



HAL
open science

Physiologie de l'adaptation des tilapias à la salinité : aspects fondamentaux et appliqués

Patrick Prunet, Michel Bornancin

► **To cite this version:**

Patrick Prunet, Michel Bornancin. Physiologie de l'adaptation des tilapias à la salinité : aspects fondamentaux et appliqués. L'aquaculture des tilapias, du développement à la recherche, , 122 p., 1990. hal-02850326

HAL Id: hal-02850326

<https://hal.inrae.fr/hal-02850326>

Submitted on 7 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.

PHYSIOLOGIE DE L'ADAPTATION DES TILAPIAS A LA SALINITE :

ASPECTS FONDAMENTAUX ET APPLIQUES

Patrick PRUNET (1) et Michel BORNANCIN (2)

RESUME

Les tilapias se caractérisent généralement par une large tolérance à la salinité ; cependant cette capacité d'adaptation aux eaux saumâtres ou marines est modulée par les facteurs environnementaux.

Les principaux mécanismes d'osmorégulation pour l'adaptation à la salinité sont présentés. La plupart des données disponibles concerne le rôle des branchies dans les échanges avec l'eau salée. L'importance des facteurs environnementaux ou endogènes durant l'adaptation au milieu salé est discutée.

Les connaissances actuelles du contrôle endocrinien de l'osmorégulation sont présentées et le rôle des hormones à action rapide (glucagon, urotensines, catécholamines ...) ou à action lente (prolactine, cortisol, ...) est étudié.

En conclusion, sont discutés plusieurs aspects de la physiologie de l'osmorégulation, dont l'étude présente un intérêt potentiel pour l'aquaculture.

ABSTRACT

Tilapia species are generally characterized by a large tolerance to salinity ; however, such a capacity to adapt to brackish or seawater may be modulated by environmental factors. The major osmoregulatory mechanisms involved in salinity adaptation are presented. Most of the available data concern the role of gills in salt or water exchange. The importance of different factors (environmental or endogenous) in such adaptation is also discussed. The second part presents a survey of the endocrine control of osmoregulation in tilapia. Both fast-acting (e.g. glucagon, urotensins, catecholamines) and long-acting (e.g. prolactin, cortisol) hormones have been studied. In conclusion, several areas of osmoregulatory physiology potentially interesting for aquaculture are discussed.

-
- (1) Institut National de la Recherche Agronomique (INRA), Laboratoire de Physiologie des Poissons, Campus de Beaulieu, 35042 Rennes Cedex, France.
 - (2) Faculté des Sciences et des Techniques, Laboratoire de Physiologie Cellulaire et Comparée, Parc Valrose, 06034 Nice Cedex, France.

INTRODUCTION

Les poissons des genres *Tilapia*, *Sarotherodon* et *Oreochromis* sont caractérisés par une grande tolérance à un large spectre de conditions environnementales. Leur origine tropicale apparaît clairement dans leur préférence thermique : ces poissons ne tolèrent pas des températures inférieures à 12°C mais sont remarquablement tolérants à des températures élevées, jusqu'à 42°C (Chervinski, 1982). En outre, plusieurs espèces de tilapia présentent une euryhalinité marquée et la présence de ces espèces dans des régions africaines d'estuaires ou côtières a été confirmée par de nombreuses publications (voir revue de Stickney, 1986). Cette tolérance ne se limite pas à l'eau de mer mais aussi à des eaux de qualité médiocre.

Du fait de la compétition avec l'agriculture pour l'utilisation de l'eau, on a assisté à un développement de l'aquaculture du tilapia dans des zones marginales telles que les eaux saumâtres ou l'eau de mer (Payne, 1983). Cependant, tolérance à la salinité ne signifie pas forcément aptitude à une production intensive et inversement, des espèces de tilapia telles que *Oreochromis niloticus* qui est très appréciée pour ses potentialités aquacoles (fort taux de croissance), ne présentent pas une bonne euryhalinité. Au contraire, *Oreochromis mossambicus* qui est une espèce très euryhaline, n'a pas été retenue du fait de son faible taux de croissance. Cela a conduit au développement d'espèces hybrides telles que le tilapia rouge produit par croisement d'une femelle *O. mossambicus* avec un male *O. niloticus*. Ce tilapia est actuellement un candidat sérieux pour l'aquaculture en eau saumâtre et en mer (Liao et Chang, 1983).

Récemment, des taux de croissance faibles associés à des mortalités élevées ont été observés chez différentes espèces de tilapia élevées en eau saumâtre (Doudet, 1986 ; Morissens, 1987). Les résultats peuvent paraître contradictoires par rapport à l'image classique du tilapia capable de résister à la salinité, cependant, la plupart de ces études ont été réalisées en laboratoire et souvent sur une période de temps court. Dans le milieu naturel, les poissons ont à faire face à des fluctuations de salinité, de température et de qualité d'eau pendant plusieurs mois, ce qui rend l'adaptation à la salinité difficile. L'évaluation précise de l'importance de tels facteurs sur la physiologie reste à faire.

