 49, 235 pp.

Biologie

- Bond CE, 1979. *Biology of Fishes*. Saunders College publishing, Philadelphia, 514 p.
- Bone Q, Marshall MB, 1982. *Biology of fishes*. Blackie, Glasgow, Londres, 253 pp.
- Harden Jones FR, 1968. *Fish Migration*. Edward Arnold, London. 325 pp.

- Mckeown BA, 1984. *Fish Migration*. Timber Press. Portland, Oregon 224 pp.
- Crespin L, Berrebi P, 1994. L'hybridation naturelle entre le barbeau commun et le barbeau méridional en France: compte rendu de dix années de recherche. *Bull. Fr. Pêche Pisc.*, 334, 177-189.
- Saglio P, 1979. Communication chimique et migration reproductrice chez les salmonidés. *Bull. Fr. Pisc.*, 275, 72-82.
- Saglio P, 1979. Interactions sociales chez les poissons : les phéromones. *Bull. Fr. Pisc.*, 273, 173-184.
- Velsen FP, 1980. Embryonic development in eggs of sockeye salmon, *Onchorhynchus nerka*. *Can. J. Fish. Aquatic Sci.*, Dpt Fisheries and Oceans, 49. 19 pp.
- Webb P, 1984. Les formes et les nages des poissons. *Pour la Science*, Septembre 1984, 44-54.

Physiologie, comportement

- Cowey CB, Sargent JR, 1979. Nutrition. In : *Fish Physiology*, vol 8, *Bioenergetics and Growth* (WS Hoar, DJ Randall, JR Brett) Academic Press, New York , Londres. 1-69.
- Dosdat A, 1992. L'excrétion chez les poissons téléostéens. I. Azote. *La Pisciculture Française*, 108, 25-40.
- Evans DH, 1993. *The Physiology of Fishes*. Marine Science Series. CRC Press, 592 pp.
- Iwama GK, Sumpter J, Pickering AD, Schreck, CB, 1997. *Fish Stress and Health in Aquaculture*. Cambridge University Press. 278 pp.
- Motais R, 1993. Comment les poissons s'adaptent au manque d'oxygène. *La Recherche*, 255, 752-754.
- Hoar WS, Randall, DJ, 1969 à 1984. *Fish Physiology*, 10 volumes, Academic Press, London.
- Lésel R, Fromageot C, Lesel M, 1986. Cellulose digestibility in grass carp, *Ctenopharyngodon idella*, and in goldfish, *Carassius auratus*. *Aquaculture*, 54, 11-17.
- Levine J, Macnichol E, 1982. La vision des couleurs chez les poissons. *Pour la Science*, 54, 60-73
- Smith LS, 1982. *Introduction to Fish Physiology*. T.F.H. Publications Inc., 352 pp.
- Rimmer DW, Wiebe WJ, 1987. Fermentative microbial digestion in herbivorous fishes. *J. Fish Biol.*, 31, 229-236
- Rose JD, 2003. A critique of the paper: "Do fishes have nociceptors? Evidence for the evolution of a vertebrate sensory system " published in the Proceedings of the Royal Society: Biological Sciences, 270 (1520): 1115–1121, 2003, by Sneddon, Braithwaite and Gentle. *Information Resources on Fish Welfare*, 2003, 49-51.
- Saglio P, 1981. Bases chimiosensorielles du comportement alimentaire chez les poissons. *Bull. Fr. Pisc.*, 282, 1-7.
- Saglio P, 1986. Considérations sur le mécanisme chimiosensoriel de la migration reproductrice chez les salmonidés. *Bull. Fr. Pêche Pisc.*, 301, 35-55.
- Sutterlin AM, Gray R, 1973. Chemical basis for homing of Atlantic salmon (*Salmo salar*) to a hatchery. *J. Fish. Res. Bd Can.*, 985-989.
- Weil LS, Barry TP, Malison JA, 2001. Fast growth in rainbow trout is correlated with a rapid decrease in post stress cortisol concentrations. *Aquaculture*, 193, 373-380.

Aquaculture et pisciculture

Barnabé G, 1986. *Aquaculture*, 2 vol. Technique et documentation. Lavoisier, Paris, 1123 pp.

Iwama GK, Morgan JD, Barton BA, 1995. Simple field methods for monitoring stress and general condition of fish. *Aquac. Res.*, 26, 273-282.

Volpato GL, 2009. Challenges in Assessing Fish Welfare. *ILAR Journal*, 50, 329-337.

Volpato GL, Gonçalves-de-Fretas E, Fernandez-de-Castillos M, 2007. Insights into the concept of fish welfare. *Dis. Aquat. Org.*, 75, 165-171.

Yamauchi K, Nakamura M, Takahashi H, Takano K, 1976. Cultivation of larvae of Japanese eel. *Nature*, 263, 412.

Divers.

O.C.D.E., 1968. *Multilingual Dictionary of Fish and Fish Products*. OCDE, London, 432 pp.