

LA GAMETOGENESE, LE CYCLE SEXUEL ET LE CONTROLE DE LA REPRODUCTION CHEZ LES POISSONS TELEOSTEENS *

R. BILLARD,

I.N.R.A., Laboratoire de Physiologie des Poissons,
78350 JOUY EN JOSAS

I - LA SPERMATOGENESE

1) L'exemple des Salmonidés

La spermatogenèse correspond à la transformation d'une cellule germinale peu différenciée, la spermatogonie, en une autre cellule germinale plus élaborée, le spermatozoïde. Les cellules germinales n'évoluent pas seules ; elles sont toujours associées à des cellules somatiques, dites cellules de soutien ou cellules de sertoli, qui ont un rôle très important (soutien, transfert de métabolites et hormones et résorption des cellules en dégénérescences). La spermatogenèse s'élabore dans les tubules ou lobules testiculaires. Le testicule est un organe pair chez les salmonidés comme dans la plupart des espèces de poissons téléostéens de régions tempérées. Il est localisé dans la partie médiane et antérieure de la cavité abdominale et se prolonge en direction caudale par le canal déférent. Ce dernier reçoit les spermatozoïdes testiculaires, assure la sécrétion d'une partie du liquide séminal et se termine au niveau de l'orifice urogénital par où le sperme est expulsé. Les différentes étapes de la spermatogenèse suivent le même schéma que

* Exposé présenté lors du séminaire I.N.R.A. - C.S.P., GRIGNON, Février 1979

dans la série animale et sont résumées dans la figure 1. Les spermatogonies souches sont localisées à la périphérie des lobules. Elles sont directement originaires des gonocytes qui ont colonisé les ébauches des gonades vers la fin du développement embryonnaire. Ces spermatogonies sont présentes en permanence dans la gonade ; c'est d'ailleurs le seul type de cellule germinale constamment présent, les autres n'étant que transitoires (voir évolution générale, figure 2). Les spermatogonies souches, aussi appelées spermatogonies A (G_A), sont isolées, incluses dans la couche de cellules de sertoli qui tapisse le lobule séminifère. Elles commencent à se diviser entre Avril et Juin et donnent naissance à d'autres spermatogonies qui vont s'engager dans le processus de spermatogenèse. Les spermatogonies dites B (G_B) ou « secondaires » vont se diviser plusieurs fois en début d'été et rester groupées ensemble dans une structure appelée cyste.

Après plusieurs divisions dont le nombre exact n'est pas connu chez les salmonidés, la taille des spermatogonies devient plus petite. Elles s'engagent alors dans la méiose dont les deux divisions se suivent (spermatocytes I et II), et ce phénomène se produit entre juillet et septembre. La spermiogenèse qui lui fait suite consiste en la transformation des spermatides en spermatozoïdes (élimination du cytoplasme, acquisition du flagelle et condensation de la chromatine). Les spermatozoïdes sont libérés des cystes et apparaissent dans la lumière des lobules entre septembre et octobre, mais ils ne parviendront dans les canaux déférents (spermiation) qu'un peu plus tard, octobre, novembre. Il est alors possible d'en extraire quelques gouttes par pression abdominale mais leur motilité et leur pouvoir fécondant restent faibles. Ce n'est que quelques semaines plus tard après une période de « maturation » que le sperme pourra être utilisé ; il est d'ailleurs émis à ce moment là en grande quantité. La période de spermiation peut se poursuivre pendant plusieurs mois, mais la qualité du sperme diminue fortement après janvier, février, du fait des phénomènes de vieillissement que subissent les spermatozoïdes qui sont formés, nous l'avons vu, depuis septembre-octobre (voir Fig. 3).

En général, la durée pendant laquelle le sperme conserve un bon pouvoir fécondant (fécondation de 100 % des ovules fécondables) n'excède pas un à deux mois. Les mâles qui commencent à spermier tôt en saison ne devront plus être retenus pour la reproduction deux mois après.

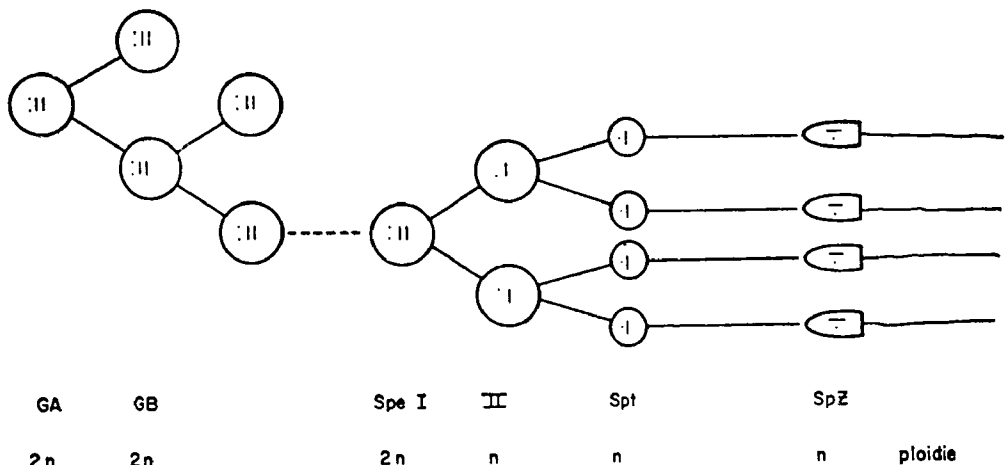


Fig. 1 : Schéma théorique de l'évolution de la spermatogenèse - Les paires de chromosomes se séparent au cours de la première division méiotique.

