

LA SPERMATOGENESE DES POISSONS POECILIDAE QUELQUES COMPARAISONS AVEC CELLE D'AUTRES ESPECES DE POISSONS

par R. BILLARD

Laboratoire de Physiologie des poissons
I.N.R.A. - 78350 Jouy-en-Josas

La spermatogenèse des poissons a fait l'objet de nombreux travaux. SABATIER, dès 1896, puis STEPHAN (1902, 1904) décrivaient la formation de gamètes chez les Sélaciens. BALLOWITZ (1890), RETZIUS (1905) ont exposé la spermatogenèse de nombreux Téléostéens ; TURNER (1919) a brièvement décrit celle de la Perche, DUESBERG (1918) celle de *Fundulus*, TUZET et FONTAINE (1937) celle de l'Anguille, etc...

La spermatogenèse des poissons Poecilidae et surtout celle du Guppy : *Lebistes reticulatus* = *Poecilia reticulata*, a été particulièrement bien étudiée (WINGE, 1922 ; VAUPEL, 1929 ; PORTE et FOLLENIUS, 1960 ; BILLARD, 1969 1970). En outre, GEISER (1924) a décrit la spermatogenèse de *Gambusia*..

D'autre part, de nombreux auteurs ont décrit brièvement la spermatogenèse des Poecilidae en ne considérant cette question qu'en rapport avec d'autres problèmes : action des hormones sexuelles et hypophysaires, des rayons X et autres facteurs expérimentaux, différenciation des caractères sexuels secondaires.

La présente revue expose quelques aspects de la spermatogenèse de ce groupe de poisson Téléostéen original, puisqu'il a acquis la viviparité. L'exemple particulier de *Lebistes reticulatus* sera développé en intégrant les différentes phases de la formation des gamètes dans la description de la différenciation et de la maturation des gonades. Les auteurs réalisent généralement cette description en découpant cette évolution en stades plus ou moins arbitraires. Dans un premier temps la morphologie de l'appareil génital mâle sera examinée.

I — L'APPAREIL GÉNITAL MALE ET LA SEXUALITE

L'étude des glandes génitales mâles peut être abordée à partir de quelques schémas que les auteurs ont publiés sur les Poecilidae vivipares (*Lebistes*, *Gambusia*, *Xiphophorus*). De même une rapide évocation des principaux types de structures observés dans les autres groupes permettra d'obtenir une vue générale de l'appareil génital des poissons mâles, en considérant d'une part la glande testiculaire proprement dite, d'autre part les conduits génitaux et accessoirement les glandes annexes.

1 — Anatomie de l'appareil génital des Cyprinodontiformes

— Le testicule

La structure de la gonade de *Lebistes* mâle a été décrite par plusieurs auteurs.

A la naissance, des ébauches testiculaires bien individualisées sont suspendues séparément au mésentère dorsal. Mais très rapidement, dès le 25^e jour après la naissance, il y a rapprochement des deux ébauches des gonades qui tendent à se fusionner. Cette fusion se manifeste au début par un simple pont de cellules du stroma ; le rapprochement s'accroît à partir du 35^e jour et quand le testicule est mûr (mâle de 70 j.) il consiste en une seule masse blanchâtre de 3 à 4 mm localisée dans la partie dorsale postérieure du corps et séparée du système rénal par la vessie natatoire.

Cette évolution qui comporte la fusion de 2 ébauches initiales en une glande unique se retrouve chez de nombreux autres Cyprinodontiformes : *Xiphophorus*, *Gambusia*, *Platypoecilus*.

— Les conduits uro-génitaux

Le schéma de *Gambusia* dû à GEISER (Fig. 1) ne fait que situer le testicule dans la cavité abdominale, sans préciser les rapports qui existent entre l'appareil génital et le système rénal, en particulier au niveau des orifices uro-génitaux.

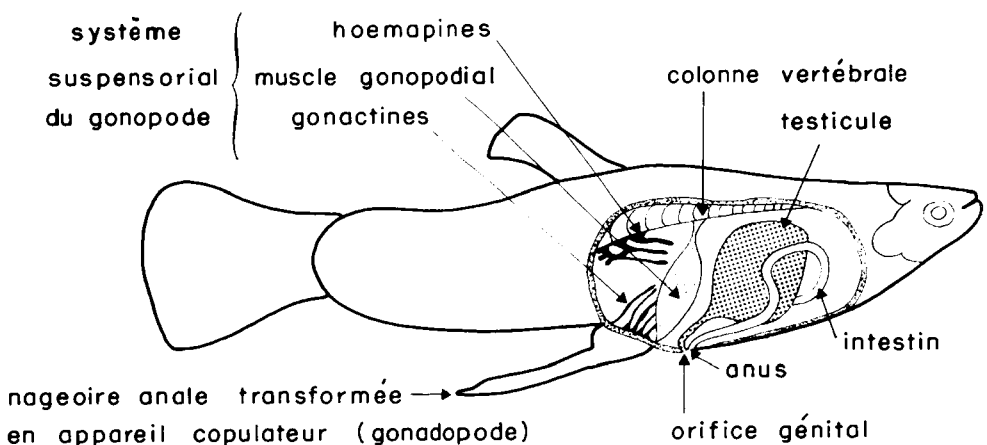


Fig. 1 — Anatomie de l'appareil génital mâle de *Gambusia holbrooki*

Il est possible d'acquérir une idée sur l'anatomie du débouché des conduits uro-génitaux et de l'anus (d'après CHAVIN et GORDON, 1951) concernant *Platypoecilus maculatus* : interprétation schématique Fig. 2 et 3.

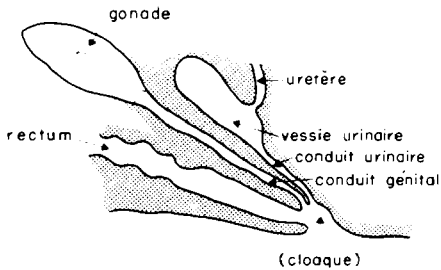


Fig. 2 mâle immature

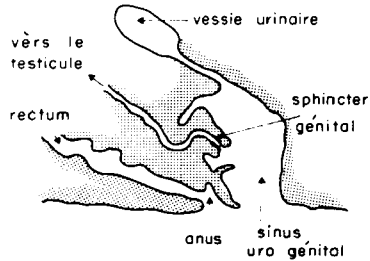


Fig. 3 mâle adulte

Portion terminale des systèmes digestif et uro-génital

Dans le cas du mâle immature les 3 conduits débouchent à l'extérieur par un même orifice, de sorte qu'il serait possible de parler de cloaque. La situation est plus compliquée chez le mâle adulte où l'anus s'individualise par rapport à un orifice uro-génital au niveau duquel débouche une cavité, qualifiée de sinus uro-génital par les auteurs. A ce stade le cloaque n'existe donc plus. Le terme de sinus uro-génital est fréquemment utilisé par les auteurs pour de nombreuses espèces, mais généralement aucun schéma n'est avancé.

