

## Quelques problèmes physiologiques posés par le *Salmo Salar*. Intérêt de l'étude de la *smoltification* type de préparation au comportement migratoire

Par M. FONTAINE \*

Le comportement migratoire pose de nombreux problèmes. Celui du *Salmo Salar* est particulièrement stimulant, en lui-même et par les particularités du cycle vital qui lui sont liées et qui offrent au physiologiste des conditions favorables pour tenter de répondre à de nombreuses questions, d'une portée très générale.

Voici un jeune poisson, naissant dans nos rivières, effectuant la première partie de sa croissance sous un aspect fort voisin de celui de la truite commune (*parr*) et qui, plus ou moins rapidement, s'en distingue par une évolution de la robe, de la croissance, du comportement (*smolt*); il quitte alors nos eaux douces. Parvenu en mer, il migre vers une aire d'engraissement souvent lointaine, où sa croissance devient intense. Puis, à la suite d'une évolution physiologique – qui peut se situer dans le temps à un moment très différent selon les individus (automne, hiver, printemps) – voici que survient une crise physiologique d'une ampleur et d'une durée véritablement exceptionnelles. Le saumon cesse de s'alimenter, se rapproche des côtes, pénètre dans le fleuve de son enfance et gagne sa frayère natale ou un lieu très proche de celle-ci, et c'est là qu'il va se reproduire. Par quels mécanisme est suspendu l'appétit du saumon? Nous ne pouvons actuellement donner de réponse justifiée. Certains auteurs, recherchant les facteurs métaboliques de l'appétit des mammifères, avaient pensé faire intervenir la glycémie, d'autres la teneur en acides aminés du sang. Une hyperglycémie pour les uns (CARLSON, notamment), une amino-acidémie élevée pour les autres (MELLINKOFF), entraînerait une réduction de l'appétit. Mais ces hypothèses, qui ont d'ailleurs reçu diverses critiques, ne semblent pas pouvoir s'appliquer au jeûne physiologique du *Salmo Salar*. Les *smolts*, qui s'alimentent abondamment, ont une glycémie moyenne de 90 mg de glucose pour 100 cm<sup>3</sup> de sang; les *parrs* mâles mûrs sur les frayères, qui consomment des quantités souvent considérables d'oeufs de saumon, ont une glycémie de 102, alors que les saumons adultes qui frayent et qui jeûnent, présentent des

glycémies de 80 environ. La seule donnée qui pourrait être considérée comme favorable à la présente hypothèse est la glycémie du *mended* qui, capturé peu de temps avant qu'il quitte les eaux douces et retourne en mer où il va se nourrir abondamment, présente une valeur de 42 seulement<sup>1</sup>.

Quant à l'hypothèse de MELLINKOFF *et al.*, selon laquelle le taux d'acide aminé du plasma réglerait l'appétit, elle ne peut trouver confirmation chez le saumon. Les teneurs en acides aminés du plasma des *parrs* sur les frayères, *parrs* qui s'alimentent, sont du même ordre de grandeur que celles des saumons adultes qui jeûnent (1 bis). La teneur la plus élevée est trouvée pour le *smolt* (13,88 mg %/100 N), qui manifeste cependant un vif appétit.

Il ne semble pas que la maturation génitale puisse être directement en cause dans l'apparition de ce jeûne physiologique, puisque les saumons de l'Adour pénètrent dans le fleuve avant que se manifeste un développement sensible des gonades. Par contre, on peut penser qu'il existe une certaine relation entre le métabolisme des lipides et la suspension de l'alimentation, puisque celle-ci coïncide avec une accumulation considérable de lipides dans l'organisme du saumon et que la reprise de l'alimentation, chez le *mended* parvenant en eau de mer, correspond à un état de profond amaigrissement. Mais les rapports, s'ils existent, restent fort imprécis. Il faut d'ailleurs souligner le point très important établi par MISLIN<sup>2</sup> dans son travail fondamental sur le saumon du Rhin, à savoir que le jeûne physiologique spontané du saumon, désigné par cet auteur sous le nom de jeûne synchronique, diffère du jeûne imposé par de multiples caractères qu'il a parfaitement mis en lumière. Voilà donc une étape du cycle vital qui pose un

\* Laboratoires de Physiologie du Museum National d'Histoire naturelle et de l'Institut Océanographique, Paris.

<sup>1</sup> M. FONTAINE et J. HATEY, *Physiol. comp. oecol.* 3, 37 (1953). – M. FONTAINE, Résultats inédits.

<sup>2</sup> H. MISLIN, *Revue suisse Zool.* 48, 1 (1941).

problème très intéressant, dont la solution – ou même l'approche – éclairerait certainement la question générale si débattue du mécanisme de l'appétit.