Dans cette revue, nous nous efforcerons de présenter différents aspects de la physiologie de l'osmorégulation : la première partie présentera les principaux mécanismes physiologiques impliqués dans l'adaptation à la salinité et l'importance de divers facteurs modulateurs de cette adaptation. La deuxième partie sera consacrée au contrôle endocrinien de l'osmorégulation chez le tilapia.

OSMOREGULATION

Le poisson est sujet à des échanges avec le milieu extérieur : d'une part, on observe des échanges passifs au niveau de toutes les parties du corps en contact avec l'eau, d'autre part, des échanges régulés se mettent en place au niveau de membranes spécialisées telles que les branchies, le tube digestif ou les tubules rénaux, pour maintenir la composition du milieu intérieur.

L'épithélium branchial est responsable de plusieurs fonctions physiologiques complexes : la respiration, l'excrétion, la balance acido-basique, et la régulation osmotique. La fourniture d'oxygène à partir des faibles concentrations de ce gaz dans l'eau nécessite un flux ininterrompu d'eau au niveau des branchies. Cela signifie donc que les cellules branchiales sont constamment exposées aux substances chimiques naturelles ou artificielles contenues dans l'eau.

Si la part d'énergie nécessaire à la respiration et à l'osmorégulation est faible, la part de métabolisme énergétique utilisable pour la croissance devient plus importante. Ainsi, la température et la salinité de l'eau sont des facteurs importants qui peuvent modifier la survie, la croissance et la reproduction de ces poissons et limiter la distribution de l'espèce. La tolérance à la salinité des tilapias a souvent été testée. Cependant, les mécanismes osmorégulateurs restent mal connus. Nous présenterons donc les résultats connus sur les mécanismes d'échange des sels au niveau des branchies et en particulier le rôle possible de la Na^+/K^+ -ATPase, ensuite nous aborderons certains aspects de la tolérance à la salinité chez le tilapia. Ce dernier sujet a déjà fait l'objet de synthèses bibliographiques récentes (Chervinski, 1982 ; Philippart et Ruwet, 1982 ; Payne, 1983 ; Stickney, 1986).

ECHANGES D'IONS AU NIVEAU DES BRANCHIES

Les premiers travaux de Potts *et al.* (1967) ont montré qu'après adaptation à l'eau de mer d'*O. mossambicus* on observait une augmentation du taux de boisson, du taux d'échange de Na^+ et du contenu corporel en Na^+ . L'augmentation du taux de boisson n'explique qu'une partie (1/4) de l'augmentation du flux entrant de Na^+ en eau de mer, l'essentiel (3/4) de l'entrée de cet ion s'effectuant au niveau des branchies et de la peau. Il est largement admis que l'épithélium branchial est le principal lieu de transport des sels chez les poissons à la fois pour l'entrée de sels en eau douce (Evans, 1980 ; Payan *et al.*, 1984) et l'excrétion de sels en eau de mer (Maetz et Bornancin, 1975). Chez la même espèce (*O. mossambicus*) Dharmamba *et al.* (1975) ont étudié l'adaptation à l'eau de mer. Les flux entrants et sortants de Na^+ et Cl^- ont été comparés chez des poissons adaptés à l'eau douce, à l'eau de mer diluée au 1/3 et à l'eau de mer. Ces résultats sont présentés dans le tableau 1. Les niveaux de Na^+ et de Cl^- plasmatiques restent pratiquement constants dans les 3 milieux, ce qui montre la bonne adaptabilité du poisson. Cependant, après transfert d'eau douce en eau de mer diluée au 1/3 ou en eau de mer entière, on observe une augmentation nette des flux sortants. De même, une large augmentation du taux de renouvellement du Na^+ est observée après adaptation à de l'eau de mer diluée ou entière. Ces résultats ont été récemment confirmés chez *Tilapia grahami* par Eddy et Maloiy (1984).

L'étude des flux branchiaux de Na^+ et de l'activité de la Na^+/K^+ -ATPase met en évidence un parallélisme intéressant dans l'évolution de ces paramètres après transfert en eau de mer (voir tableau 1 et Dharmamba *et al.*, 1975). Une augmentation significative de cette activité enzymatique en relation avec la salinité du milieu extérieur est comparable à celle observée chez d'autres poissons téléostéens (De Renzis et Bornancin, 1984). Des résultats identiques ont été obtenus par Valverde *et al.* (1982) chez *Tilapia rendalli* et par Dange (1986a) chez *O. mossambicus*.