Nous avons retrouvé un tel sinus chez le mâle *Lebistes* (Fig. 4).

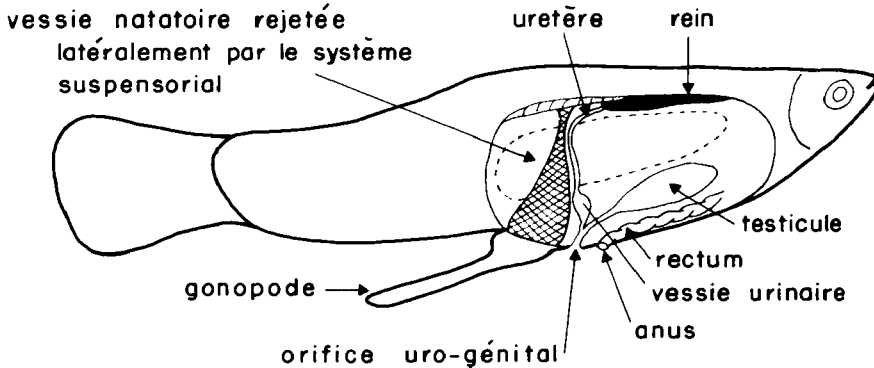


Fig. 4 — Schéma de l'appareil uro génital de *Lebistes* mâle adulte

(le système suspensorial du gonopode, comparable à celui de *Gambusia*, n'est pas représenté en détail, l'ensemble est hachuré)

Chez *Lebistes* le sinus uro-génital est moins développé, l'orifice débouche à la base du gonopode et se prolonge par une gouttière le long de ce dernier. Aucun organe de stockage des spermatozoïdes n'est morphologiquement différencié, mais on peut signaler l'existence des spermatozeugmes à l'intérieur des dilatations des tubules séminifères au niveau de leur jonction avec le canal déférent.

— Evolution des conduits uro-génitaux chez les poissons

Chez les Elasmobranches considérés comme primitifs, les voies excrétoires du testicule sont en relation avec les néphrons, de sorte que le conduit uro-génital correspond aux canaux de Wolf.

Chez les Actinoptérygiens (à l'exception des Salmonidés et des Brachioptérygiens), le testicule se prolonge vers l'arrière par un canal déférent qui s'organise à partir de la gonade et des crêtes génitales ; il débouche par un orifice situé entre l'anus et le pore urinaire, ou dans le canal efférent de la vessie urinaire, ou encore dans un cloaque (Lophobranches).

Ainsi les Téléostéens diffèrent de l'ensemble des autres Vertébrés dont les testicules sont en relation avec le mésonéphros antérieur et dont les canaux de Wolf à fonction uro-génitale différencient sur leur trajet une vésicule séminale.

L'appareil génital des poissons mâles présente donc de nombreuses variations, mais il est à noter que celles-ci affectent essentiellement les canaux déférents.

2 — Les gonades et la sexualité des Téléostéens

D'ANCONA (1950) estime que la double origine du substrat somatique des gonades (cortex et medula) classiquement admise chez les Amniotes et les Batraciens, peut être étendue aux poissons Sélaciens.

Chez les Cyclostomes et les Téléostéens (ASHBY, 1957), l'absence de migration des composants médullaires donnerait à penser que le stroma entier de la gonade peut être homologué au cortex des autres Vertébrés. Dans la plupart des cas la gonade est indifférenciée chez les jeunes ; par exemple, chez les Murénoides (Anguille) il existe un stade d'intersexualité transitoire avec mélange des éléments germinaux, suivi par l'affirmation de la sexualité de la gonade par suite de la prédominance des éléments mâles ou femelles. Mais chez les Téléostéens on peut rencontrer tous les degrés d'organisation sexuelle, de l'hermaphrodisme au gonochorisme.

— *Rivulus marmoratus* est hermaphrodite avec auto-fertilisation obligatoire (seul cas connu chez les Vertébrés).

— Certains Sparidés, *S. auratus* par exemple, présentent un hermaphrodisme protandrique : les cellules germinales femelles se répartissent le long de la cavité de la gonade et les cellules mâles sont localisées dans le stroma.

Chez d'autres Sparidés et chez les Moenidés, l'hermaphrodisme est protogyne (tous les animaux sont femelles durant la première moitié de leur vie, mâles ensuite).

Des territoires sexuels différents peuvent être localisés le long de la cavité de la gonade, par exemple chez les Serranidés, et se développer simultanément, si bien que ces zones mâles et femelles sont mûres ensemble (de sorte qu'une autofécondation est théoriquement possible).

D'ANCONA émet alors l'hypothèse d'un processus évolutif allant des formes où l'intersexualité est transitoire jusqu'aux formes où dans une même gonade s'organisent 2 zones coexistantes mâle et femelle ; ces processus seraient indépendants de ceux conduisant aux gonades bisexuelles des autres Vertébrés.

En ce qui concerne les Cyprinodontiformes, les auteurs remarquent en général une certaine labilité du sexe. De nombreux mâles passent par un stade

d'hermaphrodisme transitoire, soit avant, soit après la naissance. Certaines femelles qui changent spontanément de sexe après avoir pondus des jeunes, seraient en réalité des mâles génétiques qui présentent un prolongement du stade femelle primitif. HAMERLING considère à titre d'hypothèse que les Cyprinodontiformes suivent une lignée évolutive conduisant à des espèces où le sexe est déterminé génétiquement à partir de la constitution chromosomique sans influence du milieu (hormones sexuelles, température, âge, etc...), ce qui aboutirait à une stabilisation du sexe. Une étude récente et très complète de la différenciation sexuelle est due à YAMAMOTO (1969).

Nous avons remarqué une inversion sexuelle chez une femelle *Lebistes* adulte. Il y a différenciation de la nageoire anale, apparition de taches colorées, mais il n'y avait pas dans le cas considéré de démarrage de la spermatogenèse.

La dualité cortex-medulla ne peut être généralisée à l'ensemble des Poissons et les processus par lesquels s'élabore la sexualisation des gonades sont très variés. Le déterminisme génétique du sexe ne revêt pas dans toutes les espèces la même importance et la part imputable au milieu peut quelquefois être prépondérante. Il est alors nécessaire de considérer l'aspect hormonal de ce problème et l'étude d'un tissu endocrinien implique l'examen de tous les éléments constituant la gonade.

3 — Les éléments constitutifs de la gonade

— Le tissu interstitiel et les glandes annexes du tractus génital mâle.