On peut, avec étonnement, se demander comment, en dépit d'un jeûne aussi prolongé, le saumon peut conserver jusqu'à la fraye sa surprenante activité. Sans doute, du fait de mécanismes neuro-endocriniens particulièrement bien réglés et puissants. Nous avons pu montrer la richesse du milieu intérieur du saumon à cette étape, en deux groupes d'hormones dynamogènes, les hormones thyroïdiennes et certaines hormones corticosurréaliennes, les 17 hydroxycorticostéroïdes. En ce qui concerne ces dernières, la teneur du plasma du saumon est, exprimée en 17 hydroxycorticostérone, de 50 mcg pour 100 cm<sup>3</sup> environ au début de sa migration de montée et, sur les frayères, de 30<sup>3</sup>. Rappelons que, chez l'homme, cette même teneur est voisine de 15.

Du plasma du milieu intérieur du saumon capturé au cours de sa migration anadrome, la teneur moyenne en iode est de 124 mcg pour 100 cm<sup>3</sup> de sérum, en iode lié aux protéines de 31, en iode thyroïdien de 16<sup>4</sup>. Sur les frayères, ces valeurs sont respectivement de 21.5, 15.7, 6.04. Ainsi la teneur du plasma en iode hormonal diminue beaucoup moins que l'iodo total. Ce sont là des valeurs élevées, si nous les comparons à celles obtenues chez les mammifères ou chez certains poissons marins peu actifs (tels *Scorpoena* et *Pleuronectes*), et qui expliquent en partie le dynamisme surprenant du saumon. Mais comment n'y a-t-il pas épuisement des éléments chimiques constitutifs des hormones en jeu? La question paraît se poser avec une particulière acuité pour l'iodo, puisque le saumon passe tout ce long jeûne synchrone dans une eau pauvre en cet élément. Il est probable que cette économie de l'iodo – de l'iodo accumulé au préalable au cours de la vie dans le milieu marin – est réalisée par divers mécanismes limitant des pertes et notamment par la particularité suivante: contrairement à ce qui est observé chez les mammifères et chez plusieurs espèces de poissons sédentaires – ou migrateurs thalassotoques, telle l'Anguille – les iodures sont liés dans le plasma du saumon à une certaine fraction protéique du milieu intérieur<sup>5</sup>. Sans doute cette liaison est-elle labile, puisqu'elle est détruite par l'acide trichloracétique, mais il est bien nécessaire qu'il en soit ainsi pour que l'iodo puisse être utilisé par la glande thyroïde, et il est probable que les protéines plasmatiques en jeu, en liant les iodures résultant du catabolisme précédant l'anabolisme intense qui se fait au niveau des organes génitaux, limitent les pertes d'iodures au niveau de la branchie. Ainsi, peu à peu, quelques coins du voile qui couvre la physiologie du grand migrateur, se soulèvent.

A l'issue de ce long jeûne, survient donc la reproduction. Soulignons que, si la migration anadrome peut se dérouler à des époques très différentes de l'année, la fraye est au contraire limitée à quelques semaines. La maturation des gonades s'accélère chez les salmonidés

au cours d'une période de diminution d'illumination, alors que chez un grand nombre d'autres espèces de téléostéens cette maturation est corrélative d'un accroissement de l'illumination. A quelles différences physiologiques correspondent ces différences de sensibilité au facteur lumière? Nous l'ignorons, mais c'est là encore une question d'ordre général, car on observe des différences de même nature dans d'autres groupes zoologiques. Après la fraye, certains saumons succombent, les plus épuisés, semble-t-il; d'autres, après avoir gardé un moment encore la robe de fraye (*kelt*), la transforment en une robe argentée (*mended*) et gagnent une seconde fois les eaux marines où ils vont à nouveau s'engraisser, périr sous la dent des prédateurs ou revenir une seconde fois frayer en eau douce.

