



THESIS / THÈSE

MASTER EN SCIENCES BIOLOGIQUES DES ORGANISMES ET ÉCOLOGIE

Caractérisation des différents phénotypes des truites (*Salmo trutta* L.) juvéniles migrantes dans le bassin mosan belge

Delforge, David

Award date:
2002

[Link to publication](#)

General rights

Copyright and moral rights for the publications made accessible in the public portal are retained by the authors and/or other copyright owners and it is a condition of accessing publications that users recognise and abide by the legal requirements associated with these rights.

- Users may download and print one copy of any publication from the public portal for the purpose of private study or research.
- You may not further distribute the material or use it for any profit-making activity or commercial gain
- You may freely distribute the URL identifying the publication in the public portal ?

Take down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.



**FACULTES UNIVERSITAIRES NOTRE-DAME DE LA PAIX
NAMUR**

Faculté des Sciences

**Caractérisation des différents phénotypes des truites (*Salmo trutta* L.)
juvéniles migrantes dans le bassin mosan belge**

**Mémoire présenté pour l'obtention du grade de
licencié en Sciences biologiques**

David DELFORGE

Août 2002

Facultés Universitaires Notre-Dame de la Paix
FACULTE DES SCIENCES
Secrétariat du Département de Biologie
Rue de Bruxelles 61 - 5000 NAMUR
Téléphone: + 32(0)81.72.44.18 - Téléfax: + 32(0)81.72.44.20
E-mail: joëlle.jonet@fundp.ac.be - <http://www.fundp.ac.be/fundp.html>

Caractérisation des différents phénotypes des truites (*Salmo trutta* L.) juvéniles migrantes dans le bassin mosan belge

DELFORGE David

Résumé

Dans le cadre du projet "Meuse Saumon 2000" lors du suivi de la dévalaison des jeunes saumons (*Salmo salar* L.), des juvéniles de truite (*Salmo trutta* L.) sont capturés sur le cours de la Meuse. Ces truites présentent tous les caractères de l'écomorphe "truite de mer". Une caractérisation de ces truites devait être réalisée pour estimer si celles-ci possèdent bien les facteurs biologiques propres aux salmonidés anadromes. Celle-ci porte sur l'analyse du dosage des taux de GH, T3 et T4 plasmatiques, de l'activité Na^+/K^+ ATPase, de la densité glomérulaire, du facteur de condition et du taux de croissance. Pour ce faire, différents lots de truites sédentaires ont été prélevés en milieu naturel afin d'avoir une base de comparaison. Il est apparu que toutes les truites migrantes se différenciaient (test *t* de student hautement significatif) des truites résidentes sur les différents descripteurs étudiés. Les valeurs de GH passent de 28.8 nmol/l chez les résidentes à 48.8 nmol/l chez les migrantes, la T4 de 3.73 nmol/l à 10.04 nmol/l et la T3 de 5.76 nmol/l à 3.63 nmol/l. Le facteur de condition chute d'une valeur de 1.20 à 1.02. La densité glomérulaire passe de 3.2 à 2.4 Gl./mm². Le taux de croissance est de 61 mm/an pour la forme migratrice et de 41 mm/an pour la forme sédentaire. Il est démontré qu'on peut déterminer le statut "truite de mer" selon des critères non-léthaux tels que l'analyse de taux de croissance élevé, l'activité Na^+/K^+ ATPase élevée, le facteur de condition bas et des critères morphotypiques (robe blanchissante, points rouges peu marqués, taches de doigts peu marqués, nageoire adipeuse décolorée et ligne latérale faisant saillie) plus ou moins proche de l'écotype "truite anadrome".

Mémoire de licence en Sciences Biologiques

Août 2002

Promoteur: J-C Micha.

Facultés Universitaires Notre-Dame de la Paix
FACULTE DES SCIENCES
Secrétariat du Département de Biologie
Rue de Bruxelles 61 - 5000 NAMUR
Téléphone: + 32(0)81.72.44.18 - Téléfax: + 32(0)81.72.44.20
E-mail: joëlle.jonet@fundp.ac.be - <http://www.fundp.ac.be/fundp.html>

Characterization of the different phenotypes of the juveniles of migratory trouts (*Salmo trutta* L.) in the river Meuse

DELFORGE David

Abstract

In the project "Meuse Saumon 2000" while following the downstream migration of young salmon (*Salmo salar* L.), juvenile trout (*Salmo trutta* L.) are caught on the river Meuse. These trout show all the features of the "sea trout" ecomorphe. These trout had to be characterized to know if they have the biological factors peculiar to the anadromous salmonidae. This characterization concerns the analysis of the plasmatic rates of GH, T3 and T4, the Na^+/K^+ ATPase activity, the glomerular density, the condition factor and the growth rate. In order to do that, different lots of non-migrants trout were taken from their natural streams to have a basis of comparison. All these migratory trout appeared to be different (Student *t* test highly significant) from the non-migrant ones from the point of view of all the descriptors studied. The GH plasmatic concentrations go from 28.8 nmol/l for the non-migrant form to 48.8 nmol/l for the migrant part, the T4 from 3.73 nmol/l to 10.04 nmol/l and the T3 from 5.76 nmol/l to 3.63 nmol/l. The condition factor fall from 1.20 to 1.02. The glomerular density goes from 3.2 to 2.4 Gl./mm². The growth rate reaches 61 mm/year for the migratory ones and 41 mm/year for the non-migrants ones. The "sea trout" status can be determined by non-lethal criteria such as the analysis of high growth rate, a high Na^+/K^+ ATPase activity, a low condition factor and morphotypical criteria (bleaching skin, red spots not very marked, bleached adipous fin and a jutting-out lateral line) more or less close to the anadromous ecotype.

Dissertation in Biological Sciences

August 2002

Promotor: J-C Micha.

Au terme de cette licence, il me paraît opportun de remercier les personnes qui m'ont permis d'accomplir ces études en général et ce travail en particulier.

Tout d'abord, je tiens à remercier le Professeur Jean-Pierre Descy pour m'avoir accueilli au sein de l'Unité de Recherche en Biologie des Organismes.

Mon promoteur le Professeur Jean-Claude Micha pour l'intérêt qu'il a porté à mon travail et à l'approche constructive qu'il m'a imposée.

Merci Claire, ma tutrice, pour tes conseils avisés, ton aide et ta disponibilité. Félicitation pour cet heureux événement.

Je remercie également le Professeur Jean-Claude Philippart et toute l'équipe de l'Ulg de Tihange, en particulier Damien Sonny, pour les renseignements et surtout pour l'apport technique qu'ils m'ont fournis.

François pour ta précieuse aide, ton temps passé à nous faire comprendre ces statistiques si rébarbatives et ton dévouement à l'égard de tous les étudiants.

Le professeur Yves Poumay, Raphaël Déom et Daniel Van Vlaender du département d'histologie et d'embryologie pour leurs précieuses connaissances en histologie.

Merci à Gérard Trausch pour son expérience qui a contribué à la mise au point de la technique du dosage de la Na⁺/K⁺ATPase.

Merci également à Robert Mandiki et à tous les membres du département de physiologie animale, et je pense bien sûr à Jean-Loup Bister qui m'a offert sa précieuse aide lors des dosages hormonaux.

Je tiens à remercier tout particulièrement Pierre Fossion pour ses connaissances techniques, ses conseils et les longues discussions que nous avons eues pendant les deux mois de trajets jusqu'à Lixhe. Quand tu veux pour une frite à Trois-Ponts...

Marie-Claire pour ses nombreux conseils et sa bonne humeur.

Je n'oublie bien sûr pas les autres membres de l'URBO: R.P. Pierre Devos, le professeur Patrick Kestemont, Laurent, Yves (l'homme qui murmure à l'oreille des ordinateurs), Geoffroy, Gersande, Christelle, Patricia, Bruno, André, Claude, Delphine, Hugo, Laura, Fred', Martine, Thierry et tous les autres, qu'ils reçoivent ici toute ma considération.

Je m'en voudrais de ne pas citer tous ceux qui ont partagé ces années d'études. En particulier p'tite Marie et Aline ainsi que tous les urbologistes. Gams pour sa bonne humeur légendaire et les multiples folies qui ont ponctué ces derniers mois, Plage (gare au gorille) pour les discussions pré-examens, Anne-Laure, Marie-Astrid, Géraldine, Sara, Virginie V. et Virginie G.

Et Pierre Rahier, pour sa bonne humeur matinale et les quelques blanches des jours chauds.

A tous mes proches qui par leur présence m'ont donné le courage dont j'avais besoin.

Je remercie mes parents parce qu'ils ont cru en moi, pour leur soutien...

À toi, Pascaline, qui me donne tellement... Merci

Table des matières

<u>Introduction</u>	1
<u>Chapitre I: Synthèse bibliographique</u>	2
<u>1. Généralités</u>	2
<u>2. Cycle de développement de la truite</u>	4
2.1. De l'eau douce à la mer.....	4
2.2. De la mer à l'eau douce.....	5
2.2.1 Orientation en haute mer.....	6
2.2.2 Orientation en rivière.....	6
3. La smoltification	7
3.1 Introduction	7
3.2. Manifestations morphologiques.....	8
3.3. Changements comportementaux.....	8
3.4. Adaptations physiologiques.....	9
3.4.1. Modifications hormonale.....	9
3.4.1.1. Les hormones pituitaires.....	9
3.4.1.2. Les hormones thyroïdiennes.....	10
3.4.1.3. Les hormones interrénaliennes.....	10
3.4.2 Modifications au niveau des organes osmorégulateurs.....	11
3.4.2.1. La branchie.....	11
3.4.2.2. Le rein.....	15
3.4.2.3. La vessie.....	16
3.4.2.4. l'intestin.....	16
3.4.3. Autres modifications métaboliques.....	16
<u>4. La migration partielle</u>	17
4.1. Pourquoi seulement quelques individus ?.....	17

4.2. Maturation sexuelle <i>versus</i> migration	18
4.3. Quels sont les poissons qui migrent?	19
4.4. La migration est-elle contrôlée par des facteurs environnementaux ou génétiques ?	19
<u>5. La situation de la truite de mer en Belgique</u>	20
5.1. Historique et réapparition	20
5.2. Doutes par rapport à la détermination	21
<u>Chapitre II: Matériel et méthodes</u>	22
<u>1. Matériel biologique</u>	22
1.1. Les truites sédentaires	22
1.2. Les truites migrantes	22
□ Piège à la dévalaison de Lixhe	22
□ Centrale de Tihange	23
<u>2. Calcul du facteur de condition</u>	24
<u>3. Dosage de l'activité Na⁺/K⁺ATPasique branchiale</u>	24
3.1. Prélèvement des filaments branchiaux	24
3.2. Homogénéisation	24
3.3. Dosage proprement dit	24
3.4. Calcul de l'activité	25
3.5. Dosage des protéines	25
<u>4. Sexage des poissons sédentaires et migrants</u>	26
<u>5. Dosage des hormones plasmatiques</u>	26
5.1. Dosage des hormones thyroïdiennes T3 et T4	26
5.2. Dosage de l'hormone de croissance (Growth Hormone)	27
5.2.1. Marquage	27
5.2.2. Dosage proprement dit	28
<u>6. Analyse scalimétrique</u>	28

6.1. Préparation des écailles	28
6.2. Détermination de l'âge	28
6.3. Estimation de la croissance	29
<u>7. Microscopie optique des rein.</u>	29
7.1. Dissection du poisson et préparation de l'échantillon en vue de la coloration.	29
7.2. Coupe et étalement	30
7.3. Coloration	30
7.4. Analyse de la coupe histologique.....	30
<u>8. Analyse statistique</u>	30
<u>Chapitre III: Résultats</u>	32
<u>III.1. Caractérisation de la migration</u>	32
<u>III.2. Caractéristiques des truites résidentes témoin</u>	35
<u>III.3. Facteur de condition</u>	37
<u>III.4. Analyse des taux de croissance</u>	39
<u>III.5. Taux plasmatiques T3 et T4</u>	42
III.5.1. Taux plasmatiques de T3	42
III.5.2. Taux plasmatiques de T4	43
<u>III.6. Taux plasmatique en GH</u>	44
<u>III.7. Activité Na⁺/K⁺ ATPasique</u>	46
<u>III.8. Analyse des coupes histologiques au niveau du rein</u>	47
<u>III.9 Analyse en composantes principales</u>	48

<u>Chapitre IV: Discussion</u>	54
<u>Chapitre V Conclusion & perspectives</u>	57
<u>Chapitre VI Bibliographie</u>	59
<u>Annexes</u>	68

Introduction

Introduction

On remarque qu'historiquement, la migration des salmonidés a depuis longtemps fasciné l'homme. Déjà vers le milieu du 16^{ème} siècle, un naturaliste suisse, Konrad Von Gesner, fit l'expérience suivante : il attacha un bout de ficelle au pédoncule caudal de jeunes saumons et remarqua que quelques années plus tard, des adultes portant ce singulier marquage était repêché dans la même rivière.

Actuellement, dans le cadre du projet Meuse Saumon 2000 un suivi de la dévalaison des smolts de saumon atlantique (*Salmo salar* L.) réintroduit est réalisé chaque année depuis 2000 sur le cours de la Meuse belge et depuis 1990 sur un affluent de celle-ci, le Samson. Des juvéniles de truites migrantes sont retrouvées chaque année dans les pièges. Ces truites présentent toutes les caractéristiques de l'écotype «truite de mer», c'est-à-dire une livrée argentée, des ponctuations noires cruciformes, des nageoires décolorées,...

Quelles sont ces truites qui quittent leur rivière natale pour migrer en Meuse? Deux hypothèses sont proposées :

1. Il s'agirait d'individus potamodromes cherchant dans des cours d'eau plus important des conditions trophiques plus favorables.
2. Ce serait des poissons anadromes qui, comme le saumon, gagnerait des aires d'engraissement en mer avant de revenir pondre.

Pour répondre à ces questions, une caractérisation visuelle ne suffit pas. En effet, la truite de lac est également connue pour prendre une coloration argentée et ses points noirs se modifient. Mais la future truite de mer, tout comme le saumon atlantique, passe, préalablement à la dévalaison jusqu'en mer, par une série d'adaptations physiologiques, comportementales et morphologiques repris sous le terme générique de smoltification.

Les objectifs de ce mémoire sont de caractériser les truites migrantes capturées lors de la dévalaison d'un point de vue écologique et physiologique en se basant sur des truites de rivières résidentes comme lot témoin et de donner une signification aux différents phénotypes observés chez les juvéniles. De plus il s'agit de valider l'idée selon laquelle les truites dévalantes possèdent toutes les caractéristiques nécessaires à l'entrée en eau salée.

Les différentes approches différentes à réaliser seront:

- Biochimique: Dosage de l'activité Na^+/K^+ ATPase
- Histophysiologie: Estimation de densité de glomérules au niveau du rein
- Endocrinologique: Dosage d'hormones plasmatiques (T4, T3 et GH)
- Scalimétrique: Détermination de l'âge et du taux de croissance



Juvénile de truite migrante capturé à Lixhe le 15/05/2002.

*Chapitre I: Synthèse
Bibliographique*

I. Synthèse bibliographique

1. Généralités

Salmo trutta L., 1766, Syst. Nat., p.509.

Famille : Salmonidé

Genre : *Salmo*

Synonymies : Truite de rivière : *Salmo fario* Linné, 1758, *Salmo trutta fario* Linné, 1758, *Trutta fluviatilis* Duhamel Dumonceau, 1771 - Truite de mer : *Salmo trutta trutta* Linné, 1758, *Trutta marina* Duhamel Dumonceau, 1771, *Fario argenteus*, Cuvier et Valenciennes, 1848 - Truite de lac : *Salmo trutta lacustris* Linné, 1758, *Salmo lacustris* Linné, 1766, *Salmo lemanus* Cuvier, 1829.

Diagnose : Ec. Long. (108) 110-125 (132) ; Ec. transv. (22) 24-28 (30) (21) 24-30 ; Vertéb. (56) 57-59 (60) ; Branch. (16) 18-20. Chromosomes : 80. D = III-IV/ (8) 9-11 A = III-IV/7-9 (10) Pt = I/12-13 Pv = III/(7) 8 (9) C = 18-19 (21)

Description : Forme générale élancée, tête forte et bouche largement fendue. Extrémité postérieure du maxillaire atteignant et dépassant sensiblement, la plupart du temps, la verticale abaissée du bord postérieur de l'œil.

Première dorsale débutant en avant de l'insertion des pelviennes, deuxième (dorsale adipeuse) située en arrière de l'aplomb du début de la nageoire anale.

Mâchoire armée d'une rangée de dents coniques assez fortes. Des dents également sur le palatin, le vomer et la langue (Spillmann, 1961)

La truite (*Salmo trutta*) (Fig 1) fait partie de la famille des salmonidés, famille regroupant vingt-cinq espèces de poissons téléostéens présentant une extraordinaire homogénéité morphologique et comportementale. Les salmonidés pondent habituellement tous en eau douce leurs œufs relativement grands (3-8 mm de diamètre). La répartition géographique de l'espèce est de type ouest-paléartique (Fig 2). Elle fut introduite à des fins de pêche sportive en Amérique et en Australie, ainsi qu'en Afrique du sud, vers les années 1865.

La truite, comme en général tous les salmonidés, a une préférence pour les eaux froides (hormis la truite corse qui est adaptée à des températures nettement plus élevées), avec une vitesse de courant modérée (0.2 à 0.5 cm/s en moyenne), et bien oxygénées (> 6 mg/l). Les cours d'eau présentant un fond de granulométrie moyenne, des sous berges enracinées et un couvert végétal dense offrent des biotopes idéaux pour les premiers développements des alevins (Fig 3). La truite est strictement carnivore et possède un régime alimentaire varié (insectes aquatiques et terrestres et leurs larves, crustacés, mollusques, petits batraciens, poissons). Il existe une grande variabilité saisonnière et journalière en fonction des disponibilités. Elle chasse à vue et sélectionne ses proies suivant des critères visuels, olfactifs ou gustatifs. Le rythme et le taux d'alimentation sont orchestrés essentiellement par la température et la lumière. En rivière comme en lac, les truites deviennent de plus en plus ichtyophages avec l'âge (y compris vis-à-vis des alevins de truites), mais l'alimentation en lac en dehors de la période hivernale se fait également aux dépens du zooplancton. En mer, les truites se nourrissent de crustacés et pourraient, dans certains cas, continuer à se nourrir



Figure 1. Truite farlo (*S. trutta*) résidente typique du bassin de l'Aisne

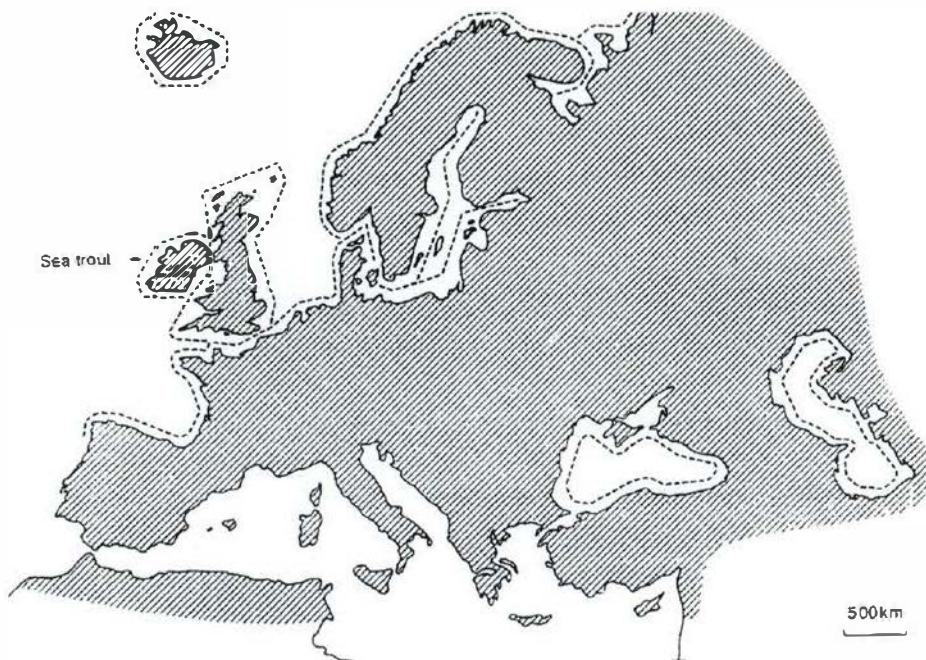


Figure 2. Répartition de la truite (*S. trutta*) en Europe et dans le nord de l'Afrique. Les pointillés représentent les limites de la répartition en mer. (Elliot, 1989)

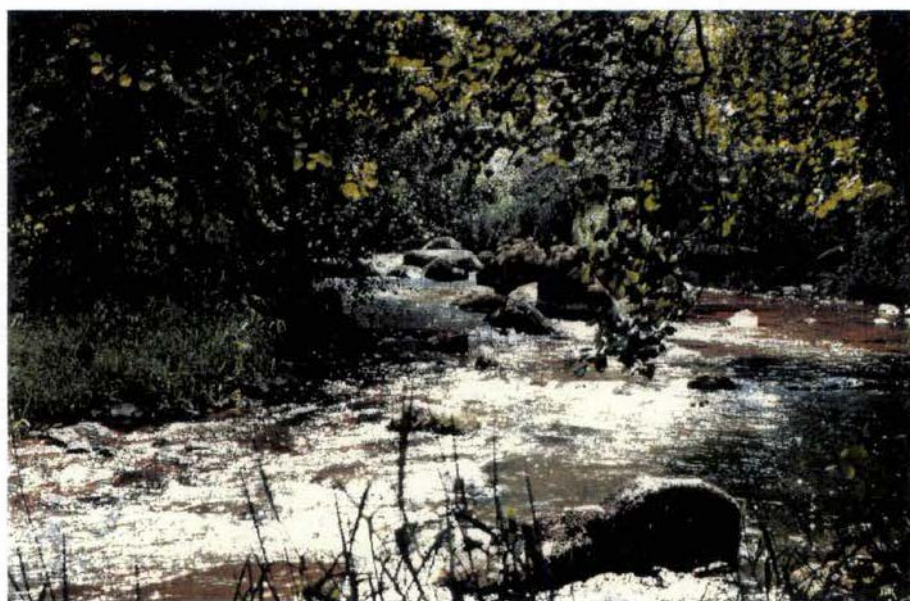


Figure 3. Ruisseau typique de la zone à truite (Ombredane, 1996)

pendant leur remontée en rivière, contrairement au saumon. En dehors du milieu lacustre où des phénomènes de compétition avec l'Omble chevalier (*Salvelinus alpinus*) ont été signalés, la truite possède peu de compétiteurs dans son milieu s'il n'est pas dégradé par l'homme.

Les cours d'eau ne présentent qu'une production limitée en terme de nourriture disponible (macro-invertébrés aquatiques : trichoptères à fourreaux, gastéropodes aquatiques,... et terrestres accidentellement tombés dans l'eau.) que pour sustenter aux besoins d'une importante population et les basses températures de ceux-ci constituent un facteur limitant la croissance de l'espèce. La stratégie des salmonidés pour contrecarrer ce problème est d'émigrer vers l'aval vers des zones nettement plus productives et au régime thermique plus favorable. La truite possède une grande capacité d'adaptation à différents milieux entraînant un fort degré de polymorphisme. Cette diversité a eu pour résultat dans le passé la description d'environ 50 espèces dont des formes écologiques (trois écomorphes : truite de rivière, de mer et de lac) et des formes régionales rendant confuse la systématique de la truite. Actuellement, l'existence d'une seule espèce est retenue (Ombredane, 1996).

Ainsi, on distingue plusieurs écotypes de la truite commune : la truite fario, la truite lacustre et la truite anadrome ou de mer (Tableau 1).

La truite fario, ou truite de rivière, est la forme la moins migratrice, les individus effectuent des migrations plus ou moins importantes entre les ruisselets de reproduction et des cours d'eau d'ordre plus important, allant même jusque dans des fleuves, comme par exemple dans le cas du Rhin. Ces migrations portent le nom de potamodromie (Northcote, 1992). Lorsque les conditions physico-chimiques sont optimales, c'est-à-dire dans des rivières calcaires à forte conductivité, en France, la truite de rivière peut atteindre une taille de plus de 60 cm pour un poids d'environ 3,5 kg voire sur certains grands fleuves 80 cm pour environ 7,5 kg. La truite de rivière est de couleur générale brune : le dos foncé à vert clair, les flancs nacrés à jaunâtres ainsi que les opercules et la nageoire dorsale sont couverts de taches noires et de points rouges très variables. La robe varie selon les cours d'eau voire même à l'intérieur d'un même cours d'eau. Ainsi, parmi les truites de rivière, la truite atlantique est claire avec peu de taches noires et rouges ; la truite basque est caractérisée par de très larges taches noires ou brunes et peu ou pas de taches rouges ; la truite méditerranéenne se distingue par une multitude de taches noires, en particulier sur l'opercule ; la truite corse, dite à grosses taches, est polymorphe car constituée de plusieurs sous-unités isolées qui possèdent en commun un petit nombre de taches sur fond gris.

Les individus potamodromes, quant à eux, atteignent des tailles proches de celles des truites de mer de l'ordre de quatre-vingt centimètres avec une forte élévation du taux de croissance. Cela dans les limites de tolérance imposées par leur physiologie adaptée aux eaux froides et bien oxygénées (Elliot, 1994).

La truite lacustre se reproduit et passe l'entièreté de sa vie juvénile dans les affluents du lac, parfois dans son émissaire et même occasionnellement sur les berges caillouteuses exposées au battement des vagues. La croissance des juvéniles est plus élevée, car vu la très faible proportion d'adultes, les ressources alimentaires disponibles sont plus élevées. La migration de dévalaison vers les lacs a lieu à l'âge de un à trois ans, plus rarement à l'âge 0+. Par rapport aux migrations des smolts de la truite anadrome, celles des juvéniles de la truite de lac sont moins concentrées dans le temps et concernent des individus de taille et d'âge plus variables (Champigneulle *et al.*, 1991). Le sex-ratio des truites dans les lacs est fortement à l'avantage des femelles, ce qui sera expliqué par la suite au point 4. La croissance accélérée

		Truite fario	Truite potamodrome	Truite lacustre	Truite anadrome
Croissance	L ∞ (cm)	60	80	90	100
	P ∞ (kg)	3,5	7,5	10	10
Coloration	Robe	sombre	sombre	argentée	argentée
	Taches	rouges et noirs	rouges et noirs	points étoilés	points cruciformes

Tableau 1. Différences morphotypiques entre les trois écomorphes de la truite commune.



Figure 4 Géniteur de truite (*S. trutta*) de mer (mâle) remontant

des individus est due au régime thermique des lacs qui est plus favorable que les cours d'eau adjacents, à l'inertie thermique de la masse d'eau qui offre des conditions optimales à une croissance rapide en limitant le refroidissement hivernal et le réchauffement estival. De plus, de par la stratification estivale, les poissons peuvent sélectionner la température optimale à leur métabolisme parmi la gamme de températures disponibles. L'adoption d'un régime alimentaire ichtyophage est la deuxième raison du taux de croissance plus élevé. Au stade adulte, la truite de lac a une livrée également argentée et présente sur les flancs et sur le dos de petites taches noires en forme d'étoile. La truite de lac adulte peut atteindre comme la truite de mer des tailles de 80-90 cm pour un poids voisin de 10 kg. Par rapport aux truites sédentaires, les truites lacustres accusent un retard de maturité sexuelle (Champigneulle *et al.*, 1991). Par contre, elles se distinguent par une durée de vie maximale plus élevée.

La truite de mer ou anadrome se rencontre sur toute la façade atlantique de l'Europe, depuis l'Espagne jusqu'à la Mer Blanche, mais aussi dans les affluents de la Manche, de la Mer du Nord et de la Baltique. Ces populations se reproduisent dans des petits ruisseaux, le plus souvent en bordure immédiate de la côte, mais aussi parfois dans une moindre mesure dans les affluents de grands fleuves comme le Rhin ou la Meuse. Préalablement à la smoltification et à la descente en mer, les futurs individus migrateurs ne peuvent être distingués de ceux des populations sédentaires. Au stade adulte, la forme marine, plus trapue que celle de rivière est argentée en mer et caractérisée par des taches noires souvent cruciformes sur le flanc au dessus et en dessous de la ligne latérale (Fig. 4). Chez les trois formes, lors de la reproduction, la robe s'intensifie et s'assombrit et les mâles ont un bec à la mâchoire inférieure.

Les trois écomorphes sont très recherchés par la pêche sportive. Seules les formes lacustres et marines sont exploitées par la pêche professionnelle en France (environ 20 tonnes en 1989) et aux Pays-Bas. La truite commune fait l'objet d'aquaculture : juvéniles de repeuplement, élevage en mer pour la consommation (souvent avec des individus triploïdes pour éviter la maturation sexuelle). Enfin, cette espèce peut présenter un intérêt patrimonial, dans la mesure où sa présence dans un cours d'eau est synonyme de sa bonne qualité d'eau et du maintien de l'intégrité de ses habitats.

2. Cycle de développement de la truite

2.1. De l'eau douce à la mer

Sous nos latitudes, la reproduction se déroule de novembre à fin février dans les zones graveleuses à courant vif, dans les parties hautes des bassins. Les oeufs sont déposés dans une cuvette creusée par la femelle puis recouverts de graviers dont le diamètre moyen augmente avec la taille des poissons. Une femelle pond environ 2000 oeufs par kg de poids vif. Après l'éclosion des oeufs (400 degrés jours environ après la ponte) dont le diamètre varie entre 3 et 5 mm selon la taille des femelles, les larves qui font entre 15 et 25 mm demeurent dans les espaces interstitiels du substrat en se nourrissant sur leur vésicule vitelline jusqu'à l'émergence au printemps (800 degrés jour environ après la ponte). Après l'émergence, les alevins remontent immédiatement à la surface où ils ingèrent de l'air pour remplir leur vessie natatoire. Dès cet instant, ils se déplacent librement dans la colonne d'eau, et se déplacent rapidement vers l'aval et colonisent les zones favorables de la rivière (Moore et Scott, 1988). Les juvéniles développent un comportement territorial marqué et un système de hiérarchie se

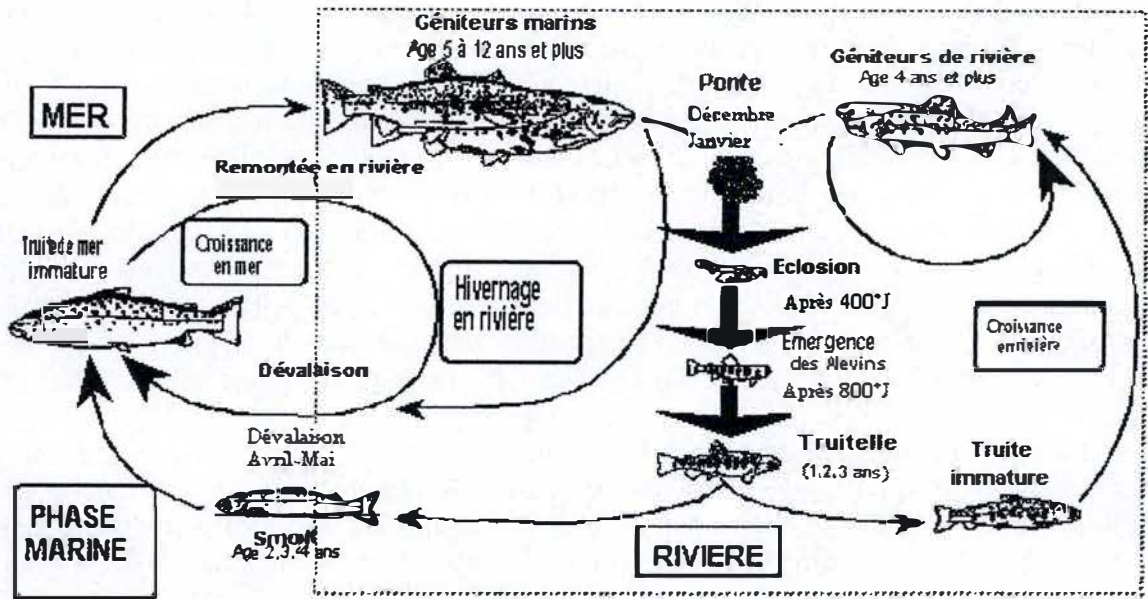


Figure 5. Cycle de la truite commune en eau douce et en eau de mer

met en place pour l'occupation des meilleurs postes alimentaires (Vassen, 1998). En grandissant, les juvéniles effectuent des déplacements plus ou moins importants vers l'aval du cours d'eau, dans des zones mieux adaptées à leur taille et à leurs besoins. C'est seulement après cette phase qui dure 1 à 7 ans selon la latitude (1 à 3 ans, en France) que l'on peut distinguer morphologiquement les trois formes écologiques : la truite résidente reste dans le cours d'eau pendant toute la suite de sa croissance et de sa phase adulte en gardant une robe similaire. Elle effectue des migrations de reproduction vers l'amont (existence d'un possible instinct de retour au ruisseau natal). La maturation sexuelle est atteinte à partir de la deuxième année chez les mâles et dans le cours de la troisième chez les femelles, mais elle est retardée dans les eaux froides. Le rapport des sexes des géniteurs résidents est en faveur des mâles. Le juvénile de truite de mer, comme le saumon mais de façon moins nette, met en place des mécanismes d'adaptation à l'eau de mer (smoltification). Cela se traduit par des changements physiologiques, morphologiques (robe argentée) et comportementaux (migration en bancs vers la mer). Au cours de cette période (printemps), les smolts s'imprègnent des caractéristiques de la rivière, qu'ils mémorisent pour leur orientation lors de la migration de retour. Cependant, l'instinct de retour à la rivière natale apparaît moins prononcé que chez le Saumon atlantique. Les truites de mer effectuent des migrations côtières sur le plateau continental et remontent en rivière entre mai et janvier pour se reproduire pour la première fois après un séjour marin de 3 mois à 3 ans. Le juvénile de truite de lac reste dans les affluents 1 à 2 ans avant de descendre en lac pour y achever sa croissance. Lors de cette migration printanière, il présente un aspect plus ou moins argenté comme le juvénile migrant de la forme marine. Après un an (rare surtout chez les femelles) ou plus (jusqu'à cinq) dans le lac, les géniteurs effectuent leur migration de reproduction en automne vers les tributaires. L'instinct de retour à la rivière natale semble également exister pour la forme lacustre. Cependant, en Irlande et en Ecosse, des reproductions ont été observées en bordure de lac. Les trois formes peuvent coexister dans un même bassin (cas des Iles Kerguelen où l'espèce a été introduite). Leurs aires de frai peuvent se chevaucher, même si la reproduction a lieu dans des zones d'autant plus aval que la taille des géniteurs est importante. Quelle que soit sa forme, et à la différence du saumon, la truite se reproduit plusieurs fois au cours de sa vie, même si l'espacement entre les reproductions est d'autant plus grand et le nombre de frai d'autant plus faible que les populations sont plus nordiques (Baglinière, 1991) (fig. 5).

La dévalaison printanière des smolts de la truite de mer a principalement lieu en avril et en mai. Certains cours d'eau possèdent également une seconde période de dévalaison en automne, mais cette dernière cohorte est essentiellement constituée de tacons non-smoltifiés qui n'adoptent la coloration argentée typique des smolts qu'au moment de l'arrivée dans les estuaires (Ade, 1989). Comme chez le saumon atlantique, les smolts les plus grands et les plus âgés sont les premiers à migrer, et les femelles prédominent en nombre parmi les dévalants (Le Cren, 1985).

2.2. De la mer à l'eau douce

Beaucoup d'études ont porté sur les mécanismes régissant la direction des migrations de retour vers la rivière natale. Celle-ci se décompose en deux phases décrites par Madison *et al* (1973) :

- une première phase dite de mer.
- et une seconde dite de rivière

2.2.1. Orientation en haute mer

Les premières suggestions proposées pour expliquer les mécanismes d'orientation des Salmonidés ont été l'odeur, la température, les courants et les fronts océaniques. Elles furent abandonnées à l'exception de l'odeur, car elles ne donnaient aucune information quant à la direction. Un gradient d'odeur, lui, peut être détecté par le poisson en faisant la différence entre l'information olfactive arrivant dans chacune des deux narines.