L'absorption d'autres ions que le Na^+ a été également observée au niveau de la branchie. Ainsi, Flick *et al.* (1985) ont mis en évidence une entrée de Ca^{++} essentiellement branchiale chez *O. mossambicus* adapté à l'eau douce ce qui confirme le rôle important du milieu extérieur comme source de Ca^{++} pour le poisson.

Récemment, les travaux d'Avella *et al.* (1987), réalisés chez la truite arc-en-ciel ont montré que le terme "eau douce" recouvre en fait des situations différentes en terme de pH, de Na^+ , Cl^- ou de Ca^{++} pour l'adaptation du poisson. Lorsque les poissons sont exposés de manière durable à des eaux douces de concentrations ioniques différentes, on observe des modifications morphologiques du tissu branchial qui sont associées à des performances physiologiques différentes de l'épithélium. Chez une truite d'eau douce, le flux entrant de Na^+ est associé à l'abondance des "cellules riches en mitochondries" sur la lamelle secondaire de la branchie (Avella *et al.*, 1987). Ces cellules appelées "cellules à chlorure" ont été initialement observées dans les branchies d'anguilles adaptées à l'eau de mer (Keys et Wilmer, 1932) et leur rôle dans l'excrétion de sel en eau de mer a été largement établi (Maetz et Bornancin, 1975 ; Foskett et Scheffey, 1982). Chez des poissons adaptés à l'eau de mer, les cellules à chlorure sont situées sur les

Tableau 1 : Paramètres ioniques d'adaptation à l'eau de mer de *O. mossambicus* (Dharmamba *et al.*, 1975)

		Milieu d'adaptation		
		Eau douce	1/3 eau de mer	Eau de mer
Valeurs plasmatiques (m eq/l)	Na ⁺	158,5 ± 2,2 (n = 12)	163,2 ± 2,5 (n = 9)	163,8 ± 2,0 (n = 11)
	Cl ⁻	139,0 ± 1 (n = 12)	149,5 ± 2,2 (n = 9)	146,2 ± 1,7 (n = 11)
Flux ioniques (μ eq/h.100g) poissons adaptés aux différents milieux	Na ⁺	13,6 ± 2,5 (n = 8)	116 ± 29 (n = 6)	746 ± 79 (n = 6)
	Cl ⁻	11,4 ± 2,9 (n = 6)		
Flux ioniques (μ eq/h.100g) transfert direct des poissons de l'eau douce dans les différents milieux	Na ⁺	8,4 ± 1,3 (n = 8)	125 ± 56 (n = 5)	1651 ± 171 n = 8)
	Cl ⁻	8,0 ± 2,4 (n = 8)		1538 ± 339 (n = 4)
Taux horaire de renouvellement	Na ⁺	2,4 %	3,5 %	40 %
Activité ATPasique de la fraction microsomale d'épithélium branchial (μ M Pi/h.mg de protéines)		1,5 ± 0,1 (n = 12)	2,8 ± 0,7 (n = 9)	3,5 ± 0,8 (n = 11)

filaments (lamelles primaires) branchiaux et le nombre de cellules à chlorure augmente après transfert en eau de mer (Maetz et Bornancin, 1975). Chez *O. mossambicus*, on observe la présence de cellules à chlorure sur la membrane operculaire ; lors de l'adaptation à l'eau de mer, Foskett *et al.*, (1981) ont en particulier observé le développement de cellules à chlorure typiques différentes de celles présentes en eau douce. Après transfert en mer, le nombre de cellules à chlorure augmente durant les 3 premiers jours et ultérieurement on observe une hypertrophie de ces cellules. La conclusion la plus intéressante de ce travail est la mise en évidence d'une forte corrélation entre l'accroissement de l'excrétion de sel et l'augmentation du nombre de cellules à chlorure et leur différenciation. D'autres paramètres doivent être aussi pris en considération pendant les processus d'adaptation des tilapias à l'eau de mer. Ainsi, Assem et Hanke (1981) ont montré la participation d'acides aminés tels que la taurine et la glycine dans les mécanismes de régulation osmotique des cellules musculaires du tilapia.

LA TOLERANCE A LA SALINITE

L'aptitude des tilapias à développer les mécanismes physiologiques décrits précédemment leur permet ainsi de survivre après transfert d'eau douce en eau de mer ou en eau saumâtre. Bien que les tilapias soient des poissons euryhalins qui tolèrent une large gamme de salinité, une telle aptitude varie suivant les espèces.

L'adaptation à la salinité peut être modulée par de nombreux facteurs environnementaux ou endogènes. Dans une étude sur l'ontogenèse de la tolérance à la salinité, Watanabe *et al.* (1985a) mettent en évidence une relation étroite avec la taille du poisson, les animaux plus gros s'adaptant mieux aux salinités élevées. Dans une autre étude, les mêmes auteurs montrent aussi que la tolérance à la salinité peut être augmentée par une exposition précoce du poisson à la salinité (pendant la période de ponte ou d'éclosion) : ils ont ainsi observé que la meilleure résistance à la salinité est obtenue après une exposition aussi précoce que possible aux salinités élevées (Watanabe *et al.*, 1985b).