Comment se déclenchent ces divers mouvements migratoires? Probablement<sup>6</sup> par une étape critique de ce conflit permanent entre l'organisme vivant et son milieu, de ce conflit qui représente la vie. Mais dans quelles conditions l'étudier? Il faut évidemment connaître les principaux caractères de la physiologie du poisson dans son état sédentaire, dans sa condition pré-migratrice et au cours de sa migration. Ainsi aurons-nous quelque chance de saisir les modifications qui ont sensibilisé l'organisme à certains facteurs externes, déclenchant ainsi le grand voyage. Quel type de migration choisir pour cette étude? La migration reproductrice? Dans les eaux marines françaises, rares et assez imprévisibles sont les captures des saumons sur le point d'entreprendre ce voyage. D'ailleurs, sans doute ne serait-il pas toujours facile de distinguer les individus encore sédentaires de ceux «prémigrateurs», prêts à partir au moindre stimulus ou de ceux qui ont réellement commencé leur migration vers les fleuves. Aussi, nous avons choisi d'étudier ce problème chez le jeune saumon sédentaire, puis préparant sa migration vers la mer, et enfin migrant. Cette étape présente le grand avantage d'être accompagnée, chez le saumon de l'Adour, de transformations de la morphologie externe si nettes que l'état prémigratoire est bien marqué. Nous n'avons jamais vu migrer, en effet, un seul jeune saumon qui n'ait subi ces modifications connues sous le nom de *smoltification*. C'est pourquoi nous avons fait porter une grande partie de nos efforts et de ceux de nos collaborateurs sur le mécanisme physiologique de cette évolution.

Rappelons-en d'abord les principaux traits. Nous trouvons, dans les eaux de nos fleuves, de jeunes saumons à robe marquée de taches sombres et de vives couleurs rappelant celles de la truite: ce sont les *parrs*. Au printemps, un certain nombre de ceux-ci subissent

<sup>3</sup> M. FONTAINE et J. HATEY, C. R. Acad. Sci. 239, 319 (1954).

<sup>4</sup> M. FONTAINE et J. LELOUP, C. R. Acad. Sci. 230, 775, 1216 (1950).

<sup>5</sup> M. FONTAINE et J. LELOUP, C. R. Acad. Sci. 247, 767 (1958).

<sup>6</sup> M. FONTAINE, Rapports du Colloque sur l'Instinct, organisé par la Fondation Singer-Polignac (Masson, 1956), p. 151.

une phase d'accélération de croissance, prennent une livrée argentée, accentuent la pigmentation mélanique de leurs nageoires, puis entreprennent la migration catadrome: ils sont dits *smolts*. Dans le gave d'Oloron – que nous avons spécialement étudié – la transformation du *parr* en *smolt* (*smoltification*) précède toujours cette migration. Elle apparaît comme une condition essentielle et non comme la conséquence de cette migration qui, selon l'opinion de LA ROCHE, LEBLOND et PREFONTAINE, conduisant les *parrs* dans des eaux riches en iode, leur permettrait d'élaborer les quantités d'hormone thyroïdienne nécessaires à cette *smoltification*<sup>7</sup>. En France, la *smoltification* s'effectue en eau douce.

Des observations analogues aux nôtres ont été faites par ROBERTSON<sup>8</sup> à l'occasion des migrations holobiotiques de la truite arc-en-ciel. Certains individus de cette espèce, vers l'âge de deux ans, se réunissent dans les parties basses des fleuves où ils sont nés et subissent un profond changement de robe, les lignes et les taches sombres de la jeune truite sédentaire étant remplacées par cet éclat argenté, dû au dépôt de guanine sur les écailles, qui est le caractère le plus frappant de la *smoltification*. Dès que cette transformation, corrélative d'une hyperactivité thyroïdienne, est achevée, les individus qui l'ont subie migrent dans un grand lac. Cependant, il est des truites qui restent dans ces fleuves toute leur vie, qui ne migrent pas vers les lacs; ce sont celles qui ne prennent pas la livrée argentée. Chez cette espèce également, une *smoltification* semble bien conditionner le comportement migratoire.

Si l'on veut bien songer enfin que la transformation du *kelt* en *mended* rappelle beaucoup la *smoltification* du jeune saumon, puisqu'elle se manifeste par un changement de robe très similaire, il semble bien que – chez les salmonidés en eau douce – cette *smoltification* apparaisse comme l'expression particulièrement frappante de cette préparation physiologique au comportement migratoire que nous cherchons à comprendre.

Je rassemblerai ici quelques uns de nos résultats, relatifs à cette préparation physiologique, et tenterai de les interpréter.

HOAR, le premier, a montré<sup>9</sup> que la thyroïde du *smolt* du *Salmo Salar* L. de l'Amérique du Nord présente, à l'étude histologique, des caractères d'hyperactivité par rapport à celle du *parr* (jeune saumon sédentaire). Nous avons étendu ces résultats au *Salmo Salar* du Bassin de l'Adour, précisé les modalités de cet hyperfonctionnement par l'étude physico-chimique de la fonction thyroïdienne (dosage chimique de <sup>127</sup>I, utilisation de <sup>131</sup>I)<sup>10</sup> et montré que si le comportement de lutte dans un courant (comportement familier du *smolt* en migration catadrome) entraîne bien, chez la truite arc-en-ciel, un hyperfonctionnement thyroïdien par rapport au comportement dans une eau calme<sup>11</sup>, la *smoltification* naturelle d'un jeune saumon sédentaire s'accompagne déjà d'une importante accélération du fonctionnement thyroïdien, préalable donc à la migration catadrome<sup>12</sup>.