Hypothèses les plus vraisemblables :

- Nordeng (1977) a repris l'hypothèse de l'odeur.
- Royce *et al* (1968) ont envisagé l'existence de champs géoélectriques produits par les courants marins circulant à travers le champ magnétique terrestre.
- Dill (1971) a montré que les smolts de Sockeye (*Oncorhynchus nerka*, Walbaum, 1792) détectaient la lumière polarisée.
- Hasler *et al* (1978) évoquaient des phénomènes d'ordre astronomique tel que la position du soleil.

Actuellement, l'hypothèse la plus couramment retenue est celle du géomagnétisme. Dans un premier temps, on a découvert de la magnétite dans les tissus d'un bon nombre d'espèces migratrices, tels que des insectes (abeilles, papillons), des poissons (thon, saumons), les tortues marines, les dauphins et quelques baleines. Chez ces dernières, la magnétite se trouve enchâssée dans la dure-mère. Les observations faites sur le saumon Chinook fait état de présence de magnétite dans un os du nez (le dermethmoïde).

Ensuite, des expériences ont été réalisées par Taylor (1991), qui constate que l'orientation des Chinook dans leur bassin d'élevage est d'être tête vers là où la nourriture leur est distribuée (Ouest). Transférés dans un bassin expérimental rond, ces mêmes poissons gardent leur orientation pleine ouest. Si on fait tourner le champ magnétique d'un quart de tour (par exemple vers le sud) à l'aide d'anneaux de Helmholtz, les saumons s'orientent d'eux-mêmes vers le sud.

Cette théorie est complétée par la sensibilité à la lumière polarisée. Les Salmonidés semblent faire la différence entre la hauteur du soleil au-dessus de l'horizon à midi et au couchant, ce qui leur donne une idée de leur latitude, et subissent phénomène de l'imprinting à l'âge de deux ans pour ce qui concerne la position de leur soleil.

2.2.2. Orientation en rivière

En ce qui concerne l'orientation en rivière deux théories ont été proposées :

- celle de Nordeng (1977) : trace odorante due à la libération de phéromones
- celle de Hasler (1978) : imprégnation de l'odeur de la rivière natale.

L'hypothèse des phéromones

Nordeng (1977) suggère l'hypothèse selon laquelle les Salmonidés reconnaissent leur rivière d'origine grâce aux phéromones que les individus (immatures et adultes restés en rivière) produisent en permanence. Cette reconnaissance irait jusqu'à faire la distinction entre leur souche propre et les multiples autres phéromones produites par des individus génétiquement plus éloignés. Celles-ci formeraient une piste que les individus anadromes suivraient lors de la montaison. Cette hypothèse trouve ces adeptes, car des études ont pu

mettre en évidence que les saumons se déplaçaient dans une couche d'eau relativement délimitée, et c'est dans cette couche d'eau que les concentrations en phéromones sont les plus élevées. Elles s'écouleraient dans une couche d'eau suffisamment profonde que pour ne pas subir de photooxydation.

L'hypothèse de l'imprinting olfactif

Hasler pose l'hypothèse selon laquelle les saumons s'imprègnent de l'odeur de leur rivière natale, celle-ci étant particulière du point de vue de la végétation l'entourant et des différences locales de la chimie du sol. Cette hypothèse est étayée par une expérience de Cooper *et al.* (1976). Des saumons coho (*O. kisutch*, Walbaum, 1792) avaient été imprégnés avec de la morpholine alors qu'ils étaient au stade fingerlings et n'avaient pas eu l'occasion de sentir à nouveau cette odeur jusqu'à leur retour en tant qu'adultes. Les poissons répondirent à l'odeur dominante et choisirent de la suivre vers une autre rivière plutôt que d'entrer dans leur rivière d'origine.

Il est en fait plus probable de penser que les deux théories se complètent. En effet, le "bouquet" de la rivière natale serait constitué d'éléments organiques (tels que les phéromones) et inorganiques (ions Ca^{++}).

On s'est aussi posé la question de savoir quand se produisait cette imprégnation. Des chercheurs comme Legget (1977) pensent que l'imprégnation a lieu durant un intervalle de temps très court immédiatement avant la migration et même peut-être pendant. Il a été démontré que chez des espèces comme les saumons Sockeye (*O. nerka*), Pink (*O. gorbuscha*) et Chum (*O. keta*), qui quittent leur rivière d'incubation après l'émergence sans connaissance approfondie des rivières de fraie, l'imprégnation devait avoir lieu au moins dès l'émergence et même peut-être avant...

Des expériences valident l'hypothèse selon laquelle l'imprinting se produit pendant le très jeune âge du saumon. Des saumons incubés en pisciculture et transplantés en aval, au stade fingerlings, reviennent à l'âge adulte au bord de la pisciculture. D'autres expériences, elles, mettent en évidence le fait que c'est au stade smolt que se fait l'imprégnation. Lors du repeuplement en pré-smolts, on constate qu'ils remontent là où on les a déversés. Ceci indique que l'imprinting ne se passe pas pendant une période si courte. La thyroxine jouerait un rôle potentiateur important dans ce phénomène.

3. La smoltification

3.1 Introduction

Tout comme chez le saumon atlantique, la truite doit, préalablement à sa migration anadrome, mettre en place une série d'adaptations visant à permettre la migration et à faire face aux modifications de salinité qu'elle va rencontrer en mer. Ce mécanisme, appelé smoltification, est sous dépendance hormonale modulée par des causes diverses parmi lesquelles l'environnement et la génétique joueraient un rôle.

Chez le saumon atlantique, la bimodalité de croissance est bien connue depuis longtemps. Ce sont les individus les plus grands qui vont smoltifier le printemps suivant, les plus petits continueront leur croissance et effectueront la transformation parr-smolt l'année

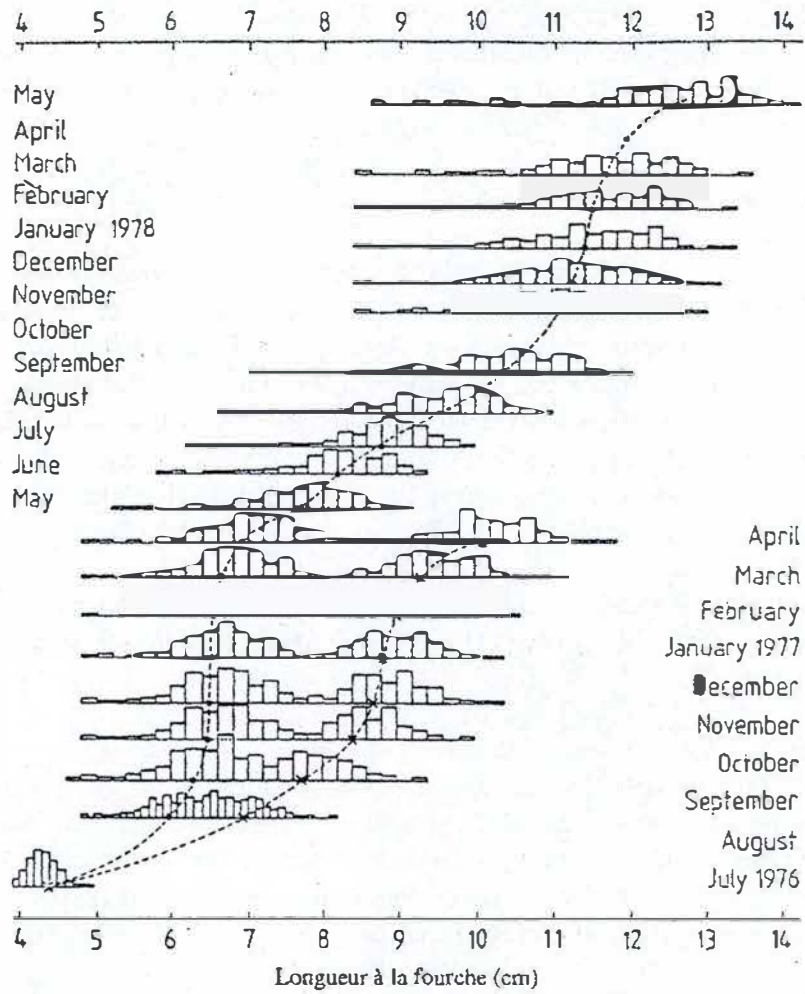


Figure 6. Evolution mensuelle de la distribution des tailles chez une cohorte de jeunes saumons atlantique élevés dans des conditions artificielles. (Thorpe *et al.*, 1992)

suivante. Une telle bimodalité n'est pas observable chez *Salmo trutta* (Tanguy *et al.* , 1994) (fig. 6).

3.2. Manifestations morphologiques

D'un point de vue morphologique, le corps de la truite s'affine et le pédoncule caudal devient plus marqué. Le facteur de condition qui se calcule par $10^5 \cdot (P/L^3)$ (avec P= poids en gr et L= longueur fourche en mm) passe d'une valeur de 1.2-1.4 à une valeur avoisinant 0.8-1.0. Bien que cet indice soit fiable, il doit être combiné avec d'autres critères physiologiques pour une meilleure évaluation de l'état de smoltification du poisson. De plus, la truite, tout comme les autres Salmonidés migrants, perd sa coloration cryptique au profit d'une coloration argentée typique de tous les poissons pélagiques marins. Celle-ci se met en place progressivement à partir du mois de février. Cette argenture provient d'un dépôt de purine en deux couches dont l'une directement sous-épidermique et l'autre dans le derme adjacent aux muscles. Ces purines sont en majorité de la guanine et de l'hypoxanthine (Ura *et al.*, 1997). Cette guanine est un sous-produit du métabolisme de l'azote stocké au lieu d'être dégradé. Le poisson fait l'économie énergétique de plusieurs oxydations enzymatiques qui transformeraient la guanine en un produit soluble comme l'acide allantoinique en la stockant dans ses tissus, durant cette phase de vie particulièrement énergivore. De plus, elle servirait de réserve à la formation de GTP (guanosine triphosphate) utile lors de la synthèse protéique. Ceci expliquerait entre autre le taux de croissance plus élevé des salmonidés de mer. Le degré d'argenture a été récemment étudié comme indicateur précoce de la smoltification (Ombredane, 2000). Pour se faire, un colorimètre est placé contre l'opercule. Celui-ci donne une mesure dans le bleu, le vert et le rouge. Par un calcul intégrant le bleu et le rouge, on obtient une estimation de l'argenture non-létale (les autres méthodes dosent les purines dans la peau) du poisson. Il semblerait que cette méthode permette de discriminer les futurs smolts bien avant les indices physiologiques classiques (taux d'hormones plasmatiques, l'activité Na^+/K^+ ATPasique,...).

3.3. Changements comportementaux

Le comportement est affecté par la smoltification. En eau douce, la truite a un mode de vie territorial très marqué. En fin de smoltification, elle va perdre ce comportement pour devenir grégaire. De plus, le poisson perd sa position benthique, devient semi-pélagique grâce notamment à un gonflement de la vessie natatoire, et s'agite constamment. La sensibilité olfactive s'accroît sensiblement, c'est à ce moment que se fait l'imprégnation olfactive de la rivière d'origine (imprinting). Celle-ci s'accroît en parallèle avec une capacité de plus en plus forte de l'apprentissage et à l'imprégnation des caractéristiques de l'environnement (Bœuf, 1994). Ces odeurs mémorisées permettront par la suite à la truite de reconnaître sa rivière d'origine, phénomène de homing en eau douce (Dittman *et Quinn*, 1996).

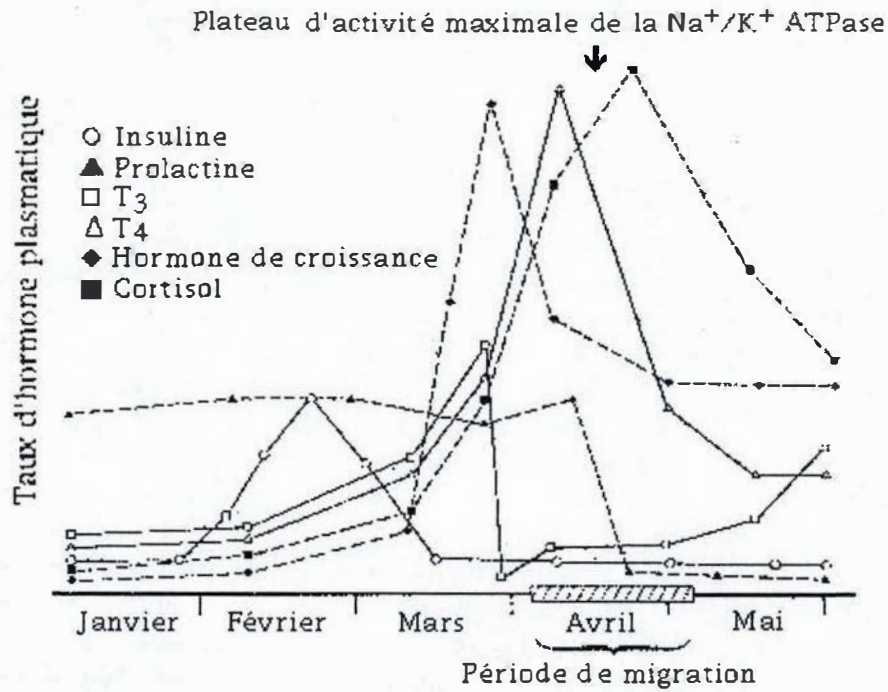


Figure 7. Evolution des taux plasmatiques de différentes hormones impliquées dans la smoltification du saumon atlantique. (Bœuf, 1987)

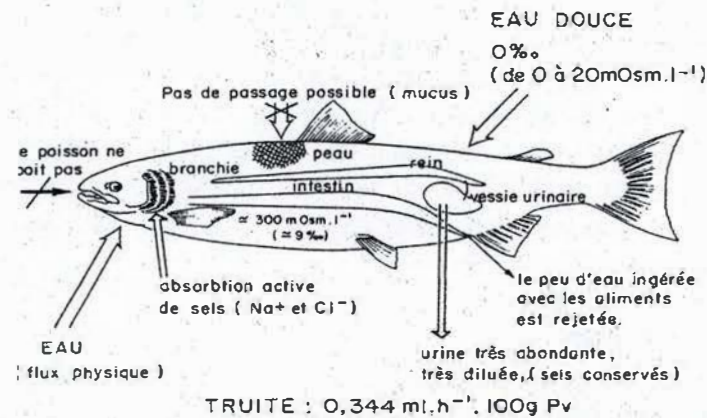


Figure 8. Les différents mécanismes impliqués pour assurer le maintien de l'homéostasie de la truite en eau douce. (Bœuf, 1987)

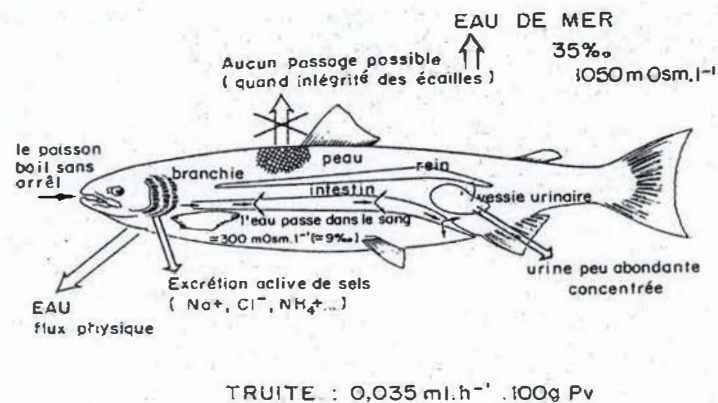


Figure 9. Les différents mécanismes impliqués pour assurer le maintien de l'homéostasie de la truite en eau de mer. (Bœuf, 1987)

3.4. Adaptations physiologiques

3.4.1. Modifications hormonales (fig. 7)

3.4.1.1. Les hormones pituitaires

La prolactine, la TSH, la GH, et l'ACTH sont des hormones produites par le complexe adénohypophysaire. Ce complexe endocrinien contrôle les changements physiologiques associés à la smoltification et à l'adaptation à l'eau de mer. En effet, un saumon hypophysectomisé est incapable de smoltifier (Nishioka *et al.*, 1987).

L'hormone de croissance (GH)

L'hormone de croissance, en plus de son rôle essentiel dans la croissance chez tous les vertébrés, est très active dans le contrôle de l'osmorégulation (Smith, 1956). Un examen de l'ultrastructure de la glande pituitaire de saumon coho a révélé une apparente augmentation de l'activité sécrétoire des cellules somatotrophes, mais la différence entre les stades parr et smolt était minime (Nishioka *et al.*, 1982). Son taux circulant (chez *S. salar*) augmente au cours de la smoltification préalablement à l'entrée du smolt en mer, passe par un maximum, et se maintient stable jusqu'au transfert en eau salée (Prunet *et al.*, 1989), le taux plasmatique est multiplié par huit durant la migration. La GH apparaît comme étant promotrice de l'anabolisme protéique, mobilise les acides gras libres, et a probablement une action diabétogénique. On a montré (Hoar, 1988) une action thyrotrope chez beaucoup d'espèces de téléostéens et que la GH pourrait avoir une action synergique avec les hormones thyroïdiennes pour promouvoir la croissance pendant la smoltification.

La Thyroid stimulating hormone (TSH)

La TSH est une hormone qui active la glande thyroïde en contrôlant la synthèse des hormones thyroïdiennes. Aucune augmentation ou variation des cellules productrices de TSH au niveau de la glande pituitaire n'a pu être mise en évidence durant la smoltification (Nishioka *et al.*, 1982). Contrairement aux mammifères, la TSH favorise l'augmentation de la libération de T4 de la thyroïde de salmonidé sans augmenter la sécrétion de tri-iodothyronine (T3) (Specker et Schreck, 1984).

L'Adrenocorticotrophin hormone (ACTH)

Les cellules productrices d'ACTH montrent seulement un faible changement cytologique indiquant une élévation de l'activité chez le smolt (Nishioka *et al.*, 1982). Langdon et Thorpe (1984) montrèrent que l'ACTH pourrait stimuler l'activité de la Na^+/K^+ ATPase. Chez les salmonidés, elle stimule également les glandes interrénales à produire du cortisol (Young, 1985).

La prolactine (PRL)

Les cellules productrices de prolactine apparaissent histologiquement comme étant beaucoup plus actives chez le smolt que chez le parr (Nishioka *et al.*, 1982). On remarque une augmentation du réticulum endoplasmique rugueux, des appareils de Golgi plus grands et des mitochondries plus denses et plus complexes, indiquant une activité métabolique et sécrétoire

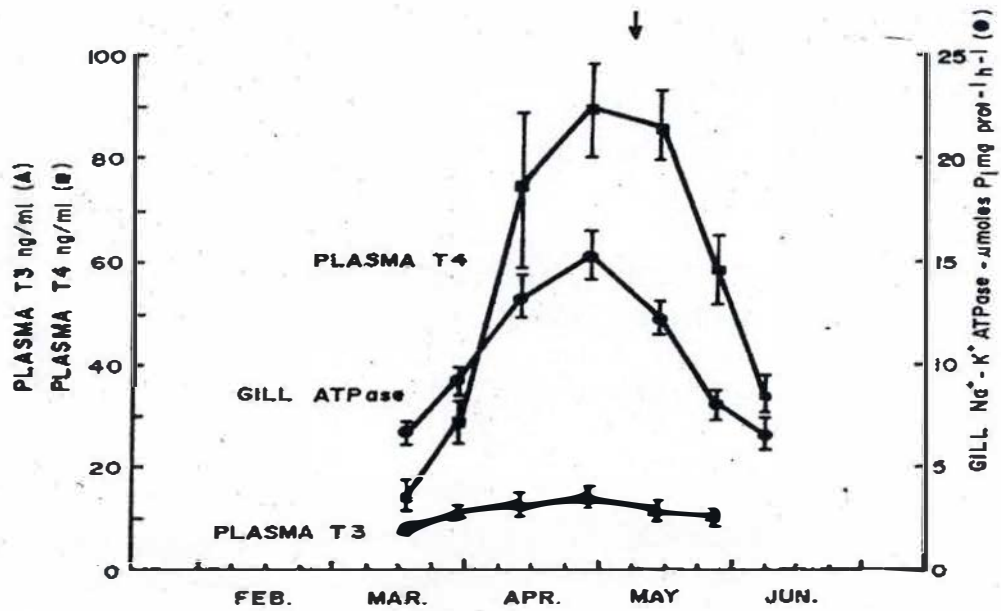


Figure 10. Relation entre l'activité Na⁺/K⁺ATPasique et les concentrations plasmatiques de T4 et T3 chez le saumon atlantique (Folmar et Dickoff, 1981)

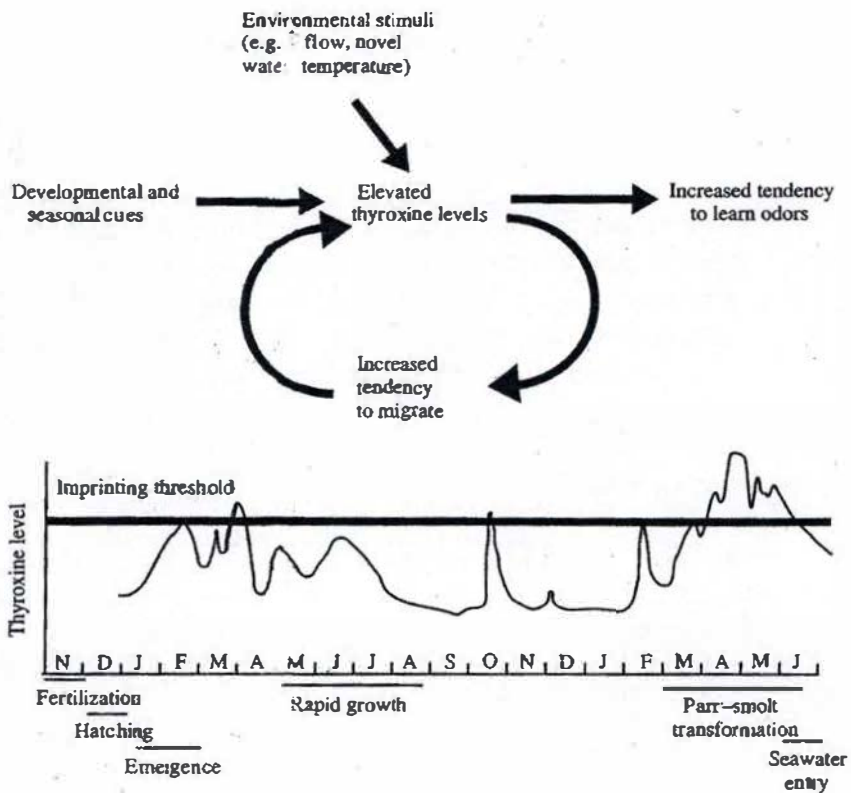


Figure 11. Relation entre le taux de thyroxine plasmatique et le phénomène de l'imprinting (Dittman et Quinn, 1996)

élevée. La prolactine intervient dans l'osmorégulation en eau douce (Hirano *et al.*, 1987). Durant la smoltification, le taux de prolactine plasmatique diminue à partir du mois de mars (début de la smoltification) et il s'effondre après le contact avec l'eau salée (Prunet *et al.*, 1989). Il semblerait que la chute du taux plasmatique de prolactine permette l'augmentation de l'activité Na^+/K^+ ATPasique.

3.4.1.2. Les hormones thyroïdiennes

Une augmentation très importante de l'activité thyroïdienne est connue depuis longtemps durant la phase de smoltification. Ce phénomène a été pour la première fois rapporté par Hoar (Hoar, 1939) chez le saumon atlantique. Des observations histophysiologiques ont été confirmées chez des smolts d'autres espèces de salmonidés (Prunet *et al.*, 1989), comme la truite commune et la truite arc-en-ciel (*O. mykiss*). Le développement des techniques RIA a permis de suivre les concentrations plasmatiques de thyroxine (T4) au cours de la smoltification et de les corrélérer à l'activité des enzymes branchiales (Folmar et Dickoff, 1980). On a mis en évidence un lien entre le cycle lunaire chez *Oncorhynchus* et avec le débit chez *Salmo* (Hoar, 1988) et le taux d'hormones circulantes. Contrairement au niveau de T4 qui augmente pendant la période de smoltification (fig. 10), la triiodothyronine (T3) reste relativement stable. Chez le saumon, les niveaux de T4 plasmatique passent d'une valeur de 17 ng/ml à 90 ng/ml durant la période migratoire. La thyroxine semble avoir une action sur la résistance à la salinité, sur l'activité générale, sur la croissance, l'argenteure et sur bien d'autres voies de métabolisme. Cette hormone aurait aussi un effet sur l'imprégnation des caractéristiques olfactives dans le cadre du phénomène de homing (Dittman et Quinn, 1996) (fig. 11). De plus, le comportement grégaire des salmonidés en période prémigratoire se marque par une réduction de l'agressivité territoriale intraspécifique. Cette diminution serait à mettre en rapport avec l'élévation de la T4 plasmatique, car comme il a été démontré expérimentalement, des poissons alimentés avec de la nourriture riche en hormone thyroïdienne deviennent moins agressifs. Cela se traduit par une réduction des pincements entre individus. Ce phénomène a été mis en évidence chez la truite arc-en-ciel, la truite commune et le saumon coho (Hutchinson et Iwata, 1998) (fig. 12).

3.4.1.3. Les hormones interrénaliennes

Fontaine *et al.* (1957) ont montré depuis longtemps une corrélation histophysiologique entre l'augmentation de l'activité interrénalienne et le stade de smoltification chez *Salmo salar*. Ces recherches ont été élargies à d'autres espèces des genres *Salmo* et *Oncorhynchus*. L'ACTH produite par les cellules de la glande pituitaire a un effet supérieur chez le smolt comparativement au parr (Hoar, 1988).

On savait déjà que les cortico-stéroïdes produits par l'interrénale, et spécialement le cortisol, sont essentiels à la vie des téléostéens. Ainsi, chez la truite, les concentrations augmentent de presque septante fois, passant de valeurs proches de zéro à 70 nmol/l de plasma. Ils ont leur utilité dans l'homéostasie et dans le métabolisme intermédiaire. Leur importance chez les salmonidés a été amplement démontrée.

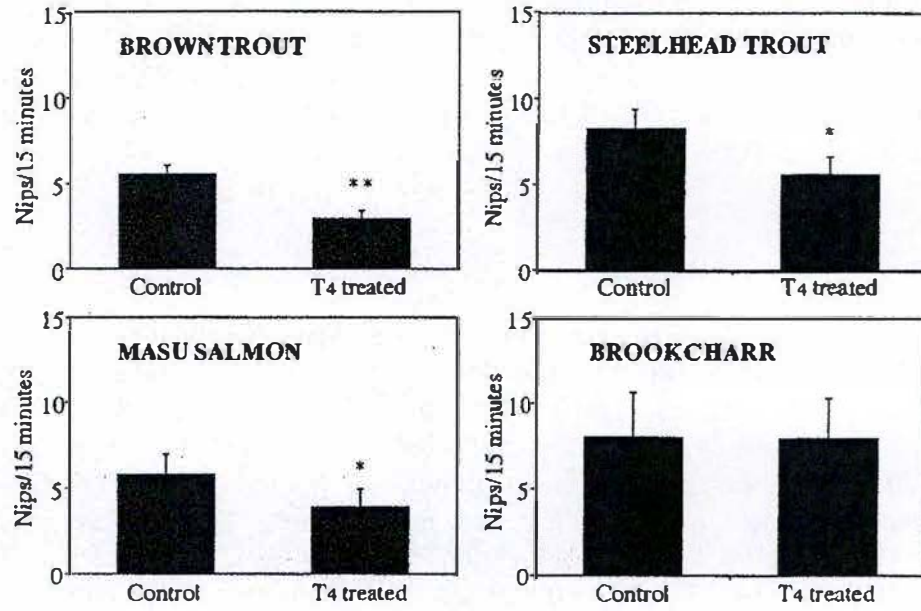


Figure 12. Fréquence moyenne des pincements entre individus de poissons traités ou non par administration de T4 dans la nourriture.

3.4.2. Modifications au niveau des organes osmorégulateurs

Les poissons euryhalins, comme les salmonidés, vont être confrontés lors de leur migration à vivre dans des milieux aussi différents que l'eau de mer et l'eau douce. En eau douce, il s'établit constamment un mouvement d'eau du milieu extérieur, la rivière, vers l'animal. En effet, celui-ci est plus concentré et il en résulte donc un gradient net d'environ 290 à 300 m Osm.l⁻¹, l'eau douce est entre 0 et 20 m Osm.l⁻¹. Par contre, en eau de mer, le mouvement de l'eau à travers les membranes biologiques s'établit du corps de l'animal vers le milieu environnant : le poisson est moins concentré (une eau de mer à 35 ‰ développe environ 1050 m Osm.l⁻¹). Le danger, en absence de régulation, est de mourir déshydraté (tendance du sang à l'hypotonie). Le poisson met donc en place une série de mécanismes adaptatifs pour survivre dans les deux milieux qu'il va rencontrer (Bœuf, 1987).

3.4.2.1. La branchie

La branchie est l'organe fondamental de la régulation du métabolisme hydrominéral. Lors de la smoltification, cet organe évolue tant sur le plan morphologique que physiologique. Chez les téléostéens dont fait partie le saumon atlantique, il y a quatre paires d'arcs branchiaux. Chaque arc comporte un squelette cartilagineux interne et des septa externes logeant des fibres nerveuses et des vaisseaux sanguins. Le squelette cartilagineux soutient ainsi deux lamelles primaires ou filaments primaires disposés en V, qui elles-mêmes donnent naissance de façon perpendiculaire à des rangées de lamelles secondaires ou filaments secondaires.

C'est au niveau de l'épithélium branchial et de la membrane operculaire que se trouvent majoritairement les mécanismes d'osmorégulation des poissons (Devos, 1998), et plus particulièrement au niveau des cellules à chlorure (ou ionocytes). On observe au niveau de celles-ci une hypertrophie et une hyperplasie quand l'animal se trouve en milieu marin. Langdon et Thorpe (1984) montrèrent une corrélation entre l'abondance des ionocytes et l'activité Na⁺/K⁺ATPase. Ainsi, leur nombre, leur taille, leur répartition, leur structure et leur activité métabolique se modifient en l'espace de quelques semaines. Loretz *et al.* (1982) ont aussi démontré une multiplication par trois de la densité des cellules à chlorure dans des échantillons de membrane operculaire au cours de la smoltification du saumon coho.

Les cellules à chlorure possèdent de nombreuses caractéristiques ultrastructurales et biochimiques des cellules transportrices d'ions. Elles incluent dans leur cytoplasme une quantité importante de mitochondries associées à un système tubulaire anastomosé et connecté avec la membrane basolatérale. Une autre caractéristique de ces cellules est la présence d'un système vésiculotubulaire situé dans la partie apicale des cellules, là où les mitochondries sont généralement moins nombreuses. Il a été également montré que les cellules à chlorure avaient un métabolisme oxydatif élevé en comparaison aux autres types cellulaires branchiaux. Ce métabolisme est à mettre en relation avec un taux élevé de l'activité de l'enzyme Na⁺/K⁺ATPase de ces cellules.

C'est en 1970 que Zaugg et McLain démontrèrent une augmentation de l'activité Na⁺/K⁺ATPase branchiale, durant la transformation parr-smolt du saumon coho (*Onchorhynchus kisutch*). Des changements comparables ont été montrés chez le saumon atlantique (*Salmo salar*), la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*), le saumon chinook (*O. tshawytscha*) (Zaugg et McLain, 1972 ; Zaugg et Wagner, 1973, McCartney, 1976 ; Saunders

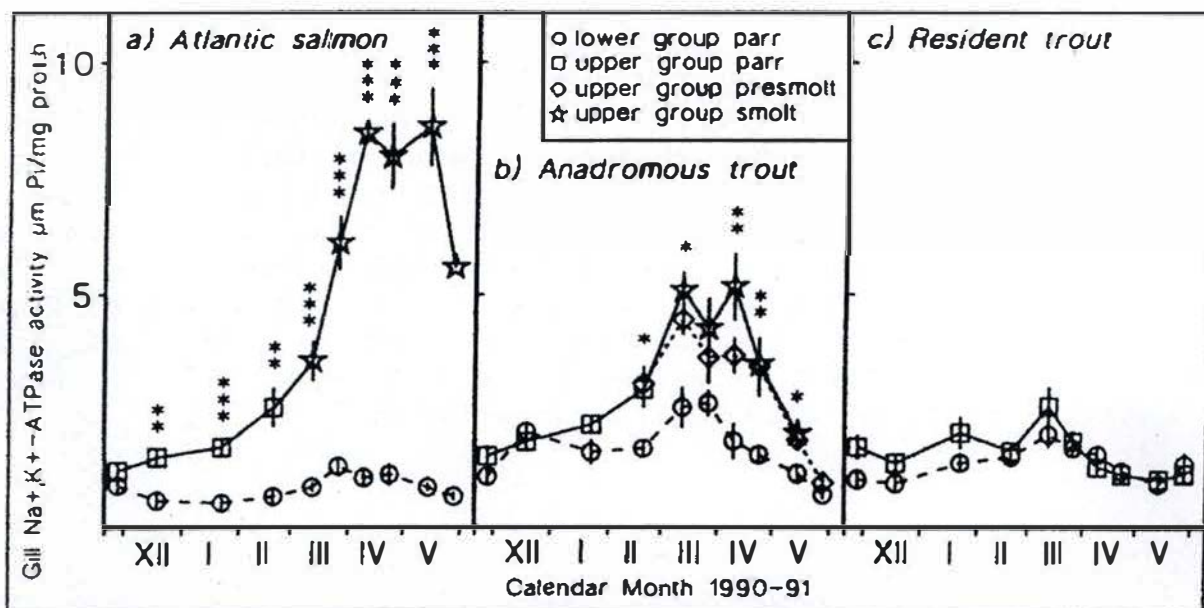


Figure 13. Comparaison de l'activité branchiale de la Na⁺/K⁺ATPase chez la truite anadrome et résidente et le saumon. (Tanguy, 1994)

et Henderson, 1978 ; Ewing et Birks, 1982 ; Bœuf *et al.*, 1985) et plus récemment la truite commune (Tanguy, *et al.*, 1994). Dans les genres *Salmo* et *Oncorhynchus*, les modifications d'activité Na^+/K^+ ATPase commencent bien avant la phase migratoire et l'entrée en eau de mer (Fig. 13), et un pic est noté durant la migration. Contrairement aux autres salmonidés, les truites communes et arc-en-ciel non smoltifiées ne montrent pas de variation de l'activité Na^+/K^+ ATPase saisonnière.

Absorption transépithéliale de chlorure

Traditionnellement, le mécanisme d'absorption branchiale des ions Cl^- est lié à un échangeur $\text{Cl}^-/\text{HCO}_3^-$ (et/ou OH^-) (Krogh, 1938). Plusieurs hypothèses sont avancées pour expliquer le processus moléculaire de l'absorption. La première hypothèse est basée sur la présence d'un transporteur actif dans la membrane apicale des cellules à chlorures (de Renzis et Bornancin, 1984). En effet, la conjonction d'une concentration plasmique en ions Cl^- de loin supérieure à la concentration en Cl^- présent en eau douce et une différence négative du potentiel transépithélial nécessiteraient l'apport d'énergie pour transloquer les ions Cl^- vers l'espace intracellulaire branchial. De plus, l'utilisation de thiocyanate, inhibiteur d'ATPases anioniques, inhibe l'échange $\text{Cl}^-/\text{HCO}_3^-$ chez *Carassius auratus* L. (de Renzis, 1975). Une deuxième hypothèse est la présence dans la membrane apicale des ionocytes d'un échangeur électroneutre $\text{Cl}^-/\text{HCO}_3^-$ (Perry et Randall, 1981). Le concept d'un échangeur $\text{Cl}^-/\text{HCO}_3^-$ est toutefois basé sur des études indirectes. Par exemple, l'addition à l'eau d'un inhibiteur d'échangeur anionique comme l'acide 4-acetamino-4'-isothiocyanatostilbene-2-2'-disulphonic (SITS) réduit le taux d'absorption de Cl^- chez la truite arc-en-ciel tout en augmentant la rétention d' HCO_3^- ce qui entraîne une alcalose (Perry et Randall, 1981). On a pu également démontrer la relation spécifique entre la surface fractionnaire c'est-à-dire l'estimation de la surface apicale des cellules à chlorure (μm^2) observée en microscopie électronique à balayage, par rapport à la surface de l'épithélium primaire (mm^2) et le taux d'absorption des ions Cl^- chez différentes espèces de poissons d'eau douce (Perry *et al.*, 1992a). Des expériences visant à induire artificiellement l'augmentation de la surface des cellules à chlorure montrent une relation étroite entre cette augmentation et l'influx tant de Cl^- que de Na^+ . Ce type d'expérience indique également que les ionocytes sont un site important dans l'absorption de Cl^- et de Na^+ chez les poissons vivant en eau douce (Laurent et Perry, 1990). Enfin Sullivan et son équipe (1996), utilisant une méthode d'hybridation *in situ*, ont pu démontrer la présence d'ARNm codant pour des échangeurs $\text{Cl}^-/\text{HCO}_3^-$ dans les branchies de la truite arc-en-ciel. Le signal d'hybridation se localiserait principalement au niveau des espaces interlamellaires, zones où les cellules à chlorure sont plus abondantes. Cependant, on ne sait toujours pas comment cet échangeur pourrait transloquer les ions Cl^- contre leur gradient électrochimique. Le passage des Cl^- de la cellule à chlorure vers le compartiment sanguin à travers la membrane basolatérale ne semble pas non plus élucidé. On suspecte la présence de canaux à Cl^- comme dans la membrane basolatérale des cellules de la vessie de certains téléostéens (Chang et Loretz, 1991).