L'existence d'un tissu interstitiel endocrine et son influence sur les caractères sexuels secondaires ont fait l'objet de nombreuses discussions.

- COURRIER (1922) note la présence d'un tissu interstitiel qui présente des variations saisonnières de l'activité sécrétoire correspondant aux fluctuations des caractères sexuels secondaires, mais non à la courbe d'intensité de la spermatogenèse.

- CHAMPY (1923) affirme au contraire que les caractères sexuels secondaires dépendent de l'activité germinale de la gonade et avec VAN OORDT (1925) il attribue aux cellules interstitielles un simple rôle trophique sur les cellules germinales.

Ce tissu interstitiel a été étudié par les techniques d'histologie classique et de microscopie électronique (FOLLENIUS et PORTE, 1960 ; BILLARD et al., 1971). Chez *Lebistes* il existe 3 groupes de cellules dont l'importance relative varie avec l'âge. Chez d'autres Cyprinodontes l'existence de cellules interstitielles est également attestée par de nombreux auteurs, et d'une façon générale leur présence est liée à la manifestation des caractères sexuels.

Grâce à des protocoles expérimentaux variés : greffes de testicules sur des femelles (FOLLENIUS, 1959), castration, apport d'hormones sexuelles (REGNIER, 1938 ; HAMON, 1945 ; MOHSEN, 1958), action des rayons X (FOLLENIUS, 1953), le rôle de ce tissu interstitiel a pu être précisé. La castration supprime les caractères sexuels. Par contre, les rayons X qui détruisent électivement les cellules germinales en respectant les cellules interstitielles, ne provoquent aucun effet sur ces caractères sexuels.

Mais souvent la présence de ce tissu interstitiel n'est pas clairement définie ; GEISER (1924) estime qu'il n'existe pas de cellules interstitielles chez *Gambusia*, seul un stroma diffus entoure les nids à spermatogonies.

Un tissu constitué de cellules ayant un aspect plus ou moins épithélial entoure les ampoules testiculaires de certains Cyclostomes et Elasmobranches. Un bloc de cellules volumineuses, d'allure endocrine, existe dans les testicules

des Gobiiformes et des Blenniiformes, mais GERARD (1958) considère qu'il s'agit plutôt d'une glande annexe localisée entre les ampoules testiculaires et le canal déférent, sur le trajet des spermatozoïdes.

Cette allusion aux glandes annexes nous amène à souligner rapidement l'existence de formations annexes de l'appareil génital dont la présence n'est cependant pas générale. COUJARD et CHAMPY (1945) décrivent chez *Cottus* une glande testiculaire qui assure la fixation des œufs, et une glande annexe à sécrétion protéique ; leur fonctionnement représenterait un état primitif de la situation rencontrée chez les Blennies et les Gobies qui appartiennent à un groupe très différent. Ces glandes nettement individualisées, ainsi que des cellules localisées le long du tractus génital, contribueraient à la sécrétion du liquide séminal.

— Les cellules nourricières

TUZET et FONTAINE (1937) ont identifié chez l'Anguille des cellules glandulaires sécrétant des éléments gras qui se disposent autour des ampoules testiculaires. L'hypothèse d'un rôle nourricier conduirait à les assimiler à des cellules de Sertoli.

La présence de cellules nourricières est générale. Elles manifestent des variations cycliques en relation avec la spermatogenèse. COURRIER (1921) sur l'Épinoche et les Blennies les remarque lorsque le testicule est en préspermatogenèse. (c'est-à-dire quand la gonade ne comporte que des spermatogonies) Les noyaux de ces cellules assimilées aux Sertoli sont alors plaqués contre la paroi des canaux testiculaires. Ces cellules se retrouvent plus tard entourées de spermatozoïdes en cours de maturation. Les cellules de Sertoli pourraient avoir un rôle endocrinien (HOAR, 1957). L'ensemble des produits de sécrétion des glandes annexes et des cellules nourricières constitue le liquide séminal.

— Relation entre les cellules nourricières et les cellules sexuelles.

FRATINI (1953), STANLEY (1966) et MELLINGER (1965) ont noté dans le testicule des Chondrichthyens que chaque faisceau de spermatides dépend d'une seule grande cellule de Sertoli. Les auteurs montrent que dans un premier temps les cellules de Sertoli et les gonies se multiplient indépendamment par mitose. Lorsque l'ampoule testiculaire comprend 500 cellules de chaque sorte, une des cellules de Sertoli entoure une gonie dont elle est séparée par une membrane cytoplasmique. Dès lors, la division de la cellule de Sertoli s'arrête, la gonie présente 4 mitoses et 2 divisions de maturation ; il en résulte 64 cellules sexuelles qui se trouvent associées à une cellule de Sertoli. Cet ensemble constitue un cyste au sein duquel les divisions mitotiques et méiotiques des gonies sont synchronisées. La constance du nombre de 64 cellules dans chaque cyste autorise les auteurs à affirmer que les dégénérescences des cellules sexuelles sont rares, du moins après l'encapsulage de la gonie (argument à considérer dans le cas de l'évaluation du nombre de spermatocytes à partir du nombre de spermatozoïdes par spermatozeugme). Chez les Téléostéens des cellules somatiques intralobulaires ont été considérées comme stéroïdogènes (MARSHALL et LOFTS, 1956), mais BILLARD et al. (1972) tendent à les considérer comme des cellules de Sertoli. Chez les Poecilidae depuis VAUPEL les cellules qui entourent les cystes ont été qualifiées de cellules de Sertoli. Cependant, chez les poissons comme chez les autres vertébrés et chez les invertébrés, les cellules nourricières ne peuvent pas être totalement assimilées aux cellules de Sertoli spécifiquement définies pour les mammifères et certains auteurs (ROOSEN-RUNGE, communication personnelle) proposent le terme de « cellules des cystes ».

II — LA SPERMATOGENESE DE *LEBISTES RETICULATUS*

WINGE (1919) et VAUPEL (1929) sur *Lebistes*, GEISER (1924) sur *Gambusia*, CHAVIN et GORDON (1951) sur *Platypoecilus*, MOHSEN (1958) sur *Xiphophorus Helli* ont étudié la spermatogenèse de certains Cyprinodontiformes à l'aide des techniques histologiques classiques. Une étude au microscope électronique de PORTE et FOLLENIUS (1960) sur *Lebistes* apporte des précisions complémentaires sur la spermiogenèse.

La spermatogenèse des Poecilidae peut être illustrée par la description de celle de *Lebistes*, avec référence le cas échéant aux particularités que pourrait présenter la formation des gamètes mâles dans les autres espèces étudiées.