Devant la difficulté d'obtenir, dans les gaves pyrénéens, de jeunes saumons *smoltifiés*, mais pas encore migrants, aux temps précédant immédiatement la migration, de jeunes *parrs* mâles, participant en décembre à la fraye des grands saumons adultes, étaient chaque année capturés sur les frayères et transportés dans l'étang voisin d'une Station expérimentale des Eaux et Forêts. (Grâce à la collaboration de M. l'Ingénieur R. VIBERT et de son personnel que nous remercions vivement). Au cours des deux ou trois mois qui suivaient, une partie des individus se *smoltifiait*, cependant qu'une autre partie conservait la robe du *parr*. Nous pouvions donc comparer les animaux parvenus à l'état prémigratoire, mais encore sédentaires, à ceux restés à l'état de *parrs*. Nous nommerons les premiers *smolts* sédentaires, réservant le nom de *smolts* aux individus capturés en cours de migration catadrome. Or, chez ces *smolts* sédentaires, on observe, tant par les critères histologiques que par les critères physico-chimiques (emploi du radioiode), les indices d'une hyperactivité très nette de la glande thyroïde. A cette hyper-sécrétion d'hormone thyroïdienne, il ne semble guère douteux qu'il faille rattacher l'argenteur de la *smoltification*, de nombreux auteurs ayant montré l'influence des hormones thyroïdiennes sur le dépôt de guanine dans les écailles. Une étape biochimique de l'argenteur des écailles a été mise en évidence par SVARD<sup>13</sup>, qui a montré les fluctuations de la teneur du sang en triphosphate de guanosine et en monophosphate d'inosine au cours de la *smoltification* du jeune saumon.

Il existe probablement aussi un lien entre cet hyperfonctionnement thyroïdien et, d'une part, la chute du glycogène hépatique<sup>14</sup>, d'autre part l'augmentation de la consommation d'O<sub>2</sub><sup>15</sup> qui accompagnent la *smoltification*. En effet, si de nombreux auteurs n'ont pas observé d'augmentation du métabolisme respiratoire sous l'influence des hormones thyroïdiennes chez les téléostéens, certains autres ont constaté une telle action et il semble bien que, sous certaines conditions – peut-être action prolongée, synergie d'action avec un certain état neuroendocrinien – l'hormone thyroïdienne puisse être efficace.

Selon toute vraisemblance, cette hyperactivité thyroïdienne est d'ailleurs dépendante – en partie du moins – d'une stimulation hypophysaire, qui se manifeste sous la forme d'une dégranulation des cellules

<sup>7</sup> G. LA ROCHE, C. P. LEBLOND et G. PREFONTAINE, Rev. can. Biol. 9, 101 (1950).

<sup>8</sup> O. H. ROBERTSON, Physiol. zool. 21, 282 (1948).

<sup>9</sup> W. S. HOAR, J. Morphol. 65, 257 (1939).

<sup>10</sup> M. FONTAINE et M. OLIVIEREAU, C. R. Acad. Sci. 224, 1660 (1947). – M. FONTAINE, J. LELOUP et M. OLIVIEREAU, Arch. sci. physiol. 6, 83 (1952).

<sup>11</sup> M. FONTAINE et J. LELOUP, C. R. Acad. Sci. 249, 343 (1959).

<sup>12</sup> M. FONTAINE et J. LELOUP, Arch. sci. physiol. 14, 15 (1960).

<sup>13</sup> P. O. SVARD, Nature 182, 1448 (1958).

<sup>14</sup> M. FONTAINE et J. HATEY, J. Physiol. com. oecol. 3, 37 (1953).

<sup>15</sup> M. FONTAINE et M. M. BARADUC, C. R. Soc. Biol. 149, 1327 (1955).

cyanophiles<sup>16-17</sup>. Et si, comme l'a très justement souligné EVROPEIZEVA<sup>18</sup>, il y a opposition entre smoltification et maturation génitale, c'est sans doute que l'hypophyse du jeune saumon utilise les glycoprotéides à sa disposition, soit pour l'élaboration de T. S. H., soit pour l'élaboration de gonadostimulines, mais ces deux hypersécrétions, qui exigent des composés de structure chimique très voisine, ne peuvent être assurées simultanément. On constate d'ailleurs également chez le saumon adulte cette régression de l'activité thyroïdienne, concomitante de la maturation génitale<sup>10</sup>.