Absorption transépithéliale de sodium

Le modèle classique pour l'absorption du sodium en provenance du milieu dulçaquicole est basé depuis de nombreuses années sur la présence d'un échangeur Na^+/H^+ (NH_4^+). Ainsi l'addition à l'eau d'amiloride, inhibiteur spécifique du transport sodique, réduit fortement la prise de sodium par l'épithélium branchial de la truite arc-en-ciel (Wright et Wood, 1985; Perry et Randall, 1981). Il apparaît toutefois que dans le cas des poissons en eau douce une translocation active soit nécessaire. Les concentrations plasmatiques en sodium sont de loin supérieures aux concentrations mesurées en eau douce (Lin et Randall, 1995).

Suite à ces résultats, Avella et Bornancin (1989) ont proposé que l'absorption de sodium soit réalisée par des canaux sodiques couplés indirectement à un transport électrogénique sortant de protons H^+ comme on peut le trouver au niveau de la peau de grenouille. Cette proton ATPase transloque des ions hydrogène d'un côté à l'autre de la membrane apicale ce qui génère une différence de potentiel permettant un flux entrant de sodium via des canaux sodiques présents dans cette membrane (Lin et Randall, 1995). La localisation de ces H^+ ATPases est controversée, bien que certains auteurs aient pu démontrer sa présence dans la région apicale et la membrane apicale tant des cellules à chlorure que des cellules pavimenteuses (pour revue: Perry, 1997). Il semble malgré tout que le principal site d'absorption du sodium soit constitué par les cellules pavimenteuses (Laurent *et al.*, 1994; Lin *et al.*, 1994). Des expériences réalisées sur le poisson-chat (*Ictalurus nebulosus*) montrent que, lors d'une hypercapnie (augmentation de la pression de CO_2), la surface fractionnaire des cellules à chlorure et les flux de Cl^- diminuent drastiquement mais que, par contre, l'absorption et les flux de Na^+ ne semblent pas touchés par la presque disparition des ionocytes de l'épithélium primaire (Goss *et al.*, 1992b). De plus, des microanalyses aux rayons X faite sur *Salmo trutta* révèlent que des changements environnementaux de la concentration en Na^+ influencent la concentration intracellulaire de sodium des cellules pavimenteuses sans affecter les cellules à chlorure (Morgan *et al.*, 1994). Les flux de sodium sont également sous la dépendance de la Na^+/K^+ ATPase. En eau de mer, le rôle de la Na^+/K^+ ATPase n'est plus à démontrer (fig. 13a). Cette protéine est une pompe électrogénique qui assure l'efflux de trois ions Na^+ contre l'influx de deux ions K^+ par un mécanisme de phosphorylation moyennant l'hydrolyse d'un ATP. Le complexe enzymatique est constitué de deux sous-unités polypeptidiques a et b. La sous-unité a (poids moléculaire: 100-122 kDa) contient les domaines catalytiques et les fonctions transportrices. La sous-unité b fortement glycosylée (poids moléculaire: \pm 55 kDa) stabilise la sous-unité a et est probablement responsable de la maturation et de la translocation de l'enzyme vers la membrane cellulaire (pour revue: McCormick, 1995). La Na^+/K^+ ATPase, localisée dans la membrane basolatérale des cellules à chlorure, maintient une faible concentration en Na^+ et une forte charge négative dans la cellule. Le gradient de sodium est ainsi utilisé pour l'entrée de Cl^- du compartiment sanguin vers la cellule grâce au co-transport $Na^+/K^+/Cl^-$; par la suite, les ions Cl^- quittent la cellule à chlorure par des canaux à chlorure apicaux. Le sodium est quant à lui transporté vers le milieu extérieur via l'espace paracellulaire en suivant le gradient électrique (Silva *et al.*, 1977). Dans ce modèle, la Na^+/K^+ ATPase génère des gradients électrochimiques qui permettent l'excrétion des ions Na^+ et Cl^- .

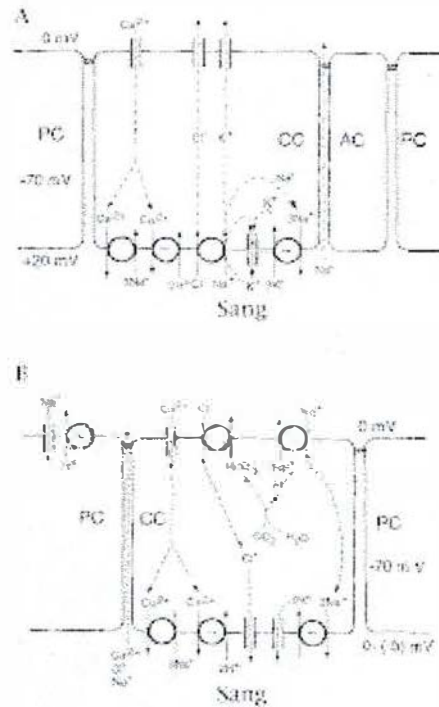


Figure 13a. Fonctionnement de la $\text{Na}^+/\text{K}^+\text{ATPase}$.

Représentation schématique des transports ioniques au niveau de la cellule à chlorure en eau de mer (A) et en eau douce (B), le transport actif et le cotransport sont représentés en trait plein, la diffusion est représentée en trait pointillé (Wendelaar Bonga, 1997).

CC: cellule à chlorure; PC: cellule pavimenteuse; AC: cellule accessoire

En eau douce, le rôle de la $\text{Na}^+/\text{K}^+\text{ATPase}$ semble plus difficile à élucider, ce rôle doit cependant être à l'inverse de ce qui se passe en eau de mer en relation avec l'absorption d'ions monovalents. Si on tient compte de la présence probable des échangeurs $\text{Cl}^-/\text{HCO}_3^-$ et Na^+/H^+ , plus de la présence de canaux à sodium couplés indirectement avec des $\text{H}^+\text{ATPases}$ apicales au niveau de la cellule à chlorure, la $\text{Na}^+/\text{K}^+\text{ATPase}$ transporterait l'excès intracellulaire de sodium vers le compartiment sanguin fournissant un gradient électrochimique pour le transport apical du sodium et le transport basolatéral des chlorures. A contrario, cette hypothèse tient difficilement si on postule que ce sont les cellules pavimenteuses qui sont le principal site de l'absorption transépithéliale de Na^+ , ces cellules présentant une faible activité $\text{Na}^+/\text{K}^+\text{ATPase}$. On peut cependant signaler que, si le transport spécifique du sodium par chaque cellule pavimenteuse est faible, la capacité totale de transport du sodium par ces cellules est grande en tenant compte de leur abondance (Perry, 1997). On peut ajouter également que l'on n'observe aucune augmentation de l'activité de la $\text{Na}^+/\text{K}^+\text{ATPase}$ chez le saumon atlantique placé dans une eau pauvre en ions (McCormick, 1995) alors que Perry et Laurent (1989) ont montré que les flux de Na^+ et de Cl^- ainsi que la surface fractionnaire des ionocytes de la truite arc-en-ciel placée dans des conditions similaires étaient fortement augmentés. La relation entre la $\text{Na}^+/\text{K}^+\text{ATPase}$ et la régulation ionique en eau douce nécessitent donc des éclaircissements. Cette enzyme joue en tout cas un rôle crucial pour les poissons qui migrent d'un environnement hypoosmotique à un milieu hyperosmotique. Chez le saumon atlantique, l'activité de la $\text{Na}^+/\text{K}^+\text{ATPase}$ augmente de 2 à 5 fois pendant la smoltification par rapport à un tacon (Figure 13b) et est en corrélation avec le niveau de

smoltification (Wedemeyer *et al.*, 1980). Cette haute activité est à mettre en relation avec l'augmentation de surface du système tubulaire et surtout avec la capacité du smolt à s'adapter au milieu salé (Pisam *et al.* 1988).

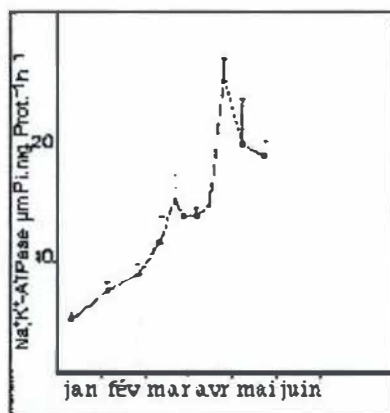


Figure 13b. Evolution de l'activité de la Na^+/K^+ ATPase lors de la smoltification du saumon atlantique (Prunet *et al.*, 1989).

3.4.2.2. Le rein

Peu d'études se sont penchées sur le rein et ses fonctions durant la smoltification. Pourtant, des changements drastiques s'opèrent car, en général, les téléostéens d'eau douce produisent une importante quantité d'urine fort diluée (hypotonique) tandis que ceux d'eau de mer excrètent peu d'urine concentrée (isotonique) (Hoar, 1988). Des études comparatives d'espèces euryhalines en eau douce et en eau de mer montrent qu'ils modulent leur physiologie avec les variations du milieu. L'excrétion d'une urine plus ou moins diluée est sous dépendance de plusieurs facteurs dont la filtration glomérulaire et la réabsorption tubulaire. En eau douce, la filtration glomérulaire est élevée et la réabsorption tubulaire est basse. En eau de mer, par contre, la filtration est fortement réduite et la réabsorption est grandement accélérée (Hoar, 1988). Chez les salmonidés, il a été mis en évidence par Holmes et Stainer (1966) une réduction de 50% du flux urinaire chez *O. mykiss* en comparaison avec les pré-smolts (en eau douce). L'étude du taux de filtration glomérulaire ("glomerular filtration rate" ou GFR) montre que celui-ci est 50 % plus bas chez les smolts. Ces résultats suggèrent un changement dans le rein durant la phase de transformation parr-smolt avant la migration ; cela pourrait être préadaptatif à la vie en mer (Hoar, 1988).

Les mêmes mesures sur le saumon atlantique (*S. salar*) donne des résultats différents (Eddy et Talbot, 1985). Ceux-ci ont rapporté une augmentation du flux d'urine de 50 % coïncidant avec la mise en place de l'argenture en comparaison des pré-smolts et des tacons. Hoar pense déjà en 1988 que des investigations dans le domaine seraient très intéressantes, ce qu'entreprend plus tard Gilles Bœuf en 1987. Celui-ci a découvert que chez la truite de mer, une diminution du nombre de glomérules chez les smolts est à mettre en parallèle avec les variations des taux de filtration glomérulaire déjà étudiés. La même étude sur une espèce du genre *Oncorhynchus* (la truite arc-en-ciel) a montré une augmentation de la densité de glomérules chez des individus au stade smolt.

3.4.2.3. La vessie

La vessie urinaire est un organe osmorégulateur important chez beaucoup de téléostéens (Hirano *et al.*, 1973). En eau douce, la perte de sel est réduite par une réabsorption active du sodium et du chlore de l'urine en provenance du rein au niveau de celle-ci tout en étant relativement imperméable à l'eau. Dans une étude sur des saumons coho d'un an adapté à l'eau douce ou à l'eau salée, Loretz *et al.* (1982) ont rapporté une réduction de l'absorption en eau de mer. Cela suggère que l'absorption soit nécessaire chez les salmonidés en eau douce pour contrer les pertes d'ions, mais en eau salée la réabsorption n'est pas nécessaire et peut même être néfaste. Il semble que, chez les salmonidés, la vessie ne joue qu'un rôle mineur dans le maintien de la balance ionique.

3.4.2.4. L'intestin

En eau douce, le poisson ne doit pas boire (flux net d'eau rentrant). Par contre, en eau salée, il doit compenser la perte en eau en buvant de l'eau de mer et récupérer celle-ci via les membranes intestinales. En effet, l'intestin augmente fortement l'absorption des fluides dans l'environnement hyperosmotique qu'est l'habitat marin (Collie et Bern, 1982). Cette élévation de l'absorption augmente durant la smoltification de saumon coho bien avant l'arrivée en mer.

Ce phénomène préadapte le jeune saumon à la vie dans l'océan de concert avec les modifications de l'osmorégulation branchiale et rénale. Le rôle de l'absorption de nutriment par l'intestin semble changer durant la transformation parr-smolt. Une augmentation de l'influx de proline a été enregistrée et suggère que la demande nutritionnelle pour une forte croissance pendant la smoltification est rendue possible par une augmentation de l'efficacité alimentaire (Hoar, 1988). Expérimentalement, le cortisol et la GH augmentent l'absorption intestinale de la proline et permettent de réguler ce processus durant la smoltification.

3.4.3. Autres modifications subies lors de la smoltification.

Les électrolytes plasmatiques.

Des études se sont penchées sur le domaine des variations de concentrations en électrolytes plasmatiques (sodium Na^+ , potassium K^+ , et chlorure Cl^-). Chez les salmonidés des genres *Salmo* et *Oncorhynchus*, en eau douce, les concentrations en électrolytes tournent autour de valeurs comme : Na^+ , 133-155 meq/l ; K^+ , 3-6 meq/l ; et Cl^- , 111-135 meq/l (Fontaine, 1975). La concentration en Cl^- plasmatique décroît juste avant la migration du saumon atlantique (Leroy *et al.*, 1980) ce qui n'a jamais été observé chez les saumons du pacifique (Leroy *et al.*, 1980). En ce qui concerne le calcium et le magnésium, aucuns changements pré-migratoires n'ont été observés.

Autres modifications métaboliques

Baraduc et Fontaine (1955) ont rapporté que le métabolisme oxydatif du smolt de saumon atlantique (*Salmo salar*) était de 30% plus élevé que chez le parr de la même espèce. Ces auteurs émettaient l'hypothèse selon laquelle la thyroïde aurait un quelconque rôle dans cette augmentation. Cela a particulièrement été observé dans le genre *Salmo* (Higgins, 1985).

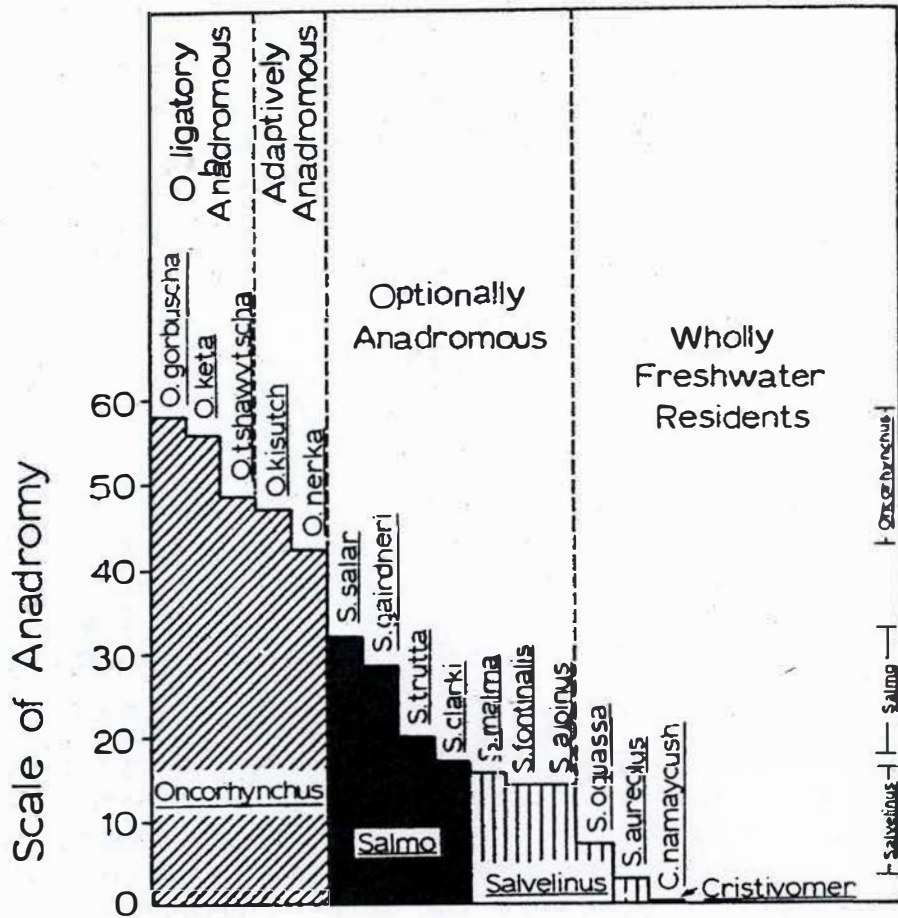


Figure 14. Echelle d'anadromie de salmonidés américains basée sur différents critères

Associés aux changements oxydatifs, on remarque une élévation du catabolisme des réserves du corps. On peut donc s'attendre durant la smoltification à un changement au niveau des concentrations en glucose, acides aminés et acides gras libres plasmatique. De plus, les réserves glycogéniques et lipidiques diminuent parallèlement à une élévation de la teneur en eau du poisson. Sheridan *et al* (1985) démontrèrent, chez le saumon coho, un déclin en glycogène et en graisse dans les tissus dû non seulement au catabolisme mais surtout dû à une diminution de leur synthèse.

4. La migration partielle

Le terme "migration partielle" décrit le phénomène selon lequel une population est partagée entre des individus migrants et d'autres résidents. La migration partielle se passe dans bien d'autres taxa que chez les poissons, de l'insecte (observé chez les plécoptères (Lillehammer, 1976)) aux plus grands vertébrés (Jonsson et Jonsson, 1993). Chez les poissons (Fig. 14), le fait est connu chez le saumon atlantique (*S. salar*), le saumon de fontaine (*Salvelinus fontinalis*), le saumon sockeye (*O. nerka*), le saumon masu (*O. masou*), la truite arc-en-ciel (*O. mykiss*), la truite commune, l'éperlan (*Osmerus eperlanus*), la morue (*Gadus morhua*),... Les populations de poissons partiellement migrateurs sont souvent polymorphes, avec les individus résidents beaucoup plus petit par rapport à la partie migratrice.

4.1. Pourquoi seulement quelques individus ?

La fécondité et la fertilité augmentent avec la taille des poissons (Fleming et Gross, 1991). En passant d'un environnement pauvre en nourriture à une zone plus riche, le fitness (la valeur adaptative) des individus migrants peut augmenter malgré le taux de mortalité plus élevé et la maturité sexuelle retardée à cause du changement environnemental et de la quantité d'énergie qu'il a fallu dépenser pour effectuer la migration. L'augmentation du fitness peut être mesurée comme une augmentation du taux intrinsèque d'augmentation (paramètre Malthusien) (r) comme défini par l'équation d'Euler-Lotka : $\sum l_x b_x e^{-rx} = 1$ (où l_x est le taux de survie spécifique à l'âge, b_x est le taux de natalité spécifique à l'âge et x est l'âge). La raison d'une augmentation du fitness malgré la maturité retardée est expliquée de manière mathématique par un taux intrinsèque (différence entre le taux de natalité spécifique instantané et le taux de mortalité spécifique instantané) à l'avantage des individus sédentaires, car ils se reproduisent plus tôt que les migrants, mais le taux net reproductif est souvent à l'avantage des individus anadromes. La "décision" d'un organisme de migrer ou pas est affaire de coûts et de bénéfices de la migration comparativement à un mode de vie résident. La migration est favorisée par sélection naturelle si le paramètre Malthusien est augmenté par le mouvement vers un nouvel habitat. Pareillement, la sédentarité est favorisée si ce style de vie donne le plus haut succès reproducteur par unité de temps. Pour chaque poisson, leur fitness est maximisé s'il minimise le rapport μ/g ; où μ est le taux de mortalité spécifique à la taille et g est le taux de croissance spécifique à la taille (Jonsson et Jonsson, 1993). Cela explique pourquoi le taux de croissance est un indicateur du succès reproductif. Chez les amphibiens, par exemple, c'est ce rapport qui est responsable de la transformation têtard-grenouille.

Les coûts et les bénéfices de la migration sont nombreux. Par exemple, les poissons anadromes doivent allouer des ressources énergétiques à la smoltification, et être capables de

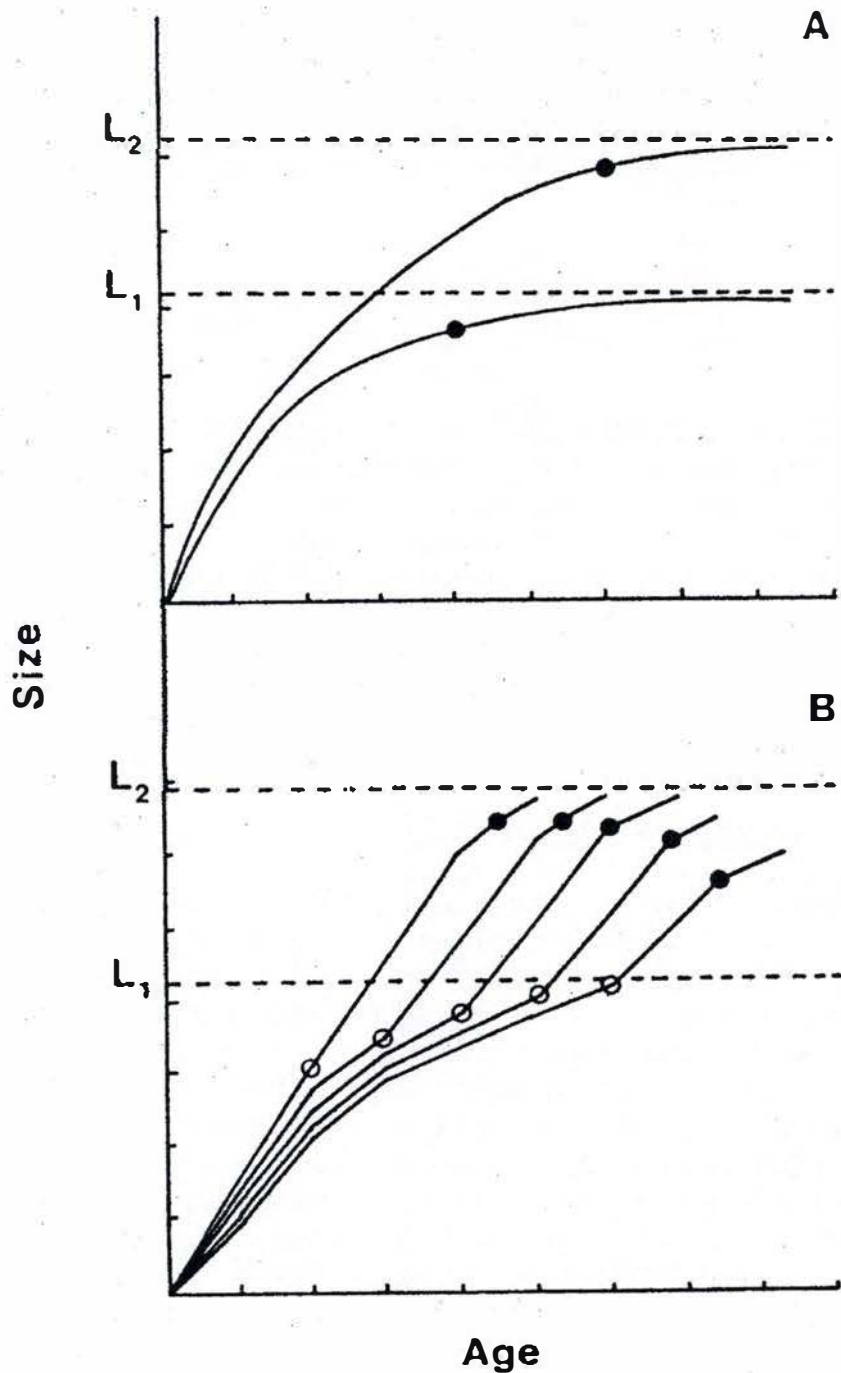


Figure 15. (A) Age moyen à la maturité (●) des populations de migrants partiels. Une partie de la population reste dans un habitat où la longueur asymptotique du poisson est L_1 , l'autre partie se déplace pour se nourrir dans un nouvel habitat où la longueur asymptotique du poisson est L_2 . (B) Variation de l'âge à la migration (○) de l'habitat 1 et âge moyen à la maturité (●) dans l'habitat 2 en relation avec le taux de croissance et la longueur. (Jonsson, 1985).

maintenir un environnement interne stable en eau de mer. De plus, le voyage des grands migrateurs comme le saumon, qui parcourt plusieurs milliers de kilomètres au cours de son cycle de vie, est aussi très énergivore. La mortalité par maladie et par prédation est aussi plus importante chez les migrateurs que chez les résidents.

Les avantages de la migration sont quant à eux particulièrement ceux de l'accès à une source de nourriture plus importante, à un régime thermique de la masse d'eau plus stable et l'évitement de conditions environnementales mauvaises comme des étés trop chauds et des débits trop faibles (Nikolskii, 1963). La courbe de croissance de Von Bertalanffy, (âge en fonction de la taille) typique des poissons, suit une courbe présentant un plateau (une croissance quasiment nulle) à un âge déterminé et variable suivant les espèces. Mais de manière générale, ce plateau a une valeur plus élevée chez les individus migrateurs par rapport aux résidents conspécifiques (Fig. 15). La moyenne du nombre d'œufs produits est bien plus élevée chez les migrateurs en rapport avec leur plus grande taille. Par exemple, les truites anadromes capturées dans une rivière de Norvège ont produit 1790 œufs, alors que la forme résidente de la même région n'en produit que 330 (soit 20% de leurs consœurs anadromes). Par contre, les truites migrantes mûrent 2 ans plus tard par rapport au sédentaires (Jonsson, 1985).

4.2. Maturation sexuelle versus migration

Apparemment, la migration et la maturation sexuelle sont deux processus antagonistes chez les poissons partiellement migrateurs. En fait, chez la truite commune et l'omble, les individus qui sont sexuellement mature au stade parr ne smoltifieront jamais et n'iront jamais en mer (Nordeng, 1983).

La taille du corps est souvent limitée par la nourriture présente dans le milieu, et les poissons atteignent souvent leur maturité sexuelle à une taille proche de la valeur asymptotique déterminée par la ration de nourriture (Jonsson et Jonsson, 1993). Dans certaines situations, cette ration peut être améliorée en passant d'un mode d'alimentation à un autre (régime alimentaire composé de zoobenthos à un régime piscivore, par exemple), en se déplaçant dans l'entourage ou plus loin où la nourriture est plus abondante. Par ce changement de niche écologique, les poissons évitent la stagnation à une certaine taille déterminée par la capacité de la niche. Par exemple, la truite qui migre de l'affluent d'un lac vers celui-ci pour se nourrir ou de même manière la truite anadrome qui se rend dans les aires d'engraissement des océans retarde sa maturité de une voire plusieurs années. Ce phénomène a été mis en évidence chez les grands ombles arctiques qui changent de régime alimentaire en passant d'un régime composé de macro-invertébrés aux poissons (Jonsson *et al.*, 1989).

L'âge et la taille de la migration peuvent varier au sein d'une population. En effet, les poissons ayant une croissance plus élevée ("fast growers") migrent souvent plus jeunes et à une plus petite taille que les poissons à croissance faible ("low growers") (Jonsson, 1985). De plus, les besoins métaboliques varient avec les poissons. Les "fast growers" ont besoin de plus d'énergie que les "low growers" de même. Des expériences de Metcalfe *et al.* (1992) indiquent que les fast growers de saumon montrent déjà au stade de l'œuf un métabolisme plus élevé que les futurs "slow growers" de la même fratrie. Cela a comme conséquence que les "fast growers" atteignent beaucoup plus tôt et à une taille plus faible les capacités alimentaires du milieu. Ce qui explique pourquoi ceux-ci migrent plus tôt.

Il a été remarqué, en condition contrôlée, que la proportion de poissons résidents dans une population de saumons pouvait être augmentée en intensifiant le nourrissage (Nordeng, 1983). D'une autre manière, la maturité peut-être induite en diminuant l'intensité de celui-ci. En condition naturelle, il n'existe pas de coupure nette entre les "fast growers" qui migrent et retardent leur maturité et les "low growers" qui restent en rivière et qui atteignent leur maturité plus tôt.

4.3. Quels sont les poissons qui migrent ?

Dans les populations de poissons migrateurs partiels, les mâles prédominent bien souvent dans les sédentaires et la proportion de femelles dans les migrateurs est dès lors plus élevée. La prédominance des femelles dans les géniteurs qui remontent pour frayer après un séjour en mer est attribuée par certains auteurs à une mortalité naturelle plus importante des mâles ou à une prise plus importante de ceux-ci par la pêche maritime (Alm, 1950). Il semble évident que ce n'est pas la seule explication aux phénomènes. Quand on examine le sex-ratio d'une jeune cohorte de truites dans une rivière, on se rend compte qu'il est parfaitement équilibré. Par contre, le sex-ratio devient à l'avantage des mâles dans les cohorte plus vieilles. Cela suggère qu'il y a plus de femelles qui migrent en mer que de mâles.

Pourquoi les femelles sont-elles plus migratrices que les mâles ? Les différences génétiques dans les tactiques évolutives entre les sexes en sont en partie responsables. Dans les mêmes conditions artificielles d'élevage, on remarque que les immatures de mâles et de femelles grandissent au même taux de croissance, mais les femelles mûrent à un âge et une taille plus élevés (Jonsson, 1989). De plus, les femelles sont génétiquement programmées pour utiliser des aires d'engraissement plus risqués que les mâles (Jonsson, 1989).

Pourquoi les mâles sont-ils moins migrateurs que les femelles ? Ceci est probablement dû à la valeur adaptative qui est différente entre les sexes. Chez les femelles, cette valeur adaptative est intimement liée à la taille. La production d'œufs par les femelles (fécondité X taille des œufs) augmente avec la taille de celles-ci (Jonsson et Jonsson, 1993). De plus, les femelles les plus grandes sont plus aptes à défendre un site de frai que des femelles plus petites. Chez le saumon coho, il en résulte une valeur adaptative vingt-trois fois plus élevée chez les grandes femelles par rapport aux petites. A cela s'ajoute le fait que les grandes femelles soient plus attractives que les petites auprès des mâles.

Les mâles montrent des stratégies reproductives alternatives quand des mâles de petite et de grande taille se trouvent sur les mêmes aires de frai. Une compétition pour la femelle en vue de couvrir ses œufs se produit pendant la période de frai. Ce sont généralement les grands mâles qui sont les principaux géniteurs. Les petits mâles, incapables de défendre un leur place sur la frayère, utilisent la technique du "sneaker" (satellite) qui consiste à féconder les œufs par de brefs passages sur ceux-ci sans affronter les grands mâles.

4.4. La migration est-elle contrôlée par des facteurs environnementaux ou génétiques ?

Il n'existe pas de réponse simple à ce problème. Il y a des éléments en faveur de l'un et de l'autre facteur. L'influence environnementale a déjà été mise en évidence à travers la disponibilité en nourriture dans de nombreuses expériences en laboratoire chez la truite commune (*S. trutta*) par Skrochowska (1969) et par Jonsson (1989) et sur l'omble arctique par

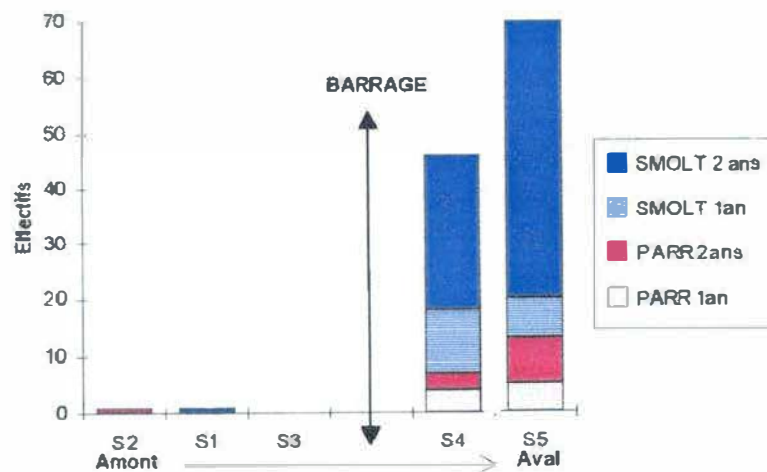
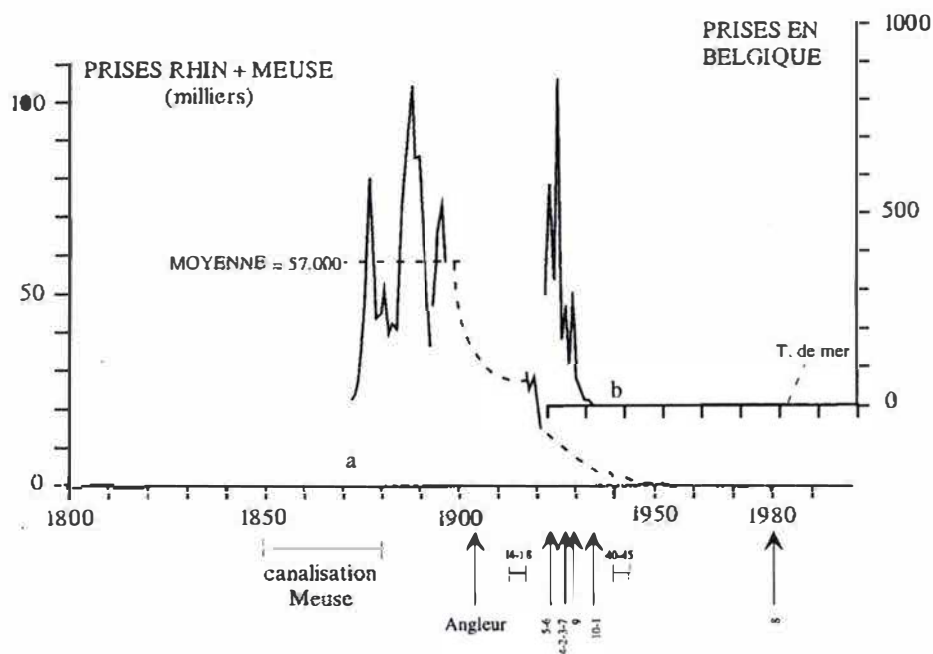


Figure 16. Origine géographique des migrants du Douet de la Taille (Normandie) en 1994. S1 à S5 sont les secteurs sur lesquels tous les juvéniles ont été marqué à l'automne 1993. (Ombredane, 1996)



Prises de saumons (et sans doute de truites de mer) répertoriées :
 - à la criée de Rotterdam, pour le Rhin et la Meuse hollandaise (a);
 - d'après un rapport de la Direction Générale des Eaux et Forêts française, pour la Meuse belge (b).
 → mise en service des barrages

Figure 17. Evolution des prises de saumons et de truites de mer de 1800 à nos jours sur le Rhin et sur la Meuse (Phillipart, 2002).

Nordeng (1983). De plus, on a remarqué qu'aussi bien des parents résidents que des migrants donnent une descendance mixte. Le cas des îles de Kerguelen nous montre ce phénomène en milieu naturel. Des oeufs embryonnés (stade ocellé) de truites de rivière de souche française ont été introduites en 1958 dans les îles vierges de tout salmonidé pour la pêche sportive. Quelques années plus tard, on retrouva des individus de grande taille ressemblant aux grandes truites de mer de l'Atlantique (Davaine & Beall, 1982). En Amérique du Nord, on a lâché des alevins de truite de mer qui ont donné quelques années plus tard l'écotype truite de rivière (fario) (Rousef'ell, 1958). La migration partielle est aussi sous dépendance génétique. On relève une proportion de jeunes futurs résidents plus importante quand les parents sont eux-mêmes sédentaires et inversement pour les migrants (Nordeng, 1983).