MOHSEN (1958) divise les étapes de la différenciation des gonades de *Lebistes* en 4 stades auxquels correspondent les étapes de la différenciation des caractères sexuels secondaires. La référence à cette chronologie a l'avantage de replacer la spermatogenèse dans le cadre du développement de l'individu et permet de partir des cellules germinales primordiales.

Une telle division est fréquemment utilisée par les auteurs ; CHAVIN et GORDON par exemple, distinguent 6 stades chez *Platypoecilus*. Dans les groupes autres que celui des Cyprinodontiformes, cette division du développement des gonades a été très utilisée par BOWERS (1954) et reprise par GOKHALE (1957) pour le Merlan.

1 — Les méthodes d'études

VAUPEL prélève les testicules sur des mâles décapités pendant que le cœur bat encore, mais il est possible de faire ce prélèvement sur des mâles anesthésiés (au chlorbutol à 1,5 ‰, par exemple) et de sacrifier l'animal ensuite. La gonade est immédiatement plongée dans le fixateur.

Les techniques histologiques utilisées présentent des variations selon les auteurs. La fixation est le plus souvent assurée par le Bouin-Allen (VAUPEL et GOKHALE) et par les « mélanges osmiques » : le Flemming-acide osmique acide chromique acide acétique (VAUPEL, TUZET), le fixateur de Champy (TUZET), les vapeurs d'acide osmique (VAUPEL).

L'hématoxyline ferrique a été un des colorants les plus employés. En outre, VAUPEL colore le chondriome, la chromatine, le centriole, le filament axial par la méthode de BENDA qui comporte un traitement au sulfalizarinate de sodium et une coloration au violet cristal. Les colorations de MANN et de FEULGEN ont été également utilisées (TUZET et FONTAINE, 1937).

BALLOWITZ et RETZIUS ont conseillé la fixation au formol et la coloration au violet gentiane pour les spermatozoïdes de Téléostéens, mais selon VAUPEL cette méthode appliquée à *Lebistes reticulatus* s'est révélée inadéquate.

Les techniques d'analyse quantitative de la spermatogenèse n'ont été développées que très récemment aussi bien pour les Poecilidae (BILLARD, 1969) que pour les Téléostéens à cycle annuel (BILLARD et al., 1973).

2 — Les stades de la maturation des gonades (Etablissement de la spermatogenèse)

a) Stade indifférencié

A la naissance les gonades sont nettement séparées et essentiellement constituées de stroma au sein duquel les cellules germinales sont uniformément

réparties. A la différence de *Platyopocilus*, l'identification de ces cellules est aisée grâce à leur grande taille (fig. 5) et leur forme ovale (14μ x 10μ en moyenne ; longueur maximum : 20μ).

Le noyau est grand, souvent bilobé ayant une chromatine moins dense que celle des cellules somatiques ; la taille du nucléole est variable.

L'évolution de ces cellules primordiales examinée par GOODRICH et al. (1934) peut être étudiée depuis le stade gastrula jusqu'à leur destination définitive, ovaire ou testicule.

Au début, irrégulièrement distribuées dans le mésoderme, les cellules germinales primordiales sont réparties en 2 groupes latéraux par la formation de la plaque latérale. Puis au moment de l'organisation des somites, elles se localisent dans le mésoderme latéral (Fig. 6, 7, 8).

Lorsque l'embryon atteint une taille d'environ 2,7 mm les cellules germinales se situent dans le cordon médian au-dessus de l'intestin (Fig. 9) ; juste avant la naissance les cellules se déplacent latéralement aux crêtes génitales. Immédiatement après l'éclosion (l'embryon mesure 5,5 mm) il est possible d'identifier le sexe de la gonade grâce à une augmentation de la taille des oogonies. Inversement, chez *Platyopocilus* WOLF (1931) identifie le sexe femelle par une augmentation relative du nombre des cellules germinales. GOODRICH et al. (1934) ont apporté la preuve que ces cellules germinales primordiales donnaient naissance aux cellules germinales définitives chez *Lebistes*. Les cellules du stroma ne donneraient pas de telles cellules, au moins chez le mâle ; la preuve n'a pas été faite chez la femelle. WOLF (1931) a fait les mêmes observations sur *Platyopocilus*, cependant que ESSEMBERG (1923) sur *Xiphophorus*, comme KULAEV (1928) sur *Perca* ont prétendu que des cellules du stroma pouvaient donner des gonies.

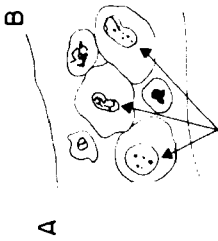
b) Stades de différenciation

Au cours du stade 1, peu de jours après la naissance, les cellules germinales primordiales gagnent les bords latéraux et ventraux des ébauches de la gonade. L'organogenèse de la gonade s'accélère et les spermatogonies primaires qui résultent de la division des cellules germinales primordiales se localisent dans la partie apicale et aveugle des tubules séminifères en cours d'organisation. Vers le 20-25^e jour il y a rapprochement des ébauches du testicule. Vers le 30-40^e jour (individus de 9,5 mm) la grande poussée des divisions spermatogoniales constituant la phase de multiplication intervient. Les divisions décrites par VAUPEL (Fig. 10 à 15) ont été dénombrées par BILLARD (1969) : il y aurait 14 générations spermatogoniales se déroulant à l'intérieur de cystes et 6.000 cellules environ ont été comptées dans les cystes contenant la dernière génération spermatogonale. A l'apex des tubules il existe un certain nombre de spermatogonies qui ne sont pas organisées en cyste et dont le nombre de générations n'a pas été déterminé.

Au cours du stade 2, en même temps que l'organogenèse du testicule se poursuit, l'évolution des cellules germinales est caractérisée par le déroulement de la méiose. Les stades décrits par VAUPEL (1929) (Fig. 16 à 24) ont été retrouvés, mis à part la phase de disparition de la chromatine (Fig. 19) par BILLARD (1969).