L'alimentation est aussi susceptible de modifier l'adaptabilité à l'eau de mer : un aliment enrichi en sels augmente le taux de survie de plusieurs espèces d'*Oreochromis* après transfert en milieu hyperosmotique (Al-Amoudi, 1987). Finalement, des facteurs tels que la température, l'oxygène dissous ou l'ammoniac modulent aussi l'adaptation à la salinité (Beamish, 1970 ; Farghaly *et al.*, 1973 ; Whitfield et Blaber, 1976), mais l'impact exact de tels facteurs sur les capacités hypo-osmorégulatrices du poisson restent à clarifier. Il serait aussi intéressant d'étudier l'importance de la préacclimatation à des eaux douces de qualités différentes pour l'adaptation à l'eau salée des tilapias.

CONTROLE HORMONAL DE L'OSMOREGULATION

Comme chez les autres téléostéens, le contrôle hormonal de l'osmorégulation chez le tilapia fait intervenir à la fois des hormones à action rapide (catecholamines, somatostatine, glucagon, VIP, urotensines) et des hormones à action lente (prolactine, cortisol, hormones thyroïdiennes).

La prolactine (PRL) est parmi les premières hormones étudiées chez *O. mossambicus* : Handin *et al.* (1964) ont les premiers montré l'inaptitude à survivre en eau douce d'un tilapia hypophysectomisé et Dharmamba *et al.* (1967) ont montré qu'un traitement à la PRL permet la survie de ces poissons hypophysectomisés. Des études ultérieures ont confirmé l'implication de la PRL : un traitement à la PRL de tilapias hypophysectomisés maintient la balance sodique en réduisant le flux sortant de sodium (Dharmamba et Maetz, 1972). De plus, l'injection de PRL à des tilapias adaptés à l'eau de mer augmente les niveaux de sodium et l'osmolarité du plasma (Dharmamba *et al.*, 1973). La PRL a pour effet principal de réduire les flux totaux sortant et entrant de Na^+ (Dharmamba et Maetz, 1976) ainsi qu'une perte d'eau

intracellulaire et une augmentation du K^+ intracellulaire (Loretz, 1979). Ces propriétés osmorégulatrices de la PRL sont à la base d'un dosage biologique *in vivo* basé sur l'augmentation de Na^+ plasmatique après injection de PRL chez *O. mossambicus* adapté à l'eau de mer (Clarke, 1973).

Des techniques d'électrophysiologie ont été utilisées pour l'étude de membranes operculaires isolées (contenant de nombreuses cellules à chlorure) d'*O. mossambicus* et du contrôle hormonal des mécanismes cellulaires impliqués dans l'adaptation à l'eau douce ou à l'eau de mer. Chez les tilapias adaptés à l'eau de mer, la PRL inhibe l'excrétion de chlore au niveau de la membrane operculaire, probablement par un effet de dédifférenciation des cellules à chlorure (Foskett *et al.*, 1982a). Récemment, l'étude chez des tilapias d'eau douce du potentiel transépithélial a montré une chute de ce paramètre après hypophysectomie (Young *et al.*, 1988). L'injection de PRL de tilapia rétablit la valeur de ce potentiel ainsi que les niveaux de Na^+ et de Cl^- plasmatiques (Young *et al.*, 1988). De plus, cette même étude montre que la PRL de tilapia n'a pas d'effet sur l'activité de la Na^+/K^+ -ATPase branchiale. Ces résultats sont en accord avec un rôle inhibiteur de la PRL sur la perméabilité passive aux ions de l'épithélium branchial en eau douce (Clarke et Bern, 1980). De plus, les travaux de Wendelaar Bonga et Van der Meij (1981) montrent que la PRL diminue aussi la perméabilité à l'eau de branchies isolées de tilapia.

La purification de la PRL de tilapia (Farmer *et al.*, 1977) a permis le développement d'un dosage radioimmunologique homologue utilisé pour la mesure des niveaux plasmatiques et hypophysaires de PRL. Le transfert d'eau de mer en eau douce induit une augmentation de 7 à 12 fois des niveaux de PRL plasmatique (Nicoll *et al.*, 1981). De plus, l'étude des contenus hypophysaires en PRL estimés à partir d'études histologiques de l'hypophyse ou par dosage radioimmunologique montre une chute après adaptation à l'eau de mer (Dharmamba et Nishioka, 1968 ; Nicoll *et al.*, 1981). Les résultats sont en accord avec un rôle important de la PRL en eau douce. Récemment, une deuxième molécule de PRL a été caractérisée à partir d'hypophysés de tilapia en culture (Specker *et al.*, 1985). Les séquences complètes des deux PRL de tilapia ont été déterminées (Yamaguchi *et al.*, 1988) et montrent la présence de 11 acides aminés supplémentaires dans une des deux PRL. Malgré ces différences biochimiques, ces deux PRL présentent des activités osmorégulatrices similaires chez des tilapias d'eau douce (Specker *et al.*, 1985 ; Young *et al.*, 1988). Des études plus précises devraient être réalisées afin de déterminer si chacune de ces PRL présente des activités biologiques spécifiques.