Cependant, à l'intérieur d'une population, la différence génétique entre individus migrants et résidents apparaît comme étant très faible voir inexistante. Les deux écomorphes pondent en même temps et proviennent tous deux des mêmes parents (Gross, 1984). De plus, il a été observé, qu'autant dans les rivières norvégiennes qu'anglaises et irlandaises, les populations de truites anadromes et résidentes sont très similaires d'un point de vue d'une analyse du polymorphisme enzymatique (Hindar, 1991). Dans une rivière de Norvège, une analyse de la hiérarchie de la diversité génique a été réalisée. Celle-ci démontre que 34 % de la variation résulte des différences entre les populations et qu'aucune hétérogénéité ne résulte de différence entre les migrants et les non-migrants (Cross *et al.*, 1992).

Une autre observation a été faite par Tanguy (1994) lors d'une expérience sur des populations de truites de mer en Bretagne. Elle remarque lors de la dévalaison, par marquage-recapture, que la grande majorité des juvéniles migrants provenaient de populations se trouvant en aval d'un barrage infranchissable. La zone en amont n'étant pas plus productive que celle située en aval, on peut supposer qu'il y a une certaine héritabilité du comportement migratoire (Fig. 16).

5. La situation de la truite de mer en Belgique.

5.1. Historique et réapparition

Peu de données concernant la truite de mer sont disponibles car par le passé, cette espèce était beaucoup plus rare et moins recherchée que le saumon atlantique. Avant 1920, des données de pêche professionnelle indiquent que la truite de mer était régulièrement observée en Belgique. Une chute des captures s'est produite lors 1930, cela correspondant à la mise en service des barrages sur la Meuse. Aucune truite n'a plus été retrouvée depuis ce moment jusqu'en 1983 où sur la basse Berwinne, un individu de grande taille possédant tous les caractères de l'écotype truite de mer est capturé. Les données les plus récentes de capture scientifique de truites migrantes (remontantes ou dévalantes), en Meuse hollandaise, font état d'une moyenne de 94 individus recensés par an (Philippart *et al.*, 2002) (Fig. 17). Un suivi par radio-pistage des géniteurs de saumon et de truites de mer est également effectué. Lors du placement de l'émetteur, un sexage des poissons est réalisé. Encore une fois, les femelles sont plus nombreuses (Phillipart *et al.*, 2001).

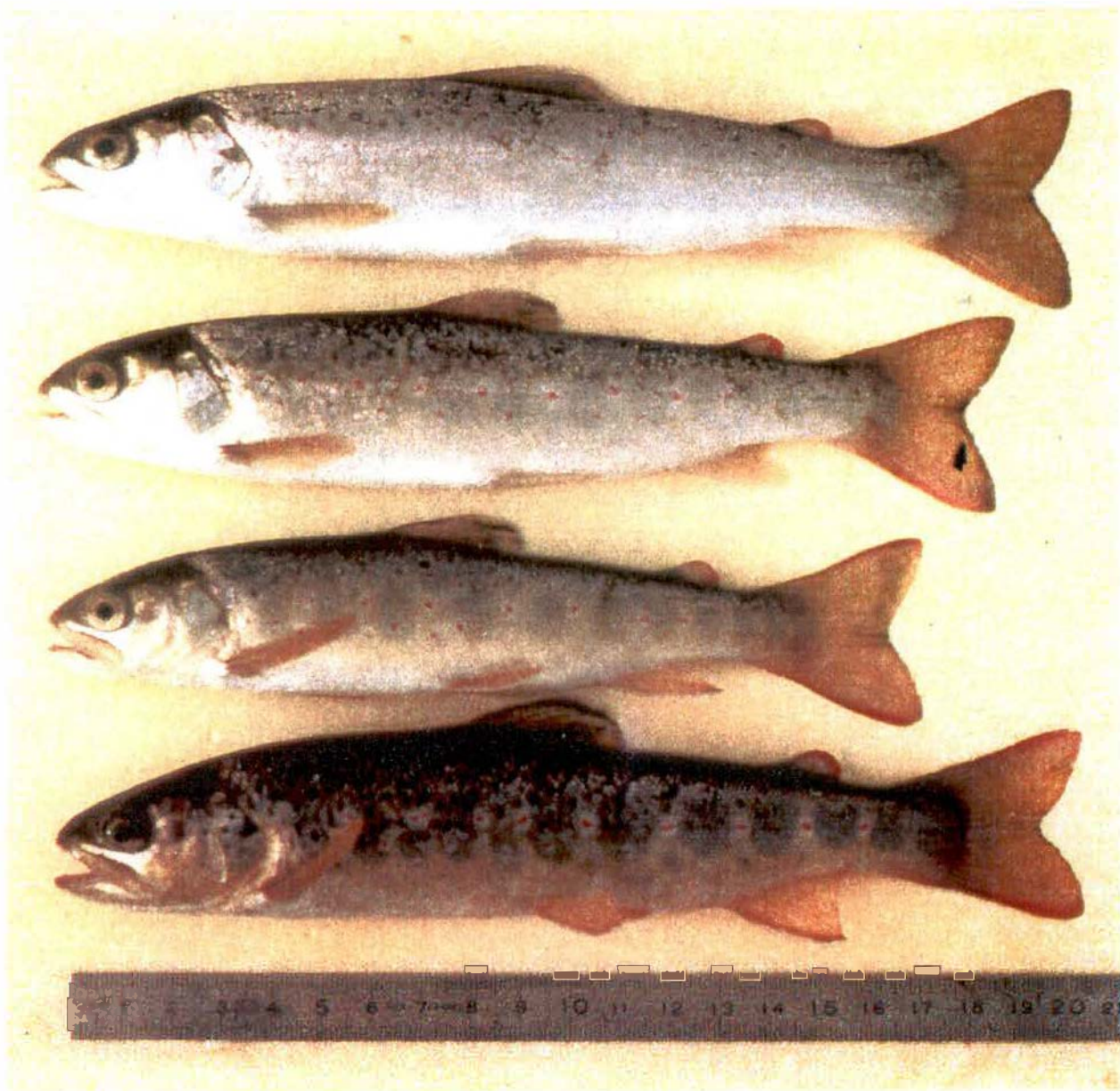


Figure 18. Différents phénotypes de truites migrantes. (photo A. Richard)

5.2. Doute par rapport à la détermination.

Les truites qui sont capturés lors de leur migrations descendante présentent des patrons de coloration bien moins nets de ce à quoi on peut s'attendre (Fig. 18). En effet, on retrouve aussi bien des individus ayant le morphotype des truites fario résidentes (points rouges robes sombres,...) que des individus très typique truite de mer (très argenté, liseré rouge absent de l'adipeuse,...). Une estimation visuelle de l'état de ces truites ne semble donc pas suffisante pour déterminer leur devenir. Il semble que comme Tanguy (1993) l'a fait, une caractérisation physiologique s'impose pour s'assurer du statut de la truite migrante. En effet, les truites capturées peuvent être des truites qui n'effectuent qu'une migration limitée en eau douce (potamodrome ou lacustre introduite) ou des truites anadromes qui sont en chemin vers la mer.

*Chapitre II: Matériel et
méthodes*

II. Matériel et méthodes.

1. Matériel biologique

1.1. Les truites sédentaires

Les truites sédentaires (de type fario) utilisées comme témoins proviennent de deux sites localisés sur des bassins versants différents. L'un des sites se trouve sur un affluent direct de la Meuse, le Samson. Ce ruisseau typiquement condrusien, prend sa source à +/- 20 km de son embouchure dans les campagnes du village de Sorée. Les pêches étaient réalisées dans le bois de Gesves. L'autre site est situé sur l'Aisne (bassin de l'Ourthe), en amont de la pisciculture d'Erezée. Le choix des deux sites s'est basé sur le fait que l'espèce présente un degré de polymorphisme tellement important qu'il semblait nécessaire de baser les expériences sur des stocks de résidents différents.

Les truites sédentaires sont prélevées par pêches électriques. Pour ce faire, on utilise un groupe électrogène DEKA 3 (courant alternatif redressé réglable de 300 volts à 600 volts et de 2 à 6 ampères d'intensité). Une cathode est placée dans l'eau en aval de la zone de pêche, l'anode (un manche isolant muni d'un anneau en métal recouvert d'un filet) est tenue en main par un opérateur dans l'eau. Une fois l'anode plongée dans l'eau, un champ électrique sphérique d'intensité décroissante au fur et à mesure que l'on s'écarte de celle-ci va rayonner et influencer le comportement des poissons se trouvant à l'intérieur du champ. Les terminaisons nerveuses présentes sur les flancs des poissons (les lignes latérales) sont des récepteurs sensibles à ce stimulus. La différence de potentiel appliquée à ces lignes latérales va déterminer une modification de comportement chez le poisson, qui va irrésistiblement nager vers le gradient de potentiel le plus élevé. C'est ce que l'on appelle la nage forcée. Une fois arrivé à proximité de l'anode, là où le champ électrique est le plus élevé, le poisson entre en électronarcose et est capturé dans une épuisette.

Les pêches ont été réalisées pendant trois périodes à savoir la seconde quinzaine d'avril, la fin de la première quinzaine de mai et une dernière au début du mois de juin lorsque la dévalaison est théoriquement terminée.

Les poissons ont été retenus sur le critère de la taille (tailles couvrant la gamme de celles des juvéniles migrants) et du caractère typique « truite de rivière » (coloration de la robe) des individus. Les individus sont ensuite anesthésiés (Phénoxy éthanol : 0.25 ml/l) afin de pratiquer la prise de sang puis euthanasiés afin de pratiquer les prélèvements utiles.

1.2. Les truites migrantes

Deux sites de piégeages sont utilisés. Le piège à la dévalaison de Lixhe et le filtre à poissons de la prise d'eau de la centrale de Tihange.

- Piège à la dévalaison de Lixhe. (fig. 1)

Le système est entièrement démontable, de telle sorte qu'il ne fonctionne que durant la période de dévalaison. Il est constitué de deux chambres communiquant entre elles par une ouverture de 80 cm de large sur 1.50 m de haut et situé à 75 cm du fond des chambres.

La première chambre (chambre des grilles) a été construite à hauteur de la partie terminale du chenal de dévalaison (chenal de dégrillage), ce qui donne une hauteur totale de

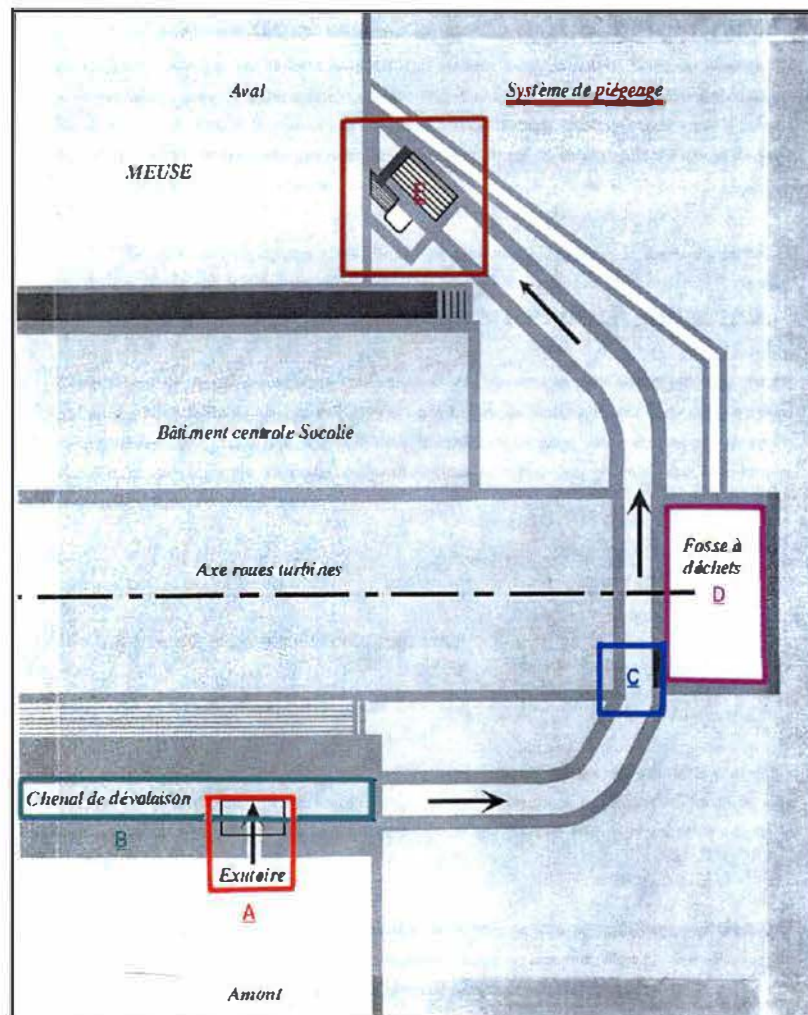


Figure 1. Plan général du système de piégeage à la centrale hydroélectrique de Lixhe



Figure 2. Grilles séparant les poissons des déchets. (Photo Rahier,2002)

5.2 m. Sa pente (3.8°) est identique à celle du chenal de dégrillage. La dénivellation du chenal de dévalaison (3 m) a permis d'installer une double grille (fig. 2) :

- Une grille supérieure de tri à large clair (5 cm) de 3.50 m de long sur 1.10 de large, fixée à la sortie du chenal de dévalaison (soit à 3 m du fond de la chambre), destinée à séparer les poissons des corps flottants. La largeur entre les barreaux de la grille est telle que les poissons de la taille d'un smolt puissent passer à travers, mais que la plupart des déchets glissent sur la grille et soient directement évacués vers la Meuse. Pour faciliter l'évacuation des déchets, l'inclinaison de la grille peut être réglée à 20 ou 30° .
- Une grille inférieure à faible clair (1 cm) de 2.5 m de long sur 1.10 m de large, fixée 1.35 m plus bas que la grille supérieure, destinée à recueillir les smolts. Afin de récupérer les smolts avec un maximum d'efficacité et un minimum de dommages, un de la pente de la grille a été également prévu.

Les smolts glissant sur la grille inférieure sont alors récupérés dans goulotte métallique (« goulotte de réception ») (fig. 3) de 30 cm de diamètre, placée à l'extrémité de la grille inférieure. Afin de limiter les risques d'engorgement, une fenêtre munie d'une grille placée dans le berceau de la goulotte permet d'évacuer l'eau qui s'y accumule, tout en garantissant un minimum d'eau de 40 mm dans le fond de la goulotte. Les poissons sont alors emmenés, via la goulotte, vers une seconde chambre de 5 m de profondeur (« chambre de capture »), creusée latéralement par rapport à la chambre des grilles. A la sortie de la goulotte, une grille (clair de 1 cm) légèrement inclinée les guides vers un vivier en polyester de 700 l (1190*740*800 mm), où ils sont piégés (fig. 4).

- Centrale de Tihange

Le second site de piégeage des truites migrantes se trouvait à Tihange en aval de la ville de Huy où l'équipe du Pr. Philippart (ULg) nous gardait les truites capturées.

Le piège se trouve sur la prise d'eau servant au refroidissement des réacteurs de la centrale nucléaire de Tihange (fig. 5). Les poissons passent d'abord par le canal de dérivation dont le débit est de $30 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$. Ils arrivent ensuite dans le système de tambours filtrants qui va permettre de séparer les déchets et les poissons de l'eau. L'eau est alors amenée vers les systèmes de refroidissement des réacteurs tandis que les poissons sont redirigés vers un conteneur où ils seront récupérés (fig. 6).

Les truites étaient mises en stabulation jusqu'à l'analyse.

Chaque poisson capturé a fait l'objet d'une caractérisation visuelle à l'aide d'une grille d'identification. Cette caractérisation se fait sur base de 8 critères. Ces critères sont cotés sur une échelle croissante du caractère "truite de rivière" noté 0 vers le caractère "truite de mer" noté par la valeur maximale du critère. A savoir la couleur de la robe (0-2), la présence ou non de "taches de doigts" sur les flancs (0-2), la présence et l'aspect de points rouges sur le corps (0-2), la présence ou non d'un liseré rouge sur les nageoires adipeuse (0-1), anale (0-1), et caudale (0-1), et sur les nageoires ventrales (0-2), et la ligne latérale ressortant ou non (0-1).

Les différents sites de prélèvements sont repris en annexe 7.

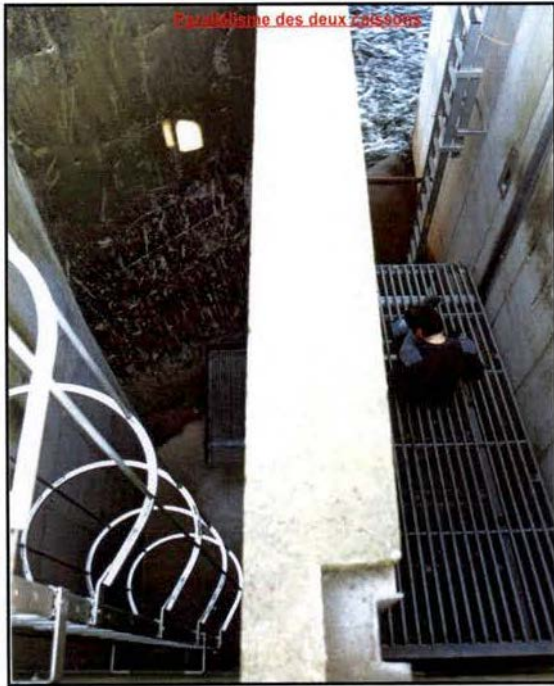


Figure 3. Vue des 2 chambres du piège.
(photo Rahier, 2002)

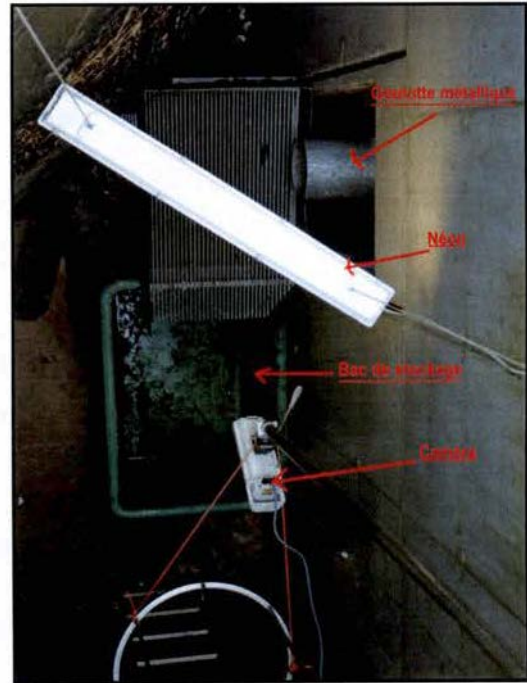


Figure 4. Système de récolte des poissons.
(photo Rahier, 2002)

2. Calcul du facteur de condition

Le facteur de condition est calculé par le rapport:

$$10^5 * Lt * P^{-3}$$

Où Lt = Longueur totale du poisson en mm

Et P = Poids du poisson en g

Ce facteur donne une idée de l'"affinement" du poisson.

3. Dosage de l'activité Na⁺/K⁺ATPasique branchiale

3.1. Prélèvement des filaments branchiaux.

Mc Cormick (1993) et Schrock *et al* (1995) ont présenté une méthode non létale de prélèvement de morceau d'arc branchial en vue de l'analyse de l'activité Na⁺/K⁺ATPasique.

Après anesthésie du poisson (Phénoxy éthanol :0.25ml.L⁻¹), une biopsie est pratiquée au niveau de la partie supérieure du premier arc branchial gauche. En prenant soin de couper les filaments suffisamment loin du vaisseau sanguin, à l'aide de ciseaux à pointes fines, le poisson ne saigne quasiment pas. Le poisson est ensuite placé dans un bac de réveil pendant quelques minutes pendant que l'on rince les filaments dans une solution tampon SEI. Les échantillons sont ensuite placés dans des eppendorfs qui après annotation, sont immédiatement congelés dans l'azote liquide. Le poisson réveillé peut être alors relâché.

3.2. Homogénéisation.

Les filaments branchiaux sont décongelés immédiatement avant la manipulation, mais garder à 0°C dans la glace. Après séchage sur papier buvard, on pèse l'échantillon et celui-ci est alors homogénéiser dans le tampon SEI à l'aide d'un piston en verre (Kontes), pendant 20 secondes et maintenu dans la glace durant toute l'opération afin de maintenir l'échantillon froid malgré l'échauffement dû aux forces de frottements. L'homogénat est placé dans un eppendorf préalablement pesé afin de calculer la dilution.

3.3. Dosage proprement dit

(Méthode de Mc Cormick, 1993)

Le dosage est basé sur le principe de l'inhibition spécifique de l'activité de la Na⁺/K⁺ATPase par l'Ouabaine.

Dans une cuvette, on place 2 ml d'un mélange d'une solution A ou B avec une solution saline dans une proportion de 3 :1. La réaction enzymatique commence avec les 10 µl d'homogénat. La disparition du NadH est suivie via la variation d'absorbance qui est mesurée pendant 20 minutes à 340 nm.

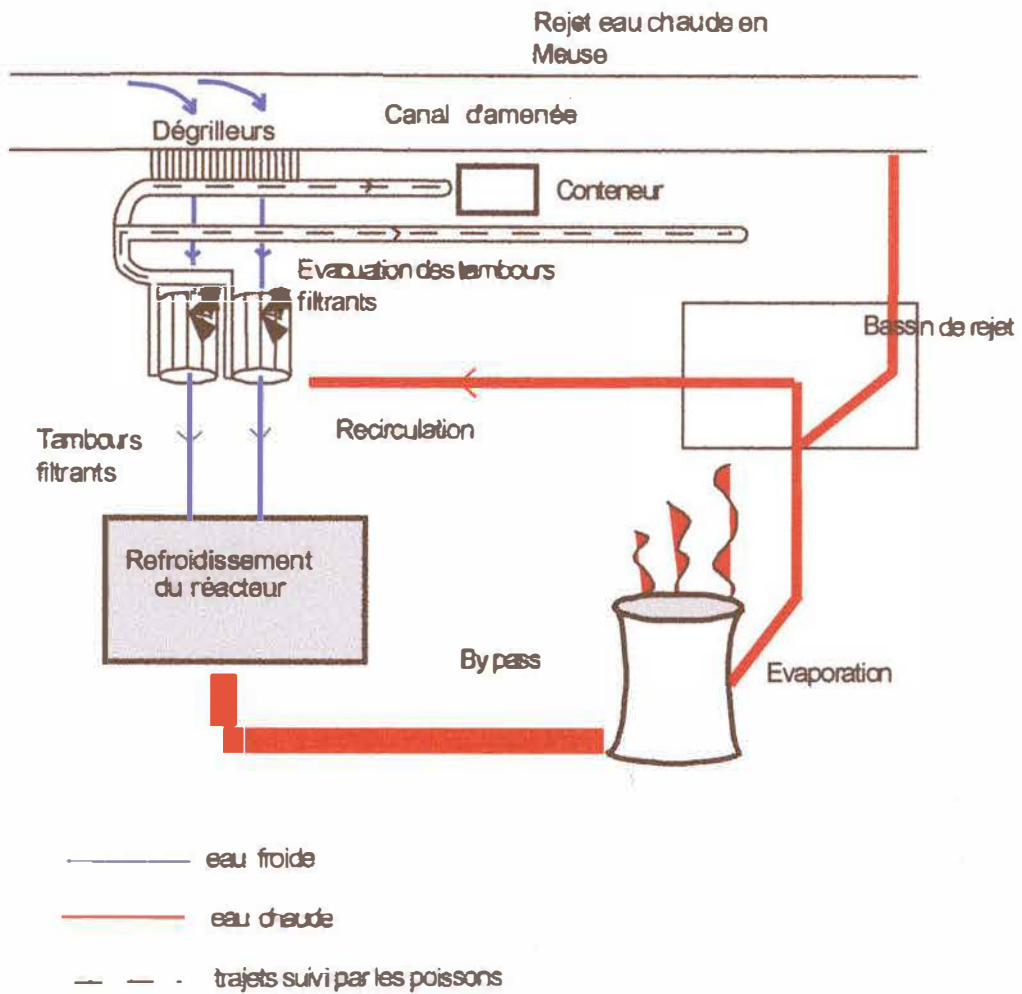


Figure 5. Description du système de piégeage de la centrale de Tihange.

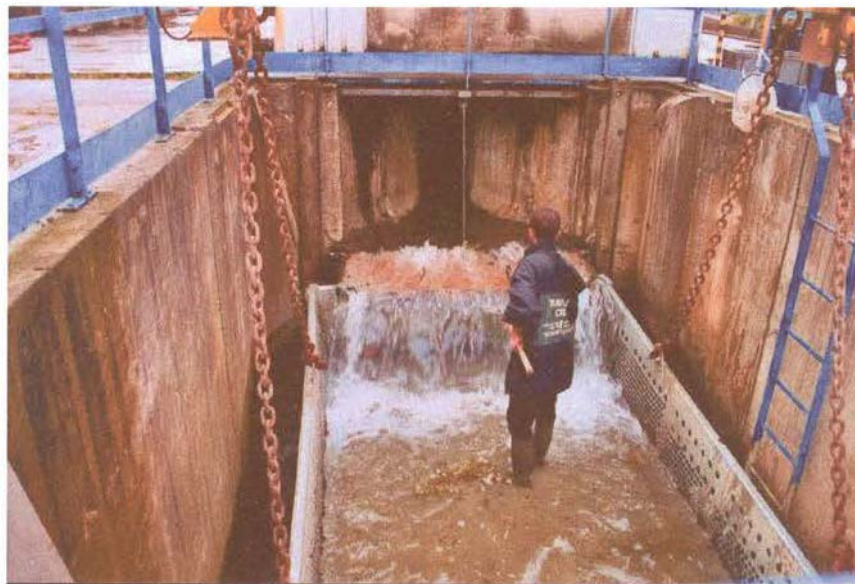
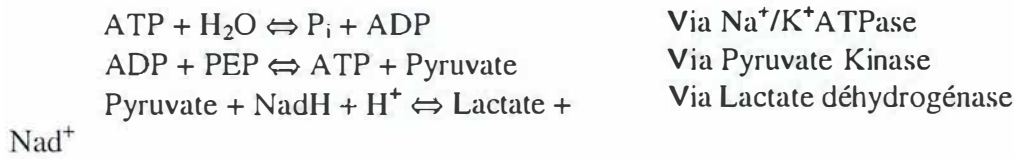


Figure 6. Opérateur récoltant les poissons provenant du système des tambours filtrants.



La différence des pentes des réactions avec (activité Mg⁺⁺ATPasique) et sans Ouabaïne (activité totale) donne l'activité Na⁺/K⁺ATPasique.

Solution utilisée

Tampon SEI : Imidazole 50mM, Sucrose 150 mM, EDTA 10 mM, à pH 7.3

Solution A : Lactate déshydrogénase/Pyruvate kinase 5/4 U, Phospho éno pyruvate 2 mM, NadH 0.22 mM, ATP 6.5 mM, Imidazole 50 mM, à pH 7.5.

Solution B : comme la solution A mais avec Ouabaïne 5 mM.

Solution saline : NaCl 100 mM, KCl 100 mM, MgCl₂ 10.5 mM, Imidazole 50 mM, à pH 7.5.

3.4. Calcul de l'activité

L'activité Na⁺/K⁺ATPasique exprimée en U/gr de tissu à partir des variations d'absorbances est obtenue par l'expression suivante:

$$\frac{\Delta DO_{\text{éch}} * \text{dilution} * 2}{6.22 * \text{temps} * \text{volume hg}}$$

Avec ΔDO_{éch} = différences de variation d'absorbance au cours du temps de l'échantillon
6.22 = coefficient d'absorption du NADH

3.5. Dosage des protéines

(Méthode de Lowry, 1951)

Les homogénats sont dilués 25 fois dans le tampon SEI afin d'obtenir 0.5 ml d'échantillon. 0.5 ml de NaOH sont ajoutés afin de dénaturer les protéines. Ensuite, on ajoute 5 ml d'une solution de Na₂CO₃-Tartrate-CuSO₄ (100/1/1) que l'on laisse réagir pendant 10 à 15 minutes. La dernière étape consiste à placer 0.5 ml de Folin dans chaque tube. Après exactement 30 minutes, on lit les absorbances à 650 nm au spectrophotomètre (Milton Roy spectronic GENESYS 5).

La concentration en protéines dans chaque échantillon est calculée par:

$$\frac{Cc \text{ ét} * \Delta DO_{\text{éch}} * \text{dil.}}{\text{Vol éch} * \Delta DO_{\text{ét}}}$$

Où Cc ét = concentration de l'étalon

$\Delta DO_{\text{éch}}$ = différences de variation d'absorbance au cours du temps de l'échantillon

Dil = dilution totale du tissu

Vol éch = volume de l'échantillon

$\Delta DO_{\text{ét}}$ = différences de variation d'absorbance au cours du temps de l'étalon

L'activité Na^+/K^+ ATPasique est ensuite rapportée en μmol d'ADP produite par mg de protéine par heure.

4. Sexage des poissons sédentaires et migrants.

Le sexage est réalisé sur chaque poisson tué. Il se fait par observation des gonades. Une différence nette apparaît, les gonades mâles sont fines et blanchâtres, les gonades femelles sont quant à elles jaunâtres à orangées.

5. Dosage des hormones plasmatiques

Le sang est prélevé de l'artère caudale à l'aide d'une seringue héparinisée (héparine Leo 25000 I.E./U.I./ml) de 1 ml. Le plasma est récupéré à l'aide d'une pipette pasteur après centrifugation à 4200 rpm à 18°C pendant 30 minutes et stocké en vue de l'analyse ultérieure au congélateur à -80°C.

5.1. Dosage des hormones thyroïdiennes T3 et T4

Les dosages des hormones thyroïdiennes ont été réalisés avec des kits de dosage ORION Diagnostica Spectria T4 [^{125}I] et T3 [^{125}I].

Le dosage est basé sur le principe du radio immuno assay (RIA). Un échantillon d'une concentration inconnue d'hormone est ajouté à une solution contenant une concentration fixe de la même hormone marquée par un isotope radioactif dans ce cas, se sera de l'iode ^{125}I . Cette préparation est alors incubée dans des tubes revêtus d'anticorps ("coated") reconnaissant spécifiquement la T3 ou la T4. D'autre part, la même expérience est réalisée avec des concentrations connues de l'hormone étudiée ce qui permettra de réaliser une courbe de calibration.

Chaque kit contient :

- Une série de tubes coatés avec des anticorps monoclonaux T4 ou T3.
- Une dose de 11 ml d'une solution concentrée de ^{125}I T4 ou T3 dans du tampon barbital (0.05M) contenant du NaN_3 à une concentration inférieure à 0.1%. L'activité est inférieure à 250 kBq.
- Des standards afin de permettre le calcul de la courbe de calibration. Ceux-ci contiennent pour la T4, 6 doses de 0, 20, 50, 100, 200 et 300 nmol/l dans du sérum humain auquel est ajouté < 0.1% de NaN_3 et 0.1 % de Kathon comme conservateur. Pour la T3, les concentrations des standards s'échelonnent comme suit: 0, 0.5, 1.0, 2.0, 4.0, 6.0 et 12.0 nmol/l
- Du diluant contenant du barbital à 0.05M, du NaN_3 à <0.1 % et du ANS 0.06 %.

Le calcul des concentrations se fait à l'aide la formule donnée par la courbe de calibration en tenant compte du taux de fixation de l'anticorps.

5.2. Dosage de l'hormone de croissance (Growth Hormone).

5.2.1. Marquage (annexe 1)

Le marquage a été réalisé dans le département de Physiologie animale du Pr. Paquay des FUNDP.

Technique à la chloramine T

L'hormone lyophilisée (salmon/trout Growth Hormone GHBU100 de chez Gropep) est réhydratée dans de l'eau bidistillée à raison de 1mg d'hormone par ml. L'aliquot qui sera marqué est quant à lui dilué encore 5 fois toujours dans de l'eau bidistillée.

Une colonne pour chromatographie est préparée avec du séphadex G50-80 qui est mis en suspension dans un tampon Wide-NaCl (0.06M) et laissé à gonfler pendant une nuit. Le séphadex est ensuite coulé dans une colonne de 1 cm de diamètre et de 20 cm de long préalablement munie d'une boule de laine de verre et d'un peu de sable de mer (seasand, Merck) à l'extrémité inférieure. Une fois le séphadex en place, on fait passer un solution d'albumine pour saturer les sites de grandes tailles. L'excès d'albumine est alors rincer par 15 ml de tampon Wide-NaCl.

Solutions utilisées

1.30g de séphadex (Merck G-50-80) dans 100 ml de Wide-NaCl

Tampon Wide-NaCl : Dilution 10 fois d'un tampon phosphate à pH 7.55.

Tampon phosphate : 7.5g de KH_2PO_4
77.9g de Na_2HPO_4
porté à 1 l avec de l'eau distillée.

Solution d'albumine : 2 g de BSA (albumine bovine fraction V, XXX)) dans 100 ml de Wide-NaCl.

Marquage de l'hormone.

Dans un tube conique, on place 10 μl de NaI^{125} dilué dans du NaOH avec 25 μl de tampon Wide, 10 μl de GH diluée 5fois dans l'eau bidistillée et 20 μl de chloramine T qui servira d'oxydant puissant. Cette oxydation permettra le couplage de l' I^{125} à l'hormone. Après avoir laissé réagir pendant 30 s, on ajoute 25 μl de $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_5$ pour arrêter le marquage. Le mélange est ensuite passé sur la colonne et remplacé par du tampon Wide, afin de séparer l'hormone du NaI restant et de récupérer les fractions correspondant au maximum d'activité du premier pic de radioactivité. Celle-ci est mesurée à l'aide d'un compteur Geiger (Mini instruments Scintillation meter de type 5,40).

Solutions utilisées

NaI¹²⁵ : 1 mCi dans 10 µl de NaOH (Hamersham).

Chloramine T (Merck 2426) : 40 mg par 10 ml d'eau distillée.

Na₂S₂O₅ (Merck 6528) : 28 mg par 10 ml d'eau distillée.

5.2.2. Dosage proprement dit. (annexe 2)

La GH plasmatique est dosée par RIA ("radio immuno assay"). Ce type de dosage est basé sur une compétition entre de l'hormone marquée (GH^{*}) et de l'hormone contenue dans le plasma (hormone froide). La première étape consiste à placer dans un tube de 4 ml 50 µl de plasma ou d'une solution d'hormone à concentration connue (afin de réaliser une courbe de calibration) avec 50 µl de la solution d'anticorps (Gropep Anti-salmon growth hormon AJI PAN1) et laisser le couplage se réaliser pendant 4 heures. Ensuite, on ajoute la GH^{*} à raison de 50 µl par tube. Après une nuit, on met 250 µl d'une solution d'ARGG dans les tubes que l'on remise pendant 4 heures. Un tube appelé TC ("total count") est également réalisé. Celui-ci contient tout sauf l'anticorps anti-GH Salmon/trout. Les échantillons sont alors centrifugés à 4500 rpm durant une demi-heure et décanté à l'aide d'une pompe à vide munie d'une pipette pasteur. La décantation permet de séparer l'hormone marquée qui ne s'est pas fixée à celle qui s'est fixée sur l'anticorps. La lecture des tubes se fait à l'aide d'un compteur à scintillation (LKB Wallac 1277 Gammamaster). Le calcul se fait de la même manière que pour les hormones thyroïdiennes.

6. Analyse scalimétrique

6.1. Préparation des écailles

Les écailles sont prélevées sur chaque poisson suivant le protocole décrit par Ombredane (1990) et sont récupérées dans des sachets prévus à cet effet.

Elles sont ensuite rincées dans une solution de KOH (Vel 1591) afin de les débarrasser des impuretés et du mucus. Les écailles les moins régénérées sont ensuite lavées dans de l'eau distillée avant d'être séchées sur papier absorbant puis positionnées entre deux lames en verre (ca. 76 X 26 mm, Menzel-Glaser).