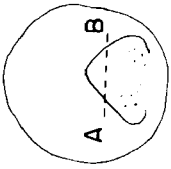
Le stade 3 est caractérisé par la présence de nids à spermatides et par l'organisation à peu près définitive du testicule. Les premières études sur la spermiogenèse dues à VAUPEL (1929) (Fig. 25, 26, 31) ont été complétées par l'apport de la microscopie électronique (PORTE et FOLLENIUS, 1960 ; Fig. 26,

Fig. 5



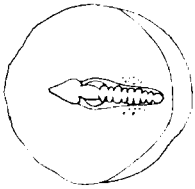
cellules germinales primordiales (coupe transversale du bouton embryonnaire)

Fig. 6



bouton embryonnaire et positions des cellules germinales

Fig. 7



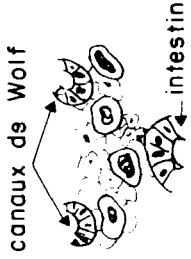
stade 8 mois cellules germinales dans le mesoderme latérale

Fig. 8



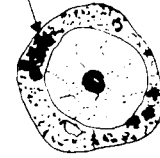
stade 14 somites cellules germinales au dessous des somites

Fig. 9



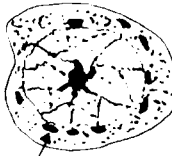
cellules germinales entre l'intestin et les canaux de Wolf

Fig. 10



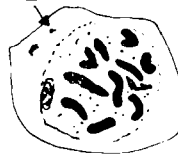
spermatogonies au repos

Fig. 11



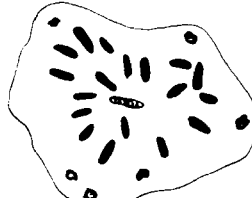
stade de formation des chromosomes

Fig. 12



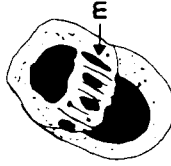
condensation des chromosomes

Fig. 13

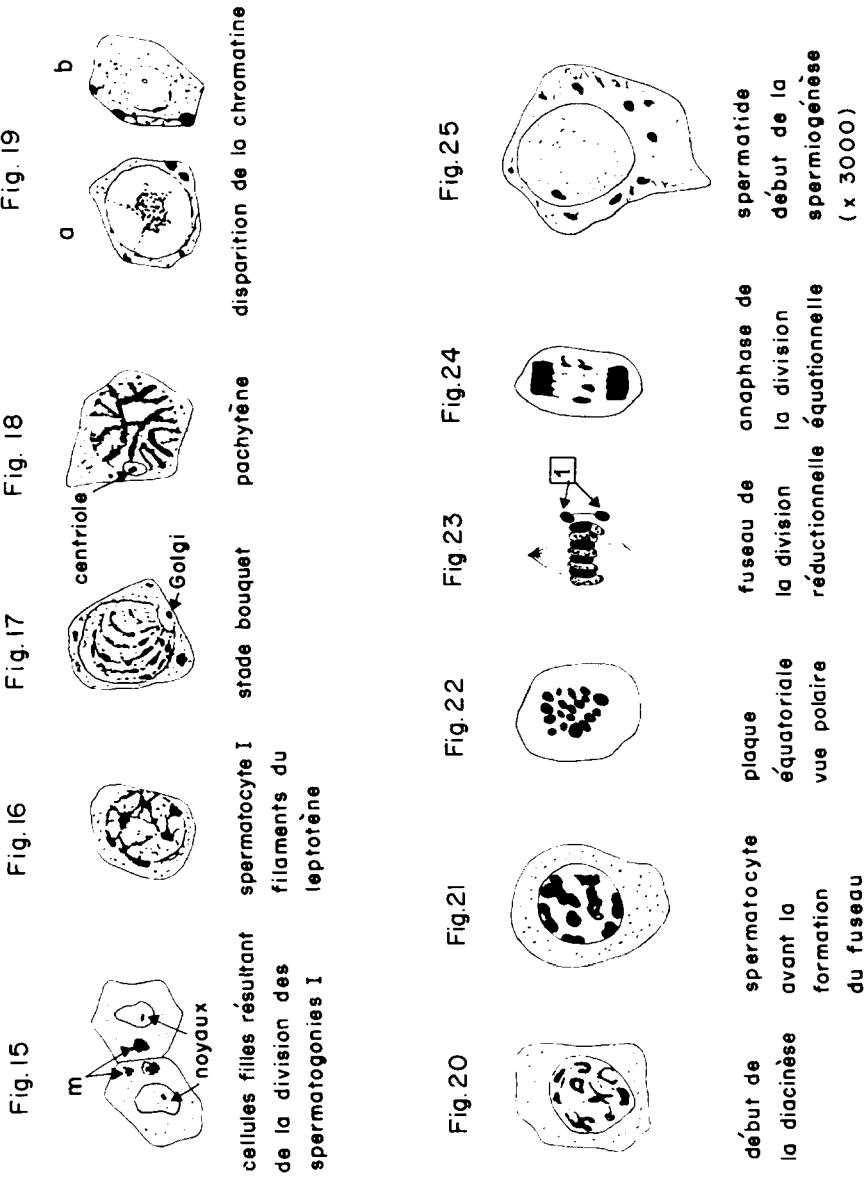


métaphase

Fig. 14



télophase spermatogoniale avec masses mitochondriales (m)



28, 29, 30 ; MATTEI et BOISSON, 1966 ; GRONBERG et TELKKA, 1968 ; BILLARD, 1970). Toutes ces études ont montré que la spermiogenèse du Guppy était probablement l'une des plus complexes que l'on puisse rencontrer chez les Poissons Téléostéens. La complexification intéresse à la fois la morphologie (élongation de la tête spermatique, manchon mitochondrial développé), la composition chimique (protéines basiques enrichies en arginine dans la chromatine), la physiologie du spermatozoïde (durée de motilité beaucoup plus longue). A la fin de la spermiogenèse la localisation des spermatides en couronne et leur insertion sur les cellules de Sertoli (Fig. 34) est un phénomène morphologique remarquable.

Au stade 4 l'individu d'environ 15 mm a alors 72 jours ; tous les stades de la spermatogenèse sont présents, mais la phase de croissance de l'animal n'est pas encore achevée : à 80 jours la taille est de 18 mm, nageoire caudale exclue (GOODRICH et al., 1934), 18 mm à 90 jours, 18,5 mm à 125 jours (PLOYE, 1966).

Le testicule est alors représenté par une glande paire, mais son origine bipartite est décelable à sa forme bilobée. La structure du testicule de *Lebistes* est comparable à celle décrite par GEISER pour *Gambusia* et IHERING (1893) pour *Phalloceras caudomaculatus*.

Nous avons vu que le déroulement des différentes phases est synchrone dans chaque cyste, ce qui aboutit à la formation simultanée de tous les spermatozoïdes dans un même cyste. La couche sertolienne de celui-ci se résorbe, mais les gamètes restent associés entre eux, la tête tournée vers l'extérieur, les flagelles orientés vers l'intérieur et plus ou moins enroulés entre eux.

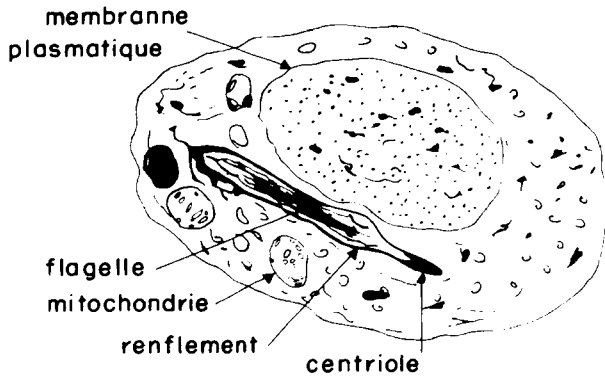
Une telle structure ne comportant pas de membrane périphérique a été qualifiée de spermatozeugme par PHILIPPI (1908) pour *Cnesterodon 10 maculatus*.