Il faut rappeler ici certaines observations faites sur les saumons du Pacifique qui peuvent, à première vue, sembler en désaccord avec ce que nous avançons touchant le saumon atlantique de nos régions, mais qui pourront peut-être relever d'une explication commune. En effet, l'étude par HOAR et BELL<sup>19</sup> de diverses espèces d'*Oncorhynchus* sur les côtes du Pacifique a conduit ces auteurs aux remarques suivantes: O. KISUTCH et O. NERKA montrent une nette smoltification et une activité thyroïdienne correspondant au moment de la migration d'avalaison. Par contre, O. KETA et O. GORBUSCHA ne manifestent pas, lors de la migration d'avalaison et à la seule étude histologique, d'activité thyroïdienne nette. Mais il faut noter que ces poissons migrent vers la mer très jeunes, dès qu'ils émergent du lit de la rivière, et qu'ils présentent déjà à ce moment une robe argentée<sup>20</sup>. On peut donc supposer qu'ils ont eu auparavant, très précocement, une phase d'hyperactivité thyroïdienne préparant leur organisme au comportement migratoire. Les migrants tardifs présentent, d'ailleurs, une hyperplasie thyroïdienne qui pourrait représenter une réponse glandulaire à un épuisement des hormones thyroïdiennes sécrétées dans la première phase d'activité. Cette hypothèse devrait être évidemment soumise à vérification par l'emploi conjugué des techniques biochimiques et histologiques.

Comment cet état d'hyperfonctionnement thyroïdien peut-il préparer le comportement migratoire? On sait que, chez les mammifères, les hormones thyroïdiennes (thyroxine et triiodothyronine) augmentent l'excitabilité du système nerveux central par un double mécanisme: stimulation directe (mise en évidence aussi chez les téléostéens par HOAR *et al.*<sup>21</sup>) et stimulation indirecte par augmentation de la sécrétion des hormones cortico et médullo-surréaliennes. Il est bien démontré, chez les mammifères, que ces hormones surréaliennes favorisent l'activité motrice générale de l'organisme, et les travaux récents de GONCHAROVA montrent que la cortisone provoque une élévation considérable de l'excitabilité du système nerveux<sup>22</sup>. Or, chez le smolt sédentaire, on note déjà une activation de l'interrénal et une hypertrophie de ce tissu glandulaire par les critères cytologiques et histologiques, mais ces phénomènes s'intensifient chez le smolt<sup>23</sup> et l'on observe, à ce stade, une corticostéroïdémie exceptionnellement élevée<sup>24</sup>. Il est permis de supposer que l'hyperactivité interrénali-

enne est secondaire à une hypersécrétion hypophysaire d'hormone somatotrope et d'hormone corticotrope (cette hypersecrétion étant rendue très vraisemblable par l'augmentation du pourcentage des cellules fuchsino-philés lors de la smoltification et leur dégranulation<sup>16,17</sup> et, plus spécialement pour l'hormone somatotrope, par l'accélération de croissance, pour l'hormone corticotrope par le développement de la mélanogénèse), mais aussi à l'hyperfonctionnement thyroïdien. Ces divers facteurs hormonaux (corticotrope, somatotrope, thyrotrope, thyroïdien) agissent en effet, chez les mammifères, dans le sens d'un développement de la surrénale et de son activité fonctionnelle.

Nous pensons donc que cet ensemble de phénomènes neuroendocriniens aboutit à une hyperexcitabilité qui joue son rôle dans la préparation à la migration, car celle-ci semble bien se manifester d'abord par une agitation motrice qui conduit le smolt à quitter le lit du fleuve où il trouvait des abris contre un courant souvent violent. Ce smolt nage en plein courant; on le voit fréquemment sauter hors de l'eau, et il est vraisemblablement plus sensible aux stimuli de ce courant. De plus, l'imprégnation de l'organisme par les hormones thyroïdiennes fait sans doute du smolt un organisme très météorosensible qui répondra à des variations de certains facteurs auxquelles restent indifférents les parrs.

Mais les stimulines hypophysaires, les hormones thyroïdiennes, les hormones interrénaliennes ne sont pas seules en cause. Peu à peu se situent, dans des rôles différents, les divers facteurs de la smoltification. Il semble bien qu'il faille faire intervenir aussi l'hormone ou les hormones mélanophorétiques. On sait en effet que le smolt présente une mélanisation très nette, bien visible notamment dans les nageoires pectorales. Ce phénomène traduit sans doute une sécrétion accrue d'hormone mélanophorétique. Or, GUILLEMIN et KRIVOV<sup>25</sup> ont tout récemment montré, chez le mammifère, que l'hormone mélanophorétique augmente l'amplitude des potentiels évoqués au niveau d'un arc réflexe monosynaptique et exerce un effet de facilitation. Une hypersécrétion d'hormone mélanophorétique chez le parr-smolt n'est donc vraisemblablement pas étrangère à une sensibilité accrue de son système nerveux aux

<sup>16</sup> M. FONTAINE et M. OLIVEREAU, C. R. Acad. Sci. 228, 772 (1949).