6.2. Détermination de l'âge

Les écailles sont ensuite observées à l'aide d'un lecteur de microfilm (Ampaco micron 780) agrandissant 40 X afin de déterminer l'âge du poisson. La méthode scalimétrique se base sur l'examen morphologique et l'étude biométrique des écailles. L'écaille de truite est du type cycloïde avec une partie antérieure et une partie postérieure. Au centre de l'écaille se trouve le foyer. Sa structure est basée sur deux couches : l'inférieure, transparente et régulière, composée de lamelles superposées et la supérieure faite de nombreuses crêtes disposées concentriquement autour du foyer (les circuli).

La reconnaissance de la marque annuelle ou annulus pour l'écaille, se fonde sur deux critères. Le premier, qui est plutôt un critère de reconnaissance générale, est la succession de zones claires à circuli espacés et de zone sombres à circuli resserrés. Celles-ci caractérisent une période de faible croissance (croissance hivernale) alors que les premières correspondent à une saison de bonne croissance (Didier et Micha, 1996).

6.3. Estimation de la croissance

Les paramètres de croissance sont calculés à partir des écailles. L'expression suivante permet de rétro-calculer les tailles du poisson à des âges déterminés :

$$L_n = a + R_n / R_{n+1} (L - a)$$

Avec

L = longueur du poisson (mm)

R_n = longueur de l'écaille (mm * 40)

L_n et R_n sont les longueurs respectives du corps et de l'écaille au $n^{\text{ème}}$ annulus.

a = l'ordonnée à l'origine qui indique la longueur théorique à laquelle les écailles apparaissent (mm).

A partir des longueurs rétro-calculées, on peut calculer les taux de croissance des poissons ayant eu au moins une année de croissance complète. Il en résulte que sur les poissons d'âge $l+$ il est impossible de calculer le taux de croissance.

7. Microscopie optique des reins

Les coupes et colorations ont été effectuées dans le département d'histologie et d'embryologie du Pr. Y. Poumay des FUNDP.

7.1. Dissection du poisson et préparation de l'échantillon en vue de la coloration.

Un morceau de la partie médiane du rein est prélevé sur chaque poisson tué. Cette opération est réalisée en prenant soin de ne pas couper d'autres organes qui laisseraient s'échapper des sécrétions qui auraient pu abîmer le tissu.

Après dissection, un fragment de quelques mm d'épaisseur est immédiatement plongé dans du Bouin (Acide picrique 75 %, formol 20%, Acide acétique glacial 5 %) et fixé pendant minimum 24 heures. L'opération de paraffinage de l'échantillon est précédée de 3 bains de rinçage dans du méthanol 70% (celui-ci lave le tissu des cristaux d'acide picrique qui se sont formés lors de la fixation au bouin. L'étape suivante consiste en une déshydratation qui se fait automatiquement à l'aide d'un appareil " Elliot Shandon". Celui-ci fait passer les échantillons, placés dans des cassettes en plastique, dans 4 bains d'une heure de méthanol absolu, puis 4 bains de toluol et enfin 4 bains de paraffine. Les échantillons sont ensuite inclus dans de la paraffine à 58°C qui en se solidifiant donne un petit bloc facilement manipulable et dans lequel le tissu peut être conservé plusieurs semaines avant d'être coupé.

7.2. Coupe et étalement

La coupe est réalisée sur les échantillons paraffinés ayant baignés une nuit dans du Mollifex afin de ramollir les tissus. Le tissu est dégrossi à 25 μm jusqu'à la partie centrale du rein à l'aide d'un microtome Leica RM 2145. Une série de coupes sont ensuite réalisées à 6 μm . On sélectionne celle qui semble la plus belle et on l'étales sur une lame Superfrost sur laquelle on a préalablement posé quelques gouttes d'eau gélatineuse filtrée sur filtre de 100 μm (1/3 de feuille de gélatine commerciale pour 200 ml d'eau à 96°C). Les lames sont ensuite posées quelques secondes sur une plaque chauffante à 48°C pour que la coupe s'étende bien sous l'effet de la chaleur.

7.3. Coloration (Langeron, 1942) (annexe 3)

Selon la méthode de Langeron (1942)

Le trichrome à froid (hémalun-phloxine-vert lumière) s'avère être la meilleure coloration pour mettre en évidence les glomérules rénaux. Cette coloration met en évidence les noyaux en bleu, le cytoplasme en rose et le tissu conjonctif en vert. Cette coloration est faite sur des coupes de 6 μm sélectionnées au centre du rein.

La coloration commence par le déparaffinage de l'échantillon dans 2 bains successifs de toluol. Ensuite on réhydrate le tissu avec des bains de méthanol de plus en plus dilués. Vient après la coloration en tant que telle. Elle commence par le bleu Célestin, puis l'hémalun qui vont tous deux colorer le matériel nucléaire en bleu. Après différenciation dans l'alcool-HCl et rinçage à l'eau courante, on passe les lames dans un bain de solution rouge qui va colorer les cytoplasmes en rose. Enfin, le vert lumière dans ce cas (on aurait pu utiliser du bleu d'aniline) finit la coloration en mettant en évidence le tissu conjonctif en vert. L'échantillon est déshydraté dans l'alcool isopropylique absolu, puis repasser dans le toluol afin de permettre au D.P.X. d'adhérer à la lamelle que l'on colle à la lame.

7.4. Analyse de la coupe histologique.

Le comptage des glomérules se fait manuellement à l'aide d'un microscope (Leitz modèle KF-2) au grossissement 100X. Une fois l'échantillon analysé 2 fois, l'estimation de la surface est réalisée sur du papier millimétré.

8. Analyse statistique

Les analyses statistiques sont réalisées à l'ordinateur à l'aide du logiciel Statistica (Statsoft) et Excell (Microsoft).

L'analyse en composantes principales (ACP) a pour but de dégager, de l'ensemble des variables originales caractérisant un groupe d'objets, une série d'axes dont l'orientation permet d'exprimer, en un minimum de dimensions (souvent 2), un maximum d'information.

Le principe de l'ACP est le suivant:

1. tableau ($n \times p$) complet de données initiales exprimées dans la même unité (standardisation).

2. matrice de corrélation ($p \times p$) entre les variables initiales servant à mesurer l'intensité de la relation entre deux variables.
3. valeurs propres (eigen values) classées par valeur décroissante: il y en a autant que de variables initiales (p) et elle indiquent la quantité de variance expliquée par chacune des composantes, c'est-à-dire chacune des nouvelles variables obtenues par combinaison des variables initiales.
4. tableau des pourcentages de variances expliquées par chacune des composantes et exprimés par le rapport (variance expliquée par une composante/variance totale) * 100.
5. tableau ($p \times p$) des coefficients factoriels (factor score coefficients): pour une composante donnée, il fournit les coefficients par lesquels il faut multiplier chacune des variables initiales pour obtenir les coordonnées de chaque observation sur l'axe correspondant à cette composante.
6. tableau ($p \times p$) des corrélations entre composantes et variables initiales (factors loadings). Il donne les corrélations entre chacune des variables initiales et les composantes.
7. représentation graphique de la projection des variables sur le plan défini par les axes factoriels.
8. tableau ($n \times p$) des scores factoriels (factors scores): à chaque unité statistique sont associés autant de score factoriels qu'il y a de composantes.
9. représentation graphique de la projection des variables sur le plan défini par les axes factoriels. (Legendre et Legendre, 1984).

Chapitre III: Résultats

III.1. Caractérisation de la migration

La période de dévalaison des truites juvéniles migrantes a commencé cette année le 8 avril 2002 et s'est prolongée jusqu'à la fin du mois de mai 2002 (vers le 20 mai).

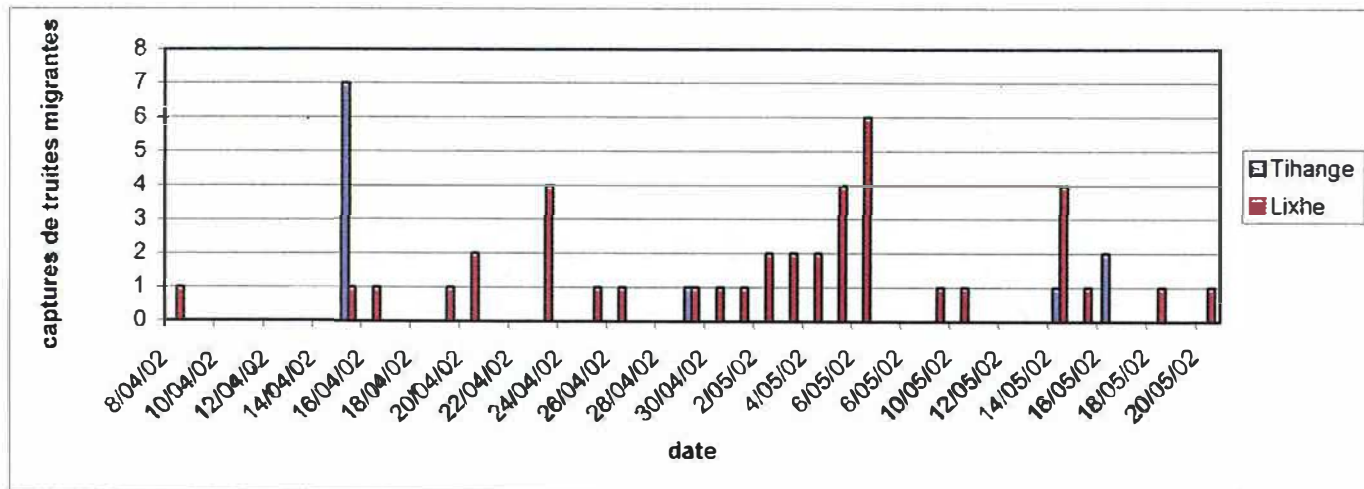


Figure III.1.1. Evolution des captures de truites communes (*Salmo trutta*) migrantes au niveau de Tihange de Lixhe.

Le nombre total de truites migrantes capturées s'élève à 51 dont 11 capturées à Tihange et 40 sur le site de Lixhe. Le nombre plus important de truites capturées à Lixhe est dû au fait que cette station se trouve en aval de Tihange et en aval de l'embouchure de l'Ourthe. Le bassin drainé par le fleuve à cet endroit est donc plus important.

On remarque sur ce graphique (Fig. III.1.1), que la dévalaison connaît une phase maximale durant la fin du mois d'avril et la première quinzaine du mois de mai pour ensuite décroître vers la fin mai. Il est à noter que les captures de Tihange ne sont pas en temps réel. Les truites capturées sur la prise d'eau étaient mises en stabulation jusqu'à ce que l'on vienne les chercher. On ne peut donc pas tirer de conclusion sur les pics de captures de ces moments. On observe aussi des périodes où aucune truite n'a été capturée. En général, ces périodes correspondent à des moments où le piégeage était compromis par des déchets flottants qui obstruaient le système.

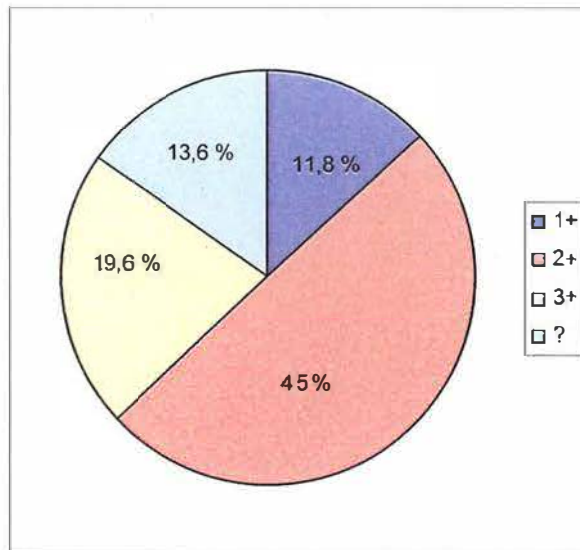


Figure III.1.2 Proportion des âges des truites communes migrantes (*S. trutta*) capturées à Tihange et à Lixhe (n tot. = 51)

On peut observer sur ce graphique (fig. III.1.2) que se sont majoritairement des truites d'âge 2+ qui migrent, ensuite par ordre de proportion décroissante, viennent les poissons d'âge 3+ puis d'âge indéterminé et enfin les individus 1+. Les âges ont été difficiles à déterminer sur certains poissons. La cause en est les derniers hivers trop doux que pour ralentir suffisamment le métabolisme des poissons. Les annulis sont donc moins marqués, cela a donc rendu la lecture de certaines écailles difficiles.

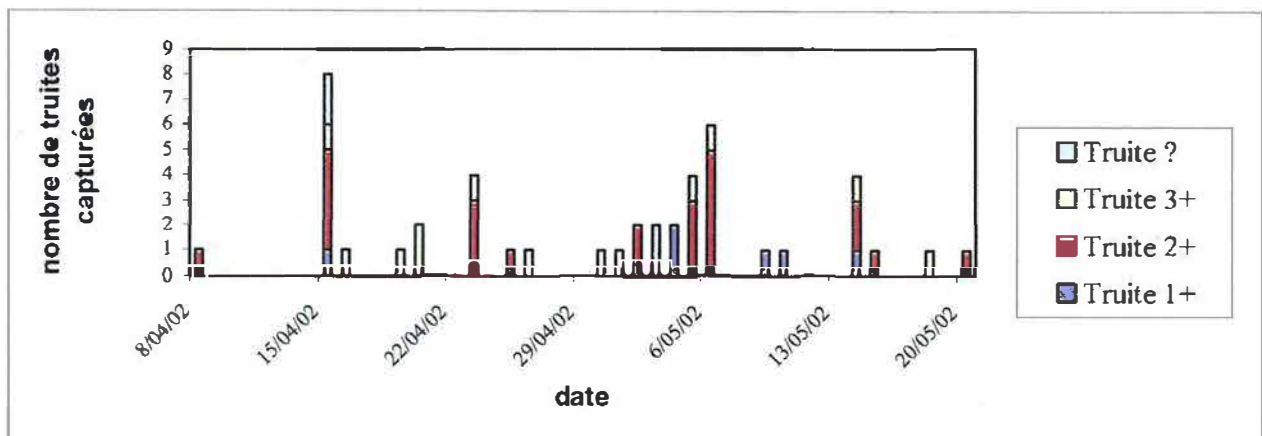


Figure III.1.3. Evolution de l'âge des truites communes (*S. trutta*) capturées à Tihange et à Lixhe au cours de la saison de dévalaison 2002.

Sur ce graphique (graphe III.1.3), on remarque une succession peu marquée de captures de truites de moins en moins âgées au cours du temps. Il semblerait que se sont les truites les plus vieilles (3+) qui migrent les premières puis viennent les individus 2+ et au fur et à mesure de la saison de migration, ce sont les plus jeunes (1+) qui dévalent. La majorité (23/51) des truites dévalantes sont d'âge 2+. La proportion de 3+ et de 1+ est quasiment identique (10 et 6 /51). Les truites d'âge non-identifié seraient plutôt des individus 1 ou 2+.

De plus, il est à noter que sur les 21 truites sexées, seulement 5 étaient des mâles. Le sex-ratio des truites migrantes semble donc être à l'avantage des femelles. Le premier mâle a été capturé le 4 mai soit relativement tard dans la saison de dévalaison. Ce faible nombre de données me permet de calculer une proportion de mâles migrants s'élevant à $\frac{1}{4}$.

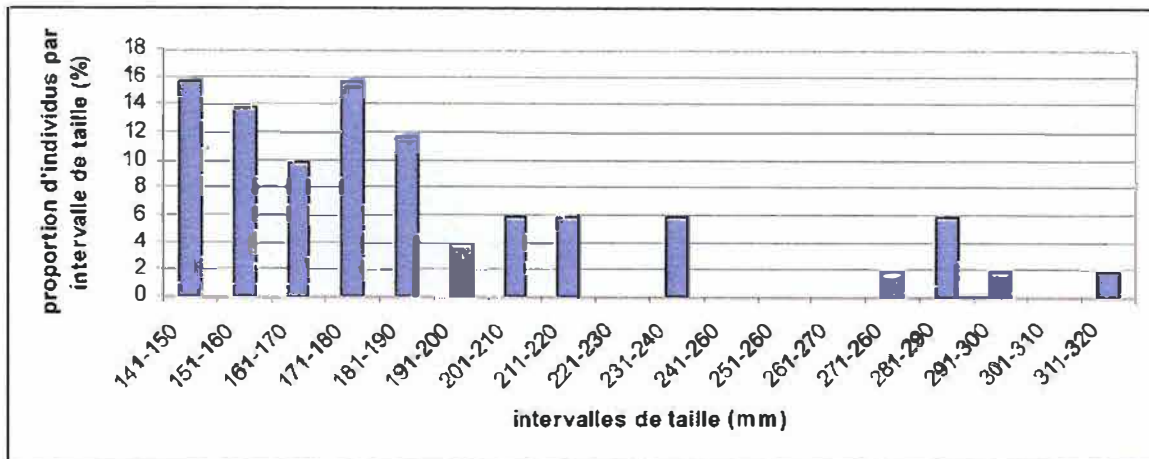


Figure III.1.4 Graphe fréquence-tailles des truites communes (*S. trutta*) migrantes capturées à Tihange et à Lixhe durant la saison de dévalaison 2002.

Ce graphe (figure III.1.4) nous permet de voir que ce sont en majorité des truites d'une gamme de taille comprise entre 141 mm et 190 mm qui migrent. La moyenne se situant à 190 mm. Cette moyenne est fortement déplacée vers la droite par les quelques individus de très grande taille.

III.2. Caractéristiques des truites résidentes témoin

Les truites résidentes utilisées comme témoin ont donc été pêchées pendant la moitié du mois d'avril, à la fin de la première quinzaine de mai, et après la fin théorique de la saison de dévalaison au cours de la première quinzaine de juin. Ces pêches ont eu lieu sur deux cours d'eau, le Samson et l'Aisne.

La taille des truites résidents (fig. III.2.1) sélectionnées recouvre la gamme des truites migrantes. Soit une taille moyenne de 174 mm avec un écart type de 37 mm alors que les truites migrantes présentent une taille moyenne de 191 mm avec un écart type de 44 mm.

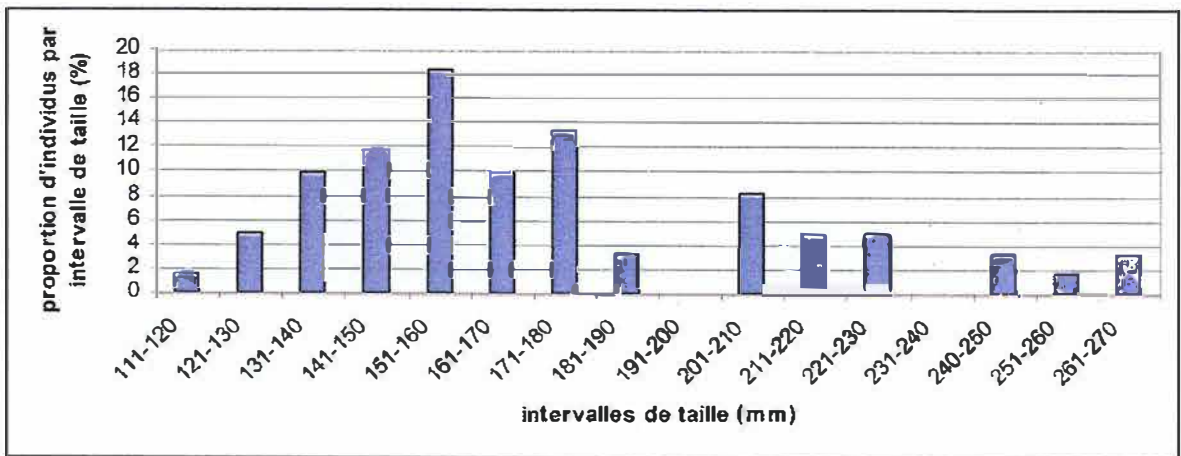


Figure III.2.1 Graphique fréquence-taille des truites communes (*S. trutta*) résidentes capturées dans le Samson et l'Aisne

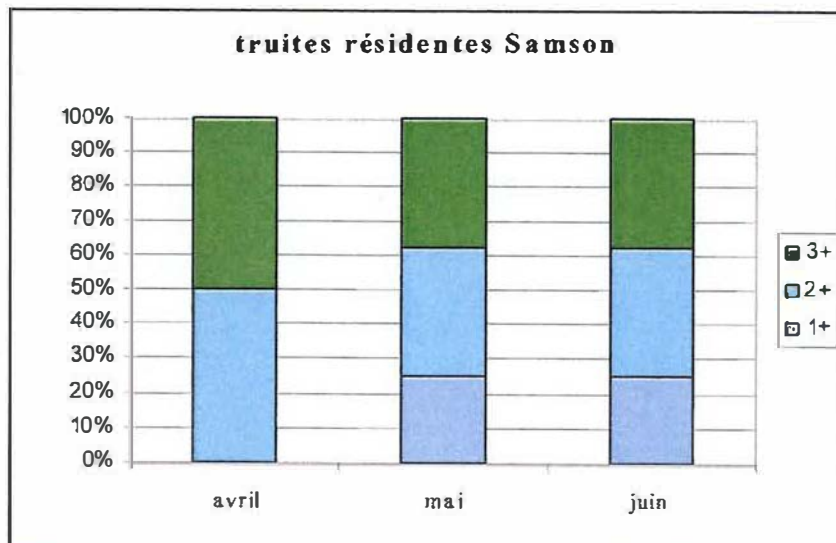


Figure III.2.2 âge des truites communes (*S. trutta*) résidentes capturées dans le Samson par pêche électrique

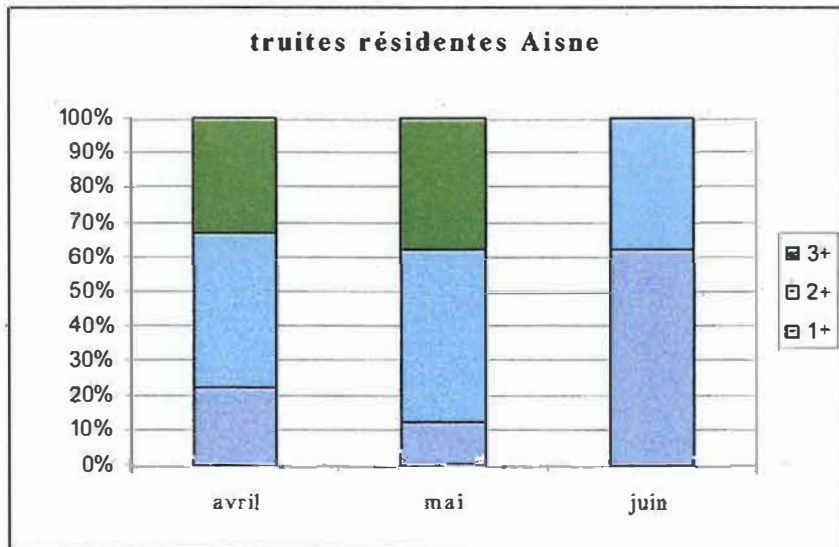


Figure III.2.3 âge des truites communes (*S. trutta*) capturées dans l'Aisne par pêche électrique

On peut voir sur ces graphiques (fig. III.2.2 et 2.3) que la proportion est variable d'une pêche à l'autre, l'estimation de l'âge étant influencée par la taille de l'individu.

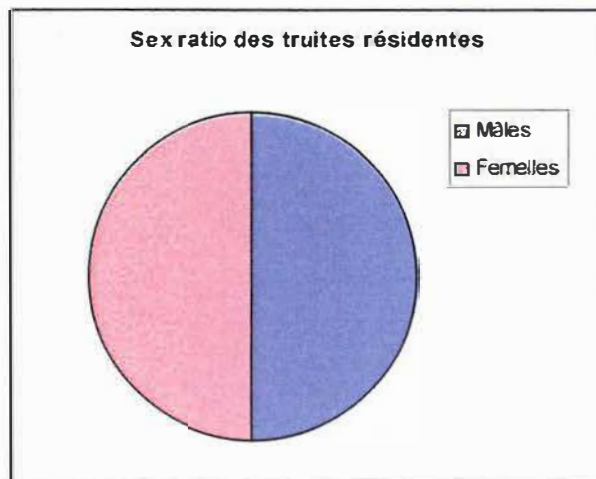


Figure III.2.4 proportion de mâles et de femelles des truites communes (*S. trutta*) résidentes capturées dans le Samson et l'Aisne

Dans ce cas-ci (fig. III.2.4), le sex-ratio est respecté, le nombre de femelles est exactement le même que celui des mâles.

III.3. Facteur de condition

L'analyse du facteur de condition va donner une indication de l'affinement du poisson.

III.3.1 Les truites résidentes

Il est important de comparer les deux populations de truites entre elles car une différence entre les facteurs de condition peut apparaître. En effet, celui-ci est influencé par les conditions trophiques du milieu. Si le ruisseau est très productif, les truites seront plus grosses sans pour autant être plus grandes, le rapport augmente donc dans ce cas.

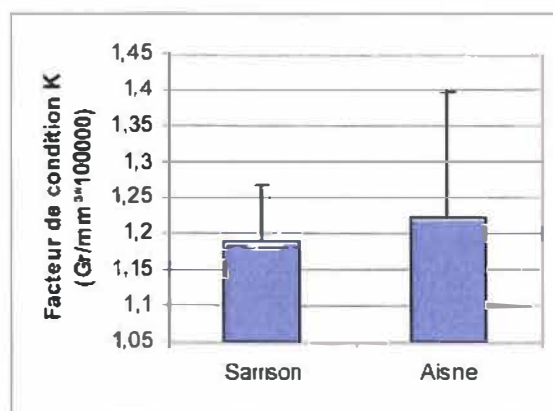


Figure III.3.1 Comparaison des facteurs de condition K (moyenne avec écart-type) des truites communes (*S. trutta*) résidentes capturées dans le Samson (n = 30) et l'Aisne (n = 30).

On remarque directement sur ce graphique (fig. III.3.1) qu'il n'y a pas de différence (test *t* de Student) entre les populations du Samson et de l'Aisne. La moyenne est de 1.19 ($\sigma = 0.08$) pour le Samson et de 1.22 ($\sigma = 0.17$) pour l'Aisne.

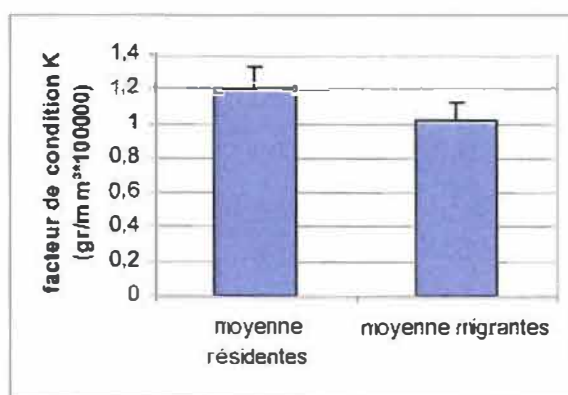


Figure III.3.2 Comparaison des facteurs de condition K (moyenne avec écart-type) entre truites migrantes (n=51) et truites résidentes (n=60).

La moyenne du facteur de condition pour les truites migrantes vaut 1.02 pour les migrantes ($\sigma = 0.10$) et elle s'élève à 1.20 ($\sigma = 0.12$) pour les truites résidentes.

On observe dans cette comparaison entre truites résidentes et truites migrantes (fig. III.3.2) une différence hautement significative (test t de Student) entre les deux populations. La diminution du facteur de condition suite à la smoltification est, dans ce cas, très nette.

III.4. Analyse des taux de croissance

L'analyse des taux de croissance se base sur l'accroissement de taille entre l'âge 1 et l'âge 2. Ces tailles sont rétrocalculées sur base de l'analyse scalimétrique.

Pour calculer ces tailles, on utilise la formule suivante: $L_n = a + R_n / R_a + (L - a)$

Les paramètres R_n (longueur de l'écaille au $n^{\text{ème}}$ annulus, $\text{mm} \cdot 40$), L (longueur du poisson, mm) et R_a (longueur totale de l'écaille, $\text{mm} \cdot 40$) sont connus. Le paramètre a est calculé pour le groupe des migrantes et celui des résidentes par l'équation de la droite suivante:

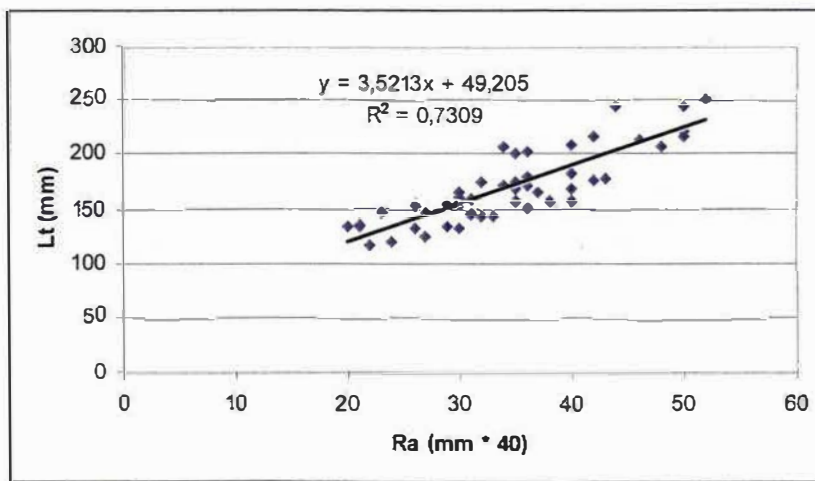


Figure III.4.1 Relation longueur totale poisson (Lt) - longueur écaille (Ra) des truites communes (*S. trutta*) résidentes du Samson et de l'Aisne (n = 45).

Ce graphique (fig. III.4.1) permet de connaître le paramètre a de l'équation et de rétrocalculer les longueurs des truites aux différents âges. Celui-ci vaut dans ce cas 49.2 mm.

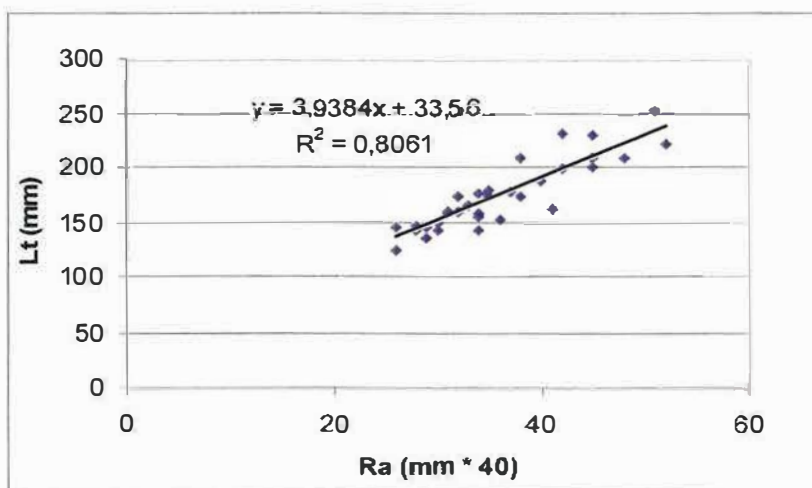


Figure III.4.2 Relation Longueur totale poisson - longueur écaille (Ra) des truites communes (*S. trutta*) migrantes (n = 25)

Ce second graphe (fig. III.4.2) nous permet d'estimer le paramètre a de la relation ci-dessus pour la population migrante de 33.5 mm.

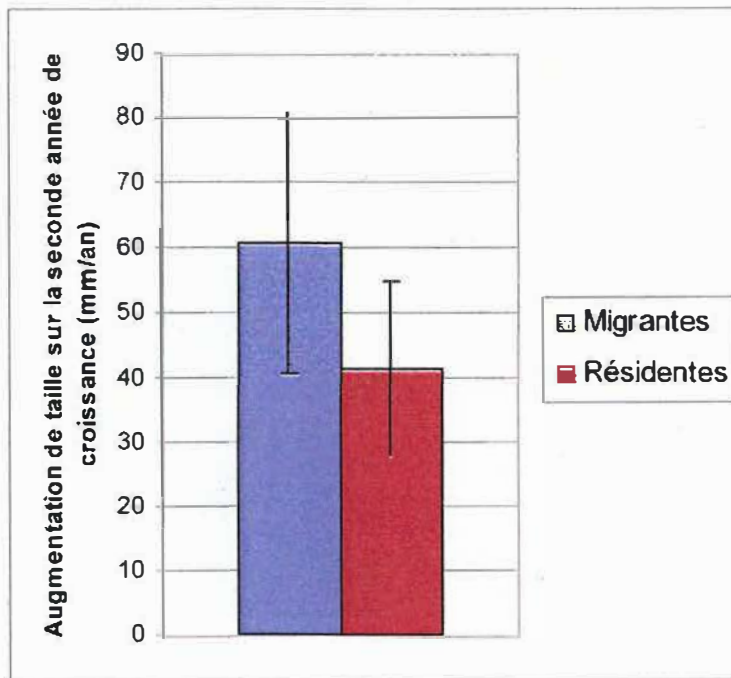


Figure III.4.3 Comparaison des moyennes des taux de croissance avec écart-type des populations de truites communes (*S. trutta*) migrantes et résidentes

La moyenne du taux de croissance lors de la deuxième année de croissance des migrantes se situent vers 61 mm/an ($\sigma = 20$) alors que cette moyenne n'est que de 41 mm/an ($\sigma = 13.5$) chez les résidentes.

En observant ce graphique (fig. III.4.3), on remarque une différence du taux de croissance entre truites migrantes et résidentes. Les truites migrantes présentent en générale une vitesse d'accroissement accentuée par rapport aux truites résidentes du Samson et de l'Aisne.

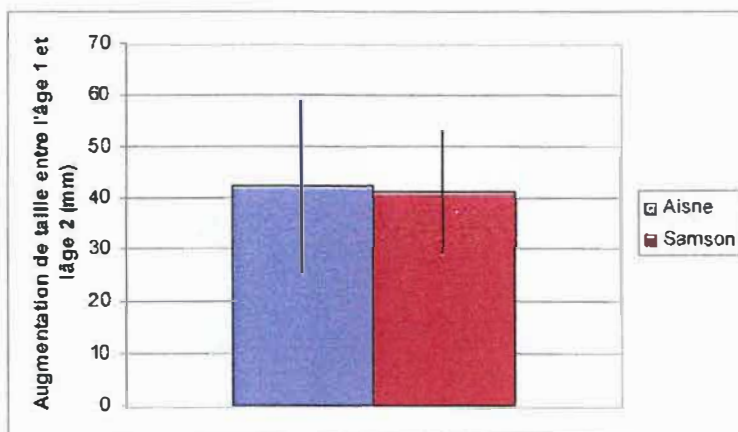


Figure III.4.2 Comparaison des moyennes des taux de croissance avec écart-type entre les populations de truites communes (*S. trutta*) résidentes du Samson et de l'Aisne

Alors que la même comparaison entre les populations du Samson et de l'Aisne ne montrent quant à elle aucune différence significative (test t de Student).

La différence entre les populations de truites migrantes et résidentes est hautement significative si on se réfère au test t de Student. La probabilité de se tromper en l'affirmant est inférieure à 1%.

III.5. Taux plasmatiques T3 et T4

Les taux plasmatiques en T3 et T4 sont mesurés sur certaines truites migrantes et sur toutes les truites résidentes capturées. La différence entre les nombres de truites sur lequel le dosage T4 a été réalisé et celui sur lequel on a dosé la T3 est due au manque de plasma. En effet, les poissons migrants semblent avoir un taux hématocrite (rapport globules rouges/plasma) plus élevé et donc, le volume de plasma récupérable est moins élevé. Cette affirmation reste encore à vérifier.

III.5.1 Taux plasmatiques de T3

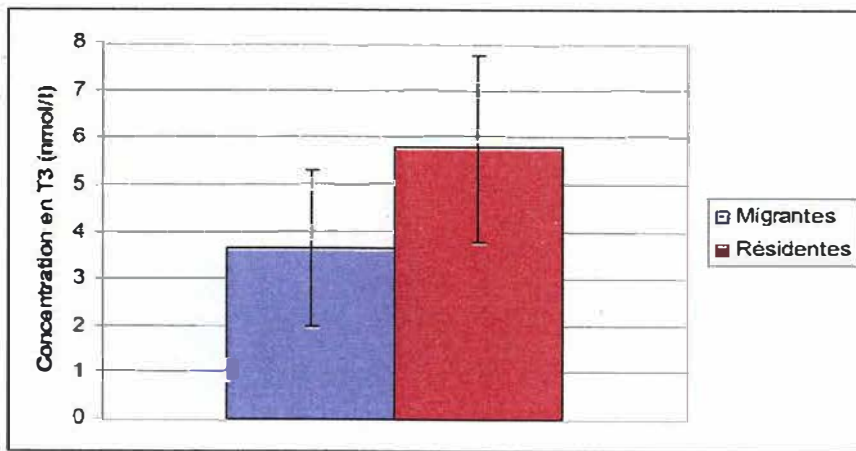


Figure III.5.1.1 Taux plasmatique de T3 des truites communes (*S. trutta*) migrantes (n=18) et résidentes.(n=60)

Au niveau des concentrations plasmatiques en tri-iodo thyronine, on observe (fig. III.3.1.1) des concentrations chez les migrants de 3.63 nmol/l de moyenne ($\sigma = 1.65$) et des valeurs moyennes de 5.76 nmol/l ($\sigma = 1.98$) chez les résidentes. Le test *t* de Student nous permet de calculer une différence hautement significative (< 1%) entre les deux groupes.