Le nombre de spermatozoïdes est d'environ 20.000 par spermatozeugme chez l'adulte (BILLARD, 1969a). Chez le jeune il est plus faible (12.000 environ ; BILLARD, 1966), vraisemblablement du fait d'un plus mauvais rendement de la spermatogenèse. La production spermatogénétique a été estimée chez le Guppy adulte à 36 spermatozeugmes, soit 750.000 spermatozoïdes par jour (BILLARD, 1969b). Compte tenu de la taille de l'animal et du faible poids du testicule (5 mg) cette production est très élevée : $150 \cdot 10^6$ de spermatozoïdes, ce qui est 10 fois supérieur aux productions connues chez les mammifères domestiques ($12 \cdot 10^6$ chez le Béliet ; ORTAVANT, 1958). La production spermatogénétique du Guppy est comparable à celle de la Truite qui est de $58 \cdot 10^9$ spermatozoïdes/g de testicule et par an, soit $160 \cdot 10^6$ par jour (BILLARD et al., 1971).

2 — Structure du spermatozoïde

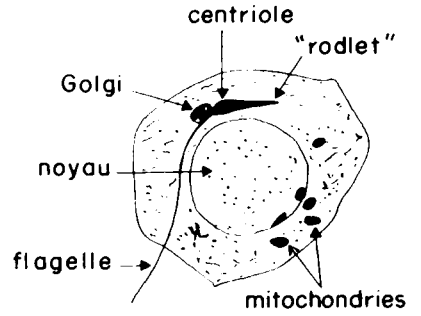
Les premières descriptions de spermatozoïdes (VAUPEL, 1929 ; Fig. 33) ont été complétées depuis par de nombreuses études, surtout en microscopie électronique (Fig. 32). La tête du spermatozoïde de Guppy est très allongée (Fig. 35) et mesure 4μ dans le sens antéro postérieur. La chromatine est extrêmement condensée et le manchon mitochondrial constituant la pièce intermédiaire est très développé. La structure de ce spermatozoïdes est très différente de la structure habituelle des spermatozoïdes des Téléostéens de nos eaux tempérées, telle que la truite (Fig. 36) où la tête spermatique qui ne mesure que 2μ , est beaucoup plus globuleuse (elle est presque sphérique chez les Cyprinidés) La chromatine n'a pas atteint le même degré de condensation que chez le Guppy et la pièce intermédiaire est inexistante et réduite à quelques mitochondries localisées dans la partie postérieure de la tête spermatique.

Fig. 26



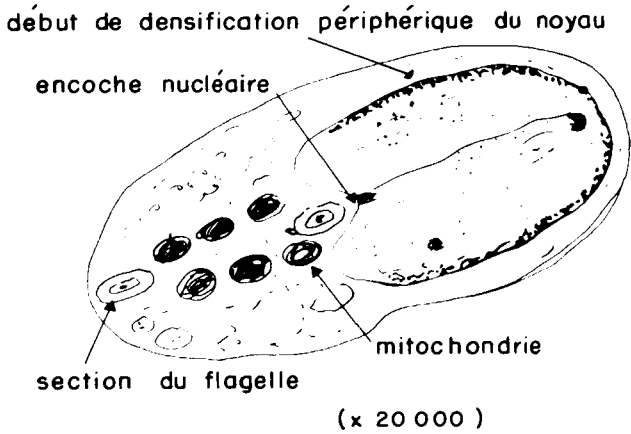
Formation du flagelle et du manchon périflagellaire
(d'après PORTE-FOLLENIUS (x17000))

Fig. 27



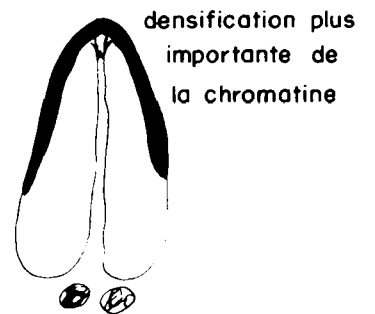
Jeune spermatide
(d'après VAUPEL)

Fig. 28



(x 20 000)

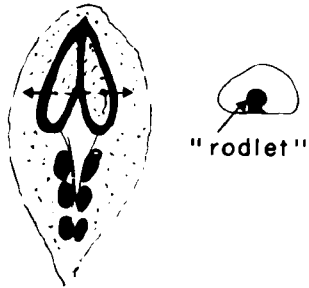
Fig. 29



(x 10 000)

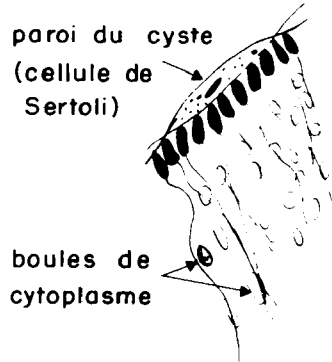
Spermatides d'après PORTE-FOLLENIUS

Fig. 30



Condensation de la chromatine

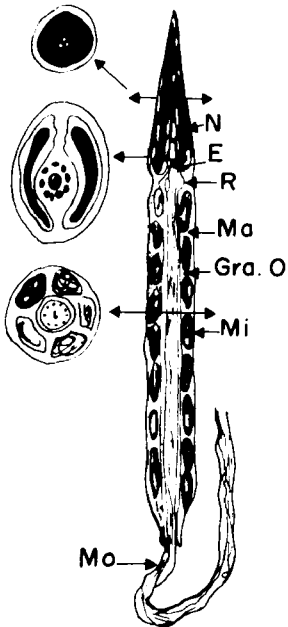
Fig. 31



Elimination du cytoplasme

Fig. 32

Fig. 33



- E : encoche nucléaire
- N : noyau
- Ma : manchon périflagellaire
- Mo : membrane ondulante
- Gra.O : granules
- R : repli de la membrane plasmatique au niveau de la partie proximale du flagelle
- Mi : mitochondries

Spermatozoïdes mûrs

d'après
(PORTE-FOLLENIUS)

(d'après VAUPEL)