<sup>17</sup> M. OLIVEREAU, Ann. Inst. Océan. 29, 195 (1954).

<sup>18</sup> N. W. EVROPEIZEVA, Rapp. et P. V. Cons. perm. Internat. Explor. Mer 148, 29 (1959).

<sup>19</sup> W. S. HOAR et G. M. BELL, Canad. J. Res. D. 28, 126 (1950).

<sup>20</sup> Communication de W. S. HOAR.

<sup>21</sup> W. S. HOAR, O. MAC KINNON et A. REDLICH, Canad. J. Zool. 30, 273 (1952). — W. S. HOAR, M. M. A. KEENLEYSIDE et R. G. GOODALL, Canad. J. Zool. 33, 428 (1955).

<sup>22</sup> V. N. GONCHAROVA, Bjull. eksper. Biol. Med. S.S.S.R. 48, n° 9, 84 (1959).

<sup>23</sup> M. FONTAINE et M. OLIVEREAU, J. Physiol. 49, 174 (1957); Bull. Soc. zool. France 84, 161 (1959).

<sup>24</sup> M. FONTAINE et J. HATEY, C. R. Acad. Sci. 239, 319 (1954).

<sup>25</sup> R. GUILLEMIN et W. A. KRIVOV, C. r. Acad. Sci. 250, 1117 (1960).

stimuli du milieu ambiant. Cette hypothèse nous semble d'autant plus intéressante à retenir que, chez d'autres migrateurs, nous observons aussi cette augmentation de la mélanisation, juste avant la manifestation d'un comportement migratoire actif, en particulier chez la jeune anguille ou civelle immédiatement avant et pendant sa migration anadrome. D'autre part, nous avons vu les raisons que nous possédions de supposer, à ce stade, une augmentation de la sécrétion d'hormone somatotrope hypophysaire. Or il apparaît que celle-ci joue un rôle important dans le contrôle du métabolisme hydrominéral des vertébrés et notamment des salmonidés. De ceux-ci, elle accroît beaucoup l'euryhalinité<sup>26</sup> et augmente la teneur en K de leur cerveau et de leurs muscles<sup>27</sup>.

Précisément, chez le smolt sédentaire aussi bien que chez le smolt migrant, on note, dans le muscle et dans le cerveau, une augmentation de la teneur en K et une diminution du rapport K intracellulaire/K extracellulaire<sup>28</sup>. Il semble bien que cette augmentation de la teneur en K soit due en grande partie à une hypersécrétion d'hormone somatotrope, toutefois, la diminution du rapport du K intracellulaire au K extracellulaire peut être attribuable à l'hyperfonctionnement thyroïdien, puisque TIMIRAS et WOBBURY<sup>29</sup> l'ont observée dans le cerveau du rat à la suite d'injections de thyroxine et de triiodothyronine.

Ces modifications de l'équilibre ionique entraînent sans doute des variations d'excitabilité qui jouent un rôle important dans la sensibilisation de l'organisme à certains facteurs externes: l'une des faces de cet état prémigratoire que nous tentons de préciser.

Il faut envisager aussi, dans l'ensemble de ces transformations, l'intervention du produit de neurosécrétion du tractus hypothalamo-hypophysaire et, d'une façon plus hypothétique, de celui observé dans l'organe sous-commissural. Pendant la *smoltification*, en effet, et aussi pendant la transformation de *kelt* en *mended*, les cellules du noyau préoptique se vident de leur produit de neurosécrétion et celui-ci, par cheminement axonal, gagne la neurohypophyse<sup>30</sup>. On constate, d'autre part, lors de la *smoltification*, une augmentation du neurosécrétat dans l'organe sous-commissural<sup>31</sup>, et des arguments ont été développés en faveur de la nature différente du produit de neurosécrétion d'origine hypothalamique et du produit d'origine sous-commissurale. Le premier joue sans doute un rôle dans les modifications hydrominérales observées lors de la *smoltification* et dans l'augmentation de l'euryhalinité constatée à ce stade<sup>32</sup>. Il est difficile toutefois de préciser ce rôle, de récentes recherches tendant à montrer que les hormones hypothalamo-neurohypophysaires des téléostéens ne sont pas toutes identiques à celles des mammifères, comprenant notamment, sans doute, une arginine vasotocine qui n'existe pas chez ceux-ci, et l'expérimentation effectuée avec vasopressine ou oxytocine devant être reprise avec les hormones mêmes des pois-

sons. Le rôle du second est encore très mystérieux, car nous n'avons pas observé de disparition du produit lors du transfert des smolts en eau de mer.