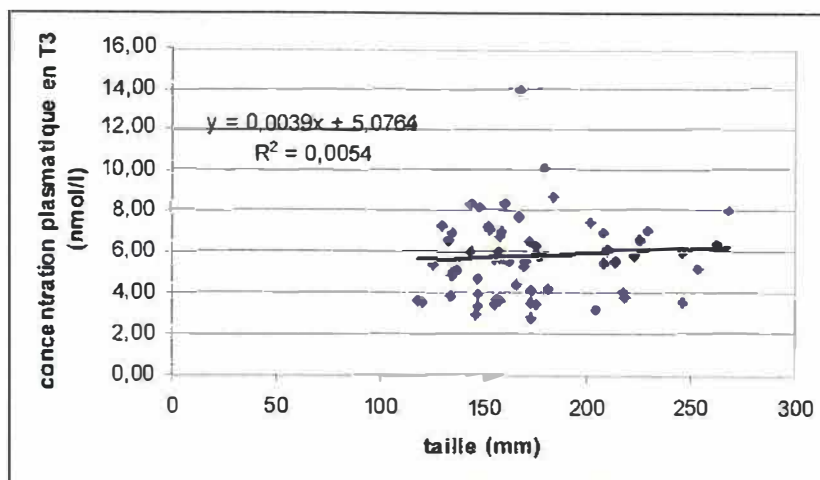


Figure III.5.1.2 Evolution des concentrations en T3 en fonction de la taille des truites communes (*S. trutta*) résidentes du Samson et de l'Aisne (n=60).

Ce graphique (fig. III.5.1.2) me permet d'exclure un effet de la taille sur les concentrations plasmatiques en T3.

III.5.2 Taux plasmatiques de T4

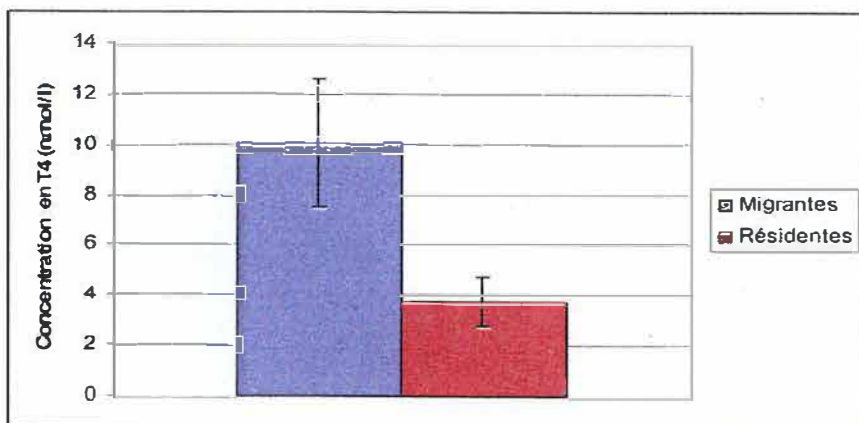


Figure III.5.2.1 Taux plasmatique de T4 des truites communes (*S. trutta*) migrantes (n=19) et résidentes (n=60)

Ce graphique (fig. III.5.2.1) nous indiquent un taux moyen de T4 plasmatique de 10.04 nmol/l ($\sigma = 2.56$) pour le groupe des truites migrantes et de 3.73 nmol/l ($\sigma = 0.97$) et nous permet de supposer une différence significative. Le test *t* de Student nous donne confirmation avec une probabilité de nous tromper en affirmant cela inférieure à 1 %.

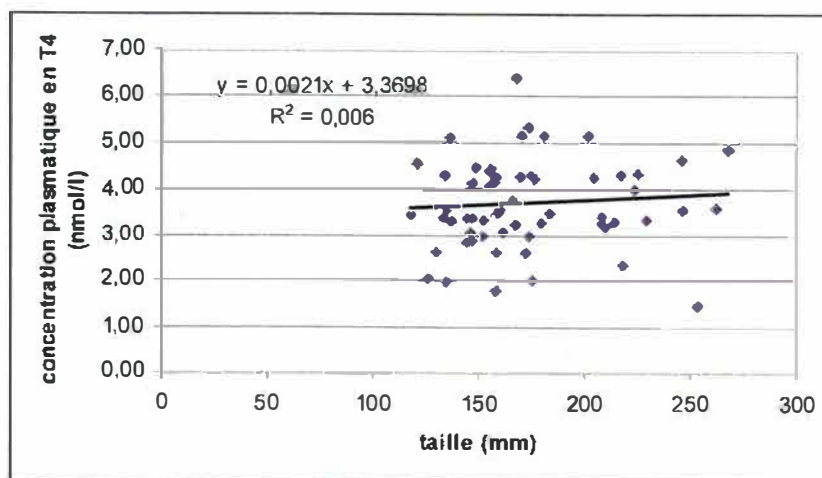


Figure III.5.2.2 Evolution des concentrations plasmatiques en T4 en fonction de la taille des truites communes (*S. trutta*) résidentes du Samson et de l'Aisne (n = 60).

Ce graphique (fig. III.5.2.2) me permet d'exclure un effet taille sur les concentrations plasmatiques en T4.

III.6. Taux plasmatique en GH

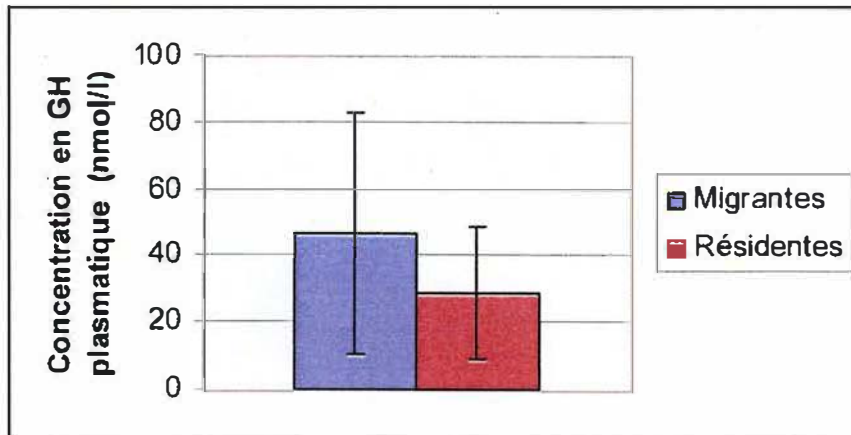


Figure III.6.1 Taux plasmatiques de GH chez les truites communes (*S. trutta*) migrantes (n=21) et résidentes (n=60)

Ce graphe (fig. III.6.1) montre une tendance générale à une augmentation des concentrations plasmatiques de GH chez les truites dévalantes par rapport aux truites sédentaires. En effet, la moyenne des truites migrantes est de 46.6 nmol/l ($\sigma = 35.9$) et de 28.8 nmol/l ($\sigma = 20.0$) chez les truites résidentes. Malgré les écarts-types relativement grands, le test *t* de Student nous indique une différence entre les groupes est significativement différente.

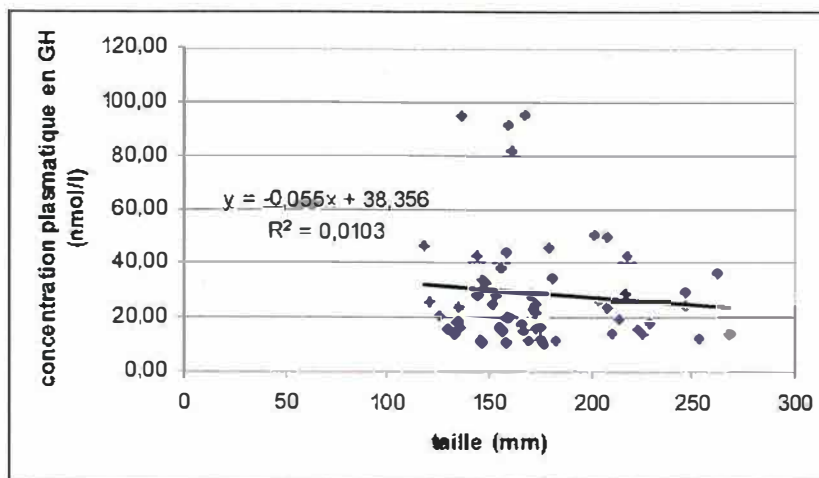


Figure III.6.2 Evolution des concentrations plasmatiques en GH en fonction de la taille des truites communes (*S.trutta*) résidentes du Samson et de l'Aisne (n = 60).

Ce graphique (fig. III.6.2) me permet d'exclure un effet taille sur les concentrations plasmatiques en GH.

Il est évidemment intéressant de voir si les concentrations plasmatiques en hormones circulantes fluctuent au cours du temps.

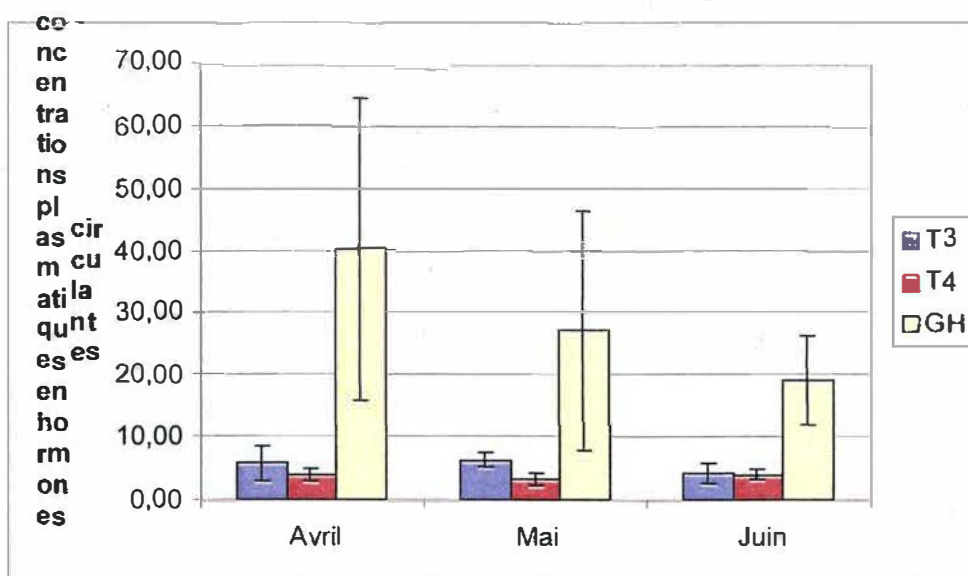


Figure III.6.3 Evolution des concentrations (moyenne avec écarts-types) plasmatiques de la T3, T4 et GH des truites communes (*S. trutta*) résidentes au cours du temps

En ce qui concerne, l'effet du temps sur la concentration plasmatique en T3, l'Anova nous indique qu'aucune différence n'apparaît au cours du temps.

La même analyse nous indique que le taux de T4 quant à lui varie au cours du temps

Au niveau de la GH, un effet du facteur temps est aussi observé.

III.7. Activité Na^+/K^+ ATPasique

L'activité Na^+/K^+ ATPasique est un des meilleurs indicateurs de la smoltification et entre autres de la préadaptation à l'osmorégulation.

Afin de mesurer l'activité ATPasique sur l'entièreté de la population de truites migrantes, une technique de biopsie dérivée de celle de Mc Cormick (1993) a été utilisée. Des essais préalables ont été effectués afin d'évaluer le caractère non-léthal de la technique sur les truites et d'adapter les concentrations des réactifs du dosage de l'enzyme.

Pour ce faire, 40 truites et 10 saumons smoltifiés de pisciculture ont été étudiés. Un test de mortalité a été réalisé sur 10 truites sur lesquelles une biopsie a été pratiquée en prenant comme témoin 10 truites exemptes de manipulation si ce n'est la mesure de ses paramètres morphométriques. Ce test ne démontre aucune mortalité sur 72 h. Le système d'arrivée d'eau ayant été bouché au bout de trois jours, la mortalité survenue est due à un manque d'oxygène plutôt qu'à la manipulation. En effet, autant les truites test que les truites témoin sont mortes suite à cet incident. Aucune observation ne prouve que les truites opérées ont souffert plus tôt de l'anoxie.

L'autre partie de la mise au point a porté sur les concentrations optimales à utiliser lors du dosage de l'enzyme. En effet, les concentrations en ouabaïne ne semblaient pas suffisantes pour inhiber la Na^+/K^+ ATPase. Les concentrations de cet inhibiteur ont donc été augmentées.

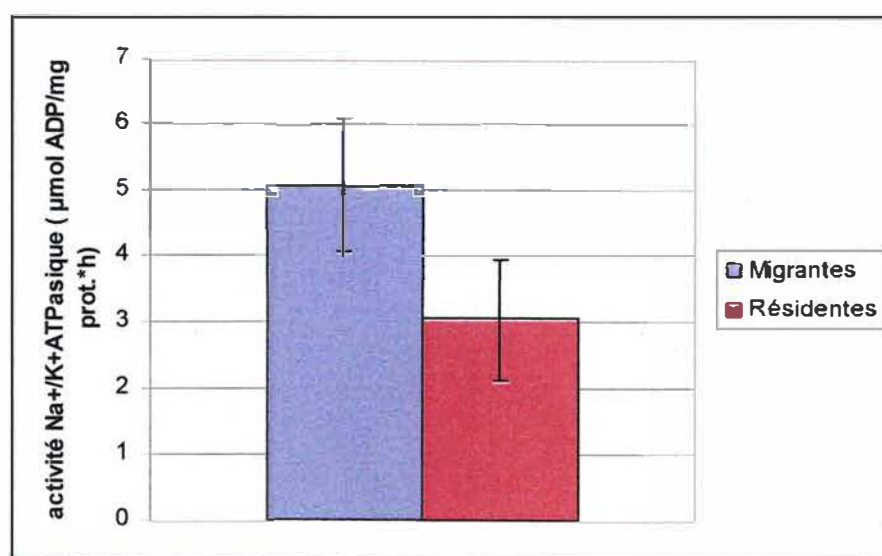


Figure III.7.1 Activité Na^+/K^+ ATPasique des truites communes (*S. trutta*) migrantes (n=49) et résidentes (n=57)

Ce graphe (fig. III.7.1) que la moyenne pour les truites migrantes est de 5.1 $\mu\text{mol ADP/mg prot.*h}$ avec un écart-type de 1.01 alors que pour les résidentes, la moyenne se trouve à 3.04 $\mu\text{mol ADP/mg prot.*h}$ et l'écart-type vaut dans ce cas 0.92. On remarque une différence hautement significative (Test *t* de Student < à 1 %) entre le groupe des truites migrantes et celui des truites résidentes.

III.8. Analyse des coupes histologiques au niveau du rein.

Un problème ayant eu lieu lors de l'inclusion des échantillons dans la paraffine, deux échantillons se sont mal coupés au microtome. Cela a rendu leur coloration et donc leur analyse impossible.

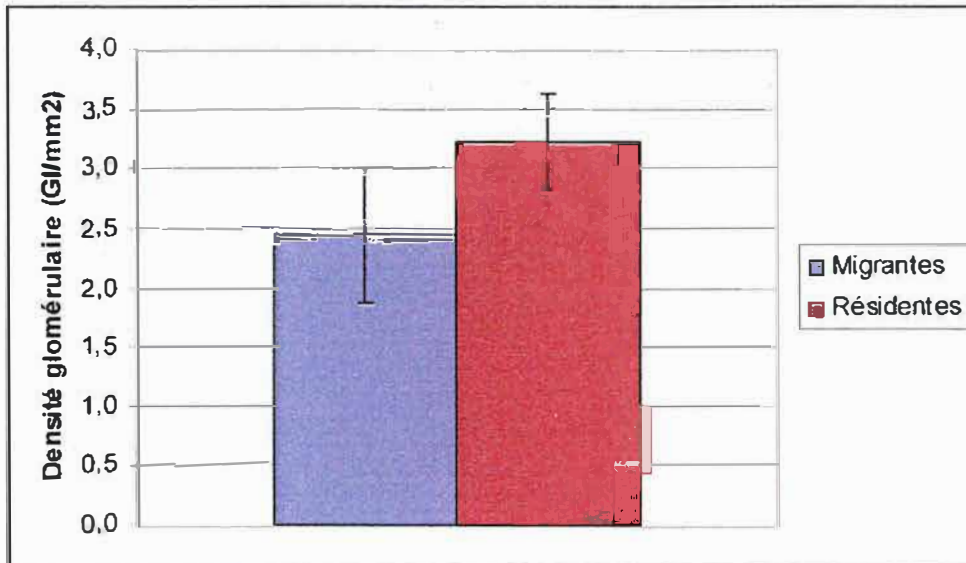


Figure III.8.1 Densité glomérulaire chez les truites communes (*S. trutta*) résidentes du Samson et de l'Aisne (n=58) et migrantes (n=22)

La différence de densité de glomérules au niveau des reins se marque par une diminution (fig. III.8.1) passant d'une valeur de 3.2 Gl/mm² pour les truites résidentes (SD=0.40) à une valeur moyenne de 2.4 Gl/mm² (SD=0.64) chez les truites migrantes. Ce graphe montre une différence hautement significative (Test *t* de Student < à 1 %) entre les deux groupes de truites.

III.9 Analyse en composantes principales.

L'analyse en composantes principales devrait me permettre dans ce cas de tirer au clair quels sont les critères physiologiques (concentrations plasmatiques en T3, T4 et GH, activité $\text{Na}^+/\text{K}^+\text{ATP}$ asique et densité glomérulaire), de croissance (facteur de condition, taux de croissance, taille, âge) et morphotypiques (Couleur de la robe, tâches de doigts sur les flancs, points rouges, nageoires, adipeuse, caudale, anale et ventrales, et ligne latérale) qui sont les mieux adaptés à décrire le statut écologique de la truite.

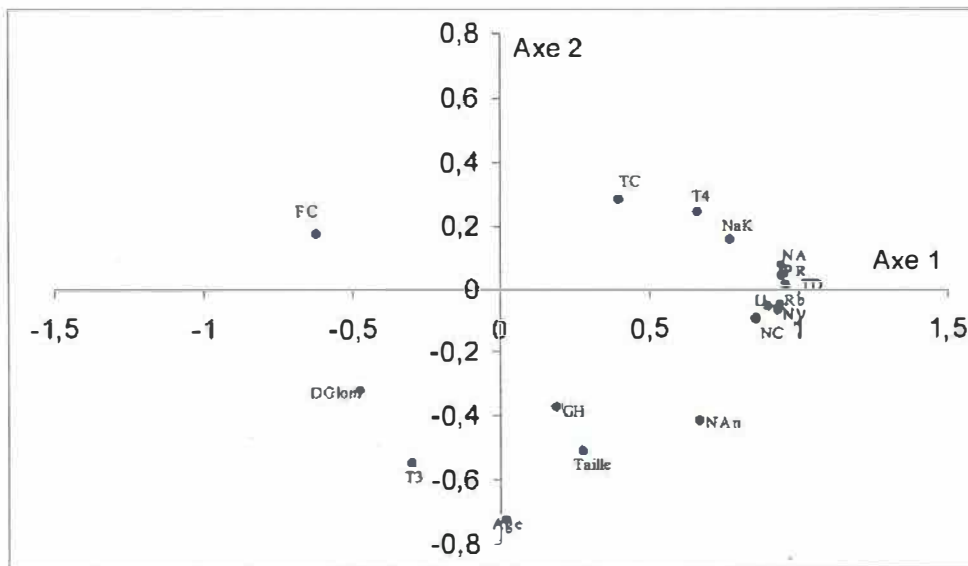


Figure III.9.1 Dispersion des différents descripteurs physiologiques, morphotypiques et lié à la croissance sur l'axe 1 et l'axe 2.

Avec:

- FC= Facteur de condition
- TC= Taux de croissance
- T4= Concentration plasmatique en T4
- T3= Concentration plasmatique en T3
- NaK= Activité $\text{Na}^+/\text{K}^+\text{ATP}$ asique
- NA= Nageoire adipeuse
- PR= Points rouges
- TD= Tâches de doigts sur les flancs
- Rb= Couleur de la robe
- Ll= Ligne latérale
- NV= Nageoires ventrales
- NC= Nageoire caudale
- Nan= Nageoire anale
- GH= Concentration plasmatique en GH
- Taille= Longueur totale
- Age= Age du poisson
- Dglom= Densité glomérulaire

La proportion de variance expliquée par l'axe 1 et par l'axe 2 est représentée sur la figure III.9.2. L'axe 1 explique 49 % de la variance et l'axe 2 en représente 10.8 %. Le total nous donne 59.8 % de la variance expliquée par ce graphique.

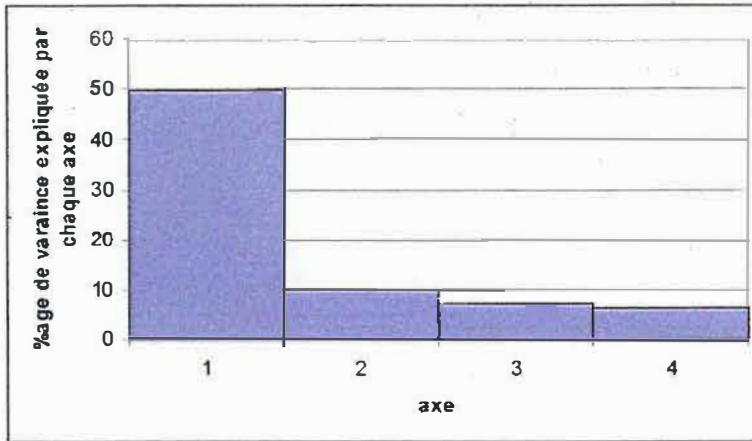


Figure III.9.2 Pourcentage de la variance expliquée pour chaque axe

Il est à remarquer que l'axe 1 reprend en majorité les descripteurs du morphotype (au alentour de 90 % de la variance expliquée par l'axe 1) ainsi que dans une plus faible mesure les descripteurs tels que l'activité Na^+/K^+ ATPasique (76 %), les concentrations plasmatiques en T4 (66 %), le facteur de condition (62 %), et la densité glomérulaire (47 %).

L'axe 2 quant à lui, reprend l'âge (71 %), la concentration plasmatique en T3 (54 %), la taille (50%) et la concentration plasmatique en GH (36%).

Les autres descripteurs ne sont pas bien représentés sur ces axes, ils le seraient mieux sur l'axe 4 mais celui-ci n'explique que 6 % de la variance.

La seconde partie de l'analyse consiste à voir comment se répartissent les poissons sur ces axes.

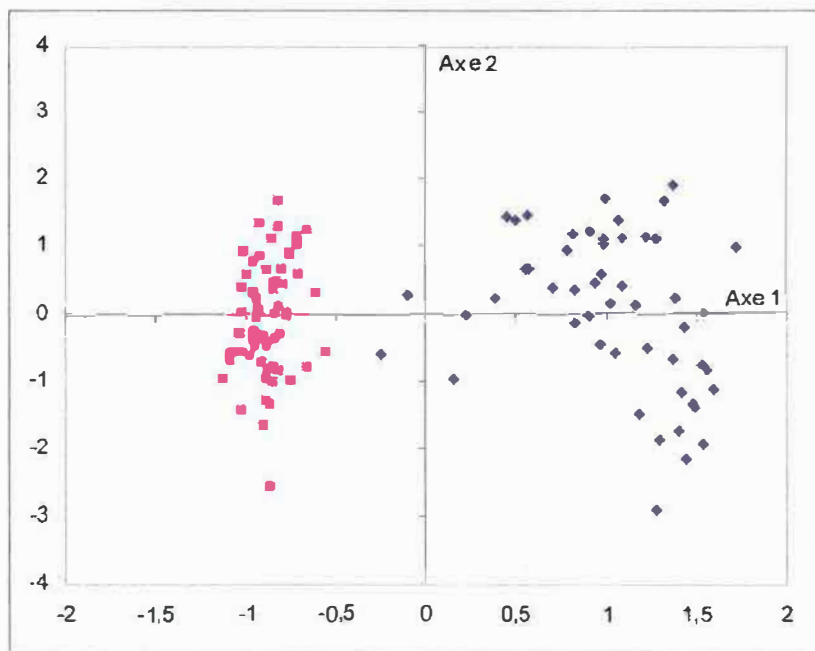


Figure III.9.3 Répartition de poissons suivant les différents descripteurs
 Les ■ représentent les truites résidentes
 Les ◆ représentent les truites migrantes

On remarque directement que les truites forment deux groupes bien distincts sur l'axe 1. Avec d'une part les résidentes qui forment un groupe bien homogène et les migrantes qui se répartissent plus largement tout au long de l'axe. Par contre sur l'axe 2, la répartition est bien plus large.

La seconde ACP se penche plus particulièrement sur les truites migrantes.

Dans ce cas, les données sont encore une fois centrées et réduites mais centrées avec les moyennes des migrantes et leur écart-type respectif.

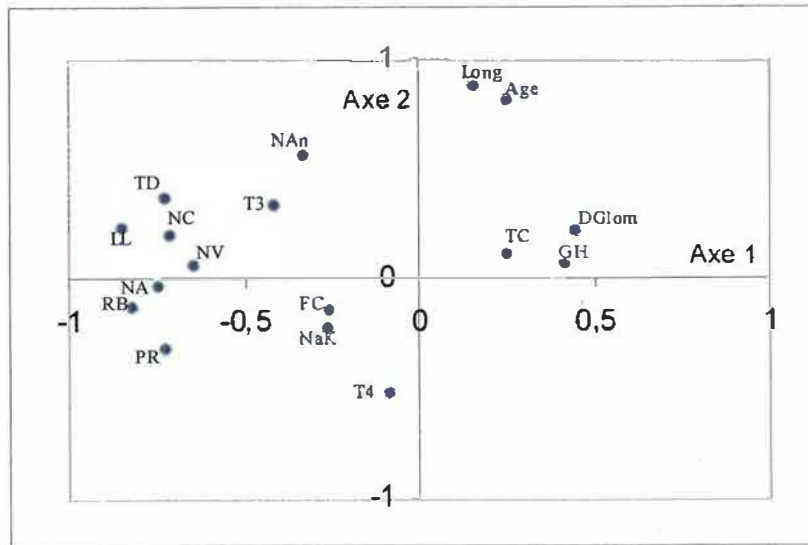


Figure III.9.4 Dispersion des descripteurs sur l'axe 1 et l'axe 2 en ne prenant en compte que les truites communes (*S. trutta*) migrantes dans l'analyse. (Les abréviations sont les mêmes que ci-dessus)

Ce graphique (fig. III.8.4) reprend toutes les variables étudiées sur la population des truites migrantes. L'axe 1 représente encore une fois en majorité les descripteurs morphotypiques à des valeurs de variances expliquées par cet axe proche de 80 % sauf en ce qui concerne le descripteur nageoire anale (34 %). La densité de glomérule représente 44 % de la variance expliquée par l'axe 1, la concentration en T3 41.5 %, l'activité Na^+/K^+ ATPasique 25 % et le taux de croissance 25%. En ce qui concerne l'axe 2, il représente encore une fois l'effet croissance avec 87 % de la variance expliquée par le descripteur longueur et 82 % par l'âge. Le descripteur concentration en T4 explique quant à lui, 52 % de la variance.

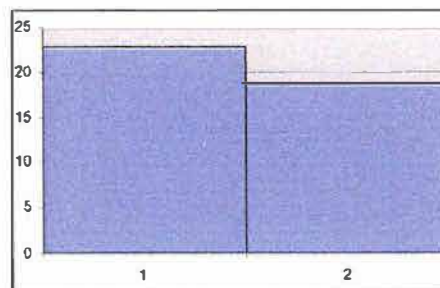


Figure III.9.5 Pourcentage de la variance expliquée par l'axe 1 et l'axe 2.

Ce graphique (fig. III.9.5) nous montre que 22.8 % de la variance totale est expliquée par l'axe 1 et 18.8 % par l'axe 2. Ce qui donne une variance expliquée cumulée sur ce graphe de 41.6 %.

Il est intéressant d'observer la répartition des poissons suivant ces différents descripteurs.

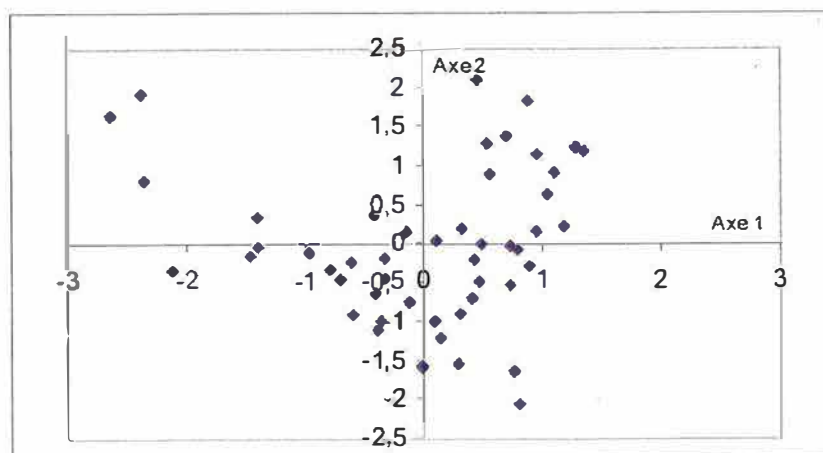


Figure III.9.6 Répartition de truites communes (*S. trutta*) migrantes suivant différents descripteurs physiologiques, morphotypiques et liés à la croissance sur les axes 1 et 2.

On remarque encore une fois sur ce graphe (fig. III.9.6) que les poissons se distribuent suivant l'axe 1 donc suivant majoritairement des critères morphotypiques. La répartition sur l'axe 2 est quant à elle à imputer à l'effet taille dans la population et à la variété d'âge. On observe aussi que 4 poissons se distinguent du groupe.

Outre cet effet "morphotype", il est intéressant de se pencher sur les descripteurs physiologiques pour voir si les quelques poissons qui se détachent du groupe sont réellement différents selon ce point de vue.

La troisième ACP sera donc spécialement axée sur les descripteurs physiologiques.

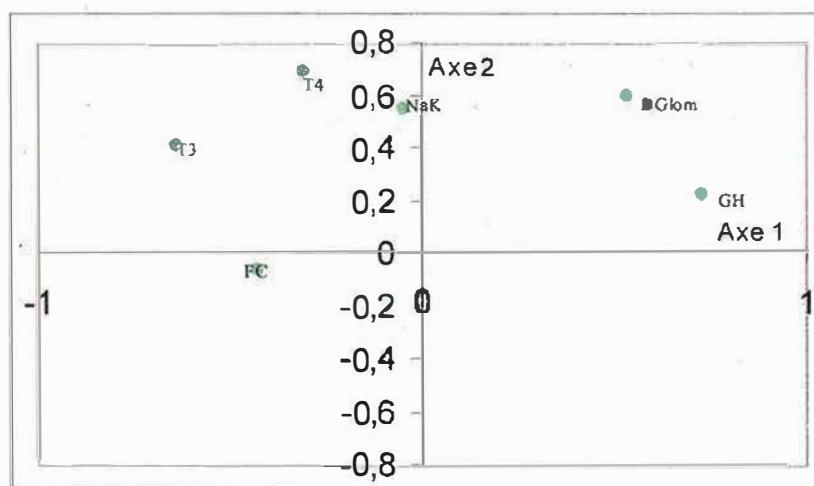


Figure III.9.7 Dispersion des descripteurs physiologiques sur les axes 1 et 2

Dans ce cas, l'axe 1 décrit 25 % de la variance et l'axe 2 en décrit 22.6% (fig. III.9.8).

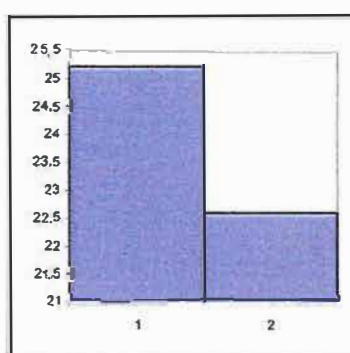


Figure III.9.8 Pourcentage de variance expliquée par l'axe 1 et 2.

L'axe 1 reprend les variables tels que le facteur de condition, la concentration en GH, et la concentration en T3. Tandis que l'axe 2 reprends plutôt les descripteurs activité Na^+/K^+ ATPasique et concentration en T4.

Voyons comment les poissons se répartissent en fonction de ces descripteurs physiologiques.

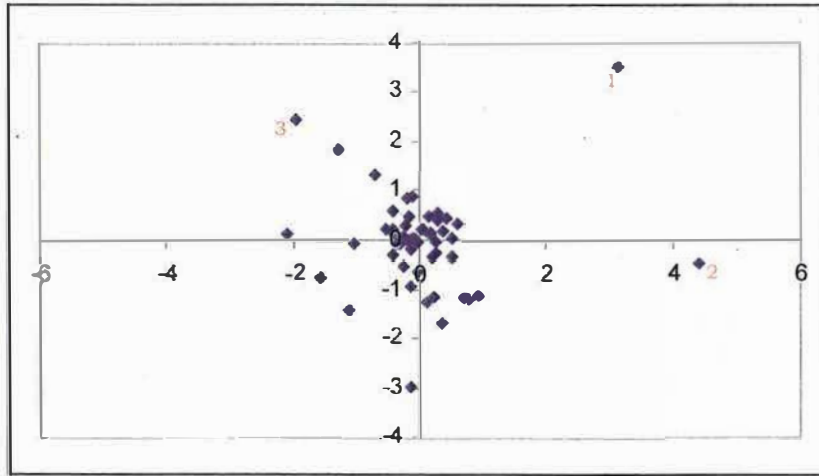


Figure III.9.9 Répartition des truites communes (*S. trutta*) migrantes suivant les différents descripteurs physiologiques.

Sur ce graphe (fig. III.9.9), on remarque un certain centrage des valeurs vers le centre. Quelques poissons (1,2 et 3) semblent se démarquer par leur état physiologique. Mais les 4 poissons se démarquant dans les analyses précédentes ne sont plus aussi évidemment dispersés sauf le poisson 2 qui correspond à un individu présentant un morphotype "fario" et ayant une physiologie se rapprochant plus de celle des truites résidentes. Les poissons 1 et 3 étant des poissons typés "truite de mer" ne possédant pas les caractères physiologiques propres à cet écotype.

Chapitre IV: Discussions

Chapitre IV: Discussion

La problématique de ce mémoire était de caractériser au mieux les truites sur des critères morphologiques, par le calcul du facteur de condition, écologiques, par l'étude des rythmes migratoires, endocrinologiques, par le dosage de taux d'hormones plasmatiques, physiologiques, par le dosage de l'activité Na^+/K^+ ATPasique et enfin histophysiologique, par l'étude histologique de coupe de rein. Tout en sachant que le caractère rare de l'espèce nous a limité dans le nombre de truites tuées afin de pratiquer une analyse de chacun de ces paramètres. Pour rappel, seul le facteur de condition, le taux de croissance et le dosage de l'activité Na^+/K^+ ATPasique ne demandait pas la mort du poisson. Ceux-ci ont donc pu être déterminé sur la majorité des poissons migrants.