Le principal corticostéroïde des poissons, le cortisol a depuis longtemps été impliqué dans l'osmorégulation (Hirano et Mayer-Gostan, 1978). Cependant son étude chez les tilapias reste limitée. Assem et Hanke (1981) ont montré une augmentation transitoire de cortisol plasmatique après transfert eau douce-eau de mer ou l'inverse et ces auteurs suggèrent un rôle important du cortisol pour les changements de métabolisme en relation avec la régulation du volume cellulaire. Une implication plus directe du cortisol dans l'osmorégulation du tilapia a été mise en évidence par Dange (1986b) : après traitement au cortisol, cet auteur observe une augmentation de l'activité de la Na^+/K^+ -ATPase branchiale. En outre, Foskett *et al.* (1981) ont mis en évidence une augmentation de la densité de cellules à chlorure sur la membrane operculaire isolée de tilapia traitée au cortisol ; cependant, aucun effet sur l'excrétion de Cl^- n'a été observé. Il est intéressant de noter que le traitement au cortisol chez des tilapias hypophysectomisés ne modifie pas l'excrétion de Cl^- (Foskett *et al.*, 1983) ; ces auteurs suggèrent donc l'intervention d'autres facteurs, sans doute environnementaux, pour expliquer le déclenchement de l'excrétion de sels par les cellules à chlorure chez des tilapias transférés en mer. L'ensemble de ces travaux met en évidence, chez des tilapias adaptés à l'eau de mer, l'implication du cortisol dans la stimulation des cellules à chlorure, qui par contre sont inhibées par la prolactine.

Le contrôle endocrinien de l'osmorégulation par les hormones à action rapide n'a été abordé chez le tilapia que dans le cadre d'études *in vitro* (intestin ou membrane operculaire isolés). L'épinéphrine, la somatostatine et l'urotensine II inhibent l'excrétion de chlore par la membrane operculaire alors que le glucagon et le VIP (peptide vaso-intestinal) stimulent cette excrétion (Foskett *et al.*, 1982b et 1983). Il est probable que cet effet est obtenu via une modulation de l'AMPc intracellulaire des cellules à chlorure. Le rôle osmorégulateur du VIP, de l'urotensine I et II a aussi été démontré par leurs effets sur l'absorption d'eau et d'ions dans l'intestin antérieur de tilapias adaptés à l'eau douce ou à l'eau de mer (Mainoya et Bern, 1982 et 1984). Ces facteurs endocriniens pourraient jouer un rôle important dans l'adaptation à la salinité (Foskett *et al.*, 1983). L'épinéphrine est sécrétée chez le poisson, à la suite d'un stress et cette hormone pourrait aussi inhiber l'excrétion d'ions au niveau des cellules à chlorure branchiales. Cet effet semblerait, par contre, contrebalancé par le glucagon. Des études complémentaires restent cependant nécessaires si l'on veut mieux comprendre les effets antagonistes de ces hormones.

Cette revue du contrôle hormonal de l'osmorégulation chez les tilapias suggère un certain nombre de commentaires :

- toutes ces études ont été réalisées avec une seule espèce de tilapia, *O. mossambicus* qui est parmi les espèces les plus euryhalines. L'application de ces résultats à d'autres espèces de tilapia présentant des différences dans leur tolérance à la salinité doit donc être faite avec prudence, dans la mesure où les mécanismes physiologiques envisagés précédemment peuvent être différents.
- la plupart des expériences présentées utilisent des hormones mammaliennes : ceci est particulièrement important pour des hormones telles que la PRL dont la structure s'est modifiée de manière importante au cours de l'évolution (voir revue de Clarke et Bern, 1980). Les effets biologiques observés avec la PRL ovine peuvent ne pas correspondre avec ceux de la PRL de tilapia. La récente découverte de 2 molécules de PRL chez le tilapia (Specker *et al.*, 1985) entraîne une complication du problème. Ces résultats confirment donc l'importance de réaliser une caractérisation biochimique complète des hormones impliquées dans l'osmorégulation, associée à une étude de leurs propriétés physiologiques.