On voit, par ces quelques exemples, combien la *smoltification* est un état particulier, très précieux pour l'étude de la préparation physiologique à la migration, puisqu'elle nous désigne les individus aptes à entreprendre la grande migration – avant tout changement de milieu, avant toute activité itinérante.

Une autre espèce de poisson migrateur amphibiotique – mais thalassotoque – l'anguille, présente, avant la migration d'avalaison, diverses modifications de la morphologie externe, dont l'argenture qui rappelle impérieusement celle présente dans la *smoltification* du jeune saumon. On retrouve alors l'hyperactivité de la thyroïde<sup>33</sup>, et cette convergence de manifestations d'hyperfonctionnement endocrinien nous paraît assez convaincante de l'intervention de la thyroïde dans la préparation au comportement migratoire.

Par contre, il ne semble pas que les glandes génitales et leurs hormones jouent un rôle important dans ces phénomènes, car très variés sont les états des glandes génitales au moment de la migration. Les anguilles migrent alors que les organes génitaux viennent de commencer à se développer, mais que leur maturation semble stoppée – alors que les smolts femelles migrent avec des glandes génitales au repos. En ce qui concerne les smolts mâles, des états très variés peuvent être observés, les uns présentant des testicules filiformes et n'ayant subi aucune maturation génitale au cours de leur vie en eau douce, les autres ayant participé quelques mois plus tôt à la fraye, et, parmi ceux-ci, certains présentant des testicules encore latescents, d'autres des testicules ayant considérablement régressé. Cependant, cette opinion ne résulte que d'observations macroscopiques et il apparaît qu'une étude histologique de ces gonades de divers stades devrait être entreprise, à l'image de ce qui a été fait par EVROPEIZEVA<sup>18</sup> sur le saumon de la Baltique.

Nombreux sont les poissons migrateurs qui nous sont accessibles pendant leur migration, mais à ce moment nous ne pouvons plus discerner de façon certaine, parmi les différences observées entre l'animal sédentaire et l'animal migrant, celles qui furent vraiment des facteurs primaires du comportement migratoire, car il en est qui manifestement résultent, du moins pour une grande part, non pas d'une préparation physiologique

<sup>26</sup> D. C. W. SMITH, Mem. Soc. Endocrinol. 5, 83 (1956).

<sup>27</sup> M. M. CHARTIER-BARADUC, C. R. Soc. Biol. 153, 1757 (1959).

<sup>28</sup> M. M. CHARTIER-BARADUC, Bull. Centre Et. Rech. sci. Biarritz, sous presse (1960).

<sup>29</sup> P. S. TIMIRAS et D. M. WOBBURY, Endocrinology 58, 181 (1956).

<sup>30</sup> L. ARVY, M. FONTAINE et M. GABE, C. R. Ass. Anat., 42<sup>e</sup> Réunion 233, 225 (1955).

<sup>31</sup> L. ARVY, M. FONTAINE et M. GABE, Arch. Anat. micr. Morphol. exp. 44, n° 4 (1955).

<sup>32</sup> L. ARVY, M. FONTAINE et M. GABE, J. Physiol. 51, 1031 (1959).

<sup>33</sup> O. CALLAMAND et M. FONTAINE, Arch. Zool. exp. gén. 82, 129 (1942). – C. BERNARDI, Riv. Biol. Ital. 40, 186 (1948).

interne préalable à la migration, mais de la lutte dans le fleuve, à contre courant. Ainsi, par exemple, avons-nous constaté, chez la truite vivant dans un courant rapide, une diminution du Cl et du Na du muscle par rapport à la truite vivant en eau calme<sup>34</sup>, diminution que nous avons aussi constatée du stade parr sédentaire au stade smolt migrant, mais que nous ne trouvions pas chez le smolt sédentaire<sup>29,35</sup>. Voici pourquoi il est si important de pouvoir étudier un état prémigrateur bien défini, tel celui du smolt encore sédentaire.