La migration théorique des Salmonidés du genre *Salmo* se déroule en général pendant les mois d'avril et de mai. La dévalaison des smolts de saumon est moins étendue dans le temps que celle des smolts de la truite. En observant la figure III.1.1, on peut aisément imaginer que si l'efficacité de capture avait été stable dans le temps indépendamment des conditions climatiques, on aurait eu à faire à une courbe de capture en fonction du temps de type Gaussienne. Le maximum se serait trouvé aux alentours du 1^{er} mai. Selon des études réalisées par Ombredane *et al.* (1996), la saison de dévalaison de la truite de mer connaît un pic durant la mi-avril. Le retard observé cette année peut, sans doute, être imputé aux conditions climatiques. En effet, pour que la migration commence, certaines conditions de débit et de photopériode, doivent être réunies. Ce début de printemps a été caractérisé par une pluviosité relativement faible et cela a retardé la migration des premières truites d'une dizaine de jours. Tout comme la migration de la truite, celle du saumon a été, elle aussi, retardée.

Le nombre de truites capturées cette année est relativement faible. Il s'élève à 51 truites capturées sur les différents sites, à savoir, Tihange et Lixhe. Le fait que l'on capture plus de truites à Lixhe (environ 4 X plus) est essentiellement dû à la position aval de cette station. En effet, le bassin versant de l'Ourthe ne se jette dans la Meuse qu'entre Tihange et Lixhe. Donc toutes les truites dévalantes de ce bassin très important (comprenant entre autre l'Amblève, l'Aisne, la Vesdre, le Néblon,...) deviennent théoriquement capturables au piège de la centrale hydroélectrique de Lixhe.

Le piégeage sur le Samson n'a pas donné les résultats escomptés. Cela est en partie dû à des problèmes de pluviosité trop importante en pleine saison de dévalaison. Ce ruisseau ayant un bassin versant relativement peu étendu, la moindre pluie ou orage un peu fort sature très vite le dispositif ce qui nous oblige à suspendre le piégeage par l'ouverture du barrage.

Au niveau de Lixhe, le piège nous a permis de capturer 40 truites. Ce qui par rapport aux années ultérieures est faible. Le piégeage a aussi été compromis durant certaines périodes. Le problème vient surtout du fait que le piège se colmatait avec les quantités importantes de déchets flottants se trouvant sur la Meuse. Systématiquement après une forte pluie, le piège perdait de son rendement car des déchets d'origine végétale affluaient du bassin de l'Ourthe vers la Meuse. La direction du vent a aussi son importance par le fait que celui-ci, faisait dériver les déchets se trouvant bloquer contre les berges vers le courant.

L'âge des truites a été déterminé par observation des structures dures des écailles. Cela nous a révélé que la majorité des truites migrantes sont d'âge 2+. Cet âge plus élevé de dévalaison est sans doute expliqué par le fait que la taille des truites migrantes doit être plus

important que celui des saumons. En effet, comme Tanguy *et al.* (1994) le prouvent, les truites de mer doivent avoir une taille suffisante (145 mm) pour survivre à un test de salinité en bassin à 35 ‰, soit la salinité de l'eau de mer. Cela est confirmé par l'observation de la figure III.1.4 qui nous démontre que la taille des plus petites truites capturées est de plus ou moins 145 mm. Cela est confirmé par le fait qu'il semble que se sont les truites 3+, qui migrent les premières, ensuite viennent les 2+ et enfin, les 1+. En effet, on peut imaginer que les individus 3+ possèdent une taille suffisamment importante en début de saison de dévalaison que pour migrer. Ensuite viennent les 2+ qui n'atteignent cette "taille critique" qu'un peu après puis les 1+ qui demandent encore plus de temps pour l'atteindre.

Différents lots de truites résidentes ont été capturés. Ces poissons devaient permettre de déterminer si les indicateurs physiologiques et liés à la croissance étaient ou non liés à la taille et voir si ceux-ci variaient au cours du temps. Ces truites ont été sélectionnées sur des critères tels que la couleur de la robe qui se devait d'être de type "truite fario" et une gamme de taille qui devait couvrir celle des truites migrantes. Les pêches des lots de résidentes ont été espacées dans le temps afin d'observer si ce facteur était déterminant. On remarque que contrairement aux truites migrantes, la population de truites résidentes prise dans son ensemble présente un sex-ratio équilibré. La population de truites dévalantes, quant à elle, est essentiellement composée de femelles dans une proportion de quatre femelles pour un mâle. Cette observation confirme l'idée de Jonsson (1989) selon laquelle les femelles ont un avantage à migrer (voir point 4.3 de la synthèse bibliographique).

Lors de la détermination de l'âge par comptage des annuli il est apparu que le calcul des taux de croissance était à prendre en considération. En effet, une différence d'espacement entre les annuli semblait apparaître entre les écailles des truites résidente et celles de truites migrantes. La comparaison des taux de croissance entre les populations a donc été réalisée (point III.4). Une différence significative apparaît entre les groupes. Cela signifie que les truites dévalantes possèdent un taux de croissance plus élevé que celui des individus résidents. Cette croissance accélérée ne peut être due qu'à deux paramètres: soit des conditions plus favorables dans les ruisseaux dans lesquels les truites ont vécu, soit un taux métabolique plus élevé. Or des truites présentant un taux de croissance élevé devrait aussi montrer un facteur de condition avec une valeur aux alentours de 1.2-1.3. Comme ce n'est pas le cas (le facteur de condition a une moyenne de 1.02), nous pouvons donc conclure à un taux métabolique plus élevé chez les truites migrantes conformément à l'hypothèse de Metcalfe *et al.* (1992). En effet, pour rappel, celui-ci indiquait que seuls les "fast-growers" d'une population migrent vers des milieux plus productifs pour ne pas être limités par les conditions trophiques de leur rivière d'origine. Le taux de croissance semble donc déjà être un bon indicateur du statut de migrante. La baisse du taux de croissance est à mettre en relation avec une baisse de l'appétit au fur et à mesure que l'activité Na^+/K^+ ATPasique augmente (Pirhonen et Forsman, 1998).

Le but espéré de l'ACP était de nous montrer que les descripteurs physiologiques et liés à la croissance suivent le même axe que les descripteurs liés au morphotype. Ces descripteurs ont été choisis comme indicateurs de la smoltification chez les salmonidés en général. Ces indicateurs physiologiques représentés comme bon indicateur de la smoltification sont : Les concentrations plasmatiques en GH, en T3 et T4, l'activité Na^+/K^+ ATPasique et la densité glomérulaire avec comme indicateurs accessoires, le facteur de condition et le taux de croissance. Sur la figure III.9.1 les truites migrantes se distinguent des truites résidentes surtout sur l'axe I. Cet axe, pour rappel, reprend tous les descripteurs morphotypique, et une partie des descripteurs physiologiques. Ce qui sépare le mieux les deux groupes de truites ce sont essentiellement les descripteurs morphotypiques. Ceux-ci semblent tous avoir la même

importance dans l'étude sauf un, la présence ou non d'un liseré rouge sur la nageoire anale. On remarque qu'ensuite viennent des descripteurs comme l'activité Na^+/K^+ ATPasique, la concentration plasmatique en T4, le facteur de condition, la densité glomérulaire, le taux de croissance et la concentration plasmatique en GH. Lors de toutes les analyses, une truite migrante semble se différencier des autres. En regardant de plus près, on voit que cette truite ne possède pas de critères physiologiques typiques des autres truites migrantes. On est dès lors en droit de penser que cet individu est une truite potamodrome. Il est aussi intéressant de noter que trois truites se distinguant sur des critères morphotypiques des autres truites migrantes ne sont pas différentes d'un point de vue physiologique des truites argentées. Ces individus sont donc aussi bien préadaptés à l'entrée en eau salée que les autres. Une analyse des indicateurs pris individuellement montre mieux qu'une ACP la différence entre les groupes.

Ainsi, au niveau de l'activité Na^+/K^+ ATPasique, la moyenne des valeurs obtenues pour les truites migrantes est significativement différente de celle mesurée chez les truites résidentes. Elle se situe à une valeur de $5.1 \mu\text{mol ADP}/\text{mg prot} * \text{h}$ pour le groupe des migrantes et à une valeur de $3.04 \mu\text{mol ADP}/\text{mg prot} * \text{h}$, ce qui est conforme aux expériences menées par Tanguy *et al.* (1994), Bœuf et Harache (1982), Pirhonen et Forsman (1998) et Lysford et Staurnes (1998) en pisciculture et celle de Tanguy (1993) en conditions naturelles. Soit à titre d'information, un peu plus de deux fois moins élevé que chez le saumon. Un très bon indicateur qu'il aurait été intéressant d'étudier était la concentration plasmatique en prolactine car elle montre une différence très grande entre un poisson smoltifié et un qui ne l'est pas. Mais cette carence dans l'étude est compensée par le fait que l'activité Na^+/K^+ ATPasique est directement influencé par cette voie endocrine (Pickford *et al.*, 1970). Il semble donc suffisant de se limiter à cette approche.

En ce qui concerne les concentrations plasmatiques en thyroxine (T4), on observe aussi une différence hautement significative entre les deux groupes. Le taux moyen de T4 est de $10.04 \text{ nmol}/\text{l}$ pour le groupe des migrantes. En se référant aux expériences de Finstad et Ugedal (1998) sur la truite de mer en Suède, les résultats obtenus sont identiques. Aucune différence significative au cours du temps chez les truites résidentes n'est à noter sur les trois mois d'échantillonnage. Cette augmentation de la thyroxine circulante est en partie expliquée par Hutchinson et Iwata (1998) qui ont conclu à une diminution de l'agressivité intra-spécifique lié à l'augmentation de T4 plasmatique.

Par contre, la différence entre le taux plasmatique de tri-iodo thyronine (T3) est surprenante. En effet, la différence mise en évidence entre les groupes par Leroy et Folmar (1989) qui ont travaillé sur le saumon atlantique allait plutôt dans le sens d'une augmentation de la teneur plasmatique en cette hormone durant la transformation parr-smolt. Il est donc difficile d'interpréter ces résultats. Par contre, on voit dans ce cas, que le taille n'est pas un facteur influençant le taux plasmatique de cette hormone sur toute la période de dévalaison.

La concentration plasmatique en GH chez les migrants semble plus élevée que chez les populations de sédentaires. Ces résultats sont en accord avec les résultats avec les conclusions de Madsen (1990) qui avait observé une augmentation des concentrations plasmatiques d'hormone de croissance au cours de la smoltification. Par contre ces résultats sont en contradiction avec ceux de Tanguy *et al.* (1994) qui montrent une très faible variation de cet indicateur durant la saison de migration de la truite de mer. Dans notre cas, le faible échantillon peut avoir joué en notre défaveur en montrant une différence qu'il n'y aurait pas.

De plus, c'est le seul test de Student qui donne une probabilité aussi importante de se tromper (4.1 %).

Au niveau des reins, on observe une différence hautement significative entre les deux groupes. Le groupe des truites migrantes présente une réduction du nombre de glomérule par unité de surface. Cela serait à mettre en relation avec la diminution du taux de filtration glomérulaire durant la smoltification des salmonidés (Bœuf, 1987).

Une analyse informatique de photos prises dans des conditions standard devait être réalisée afin de déterminer le degré d'argenture et par là nous en donné une valeur objective. Malheureusement, il est apparu que la méthode utilisée n'était pas efficace, le moindre mouvement du poisson faussait l'expérience. En effet, le poisson étant photophagier vivant, ses mouvements le positionnait différentes par rapport à la lumière incidente. La méthode préconisée pour prévoir le statut de smolt par une méthode colorimétrique par Ombredane (2000) se basait sur l'utilisation d'un colorimètre.

Il faut néanmoins faire attention au fait qu'aucune étude concernant la physiologie de la truite de lac n'a été réalisée. Or celle-ci présente un morphotype à peu près équivalent à celui de la truite de mer (robe argentée, absence de points rouges,...) mais on est en droit de penser que ces poissons ne devrait théoriquement pas présenter de préadaptations à l'osmorégulation, sa migration se faisant uniquement en eau douce. Si une série d'indicateurs devait être pris en compte pour discriminer les futures truites de mer des deux autres écotypes de manière non-léthale, je pense que des indicateurs morphotypiques ne sont pas suffisants. En effet, la truite lacustre présente un patron de coloration trop proche de celui de la truite de mer. Par contre, en prenant en compte un indice lié à l'osmorégulation, comme le dosage de l'activité Na^+/K^+ ATPasique, la détermination en sera quasiment irréfutable. Si cette détermination est appuyée par des taux de croissance élevés (de l'ordre de 60 mm/an, la première année complète de croissance) par un facteur de condition bas (proche de 1), les chances de se tromper en affirmant qu'il s'agit de future truite de mer sont presque nulles.

*Chapitre V: Conclusions et
perspectives*

V. Conclusions et perspectives

Au terme de ce travail, certains points ont été élucidés mais une série d'autres points restent en suspend et vaudrait la peine d'être étudiés de manière approfondie afin de mieux connaître l'écologie de la truite commune (*Salmo trutta*) en Belgique.

Ce mémoire a permis de tirer au clair, les principaux critères importants qui caractérisent les juvéniles de truites migrantes.

Ces poissons se distinguent de manière évidente par le patron de coloration de la robe. En effet, les truites dévalantes sont toutes de coloration blanchissante à argentée avec des points rouges ayant tendance à être invisibles, des taches de doigt ayant tendance à disparaître, et en général, les liserés rouges typiques de l'écotype truite de rivière ou fario sont absents. De plus la ligne latérale faisant saillie sur le flanc est observée chez pratiquement tous les individus migrants.

Au niveau de la physiologie, les truites se caractérisent par une activité Na^+/K^+ ATPasique supérieure à celle des non-migrants. Ce critère apparaît comme essentiel car directement lié à la préadaptation du poisson à l'osmorégulation en eau de mer. Ceux-ci présentent également une augmentation des concentrations plasmatiques en T4 et GH et une diminution du taux plasmatique en T3. Le taux de croissance est plus élevé et cela est dû à une activité métabolique plus élevée dès le plus jeune âge. C'est ce facteur qui contraint les poissons à effectuer une migration. En effet, ces individus sont limités par les conditions trophiques de leur milieu d'origine et trouvent dans la migration une alternative intéressante pour toute la population. Le facteur de condition diminue comme celui du saumon atlantique (*S. salar*) mais de façon moins spectaculaire. La densité glomérulaire diminue chez les poissons migrants et cela serait à mettre en relation avec la diminution progressive de la filtration glomérulaire durant la smoltification.

Une détermination du statut de l'écotype truite de mer peut donc se limiter à une étude non-léthale reprenant des critères tels que: la couleur et l'aspect de la robe selon sept critères, une analyse des taux de croissance durant la première année complète de croissance, le calcul du facteur de condition et la mesure de l'activité Na^+/K^+ ATPasique.

Ces critères sont donc:

- Visuels: couleur blanchissante à argentée de la robe, points rouges peu ou non visibles, taches de doigts peu ou non marquées, ligne latérale ressortant, présence de liserés rouges sur la nageoire adipeuse et caudale, et décoloration prononcée des nageoires ventrales.
- Le taux de croissance élevé durant la vie pré-migratoire.
- Le facteur de condition bas proche de 1
- Une activité Na^+/K^+ ATPasique élevée dosée par la méthode présentée.

Il serait intéressant de se pencher sur d'autres paramètres physiologiques tels que les taux plasmatiques en prolactine, en acides gras libres et en électrolytes, les variations des réserves glycogéniques et lipidiques pendant la migration et le taux de filtration glomérulaire pour étayer ces conclusions. Il faudrait aussi se pencher sur le taux hématocrite. Il serait également indispensable de travailler sur un plus grand nombre de poisson.

Des études ultérieures pourraient également étudier le devenir des truites une fois la frontière belge passée. Un suivi par radio-pistage pourrait permettre de conclure de manière irréfutable que ces poissons se rendent bien jusqu'en mer. En effet, il me semble que le radio-pistage est une meilleure technique pour confirmer cela qu'un marquage individuel (genre PIT tag) car les individus adultes remontant sont rares et en partie pêchés par les pêcheurs professionnels hollandais qui pratiquent encore la pêche en eau douce.

D'autre part, une caractérisation génétique des truites serait indispensable. Celle-ci pourrait mettre en évidence, à défaut de conclure à une différence entre les individus migrants et non-migrants, l'origine de ces truites sur le plan géographique ou permettre de voir si celles-ci proviennent du réempoïssement à des fins de pêches sportives ce qui expliquerait pourquoi il y a eu une réapparition soudaine des captures de truites de mer en Belgique à moins que la qualité de l'eau ne s'améliore en Wallonie permettant le retour de grands migrateurs comme les salmonidés...

*Chapitre VI:
Bibliographie*

VI. Bibliographie

- Ade, R. (1989). The Trout and Salmon Handbook. Christopher Helm, London, 122 p.
- Alm, G. (1950) The sea trout population in the Ava stream. *Rep. Inst. Freshwat. Res., Drottningholm* 31, 26-56.
- Avella, M. et Bornancin, M. (1989) A new analysis of ammonia and sodium transport through the gills of the freshwater rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *J. Exp. Biol.* 142, 155-175.
- Baglinière, J.L. (1991). Radio-tracking of male adult atlantic salmon, *Salmo salar* L., during the last phase of spawning migration in a spawning stream (Brittany, France). *Aquat. Living resour.* 4, 161-167.
- Baraduc, M.M., Fontaine, M. (1955). Etude comparée du métabolisme respiratoire du jeune Saumon sédentaire (parr) et migrateur (smolt), *C.R. Seances Soc. Biol. Ses. Fil.*, 149, 1327-1329.
- Barron, M.G. (1985). Endocrine control of smoltification in anadromous salmonids, *J. endocr.*, 108, 313-319.
- Boeuf, G. (1987) Bases physiologiques de la salmoniculture : le phénomène de la smoltification. *Pisc. Fr.* 88: 5-21.
- Boeuf, G. (1994). La phase de préadaptation à la vie en mer: la smoltification, in: *Le Saumon Atlantique*. J.C. Gueguen and P. Prouzet, editors. IFREMER, Plouzané, pp: 330.
- Boeuf, G., et Harache, Y. (1982). Criteria for adaptation of salmonids to high salinity seawater in France. *Aquaculture* 28, 163-176.
- Boeuf, G., Le Bail, P.Y., Prunet, P (1989). Growth hormone and thyroid hormone during Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) smolting, and after transfer to seawater, *Aquaculture*, 82, 257-268.
- Boeuf, G., Le Roux, A., Gaignon, J.L., et Harache, Y. (1985). Gill (Na⁺-K⁺)-ATPase activity and smolting in smolting Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in France. *Aquaculture* 45, 73-81.
- Borgstrom, R., Heggenes, J. (1988). Smoltification of sea trout (*Salmo trutta*) at short length as an adaptation to extremely low summer stream flow. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 35, 375-384.
- Champigneulle *et al.* (1991). Principales caractéristiques de la biologie de la truite (*Salmo trutta* L.) dans le Léman et quelques affluents. pp.153-182. In J.L. Baglinière et G. Maisse [eds.] *La truite. Biologie et Ecologie*. INRA, Paris, 303 p.).
- Chang, W. and Loretz, C.A. (1991) Identification of a stretch-activated monovalent cation channel from teleost urinary bladder cells. *J. Exp. Zool.* 259, 304-315.

Chelkowski, Z. (1992). Biological characteristics of sea trout (*Salmo trutta L.*) smolts of known age from Osowka stream, *Acta ichthyologica et piscatoria*, Vol. XXII, fasc. 2.

Chelkowski, Z., Chelkowska, B., Ciupinski M. (1994). Period of downstream migration of sea trout (*Salmo trutta L.*) smolt grown in Gowienica river, *Acta ichthyologica et piscatoria*, Vol. XXIV, Fasc. 1.

Collie, N.L., et Bern, H.A. (1982). Changes in intestinal fluid transport associated with smoltification and seawater adaptation in coho salmon, *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum). *J. Fish Biol.* 21, 337-348.

Cooper, J. and Scholz A. (1976a). Homing of artificially imprinted steelhead (rainbow trout), *Salmo gairdneri*. *J. Fish. Res. Board Can.* 33, 826-829.

Cooper, J., Scholz, A. Horrall, R. Hasler, A. et Madison, D. (1976b). Experimental confirmation of the olfactory hypothesis with homing, artificially imprinted coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *J. Fish. Res. Board Can.* 33, 703-710.

Cross, T.F., Mills, C.P.R., et de Courcy Williams, M. (1992). An intensive study of alloenzyme variation in freshwater resident and anadromous trout, *Salmo trutta L.*, in western Ireland. *J. Fish. Biol.* 40, 25-32.

Davaine P. et Beall E. (1982). Introduction de Salmonidés dans les Terres Australes et Antarctiques Françaises. *CNFRA*, 51, 289-300.

de Renzis, G. (1975) The branchial chloride pump in the goldfish *Carassius auratus*: relationship between $\text{Cl}^-/\text{HCO}_3^-$ and Cl^-/Cl^- exchanges and the effects of thiocyanate. *J. Exp. Biol.* 63, 587-602.

de Renzis, G. and Bornancin, M. (1984) Ion transport and gill ATPases, in: *Fish Physiology Volume X Gills Part B Ion and Water Transfer*. W.S. Hoar and D.J. Randall, editors. Academic Press, San Diego, pp : 65-104.

Devos, E. (1998). Impact du cadmium sur la morphologie et la physiologie des cellules à chlorure branchiales au cours du développement du saumon atlantique (*Salmo salar L.*). *Presses universitaires de Namur*.

Didier, J. et Micha, J.-Cl. (1996). Dynamique de population du gardon en Meuse et stratégie de gestion. U.N.E.C.E.D. (FUNDP), C.P.N., *Presses universitaires de Namur*, p. 29.

Dittman, A.H. and Quinn, T.P. (1996). Homing in Pacific salmon: Mechanisms and ecological basis, *The journal of experimental biology*. 199, 83-91.

Eddy, F.B., et Talbot, C. (1985). Urine production in smolting Atlantic salmon, *Salmo salar L.* *Aquaculture* 45, 67-72.

Elliot, J.M. (1989), Wild trout *Salmo trutta*: an important national and international resource. *Freshw. Biol.* **21**, 1-5.

Elliot, J.M. (1994), Quantitative Ecology of the brown Trout. Oxford University Press, Oxford, 286p

Euzenat, G., Fournel F., Richard A (1991). La truite en Normandie/Picardie, pp. 183-214, In J.L. Baglinière et G. Maise [eds.] La truite. Biologie et Ecologie. INRA, Paris, 303 p.).

Ewing, R.D., Rodgers, J.D.(1998). Changes in physiological indices of smolting during seaward migration of wild Coho salmon (*Onchorynchus kisutch*), *Aquaculture*, **168**, 69-83.

Ewing, R.D., et Birks, E.K. (1982). Criteria for parr-smolt transformation in juvenile chinook salmon (*Onchorynchus tshawytscha*). *Aquaculture* **28**, 185-194.

Finstad, B., et Ugedat, O. (1998). Smolting of sea trout (*Salmo trutta L.*) in northern Norway, *Aquaculture*, **168**, 341-349.

Flemming, I.A., et Gross, M.R. (1991). Latitudinal clines : a trade-off between egg number and size in pacific salmon. *Ecology*, **71**, 1-11.

Folmar, L.C., et Dickoff, W.W.(1980). The parr-smolt transformation (smolification) and seawater adaptation in salmonids : A review of selected literature. *Aquaculture*, **21**, 1-37.

Fontaine, M., et Olivereau, M. (1957). Interrénal antérieur et smoltification chez *Salmo salar* (L.). *J. Physiol.* (Paris) **49**, 174-176.

Fontaine, M. (1975). Physiological mechanisms in the migration of marine and amphihaline fish. *Adv. Mar. Biol.* **13**, 241-355.

Goss, G.G., Laurent, P., et Perry, S.F. (1992) Evidence for a morphological component in acid-base regulation during environmental hypercapnia in the brown bullhead (*Ictalurus nebulosus*). *Cell Tissue Res.* **268**, 539-552.

Gross, M.R. (1984). Sunfish, salmon, and the evolution of alternative reproductive strategies and tactics in fishes. In Potts, G. and Wootton, R., eds, Fish Reproduction : Strategies and tactics. London : Academic Press, pp. 55-75.

Hasler, A., Scholz, A. et Horrall, R.M. (1978). Olfactory Imprinting and Homing in Salmon, *American Scientist* **66** pp. 347-- 55

Hasler, A. et Scholz A. (1983). Olfactory Imprinting and Homing in Salmon. *Springer-Verlag*, Berlin. 134 pp.

Haury, J. (1991). L'habitat de la truite commune (*Salmo trutta L.*) en cours d'eau, pp.47-96, In J.L. Baglinière et G. Maise [eds.] La truite. Biologie et Ecologie. INRA, Paris, 303 p.

Higgins, P.J.(1985). Metabolic differences between Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr and smolt. *Aquaculture* **45**, 33-53.

Hindar, K., Jonsson, B., Ryman, N., Stahl, G. (1991) Genetic relationships among landlocked, resident, and anadromous grown out, *Salmo trutta* L.. *Heredity* **66**, 83-91.

Hirano, T., Jonhson, D.W., Bern, H.A., et Utida, S. (1973). Studies of water and ion movement in the isolated bladder of selected freshwater, marine and euhaline teleosts. *Comp. Biochem. Physiol.*, **45**, 529-540.

Hirano, T., Ogasawara, T., Bolton, J.P., Collie, N.L., Hasegawa, S., and Iwata, M. (1987) Osmoregulatory role of prolactin in lower vertebrates, in: Comparative Physiology of Environmental Adaptations. R. Kirsch and B. Lahlou, editors. Karger, Basel, pp: 112-124.

Hoar, W.S. (1939). The thyroid gland of Atlantic salmon. *J. Morph.*, **65**, 257-295.

Hoar, W.S. (1988). The physiology of smolting salmonids, *Fish physiology*, vol. **XIB**, 275-343

Holmes, W.N., et Stainer, I.M. (1966). Studies on the renal excretion of electrolytes by the trout (*Salmo gairderi*). *J. Exp. Biol.* **44**, 33-46.

Hutchinson, M.J., Iwata, M. (1998). Effect of thyroxine on the decrease of aggressive behaviour of four salmonids during parr-smolt transformation, *Aquaculture*, **168**, 169-175.

Jonsson, B. (1985). Life history patterns of freshwater resident and sea-run migrant brown trout in Norway. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **114**, 182-194.

Jonsson, B., Jonsson, N. (1993). Partial migration niche shift versus sexual maturation in fishes., *Reviews in fish biology and fisheries*, **3**, 348-365.

Jonsson, B., Jonsson, N., et Ruud-Hansen, J. (1989) Downstream displacement and life-history variables of Arctic char (*Salvelinus alpinus*) in a norwegian river. *Physiol. Ecol. Japan, Special Vol.*, **1**, 93-105.

Krogh, A. (1938) The active absorption of ions in some freshwater animals. *Z. Vergl. Physiol.* **25**, 335-350.

Landerger, P. (1999). Spawning of anadromous rainbow trout (*Onchorynchus mykiss* Walbaum) : a threat to sea trout (*Salmo trutta* L.) populations ?, *Fisheries research*. **40**, 55-63.

Langdon, J.S., et Thorpe, J.E. (1984). Response of gill Na⁺-K⁺ATPase activity, succinic déshydrogénase activity and chloride cells in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Gen. Comp. Endocrinol.* **61**, 203-213.

Langeron, M. (1942). Précis de microscopie: technique-expérimentation-diagnostique, Masson et Cie, Paris.

- Langhorne, P., Simpson, T.H. (1986). The interrelationship of cortisol, gill (Na+K) ATPase, and homeostasis during the Parr-smolt transformation of Atlantic salmon (*Salmo salar L.*), *General and comparative endocrinology*, **61**, 203-213.
- Laurent, P. and Perry, S.F. (1990) Effects of cortisol on gill chloride cell morphology and ionic uptake in the freshwater trout, *Salmo gairdneri*. *Cell Tissue Res.* **259**:, 429-442.
- Laurent, P., Goss, G.G., et Perry, S.F. (1994) Proton pumps in fish gill pavement cells ? *Arch. Int. physiol. Biochim. Biophys.* **102**, 77-79.
- Le Cren, E.D. (1985). The biology of the sea trout. Atlantic Salmon Trust, Pitlochry, 42p.
- Leroy, C. Folmar, Dickhoff, W.W. (1980). The parr-smolt transformation (smoltification) and seawater adaptation in salmonids, *Aquaculture*, **21**, 1-37.
- Legendre, L. et Legendre, P. (1984). Ecologie numérique. 1. Le traitement multiple des données écologiques. 2. La structure des données écologiques. *Collection d'Ecologie*, 12-13, Masson (ed.), Paris, 260 p., 335 p.
- Lillehammer, A. (1976) Norwegian stoneflies. Variation in morphological characters compared to differences in ecological factors. *Norw. J. Entomol.*, **23**, 161-172.
- Lin, H. et Randall, D.J. (1995) Proton pumps in fish gills, in: *Cellular and Molecular Approaches to Fish Ionic Regulation*. C.M. Wood and T.J. Shuttleworth, editors. Academic Press, San Diego, pp: 229-255.
- Lin, H., Pfeiffer, D.C., Vogl, A.W., Pan, J., et Randall, D.J. (1994) Immunolocalization of H⁺-ATPase in the gill epithelia of rainbow trout. *J. Exp. Biol.* **195**, 169-183.
- Loretz, C.A., Collie, N.L., Richman, N.H., et Bern, H.A. (1982). Osmoregulatory changes accompanying smoltification in coho salmon. *Aquaculture*, **28**, 67-74.
- Lowry, O.H., Rosebrough, N.Y., Farr, L.A., Randall, R.J. (1951). Protein measurement with the Folin phenol reagent. *J. Biol. Chem.* **193**, 265-275.
- Lysford, G., Staurnes, M. (1998). Gill Na⁺ K⁺ATPase and hypoosmoregulatory ability of seaward migrating smolts of anadromous Atlantic salmon (*Salmo salar*), sea trout (*Salmo trutta*) and arctic char (*Salvelinus alpinus*) in the Hals river, northern Norway, *Aquaculture*, **168**, 341-349.
- Madsen, S.S. (1990). The role of cortisol and growth hormone in seawater adaptation and development of hypoosmoregulatory mechanisms in sea trout parr (*Salmo trutta trutta*), *General and comparative endocrinology*, **79**, 1-11.
- McCartney, T.H. (1976). Sodium-potassium dependent adenosine triphosphate activity in gills and kidneys of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Comp. Biochem. Physiol. A* **53A**, 351-353.
- McCormick, S.D. (1993). Methods for nonlethal gill biopsy and measurement of Na⁺ K⁺ATPase activity, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **Vol. 50**, 656-658.

McCormick, S.D. (1995) Hormonal control of gill Na⁺, K⁺-ATPase and chloride cell function, in: *Cellular and Molecular Approaches to Fish Ionic Regulation*. C.M. Wood and T.J. Shuttleworth, editors. Academic Press, San Diego, pp: 285-315.

Metcalf, N.B., Wright, P.J. et Thorpe, J.E. (1992). Relationship between social status, otoliths size at first feeding and subsequent growth in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *J. Anim. Ecol.* **61**, 585-589.

Moore, A., et Scott, A. (1988). Observations of recently emerged sea trout, *Salmo trutta* L., fry in a chalk stream, using a low-light underwater camera. *J. Fish. Biol.* **33**, 959-960.

Moore, A., Ives, M., Scott, M., Bamber, S. (1998). The migratory behaviour of wild sea trout (*Salmo trutta* L.) smolts in the estuary of the river conwy, North Wales, *Aquaculture*, **168**, 57-68.

Morgan, I.J., Potts, W.T.W., et Oates, K. (1994) intracellular ion concentrations in branchial epithelial cells of brown trout (*Salmo trutta* L.) determined by x-ray microanalysis. *J. Exp. Biol.* **194**, 139-151.

Nielsen, C., Madsen, S.S., Björnsson, B.Th. (1999). Changes in branchial and intestinal osmoregulatory mechanisms and growth hormone levels during smolting in hatchery-reared and wild brown trout, *Journal of fish biology*, **54**, 799-818.

Nikolskii, G.V. (1963). *The ecology of Fishes*. London :Academic Press. 352 p.

Nishioka, R.S., Bern, H.A., Lai, K.V., Nagahama, Y. & Grau, E.G. (1982). Changes in the endocrine organs of coho salmon during normal and abnormal smoltification-an electron microscope study. *Aquaculture* **28**, 21-38.

Nishioka, R.S., Richman, N.H., Young, G., Prunet, P., and Bern, H.A. (1987) Hypophysectomy of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and survival in freshwater and seawater. *Aquaculture* **65**: 343-352.

Nordeng, H. (1983). Solution to the "char problem" based on Artic char (*Salvelinus alpinus* L.). *Inst. Freshwat. Res. Drottningholm, ISACF Info. Res.* **3**, 98-99.

Northcote, T.G. (1998), Migratory behaviour of fish and its significance to movement through riverine fish passage facilities in *Fish migration and fish bypasses*, *Fishing news books*, Cambridge 438 p.

Ombredane, D. (1996). Fonctionnement des écosystèmes d'eau courante: de la qualité des habitats piscicoles à l'écologie de la truite commune (*Salmo trutta*), Rapport U.M.R. INRA-ENSAR.

Ombredane, D. (2000). Préviation du statut de smolt par des mesures colorimétriques de l'argenteure chez le Saumon atlantique (*Salmo salar*). Rapport U.M.R. INRA-ENSAR.

Ombredane, D., Richard, A. (1990). Détermination de la zone optimale de prélèvement d'écaillés chez les smolts de Truite de mer (*Salmo trutta* L.). *Bull. Fr. Pêche et Piscic.*, **319** special colloque, 224-238.

Perry, S.F. (1997) The chloride cell: structure and function in the gills of freshwater fishes. *Annu. Rev. Physiol.* **59**, 325-347

Perry, S.F. et Randall, D.J. (1981) Effects of amiloride and SITS on branchial ion fluxes in rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *J. Exp. Zool.* **215**, 225-228.

Perry, S.F. et Laurent, P. (1989) Adaptational responses of rainbow trout to lowered external NaCl concentration: contribution of the branchial chloride cell. *J. Exp. Biol.* **147**, 147-168.

Perry, S.F., Goss, G.G., et Laurent, P. (1992) The interrelationships between gill chloride cell morphology and ionic uptake in four freshwater teleosts. *Can. J. Zool.* **70**, 1775-1786.

Philippart, J.C. (2002). Convention d'études pour le suivi scientifique de la réhabilitation du saumon atlantique dans le bassin de la Meuse, projet 'Meuse Saumon 2000'. Rapport annuel Conv. 2001-2002 'Saumon Meuse' Volet Univ. Liège.

Philippart, J.C., Rimbaud, G. et Ovidio, M. (2001) Convention d'études pour le suivi scientifique de la réhabilitation du saumon atlantique dans le bassin de la Meuse, projet 'Meuse Saumon 2000', *Rapport annuel pour la période février 2000-janvier 2001*. 116 p.

Pickford, G.E., Griffith, R.W., Torretti, J., Hendler, J. Et Epstein, F.H. (1970). Branchial reduction in renal stimulation of (Na⁺-K⁺) ATPase by prolactin in hypophysectomized killifish in freshwater. *Nature (London)*, **228**, 378-379.

Pisam, M., Prunet, P., Boeuf, G., et Rambourg, A. (1988) Ultrastructural features of chloride cells in the gill epithelium of the Atlantic salmon *Salmo salar*, and their modifications during smoltification. *Am. J. Anat.* **183**, 235-244.

Pirhonen, J., Forsman, L. (1998). Relationship between Na⁺ K⁺ATPase activity and migration behaviour of brown trout (*Salmo trutta* L.) during the smolting period, *Aquaculture*, **168**, 41-47.

Prunet, P., Boeuf, G., Bolton, J.P., Young, G. (1989). Smoltification and seawater adaptation in Atlantic salmon (*Salmo salar*): plasma prolactin, growth hormone and thyroid hormones. *General and comparative endocrinology*, **74**, 355-364.

Rousefell, G.A. (1958), Anadromy in North American Salmonidae. *Fishery Bull. Fish Wildl. Serv. U.S.* **58**, 171-185.

Saunders, R.L., et Henderson, E.B. (1978). Changes in gill ATPase activity and smolt status of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *J. Fish. Res. Board Can.*, **35**, 1542-1546.

Schrock, R.M., Beeman, J.W., Rondorf, D.W., Haner, P.V., 1994, A microassay for gill sodium, potassium-activated ATPase in juvenile pacific salmonids, *Trans. Americ. Fish. Soc.*, **123**, 223-229.

Sheridan, M.A., Woo, N.Y.S., and Bern, H.A. (1985). Changes in the rates of glycogenesis, glycogenolysis, lipogenesis and lipolysis in selected tissues of the coho salmon associated with parr-smolt transformation. *J. Exp. Zool.* **236**, 35-44.