CONCLUSION

Malgré les nombreuses études réalisées sur l'osmorégulation des tilapias et sur son contrôle endocrinien, notre connaissance des mécanismes physiologiques permettant l'adaptation à la salinité reste limitée. La plupart des études ont été réalisées sur des poissons adaptés à l'eau de mer, et peu de travaux se sont intéressés aux périodes de mise en place des mécanismes adaptatifs. Différentes techniques ont été développées ces dernières années, telles que la mesure des flux d'ions, des niveaux hormonaux, des activités enzymatiques ou l'analyse de l'ultrastructure cellulaire. L'utilisation judicieuse de ces techniques devrait permettre d'obtenir une meilleure compréhension de ces mécanismes adaptatifs, en particulier au niveau des branchies.

Relativement peu d'espèces ont fait l'objet d'études physiologiques qui ont principalement concerné une seule espèce, *O. mossambicus*, dont l'intérêt aquacole reste mineur. Il serait intéressant, maintenant, d'étendre ces études à d'autres espèces, en particulier celles d'intérêt aquacole. Ainsi l'étude de l'interaction entre l'adaptation à la salinité et la reproduction ou la réponse immunitaire serait certainement d'un grand intérêt. Plusieurs travaux ont déjà suggéré des liens possibles entre l'adaptation à la salinité, la reproduction (Chervinski et Yashouv, 1971 ; Watanabe et Kuo, 1985 ; Fineman-Kalio, 1988) et le développement d'infections (Liao et Chang, 1983). Pour des raisons à la fois fondamentales et pratiques il serait tout à fait justifié de s'intéresser de manière plus approfondie à ces problèmes.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AL-AMOUDI M.M., 1987. The effect of high salt diet on the direct transfer of *Oreochromis mossambicus*, *O. spirulus* and *O. aureus* x *O. niloticus* hybrids to sea water.
Aquaculture, 64, 333-338.

ASSEM H. et W. HANKE, 1981. Cortisol and osmotic adjustment of the euryhaline teleost, *Sarotherodon mossambicus*.
Gen. Comp. Endocrinol., 43, 370-380.

AVELLA M., A. MASONI, M. BORNANCIN, et N. MAYER-GOSTAN, 1987. Gill morphology and sodium influx in the rainbow trout (*Salmo gairdneri*) acclimated to artificial freshwater environments.
J. Exp. Zool., 241, 159-169.

BEAMISH F.W.H., 1970. Influence of temperature and salinity acclimation on temperature preference of the euryhaline fish *Tilapia nilotica*.
J. Fish Res. Board. Can., 27, 1209-1214.

CHERVINSKI J., 1982. Environmental physiology of tilapias.
In : The biology and culture of tilapias, R.S.V. Pullin and R.H. Lowe-McConnell Eds., ICLARM Conf. Proc. 7, 119-128.

CHERVINSKI J. et A. YASHOUV, 1971. Preliminary experiments on the growth of *Tilapia aurea* in sea water ponds.
Bamidgeh, 23, 125-129.

CLARKE W.C., 1973. Sodium-retaining bioassay of prolactin in the intact teleost *Tilapia mossambica* acclimated to sea water.
Gen. Comp. Endocrinol., 21, 498-512.

CLARKE W.C. et H.A.. BERN, 1980. Comparative endocrinology of prolactin.
In : Hormonal proteins and peptides, C.H. Li Ed., Academic Press, New York, 8, 105-197.

DANGE A.D., 1986a. Branchial Na^+/K^+ -ATPase inhibition in a freshwater euryhaline teleost, *Tilapia* (*Oreochromis mossambicus*) during short-term exposure to toluene or naphthalene : influence of salinity.
Environ. pollut., 42, 273-286.

DANGE A.D., 1986b. Branchial Na^+/K^+ -ATPase activity in freshwater or saltwater acclimated tilapia *Oreochromis* (*Sarotherodon*) *mossambicus* : effect of cortisol and thyroxine.
Gen. Comp. Endocrinol., 62, 341-343.

DE RENZIS G. et M. BORNANCIN, 1984. Ions transport and gill ATPases.
In : Fish Physiology, W.S. Hoar and D.J. Randall Eds., Academic Press, New York, 65-104.

DHARMAMBA M. et J. MAETZ, 1972. Effects of hypophysectomy and prolactin on the sodium balance of *Tilapia mossambica* in fresh water.
Gen. Comp. Endocrinol., 19, 175-183.