Il est intéressant aussi de souligner que, par certains aspects au moins, la préparation physiologique à la migration et la migration elle-même apparaissent comme comportant des fluctuations de fonctionnement physiologique ou de valeurs biochimiques de sens opposé à celles qui résulteront du changement de milieu faisant suite à la migration catadrome. Par exemple, les signes histologiques d'une stimulation thyroïdienne constatée lors de la smoltification régressent lors du passage d'eau douce en eau de mer<sup>17</sup>. L'augmentation du rapport K/Na dans le cerveau et le muscle du smolt est évidemment corrigée dans un milieu comme l'eau de mer, exceptionnellement riche en Na et relativement pauvre en K.

Ainsi, la migration catadrome apparaît-elle, dans son aboutissement, comme un mécanisme biologique compensateur – du moins provisoirement – d'un déséquilibre physiologique survenu à un stade précis du développement. Ce déséquilibre physiologique de l'animal au moment même de sa migration se manifeste de diverses façons et notamment par le coefficient de variation élevé de certaines données biochimiques<sup>10,35,36</sup>, par des variations de la natrémie particulièrement amples, lors du passage d'eau douce en eau de mer<sup>37</sup>.

Les quelques faits rassemblés ci-dessus montrent que l'étude de l'évolution physiologique prémigratoire, quand celle-ci nous est accessible et bien marquée par des caractères manifestes, doit nous conduire vers une connaissance meilleure des mécanismes intimes des comportements migratoires et de leurs significations profondes. C'est pourquoi nous avons insisté ici sur la *smoltification*, manifestation très précieuse de cette évolution physiologique prémigratrice, qui représente l'une des étapes capitales d'une migration.

#### Summary

The author considers some physiological problems raised by particularities of the physiological cycle of *Salmo salar* L. about which he and his fellow-workers have produced new data (especially those brought out by the physiological, normal fasting so particular to the adult S: The synchronic fasting of Mislin).

He insists on the importance, for studies on the physiological mechanism of migrations and from the methodological point of view, of the following feature of the young Salmon in fresh water: a transformation which, in the population studied (S. s. of Adour waters), is so characteristic of and tightly bound to the preparation to catadromic

migration that it marks the subjects ready for migration and makes it possible to particularise the new physiological conditions accompanying the phenomenon of migratory instinct (activation of thyroid and interrenal function, of some pituitary neurosecretions and secretions, metabolic changes...). By studying simultaneously: smoltified but not yet migrant fishes, smolts during migration, and a salmonid fish subjected to a current in conditions simulating those of migrating smolts, it is now possible to begin to distinguish the physiological features bound to the preparation for migration, from those resulting from migratory activity.

<sup>34</sup> M. FONTAINE et M. M. CHARTIER-BARADUC, résultats inédits.

<sup>35</sup> M. FONTAINE, C. R. Acad. Sci. 232, 2477 (1951).

<sup>36</sup> M. FONTAINE, *L'Instinct* (Masson éd., 1956), p. 154.

<sup>37</sup> H. J. KOCH, *Nature* 4, 682 (1959).

## CONGRESSUS

### Sweden

#### International Congress on Biophysics

Stockholm, July 31 to August 4, 1961

An International Congress on Biophysics will be held in Stockholm from July 31 to August 4, 1961. The purpose of the meeting is to provide a forum for international communication in the field of biophysics. Participants may include members of national societies of biophysics, medical physics, and related fields, and other scientists interested in pure and applied biophysics. The meeting will be divided between a series of symposia devoted to special topics in biophysics and to presentations of a number of contributed papers in pure and applied biophysics submitted by the participants.

Further information can be obtained from Dr. Bo LINDSTRÖM at the Department of Medical Physics, Karolinska Institutet, Stockholm 60, Sweden.

## NOTA

*Announcement.* Molecular biophysicists are becoming increasingly aware of the biological significance of fast transfer processes utilizing elementary particles (electrons and protons). To inquire into the possible physiological role of fast transfer reactions in eliciting specific interactions in ordered macromolecular structures, a series of seminar lectures was held at the Massachusetts Institute of Technology during the spring term of 1960. Included were lectures on electron and energy transfer mechanisms (KASHA, TAUBE, MURRELL, WEBER, STRYER) and on current concepts of proton transport mechanisms (EIGEN and GRUNWALD) of immediate biophysical and biochemical significance. Properties of water and ice crucial for proton transfer were reviewed (FRANK, BRADY, KLOTZ, FERNANDEZ-MORAN). Six lectures of a more general nature dealt with aspects of macromolecular interaction properties (GERGELY, BERENDSEN, ONCLEY, DAVISON, WIENER, ELSÄSSER).

Abstracts of these lectures and pertinent references have been compiled and are available *gratis*. Requests should be sent to Professor F. O. SCHMITT, Department of Biology, Massachusetts Institute of Technology, Cambridge 39 (Mass.).