Silva, P., Solomon, R., Spokes, K., et Epstein, F.H. (1977) Ouabaïn inhibition of gill Na-K ATPase: relationship to active chloride transport. *J. Exp. Zool.* **199**, 419-426.

Skrochowska, S. (1969) Migrations of the sea-trout (*Salmo trutta* L.), brown trout (*Salmo trutta m. fario* L.) and their crosses. *Pol. Arch. Hydrobiol.* **16**, 125-192.

Specker, J.L., et Schreck, C.B. (1984). Thyroid response to mammalian thyrotropin during smoltification of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Comp. Biochem. Physiol.* **78A**, 441-444.

Smith, D.C. (1956) The roles of the endocrines organ in the salinity tolerance of trout. *Mem. Soc. Endocrinol.*, **5**, 83-101.

Spillmann, C.J. (1961). Faune de France n°65. Poissons d'eau Douce. Lechevalier, Paris, 303 p.

Sullivan, C.V., Fryer, J.N., and Perry, S.F. (1996) Localization of mRNA for proton pump (H⁺-ATPase) and Cl⁻/HCO₃⁻ exchanger in rainbow trout gill. *Can. J. Zool.* **74(11)**, 2095-2103.

Tanguy, J.M. (1993). La smoltification de la truite de mer (*Salmo trutta* L.) : caractérisation éco-physiologiques des juvéniles en milieu contrôlé et en milieu naturel. Ph.D.thesis, Ecole Nationale supérieure Agronomique, Rennes, France. 107 pp.

Tanguy, J.M., Ombredane, D., Baglinière, J-L., Prunet, P.(1994). Aspect of parr-smolt transformation in anadromous and resident forms of brown trout (*Salmo trutta*) in comparaison with Atlantic salmon (*Salmo salar*), *Aquaculture*, **121**, 51-63.

Taylor, E.B. (1991) A review of local adaptation in Salmonidae, in particular refernce to Pacific and Atlantic salmon. *Aquaculture*, **98**, 185-207.

Thorpe, J.E.(1987). Smolting versus residency : developmental conflicts in Salmonids, American Fisheries Society Symposium, **1**, 244-257.

Ura, K., Mizuno, S., Okubo, T., Chida, Y., Misaka, N., Adachi, S., et Yamauchi, K. (1997) Immunohistochemical study on changes in gill Na⁺ K⁺ATPase α-subunit during smoltification on the wild masu salmon, *Oncorhynchus masou*. *Fish physiology and biochemistry*, **17**, 397-403.

Vassen, F. (1998). Etude de la compétition interspécifique entre les juvéniles de la truite commune (*Salmo trutta* L.) et du saumon Atlantique (*S. salar* L.) en rivière. *Presses univerversitaires de Namur*, 239 p.

Wedemeyer, G., Saunders, R.L., et Clarke, W.C. (1980) Environmental factors affecting smotification and early marine survival of anadromous salmonids. *Marine Fish Rev.* **42**, 1-14.

Wendelaar Bonga, S.E. (1997) The stress response in fish. *Physiological Reviews* **77**(3), 591-625.

Wright, P.A. et Wood, C.M. (1985) An analysis of branchial ammonia excretion in the freshwater rainbow trout: effects of environmental pH change and sodium uptake blockade. *J. Exp. Biol.* **114**, 329-353.

Young, G. (1985). In vitro studies on interrenal gland activity during smoltification of coho salmon. *Aquaculture* **45**, 391-392.

Zaugg, W.S., et McLain, L.R. (1970). Adenosine triphosphate activity in gills of salmonids : Seasonal variations and salt water influence in coho salmon, *Onchorynchus kisutch*. *Comp. Biochem. Physiol.* **35**, 587-596.

Zaugg, W.S. et McLain, L.R. (1972). Changes in gill adenosinetriphosphatase activity associated with parr-smolt transformation in steelhead trout, coho et spring chinook salmon. *J. Fish. Board Can.*, **29**, 167-171.

Zaugg, W.S., et Wagner, H.H. (1973). Gill ATPase activity related to parr-smolt transformation and migration in steelhead trout (*Salmo gairdneri*) : influence of photoperiod and temperature. *Comp. Biochem. Physiol. B* **45B**, 955-965.

Annexes

Annexe 1

Marquage : Technique à la chloramine T

a) Solution d'hormone pour marquage

- diluer la GH dans son solvant (eau bidistillée) afin d'obtenir une concentration de $5\mu\text{g}/25\mu\text{l}$

b) Colonne pour chromatographie

1. préparation du séphadex

- 1.30 g de séphadex G-50 médium dans
- 100 ml de tampon Wide-NaCl
- Laisser gonfler une nuit à température ambiante

2. préparation de la colonne

- 1 colonne de 1 cm de diamètre et 20 cm de long munie de
- 1 tuyau de caoutchouc et fermé par une pince de mohr
- placer une boule de laine de verre au fond de la colonne
- recouvrir d'un peu de sable de mer
- remplir la colonne avec du Wide-NaCl
- le laisser s'écouler et le remplacer petit à petit par une suspension de séphadex
- quand la colonne est remplie (± 10 à 15 cm de haut), faire passer 2 ml de BSA (albumine bovine fraction V) à 2 % (dans tampon Wide)
- rincer ensuite par 15 à 20 ml de tampon Wide-NaCl

c) Marquage

- 1 mCi NaI^{125} dans 10 μl de NaOH
- 25 μl de Wide
- 10 μl de GH (diluée 5 X)
- 20 μl de chloramine T (40 mg/10 ml)
- laisser agir 30 secondes
- 25 μl de $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_5$
- mélanger à la pipette
- prélever la totalité du volume et l'ajouter à la colonne
- ajouter du Wide pour la chromatographie
- recueillir des fractions de 1 ml
- vérifier l'activité de chaque fraction au compteur
- pooler les 2 ou 3 tubes correspondant au maximum d'activité du 1^{er} pic.

d) Solution de travail

- Diluer la solution marquée de telle sorte qu'elle corresponde à 20.000 Cpm/50 μl

Annexe 2

Dosage de la GH

a) Technique

- 50 μ l de plasma ou de standard
- 50 μ l d'As GH
- vortexer, attendre 4 h à t° ambiante
- 50 μ l de GH*, vortexer et garder une nuit à t° ambiante
- 250 μ l d'ARGG, vortexer et attendre 4 heures à t° ambiante
- centrifuger 15 minutes à 3000 g à 4°C
- décanter
- passer une minute au compteur gamma

b) solution de travail

1. Tampon :
2. ARGG :
3. NaHCO₃ : pour préparation de l'hormone froide

a) solution stock : 0.1M

- 0.8401 gr de NaHCO₃ : PM=84.01
- 100 ml d'eau distillée
- mélanger

b) solution de travail : 0.01M

- 10 ml de solution stock
- porter à 10 ml avec de l'eau distillée
- mélanger

4. As GH : dilution 1/10
dilution finale conseillée : 1/100000

Annexe 3

Coloration des échantillons par trichrome vert à froid

- Déparaffiner et blanchir (2 bains de toluol pendant 3', 2 bains de méthanol pendant 3', 1 bain de méthanol 70 % pendant 3' puis passage à l'eau courante durant 10')
- Bleu de Celestin pendant 7'
- Rincer à l'eau de source 10'
- Hémalun 7'
- Rincer à l'eau de source 5'
- Différencier dans l'alcool-HCl pendant 1'
- Eau courante 10'
- Solution de rouge 5'
- Rincer dans 2 bacs d'eau acétifiée à 1 %
- Acide phosphotungstique (UCB 1078) à 5% pendant 2'
- Vert lumière pendant 4'
- Rincer dans 2 bacs d'eau acétifiée à 1%
- Déshydrater dans 3 bacs d'alcool isopropylique absolu
- 2 bains de toluol
- collage de la lamelle sur la lame avec du D.P.X.

Annexe 4

Liste des espèces citées

Carassin doré: *Carassius auratus* L., 1758

Éperlan: *Osmerus eperlanus* L., 1758

Morue: *Gadus morhua* L., 1758

Omble chevalier: *Salvelinus alpinus* L., 1758

Poisson-chat: *Ictalurus nebulosus* Lesueur, 1919

Saumon Atlantique: *Salmo salar* L., 1758

Saumon Chinook: *Oncorhynchus tshawytscha* Walbaum, 1792

Saumon chum: *Oncorhynchus keta* Walbaum, 1792

Saumon coho: *Oncorhynchus kisutch* Walbaum, 1792

Saumon masou, *Oncorhynchus masu* Walbaum, 1792

Saumon pink: *Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum, 1792

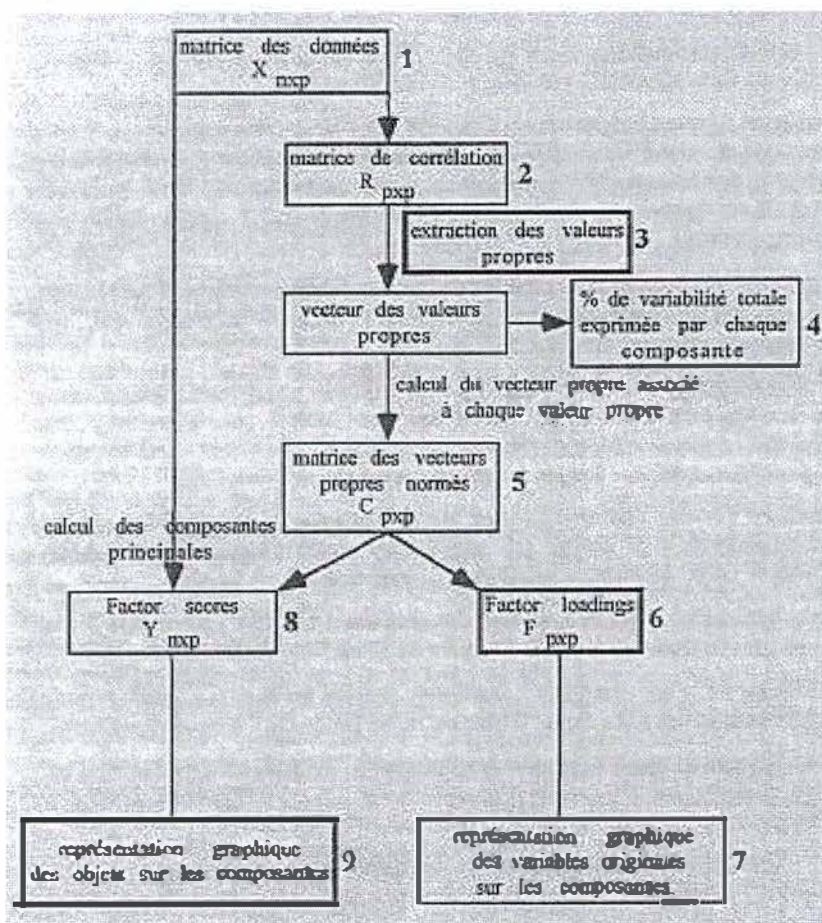
Saumon sockeye: *Oncorhynchus nerka* Walbaum, 1792

Truite arc-en-ciel: *Onchorhynchus mykiss* Walbaum, 1792

Truite commune: *Salmo trutta* L., 1758

Annexe 5

Les différentes étapes de l'ACP.



Annexes 6

Résultats des analyses statistiques

taux de croissance

Test d'égalité des variances (F-Test)

	Variable 1	Variable 2
Moyenne	60,773792	41,3407008
Variance	399,444332	186,909422
Observations	35	39
Degré de libe	34	38
F	2,1371011	
P(F<=f) unilat	0,01208236	
Valeur critique	1,73589498	

Valeur du *t* test

5,21046E-06

Densité glomérulaire

Test d'égalité des variances (F-Test)

	Variable 1	Variable 2
Moyenne	2,44264254	3,22136035
Variance	0,32191598	0,1633943
Observations	22	58
Degré de libe	21	57
F	1,97017877	
P(F<=f) unilat	0,02240664	
Valeur critique	1,74413373	

Valeur du *t* test

1,5117E-09

Taux plasmatiques en T3

Test d'égalité des variances (F-Test)

	<i>Variable 1</i>	<i>Variable 2</i>
Moyenne	3,63445202	5,76305322
Variance	2,73655531	3,93385206
Observations	18	60
Degré de liberté	17	59
F	0,69564266	
P(F<=f) unilat	0,2056577	
Valeur critique	0,48543924	

Valeur du *t* test

9,0058E-05

Taux plasmatiques en T4

Test d'égalité des variances (F-Test)

	<i>Variable 1</i>	<i>Variable 2</i>
Moyenne	10,0480111	3,72673628
Variance	6,56975524	0,95515803
Observations	20	60
Degré de liberté	19	59
F	6,87818668	
P(F<=f) unilat	4,7702E-09	
Valeur critique	1,76558146	

Valeur du *t* test

5,5665E-10

Taux plasmatiques en GH

Test d'égalité des variances (F-Test)

	<i>Variable 1</i>	<i>Variable 2</i>
Moyenne	46,6141797	28,7901964
Variance	1292,3311	401,656561
Observations	21	60
Degré de liberté	20	59
F	3,21750278	
P(F<=f) unilat	0,00025563	
Valeur critique	1,75103665	

Valeur du *t* test

0,04096028

Activité Na⁺/K⁺ATPasique

Test d'égalité des variances (F-Test)

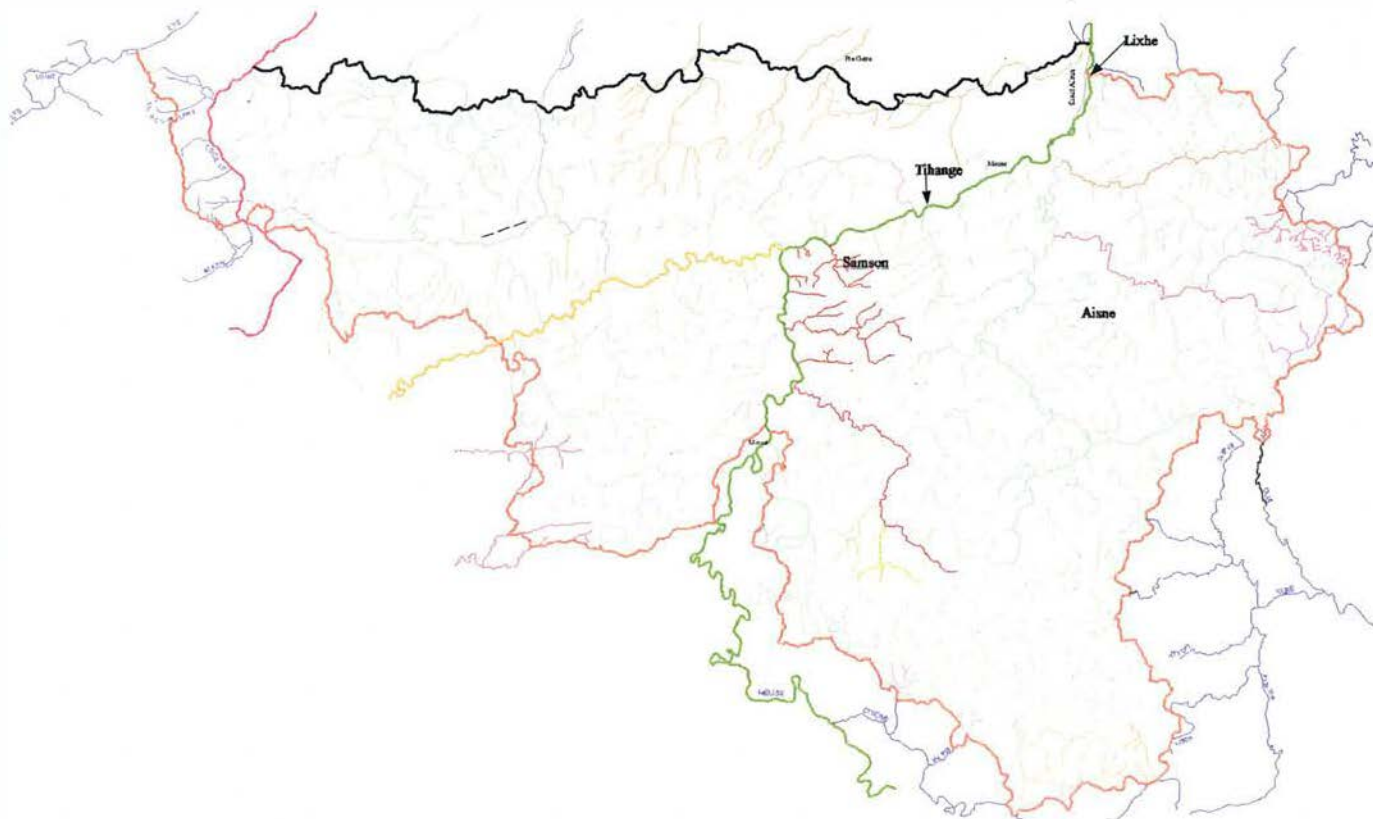
	<i>Variable 1</i>	<i>Variable 2</i>
Moyenne	5,0822449	3,04245614
Variance	1,02522611	0,855126
Observations	49	57
Degré de liber	48	56
F	1,19891817	
P(F<=f) unilat	0,25550581	
Valeur critique	1,57943525	

Valeur du t test

9.13164E-19

Annexes 7

Carte de Belgique reprenant les différents sites de prélèvements



Annexe 8

Résultats généraux

Paramètres généraux

Endroit	date	N°	LF(mm)	LT(mm)	Poids (g)	facteur de condition	âge	sexe
L	804	1	182	202	84	1,39	2+	?
T	1504	1	195	210	71	0,96	1+	F
T	1504	2	174	180	48	0,91	1+	F
T	1504	3	178	187	64	1,13	2+	F
T	1504	4	201	211	87	1,07	2+	F
T	1504	5	202	213	95	1,15	2+	F
T	1504	6	162	172	50	1,18	2+	F
T	1504	7	181	190	58	0,98	ill.	F
L	1504	1	280	285	208	0,95	3+	F
L	1604	1	269	280	180	0,92	ill.	?
L	1904	1	220	235	110	1,03	3+	?
L	2004	1	278	289	204	0,95	3+	?
L	2004	2	272	285	212	1,05	3+	?
L	2304	1	179	190	48	0,84	3+	?
L	2304	2	181	190	49	0,83	2+	F
L	2304	3	151	160	35	1,02	2+	F
L	2304	4	142	149	24	0,84	2+	?
L	2504	1	138	144	25	0,95	2+	?
L	2604	1	220	231	97	0,91	3+	F
T	2904	1	163	173	42	0,97	ill.	?
L	3004	1	160	166	43	1,05	ill.	F
L	105	1	285	297	233	1,01	3+	?
L	205	1	149	158	38	1,15	2+	?
L	205	2	158	168	37	0,94	2+	F
L	305	1	138	144	27	1,03	ill.	F
L	305	2	165	174	42	0,93	ill.	?
L	405	1	138	146	28	1,07	1+	?
L	405	2	148	157	36	1,11	1+	M
L	505	1	165	175	49	1,09	2+	?
L	505	2	169	179	52	1,08	ill.	F
L	505	3	141	150	24	0,86	2+	?
L	505	4	145	151	32	1,05	2+	?
L	605	1	173	180	55	1,06	2+	?
L	605	2	167	177	41	0,88	2+	?
L	605	3	206	219	87	1,00	2+	?
L	605	4	153	164	37	1,03	2+	?
L	605	5	175	186	56	1,04	2+	?
L	605	6	220	233	108	1,01	3+	?
L	905	1	140	148	30	1,09	1+	?
L	1005	1	141	150	31	1,11	1+	?
L	1405	1	175	183	53	0,99	3+	m
L	1405	2	186	196	67	1,04	2+	f
L	1405	3	158	166	46	1,17	2+	?
L	1405	4	134	141	23	0,96	1+?	M
T	1405	1	300	315	275	1,02	3+ OU 4+	M
T	1405	2	151	159	34	0,99	1+	?
L	1505	1	159	169	42	1,04	2+	F
T	1605	1	150	158	38	1,13	2+	?
T	1605	2	145	154	31	1,02	2+	F
L	1805	1	187	195	65	0,99	3+	M
L	2005	1	191	203	63	0,90	2+	?

Truites migrantes (T = Tihange et L = Lixhe)

S	1204	1	159	168	49	1,22	3+	m
S	1204	2	150	159	41	1,21	3+	f
S	1204	3	158	167	47	1,19	2+	m
S	1204	4	146	152	35	1,12	2+?	f
S	1204	5	140	147	34	1,24	3+	m
S	1204	6	152	161	43	1,22	3+	f
S	1204	7	167	179	52	1,12	2+	m
S	1204	8	136	144	28	1,11	2+	m
S	1204	9	148	157	39	1,20	2+	f
S	1204	10	146	155	35	1,12	3+	m
A	1904	1	197	208	84	1,10	3+	m
A	1904	2	236	246	240	1,83	2+	f
A	1904	3	165	173	54	1,20	2+	m
A	1904	4	164	173	54	1,22		m
A	1904	5	164	173	51	1,16	2+	m
A	1904	6	149	156	36	1,09	1+	f
A	1904	7	112	118	17	1,21	3+	f
A	1904	8	207	218	93	1,05	3+	f
A	1904	9	171	181	55	1,10	1+	m
A	1904	10	128	147	35	1,67	2+	m
S	1505	1	128	135	28	1,34		f
S	1505	2	215	225	124	1,25	1+	f
S	1505	3	131	137	25	1,11		f
S	1505	4	253	262	185	1,14	3+	f
S	1505	5	151	158	41	1,19	2+	f
S	1505	6	200	208	99	1,24	2+	f
S	1505	7	150	158	37	1,10	2+	f
S	1505	8	193	202	97	1,35	1+	f
S	1505	9	126	135	25	1,25	3+	f
S	1505	10	215	223	121	1,22	3+	m
A	1505	1	202	210	93	1,13	3+	f
A	1505	2	242	253	153	1,08	2+	m
A	1505	3	165	172	45	1,00	2+	f
A	1505	4	194	204	78	1,07		f
A	1505	5	144	153	37	1,24	3+	m
A	1505	6	203	214	98	1,17	2+	m
A	1505	7	135	144	31	1,26	3+	m
A	1505	8	173	183	60	1,16		m
A	1505	9	121	130	18	1,02	2+	f
A	1505	10	165	175	53	1,18	1+	m
S	706	1	124	133	22	1,15		m
S	706	2	260	268	192	1,09	2+	m
S	706	3	142	148	28	0,98	3+	m
S	706	4	167	177	57	1,22	1+	f
S	706	5	128	136	24	1,14	3+	m
S	706	6	162	170	53	1,25	3+	f
S	706	7	236	246	161	1,22	2+	m
S	706	8	151	160	45	1,31		f
S	706	9	218	229	118	1,14	1+	m
S	706	10	119	126	20	1,19	2+	m
A	1206	1	160	169	52	1,27	1+	m
A	1206	2	166	175	60	1,31	1+	f
A	1206	3	138	146	33	1,26	1+	m
A	1206	4	139	147	33	1,23	1+	f
A	1206	5	115	121	18	1,18		f
A	1206	6	150	158	47	1,39	2+	f
A	1206	7	206	217	115	1,32	1+	m
A	1206	8	125	134	26	1,33	2+	f
A	1206	9	156	166	49	1,29	2+	f
A	1206	10	147	155	38	1,20		m

Truites résidentes (A = Aisne et S = Samson)

Paramètres morphotypiques

Endroit	date	N°	Ride	Tâche de doigte		N° de lair allpese	N° de lair anak	N° de lair ventrales	N° de lair caudale	Ride latérale
				sur les latérales	trains rouges					
L	804	1	1	2	2	1	1	2	1	1
T	1504	1	1	2	2	1	0	1	1	1
T	1504	2	1	2	2	1	1	1	1	0
T	1504	3	1	2	3	1	0	1	1	1
T	1504	4	0	1	1	1	0	0	1	0
T	1504	5	1	2	2	1	0	1	1	1
T	1504	6	1	2	2	1	0	1	0	1
T	1504	7	1	2	2	1	0	1	0	1
L	1504	1	2	2	2	1	1	1	1	1
L	1604	1	2	2	3	1	1	2	1	1
L	1904	1	2	2	2	1	1	1	1	1
L	2004	1	2	2	3	1	1	2	1	1
L	2004	2	2	2	2	1	1	2	1	1
L	2304	1	2	2	3	1	1	2	1	1
L	2304	2	2	2	2	1	1	2	1	1
L	2304	3	2	2	2	1	0	1	0	1
L	2304	4	2	2	2	1	0	1	1	1
L	2504	1	1	1	2	1	0	1	0	1
L	2604	1	2	2	2	1	1	1	1	1
T	2904	1	1	1	1	1	0	1	0	1
L	3004	1	2	1	2	1	1	2	1	1
L	105	1	2	2	3	1	1	2	1	1
L	205	1	1	2	2	1	0	1	0	1
L	205	2	2	2	2	1	1	2	1	1
L	305	1	1	1	2	1	0	1	0	0
L	305	2	2	2	3	1	1	2	1	1
L	405	1	2	2	3	1	0	2	1	1
L	405	2	2	2	3	1	0	2	1	1
L	505	1	2	2	3	1	1	2	1	1
L	505	2	1	1	2	0	0	1	0	0
L	505	3	0	1	1	0	0	1	0	0
L	505	4	2	2	2	1	0	2	1	1
L	605	1	1	2	2	1	0	1	1	1
L	605	2	2	2	2	0	0	2	0	1
L	605	3	2	2	3	1	0	2	1	1
L	605	4	2	2	2	1	1	2	1	1
L	605	5	2	2	2	1	1	1	1	1
L	605	6	1	1	1	0	0	0	0	0
L	905	1	2	2	3	1	0	1	0	1
L	1005	1	2	2	3	1	0	1	1	1
L	1405	1	2	2	2	1	0	1	0	1
L	1405	2	1	2	1	1	0	1	0	0
L	1405	3	2	2	2	1	0	1	1	1
L	1405	4	2	1	3	1	0	1	0	1
T	1405	1	1	2	1	1	1	1	1	1
T	1405	2	1	1	2	1	1	1	1	0
L	1505	1	2	2	3	1	0	1	1	1
T	1605	1	2	2	2	1	1	1	1	1
T	1605	2	2	1	2	1	0	1	1	0
L	1805	1	2	2	3	1	1	2	1	1
L	2005	1	2	2	3	1	1	2	1	1

Truite migrantes

Endroit	date	N°	Rue	Tâche de séchage							litre Litérak
				sur les flancs	Panoramas	Nageoire adipeuse	Nageoire caudale	nageoires ventrales	Nageoire caudale		
S	1204	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
S	1204	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
S	1204	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0
S	1204	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0
S	1204	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
S	1204	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0
S	1204	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0
S	1204	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0
S	1204	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0
S	1204	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A	1904	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A	1904	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A	1904	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A	1904	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A	1904	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A	1904	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A	1904	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A	1904	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A	1904	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A	1904	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0
S	1505	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
S	1505	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
S	1505	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0
S	1505	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0
S	1505	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
S	1505	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0
S	1505	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0
S	1505	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0
S	1505	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0
S	1505	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A	1505	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A	1505	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A	1505	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A	1505	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A	1505	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A	1505	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A	1505	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A	1505	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A	1505	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A	1505	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0
S	706	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
S	706	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
S	706	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0
S	706	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0
S	706	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
S	706	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0
S	706	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0
S	706	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0
S	706	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0
S	706	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A	1206	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A	1206	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A	1206	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A	1206	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A	1206	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A	1206	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A	1206	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A	1206	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A	1206	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A	1206	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Trites résidentes

Paramètres liés à la croissance et physiologiques

Endroit	date	N°	Taux de croissance			taux de croissance	Surface mm ²	Nombre de jours	Rein Densité G/mm ³	T3 nmol/l	T4 nmol/l	OH nmol/l	activité Na+/K+ATPase µmol ADP/mg de Prot/h
			L11 mm	L12 mm	L13 mm								
L	804	1	69	170									5,3
T	1504	1	102				45	30	1,50	3,12	5,01	38,00	4,90
T	1504	2	65				42	18	2,33	3,47	9,89	17,64	5,20
T	1504	3	61	157		96	36	21	1,71	3,96	10,44	32,56	5,12
T	1504	4	76	168		92	64	36	1,78	3,52	10,92	34,73	3,11
T	1584	5	74	175		101	64	22	2,91	5,81	13,38	15,76	6,21
T	1584	6	59	100		41	93	30	3,10	4,49	8,66	22,54	4,69
T	1504	7					75	32	2,34	1,21	8,32	37,98	5,60
L	1504	1	96	152	209	56							5,32
L	1604	1											4,96
L	1904	1	69	123	196	54							5,02
L	2004	1	101	156	214	54							5,41
L	2004	2	98	164	213	66							5,23
L	2304	1	61	113	156	52							5,03
L	2304	2	75	131		56	94	22	4,27	3,46	12,05	99,93	5,62
L	2304	3	63	102		39	57	21	2,71	2,33	7,55	33,96	4,36
L	2304	4	60	96		36							4,15
L	2504	1	58	92		34							4,26
L	2604	1	92	149	191	57	26	11	2,36	3,27	12,21	59,15	4,39
T	2904	1											2,36
L	3004	1					42	19	2,21	5,35	14,58	63,69	5,16
L	105	1	95	137	243	42						37,85	4,82
L	205	1	56	124		68							5,06
L	205	2	69	139		70	73	29	2,52	1,79	12,55	25,14	5,53
L	305	1					70	25	2,80	2,18	10,84	41,21	5,19
L	305	2											4,39
L	405	1	66										7,25
L	405	2	74				35	16	2,19	4,92	10,92	3,50	5,36
L	505	1	92	152		60							2,96
L	505	2					62	22	2,82		7,54	166,98	
L	505	3	65	107		42							6,02
L	505	4	47	86		39							5,21
L	605	1	70	142		72							6,31
L	605	2	84	165		81							5,45
L	605	3	99	189		90							5,66
L	605	4	79	138		59							7,29
L	605	5	67	123		56							3,65
L	605	6	85	171	203	86							2,13
L	905	1	73										5,92
L	1005	1	70										5,36
L	1405	1	43	92	138	49	46	22	2,09				4,89
L	1405	2	81	163		82	67	26	2,58	1,78	8,18	32,58	4,79
L	1405	3	75	151		76							5,64
L	1405	4	74,0				116	56	2,07	5,96	10,02	81,21	5,25
T	1405	1					32	13	2,46	6,92	9,30	73,26	6,06
T	1405	2	67										5,6
L	1505	1	48	93		46	38	16	2,38				5,21
T	1605	1	79	120		41							
T	1605	2	52	96		44	21	10	2,10	1,87	13,04	32,43	5,6
L	1805	1	62	103	156	41	80	32	2,50		5,56	28,78	4,68
L	2005	1	64	111		47							6,35

Truites migrantes

Endroit	Date	N°	Taux de croissance			Taux de croissance	Surface mm ²	Nombre de alevins	Rein Densité G/m ²	T3 mmol/l	T4 mmol/l	GH mmol/l	activité Na+K+ATPase µmol ADP/mg de prot/h
			L11 mm	L12 mm	L13 mm								
S	1204	1	84	119	143	35				13,99	6,43	96,26	3,69
S	1204	2	86	114	155	28	64	25	2,56	7,10	3,55	91,69	2,56
S	1204	3	85	124		39	76	21	3,62	7,72	3,31	15,37	4,1
S	1204	4	81	110		29	71	18	3,94	7,30	3,04	25,38	2,21
S	1204	5	87	111	154	24	53	19	2,79	4,76	3,44	31,25	2,36
S	1204	6	95	130	155	35	46	12,5	3,68	5,60	3,10	82,72	1,69
S	1204	7	94	136		42	64	20	3,20	10,04	3,32	46,08	4,02
S	1204	8	95	139		44	49	16,5	2,97	8,41	3,42	43,00	3,65
S	1204	9	91	156		65	53	18	2,94	6,11	4,22	15,51	2,69
S	1204	10	98	141	195	43	78	27	2,89	5,79	4,12	16,80	3,25
A	1904	1	105	155	188	50	105	29	3,62	5,39	3,45	49,83	1,87
A	1904	2	92	146		54	96	27	3,56	3,56	4,66	24,78	3,56
A	1904	3	95	120		25	91	26	3,50	2,84	5,36	22,58	4,25
A	1904	4					84	25	3,36	4,18	3,04	16,52	3,65
A	1904	5	84	123		40	56	19,5	2,87	3,62	5,36	25,79	3,54
A	1904	6	74				63	21,5	2,93	3,77	4,47	38,51	3,12
A	1904	7	71	108	141,0	36	48	16,5	2,91	3,65	3,49	47,18	3,26
A	1904	8	102	162	189,0	60	78	25	3,12	3,80	2,36	43,10	5,12
A	1904	9	88				62	20,5	3,02	4,26	5,17	34,78	2,36
A	1904	10	116	168		52	56	16	3,50	3,42	4,15	34,38	3,88
S	1505	1					52	15,5	3,35	7,01	3,60	19,37	
S	1505	2	95				74	26	2,85	6,55	4,38	14,23	2,45
S	1505	3								5,13	3,34	95,35	1,02
S	1505	4	107	155	172,0	48	55	16	3,44	6,38	3,65	368,5	1,36
S	1505	5	90	162		72	49	14	3,50	6,83	2,64	20,92	2,54
S	1505	6	94	143		49	76	17	4,47	6,97	3,31	24,28	1,69
S	1505	7	85	122		36	76	21	3,62	5,72	1,84	44,37	3,02
S	1505	8	91				123	29	4,24	7,46	5,19	51,37	3,54
S	1505	9	101	143	205,8	42	67	17	3,94	4,96	2,01	24,50	2,65
S	1505	10	80	116	186,2	38	65	21	3,10	5,83	4,04	16,33	3,65
A	1505	1	78	114	191,0	36	69	22	3,14	6,06	3,26	14,13	2,65
A	1505	2	82	92		10	80	25	3,20	5,14	1,51	12,52	4,21
A	1505	3	105	171		66	89	31	2,87	6,57	2,68	23,87	2,36
A	1505	4					70	22,5	3,11	3,27	4,29	26,90	4,21
A	1505	5	84	113	185,7	29	52	18	2,89	7,14	3,45	28,88	3,65
A	1505	6	108	164		56	39	10,5	3,71	5,53	3,34	19,85	2,54
A	1505	7	78	128	156,7	50	41	12	3,42	6,07	2,86	28,76	2,05
A	1505	8					92	27	3,41	8,73	3,52	12,01	2,36
A	1505	9	119	143		24	52	17	3,06	7,36	2,66	16,34	1,66
A	1505	10	114				28	9	3,11	6,35	2,04	12,45	1,79
S	706	1					65	19	3,42	6,67	3,41	14,28	1,62
S	706	2	111	155		44	54	16	3,38	8,01	4,88	14,48	3,69
S	706	3	156	195	153,1	39	35	13	2,69	8,16	4,50	33,18	4,58
S	706	4	141				65	25	2,60	5,81	4,31	10,80	5,1
S	706	5	159	190	149,7	32	95	33	2,88	5,07	5,12	17,03	
S	706	6	123	159	210,6	36	67	23	2,91	5,62	5,17	28,78	2,36
S	706	7	108	127		20	85	26	3,27	6,03	3,61	30,13	3,61
S	706	8					68	26	2,62	8,43	3,59	20,54	2,67
S	706	9	151				58	19	3,05	7,06	3,38	18,59	2,91
S	706	10	137	191		54	69	25	2,76	5,39	2,07	21,54	2,9
A	1206	1	143				95	25	3,80	5,36	4,36	11,87	3,6
A	1206	2	127				65	19	3,42	3,54	4,37	17,10	4,09
A	1206	3	114				45	15	3,00	2,96	3,11	12,14	3,65
A	1206	4	92				78	25	3,12	4,02	2,90	11,14	2,58
A	1206	5					68	21	3,24	3,56	4,58	26,39	3,99
A	1206	6	108	164		56	58	21	2,76	3,69	4,29	11,10	2,99
A	1206	7	109				25	9	2,78	4,12	4,37	29,46	
A	1206	8	78	128		50	52	15	3,47	3,89	4,32	18,67	2,67
A	1206	9	100	124		24	35	12	2,92	4,52	3,78	18,22	2,69
A	1206	10					67	20	3,35	3,50	4,46	17,16	3,49

Truites résidentes