- DHARMAMBA M. et J. MAETZ, 1976. Branchial sodium exchange in seawater adapted *Tilapia mossambica* : effects of prolactin and hypophysectomy.
J. Endocrinol., 70, 293-299.
- DHARMAMBA M. et R.S. NISHIOKA, 1968. Response of "prolactin secreting" cells of tilapia to environmental salinity.
Gen. Comp. Endocrinol., 10, 409-420.
- DHARMAMBA M., M. BORNANCIN et J. MAETZ, 1975. Environmental salinity and sodium and chloride exchanges across the gill of *Tilapia mossambica*.
J. Physiol., 70, 627-636.
- DHARMAMBA M., R.I. HANDIN, J. NANDI et H.A. BERN, 1967. Effect of prolactin on freshwater survival and on plasma osmotic pressure of hypophysectomized *Tilapia mossambica*.
Gen. Comp. Endocrinol., 6, 295-302.
- DHARMAMBA M., N. MAYER-GOSTAN, J. MAETZ et H.A. BERN, 1973. Effect of prolactin on sodium movement in *Tilapia mossambica* adapted to seawater.
Gen. Comp. Endocrinol., 21, 179-187.
- DOUDET T., 1986. Projet pilote de développement de l'aquaculture lagunaire (Côte d'Ivoire). Compte-rendu d'activités 1986.
Doc. ronéo., CTFT, Nogent-sur-Marne, 16 p.
- EDDY F.B. et G. M.O. MALOY, 1984. Ionic content of body fluids and sodium efflux in *Oreochromis alcalicus grahami*, a fish living at temperature above 30° C and in conditions of extreme alkalinity.
Comp. Biochem. Physiol., 78A, 359-361.
- EVANS D.H., 1980. Kinetic studies of ion transport by fish gill epithelium.
Am. J. Physiol., 228, R224-R230.
- FARGHALY A.M., A.A. EZZART et M.B. SHABANA, 1973. Effect of temperature and salinity changes on the blood characteristics of *Tilapia zilli* G. in Egyptian littoral lakes.
Comp. Biochem. Physiol., 46A, 183-193.
- FARMER S.W., H. PAPKOFF, T.A. BEWLEY, T. HAYASHIDA, R.S. NISHIOKA, H.A. BERN et C.H. LI, 1977. Isolation and properties of teleost prolactin.
Gen. Comp. Endocrinol., 31, 60-71.
- FINEMAN-KALIO A.S., 1988. Preliminary observations on the effect of salinity on the reproduction and growth of freshwater Nile tilapia, *Oreochromis niloticus* (L), cultured in brackishwater ponds.
Aqua. Fish. Manag., 19, 313-320.
- FLICK G., J.C. FENWICK, Z. KOLAR, N. MAYER-GOSTAN et S.E. WENDELAAR BONGA, 1985. Whole-body calcium flux rates in cichlid teleost fish *Oreochromis mossambicus* adapted to freshwater.
Am. J. Physiol., 249, R432-R437.
- FOSKETT J.K., H.A. BERN, T.E. MACHEN et M. CONNER, 1983. Chloride cells and the hormonal control of teleost fish osmoregulation.
J. Exp. Biol., 106, 255-281.

- FOSKETT J.K., G. HUBBARD, T.E. MACHEN et H.A. BERN, 1982b. Effects of epinephrine, glucagon and vasoactive intestinal polypeptide on chloride secretion by teleost opercular membrane.
J. Comp. Physiol., 146, 27-34.
- FOSKETT J.K., C.D. LOGSDON, T. TURNER, T.E. MACHEN et H.A. BERN, 1981. Differentiation of the chloride extrusion mechanism during seawater adaptation of a teleost fish, the cichlid *Sarotherodon mossambicus*.
J. Exp. Biol., 93, 209-224.
- FOSKETT J.K., T.E. MACHEN et H.A. BERN, 1982a. Chloride secretion and conductance of teleost opercular membrane : effect of prolactin.
Am. J. Physiol., 242, R380-R389.
- FOSKETT J.K. et C. SCHEFFEY, 1982. The chloride cell : Definitive identification as the salt-secretory cell in teleosts.
Science, 215, 164-166.
- HANDIN R.I., J. NANDI et H.A. BERN, 1964. Effect of hypophysectomy on survival and on thyroid and interrenal histology of the cichlid teleost *Tilapia mossambica*.
J. Exp. Zool., 157, 339-344.
- HIRANO T. et N. MAYER-GOSTAN, 1978. Endocrine control of osmoregulation in fish.
In : Comparative Endocrinology, P.J. Gaillard and H.H. Boer Eds., Elsevier/ North-Holland, Amsterdam, 209-212.
- KEYS A.B. et E.N. WILMER, 1932. "Chloride secreting cells" in the gill of fishes, with special reference to the common eel.
J. Physiol., 76, 368-378.
- LIAO I.C. et S.L. CHANG 1983. Studies on the feasibility of red tilapia culture in saline water.
In : Proceedings of the International Symposium on Tilapia in Aquaculture, L. Fishelson and Z. Yaron Comps., Tel-Aviv University, Tel-Aviv, 524-533.
- LORETZ C.A., 1979. Some effects of ovine prolactin on body fluid composition in the cichlid teleost *Sarotherodon mossambicus* acclimated to seawater.
Gen. Comp. Endocrinol., 38, 38-42.
- MAETZ J. et M. BORNANCIN, 1975. Biochemical and biophysical aspects of salt excretion by chloride in teleosts.
Forts. chr. Zool., 22, 322-362.
- MAINOYA J.R. et H.A. BERN, 1982. Effects of teleost urotensins on intestinal absorption of water and NaCl in tilapia *Sarotherodon mossambicus* adapted to freshwater or seawater.
Gen. Comp. Endocrinol., 47, 54-58.
- MAINOYA J. et H.A. BERN, 1984. influence of vasoactive intestinal peptide and urotensin II on the absorption of water and NaCl by the anterior intestine of the tilapia, *Sarotherodon mossambicus*.
Zool. Sci., 1, 100-105.