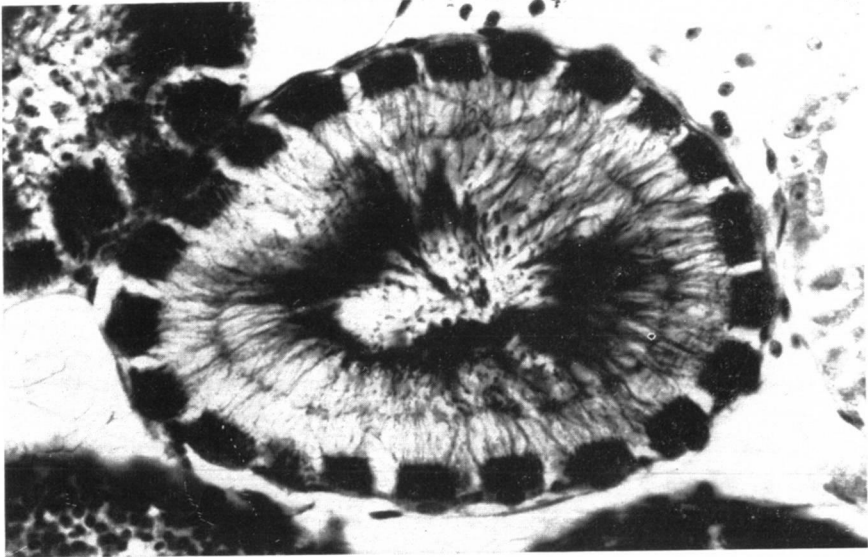


Fig. 34 — Cyste à spermatides chez le Guppy. Il s'agit de la dernière phase de la spermiogenèse où les spermatozoïdes en cours de formation viennent s'insérer sur les cellules de Sertoli à la périphérie du cyste. (x 700)



Fig. 35 — Têtes spermatiques de Guppy. (x 22.500)

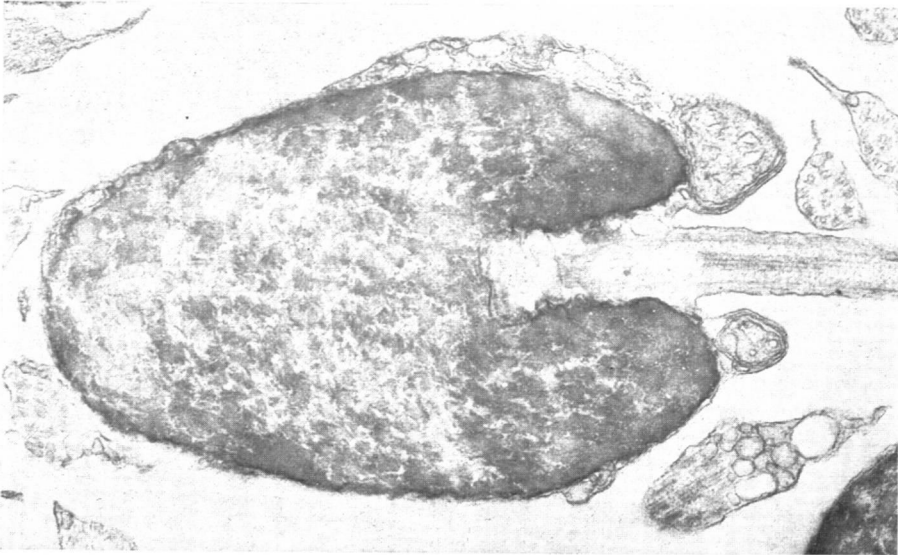


Fig. 36 — Tête spermatique de Truite. Il n'existe que quelques mitochondries dans la partie postérieure, de la tête du spermatozoïde et il subsiste même des traces de cytoplasme. Le flagelle présente en coupe transversale une « membrane ondulante » qui est peu développée. (x 32.000)

CONCLUSION

L'ensemble des études sur la spermatogenèse des Poecilidés et en particulier celles sur le Guppy, ont montré le caractère très complexe des structures testiculaires (tubules séminifères, canal testiculaire) et de la morphologie des cellules germinales. La dynamique de la spermatogenèse (nombre de générations spermatogoniales, durée de la spermatogenèse) distingue également le Guppy des autres espèces de Poissons Téléostéens. En fait les Poecilidés qui ont réalisé la viviparité apparaissent comme des poissons très spécialisés et leur étude a montré que le groupe des Poissons (appellation bien vague du point de vue zoologique) était extrêmement hétérogène et qu'il fallait se défier des généralisations.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ASBHY K.R., 1957. The effect of steroid hormones on the brown trout (*Salmo trutta* L) during the période of gonadal différentiation. J. Embryol. exp. Morph. 5, 225.
- BALLOWITZ E., 1890. Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoën. Arch. mikr. Anat., 36, 225-290.
- BILLARD R., 1966. Contribution à l'étude de la reproduction chez le Poisson Téléostéen *Lebistes reticulatus* au moyen de l'insémination artificielle Thèse Biol. appl., Lyon, 83 pp.
- BILLARD R., 1969a. La spermatogenèse de *Poecilia reticulata*. I — Estimation du nombre de générations goniales et rendement de la spermatogenèse. Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys., 9 251-271.
- BILLARD R., 1969b. La spermatogenèse de *Poecilia reticulata*. II — La production spermatogénétique. Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys., 9 307-313.
- BILLARD R., 1970. Ultrastructure comparée de spermatozoïdes de quelques Poissons Téléostéens, in « Comparative Spermatology », B. BACCETTI Ed., Acad. dei Lincei, Rome, 71-79.
- BILLARD R., BRETON B., JALABERT B., 1971. La production spermatogénétique chez la Truite. Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys., 11, 190-212.
- BILLARD R., MEUSY-DESSOLLES N., FLECHON J.E., 1971. Les cellules interstitielles de quelques poissons téléostéens (abstr.). J. Microscopie, 11, 30.
- BILLARD R., JALABERT B., BRETON., 1972. Les cellules de Sertoli des Poissons Téléostéens. I — Étude ultrastructurale. Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys., 12, 19-32.
- BILLARD R., SOLARI A., ESCAFFRE A.-M., 1974. Sur une méthode d'analyse quantitative de la spermatogenèse des poissons Téléostéens. Ann. Biol. Bioch. Biophys., 14 (sous presse).
- BOWERS A.B., 1954. Breeding and growth of whiting (*Gadus merlangus* L.) in Isle of Man. J. mar. biol. Ass., U.K., 33, 97.
- CHAMPY C., 1923. Observations sur les caractères sexuels chez les Poissons. C.R. Soc. Biol., 88, 414-417.
- CHAVIN W., GORDON H., 1951. Sex determination in *Platypoecilus maculatus* I — Differentiation on the gonads in members of all male broods. Zoologica, 36, 135-143.
- COUJARD R., CHAMPY C., 1945. Sur la glande testiculaire de *Cottus bubalis* C.R. Soc. Biol., 39, 681-683.
- COURRIER R., 1921. Glande interstitielle du testicule et caractères sexuels secondaires chez les Poissons. C.R. Acad. Sci., 172, 1316-1317.
- COURRIER R., 1922. Sur l'existence d'une glande interstitielle dans le testicule des biennies. Bull. Soc. Zool. Fr., 47, 458-462.
- D'ANCONA U., 1950. Détermination et différenciation du sexe chez les Poissons. Arch. Anat. micro. Morph. exp., 39, 274-294.