- MORISSENS P., 1987. Projet de développement de la pisciculture.
Rapport Annuel, 1986, doc. ronéo., CTFT, Nogent-sur-Marne.
- NICOLL C.S., W.S. WILSON, R. NISHIOKA et H.A. BERN, 1981. Blood and pituitary prolactin levels in tilapia (*Sarotherodon mossambicus*, Teleostei) from different salinities as measured by a homologous radioimmunoassay.
Gen. Comp. Endocrinol., 44, 365-373.
- PAYAN P., J.P. GIRARD et N. MAYER-GOSTAN, 1984. Branchial ion movements in teleosts : the roles of respiratory and chloride cells.
In : Fish Physiology, W.S. Hoar, D.J. Randall Eds. Academic Press, New York, 39-63.
- PAYNE A.I., 1983. Estuarine and salt tolerant tilapias.
In : Proceedings of the International Symposium on Tilapia in Aquaculture, L. Fishelson and Z. Yaron Comps., Tel-Aviv University, Tel-Aviv, 534-543.
- PHILIPPART J.C. et J.C. RUWET, 1982. Ecology and distribution of tilapias.
In : The biology and culture of tilapias, R.S.V. Pullin and R.H. Lowe-McConnell Eds., ICLARM Conf. Proc., 7, 15-59.
- POTTS W.T.W., M.A. FOSTER, P.P. RADY et G.P. HOWELL, 1967. Sodium and water balance in the cichlid teleost *Tilapia mossambica*.
J. Exp. Biol., 47, 461-470.
- SPECKER J.L., D.S. KING, R.S. NISHIOKA, K. SHIRAHATA, K. YAMAGUCHI et H.A. BERN, 1985. Isolation and partial characterization of a pair of prolactins released *in vitro* by the pituitary of a cichlid fish, *Oreochromis mossambicus*.
Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A., 82, 7490-7494.
- STICKNEY R.R., 1986. Tilapia tolerance to saline waters : a review.
Prog. Fish Cult., 48, 161-167.
- VALVERDE Y.R., O.F. ARBEX et M.V.C. FABRIA, 1982. Adaptive response of (Na⁺, K⁺) ATPase from gills and intestine of *Plecostemus ancistroides* and *Tilapia rendalli* to a gradual increase in water salinity.
Rev. Brasil. Biol., 42, 129-134.
- WATANABE W.O. et C.M. KUO, 1985. Observations on the reproductive performance of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) in laboratory aquaria at various salinities.
Aquaculture, 49, 315-323.
- WATANABE W.O., C. KUO et M.C. HUANG, 1985a. The ontogeny of salinity tolerance in the tilapias *Oreochromis aureus*, *O. niloticus* and an *O. mossambicus* x *O. niloticus* hybrid, spawned and reared in freshwater.
Aquaculture, 47, 353-367.
- WATANABE W.O., C. KUO, M.C. HUANG, 1985b. Salinity tolerance of Nile tilapia fry (*Oreochromis niloticus*) spawned and hatched at various salinities.
Aquaculture, 48, 159-176.

WENDELAAR BONGA S.E. et J.C. VAN DER MEIJ, 1981. Effect of ambient osmolarity and calcium on prolactin cell activity and osmotic water permeability on the gills in the teleost *Sarotherodon mossambicus*.

Gen. Comp. Endocrinol., 43, 432-442.

WHITFIELD A.K. et S.J.M. BLABER, 1976. The effect of temperature and salinity on *Tilapia rendalli*, Boulenger, 1896.

J. Fish Biol., 9, 99-104.

YAMAGUCHI K., J.L. SPECKER, D.S. KING, Y. YOKOO, R.S. NISHIOKA, T. HIRANO et H.A. BERN, 1988. Complete amino acid sequence of a pair of fish (tilapia) prolactins, t PRL₁₇₇ and t PRL₁₈₈.

J. Biol. Chem., 263, 9113-9121.

YOUNG P.S., S.D. McCORMICK, J.R. DEMAREST. R.J. LIN, R.S. NISHIOKA et H.A. BERN, 1988. Effects of salinity, hypophysectomy, and prolactin on whole-animal transepithelial potential in the tilapia *Oreochromis mossambicus*.

Gen. comp. Endocrinol., 71, 389-397.