- DUESBERG J., 1918. Chondriosomes in the testicle-cells of *Fundulus*. Amer. J. Anat., 23, 133-153.
- ESSENBERG J.M., 1923. Sex-differentiation in the viviparous teleost *X. helleri*. Biol. Bull., 48, 46-96.
- FOLLENIUS E., 1953. Contribution à l'étude du déterminisme de la différenciation des caractères sexuels chez les Cyprinodontes. Action des rayons X sur les gonades de *Lebistes reticulatus*. Bull. Biol. Fr. Bel., 87, 69-81.
- FOLLENIUS E., 1959. Induction des caractères sexuels secondaires mâles externes par greffe des testicules juvéniles sur des femelles indifférenciées, de *Lebistes reticulatus*. Bull. Soc. Biol. Fr., 84, 149-157.
- FOLLENIUS E., PORTE A., 1960. Cytologie fine des cellules interstitielles de testicule du poisson *Lebistes reticulatus*. Experimentia., 16, 190-191.
- FRATINI L., 1953. Osservazione sulla spermatogonesi di *Scyliorhinus canicula*. Publ. Star. Zool., Napoli, 24 201-217.
- GEISER S.W., 1924. Sex ratio and spermatogenesis in the top minnow *Gambusia Holbrooki*. Biol. Bull., 47, 175-203.
- GERARD D., 1958. Les organes reproducteurs, in : « Traité de Zoologie », GRASSE P.P. éd., 13, 1565-1583.
- GOKHALE S.V., 1957. Seasonal histological in the gonads of the whittings (*Gadus merlangus* L) and the Norway Pout (*G. esmarkii* Nilsson). Indian J. Fish., 4, 92-112.
- GOODRICH H.B., BEE J.E., FLYNN C.M., MERCEER N., 1934. Germ cells and the differentiation in *Lebistes reticulatus*. Biol. Bull., 67, 83-96.
- GRONBERG R., TELKKA A., 1968. Juxtannuclear changes during the early spermatogenesis in *Lebistes reticulatus* (Guppy). Z. Zellforsch., 84, 342-349.
- HAMON M., 1945. Action de l'hormone œstrogène sur la lignée germinale mâle de *Gambusia holbrooki*. Mem. Soc. Biol., 139, 761-763.
- IHERING Von, 1883. Zur Kenntnis der Gattung Girardinus Z. Wiss. Zool. 38.
- HOAR W.S., 1957. Gonad and Reproduction, in : « Physiology of fishes » N.Y. Brown ed.
- KULAEV S.I., 1928. Revue russe de Zoologie, 8, 3-19.
- MARSHALL A.J., LOFTS B., 1956. The Leydig cell homologue in certain Teleost fish. Nature, 177, 704-705.
- MATTEI X., 1969. Contribution à l'étude de la spermatogenèse et des spermatozoïdes de Poissons par les méthodes de la microscopie électronique. Thèse Fac. Sci. Montpellier, 148 pp.
- MATTEI X., BOISSON ch., 1966. Le complexe centriolaire du spermatozoïde de *Lebistes reticulatus*. C.R. Acad. Sci. ser., D, 262, 2620-2622.
- MELLINGER J., 1965. Stades de la spermatogénèse chez *Scyliorhinus caniculus*. L.Z. Zellforsch., 67, 653-673.
- MOHSEN T., 1958. Contribution à l'étude de la différenciation sexuelle sur *Xiphophorus helleri* et *Lebistes reticulatus*. Thèse, Strasbourg, Alsatia Colmar, 1959.

- ORTAVANT R., 1958. Le cycle spermatogénétique du Bélier. Thèse Fac. Sci., Paris.
- PHILIPPI E. 1908. Spermatophoren bei Fischen. Verh. d. deutsch Zool. Gesellsch. 17 105-108.
- PLOYE, 1966. Contribution à l'étude des portées successives chez *Lebistes reticulatus*. Thèse Biol. appl. Lyon - 68 p.
- PORTE A., FOLLENIUS E., 1960. La spermiogenèse chez *Lebistes reticulatus* Étude au microscope électronique. Bull. Soc. Zool. Fr., 85, 82-88.
- REGNIER M.T., 1938. Contribution à l'étude de la sexualité des Cyprinodontes vivipares. *X helleri* et *L. reticulatus*. Bull. Biol. Fr. Bel., 72, 385-493.
- RETZIUS G., 1905. Die spermien der Leptokardier Teleostier und gonoiden. Biol. Untersuch., 12, 103-115.
- SABATIER A., 1896. De la spermatogenèse chez les Poissons Sélaciens. Trav. Inst. Zool. Univ. Montpellier et Stat. Marit. Cetta NS 4, 1-191.
- STANLEY H.P., 1966. The structure and development of the seminiferous follicle in *Scyliorhinus caniculus* and *Torpedo marmorata* (*Elasmobranchii*). Z. Zeilforsch., 75, 453-468.
- STEPHAN M.P., 1902. Sur le développement de la cellule de Sertoli chez les Sélaciens. C.R. Soc. Biol., 54, 773-775.
- STEPHAN P., 1904. Recherches sur quelques points de la spermiogenèse des Sélaciens. Arch. Anat. microsc., 6, 43-60.
- TURNER C.L., 1938. The reproductive cycle of *Brachyrhaphis episcopus*, an ovoviparous Poeciliid fish in the natural tropical habitat. Biol. Bull., 75, 56-65.
- TUZET O., FONTAINE M., 1937. Sur la spermatogenèse de l'Anguille argentée. Arch. Zool. exp. gen., 78, 199-215.
- VAN OORDT, G.J., 1925. The relation between the development of the secondary sex characters and the structure of the testis in the Teleost. *Xiphophorus helleri*. Birt. J. exp. Biol., 3, 43-59.
- VAUPEL J., 1929. The spermatogenesis of *Lebistes reticulatus*. J. Moph., 47, 555-587.
- WINGE O., 1922. One sided masculine and sex linked inheritance in *Lebistes reticulatus*. Jaw., Gen., 12, 145-162.
- WOLF E., 1931. The history of the germ cells in the viviparous Teleost *Platyplecillus*. Jaw. Morph. Physiol., 52, 115-154.
- YAMAMOTO T. 1969. Sex differentiation in Fish Physiology III 117-118. HOAR and RANDALL. Ed. Acad. Press.
-