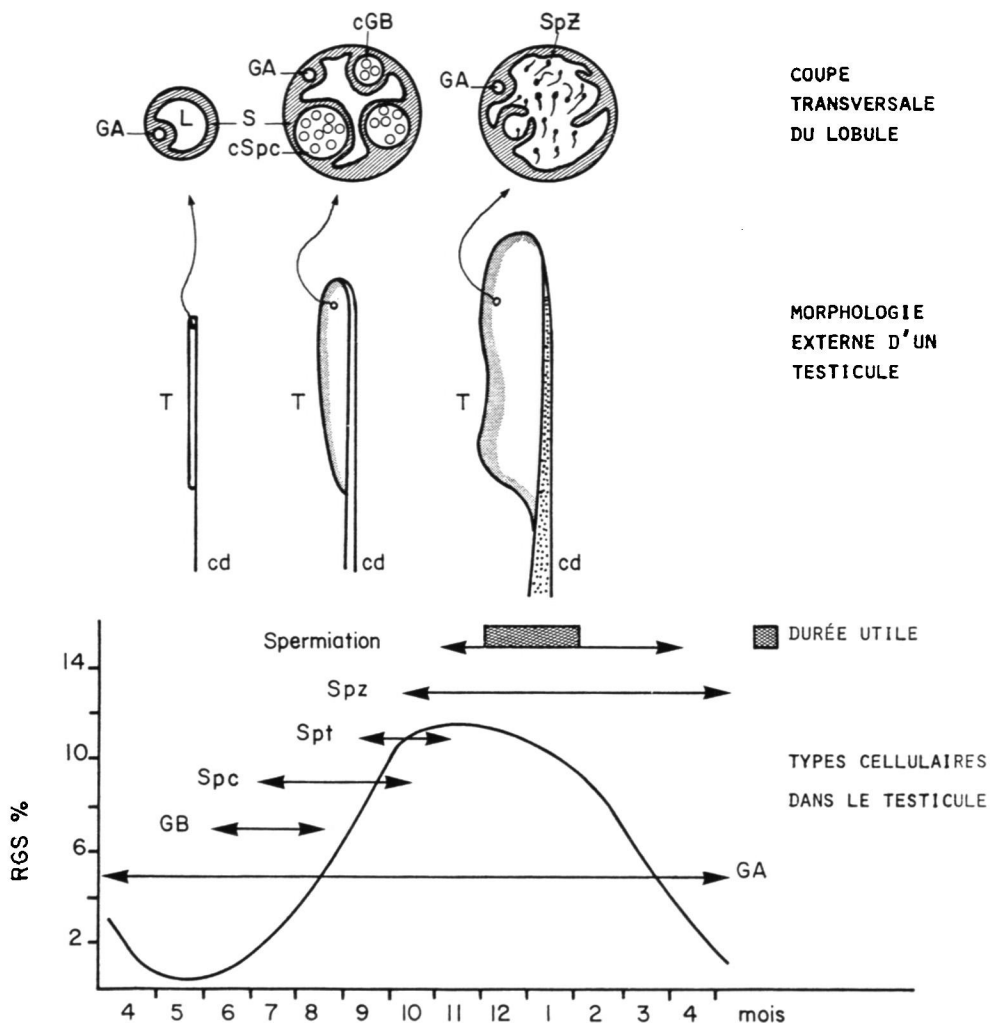


Fig. 2 : Représentation schématique du cycle spermatogénétique chez les Salmonidés. La courbe correspond au poids du testicule exprimé en % du poids du corps (RGS : rapport gonado-somatique). La durée utile de spermiation correspond à la période pendant laquelle le sperme présente le pouvoir fécondant maximum.

CD : canal déférent, cGB : cyste à spermatogonies B, cSpc : cyste à spermatocytes, GA : spermatogonie A, L : lumière du lobule, S : sertoli, Spt : spermatoïdes, Spz : spermatozoïdes.

2) Le cas des autres espèces

Mis à part le cas de quelques espèces de poissons sans intérêt économique, la spermatogenèse des poissons reste peu étudiée. Le schéma de base reste le même que chez les salmonidés avec les mêmes types cellulaires. Nous verrons lors de l'étude du cycle sexuel que la spermatogenèse des cyprinidés évolue différemment au cours de l'année ; chez la carpe en particulier, on note la présence quasi-permanente de spermatozoïdes dans les testicules au cours de l'année.

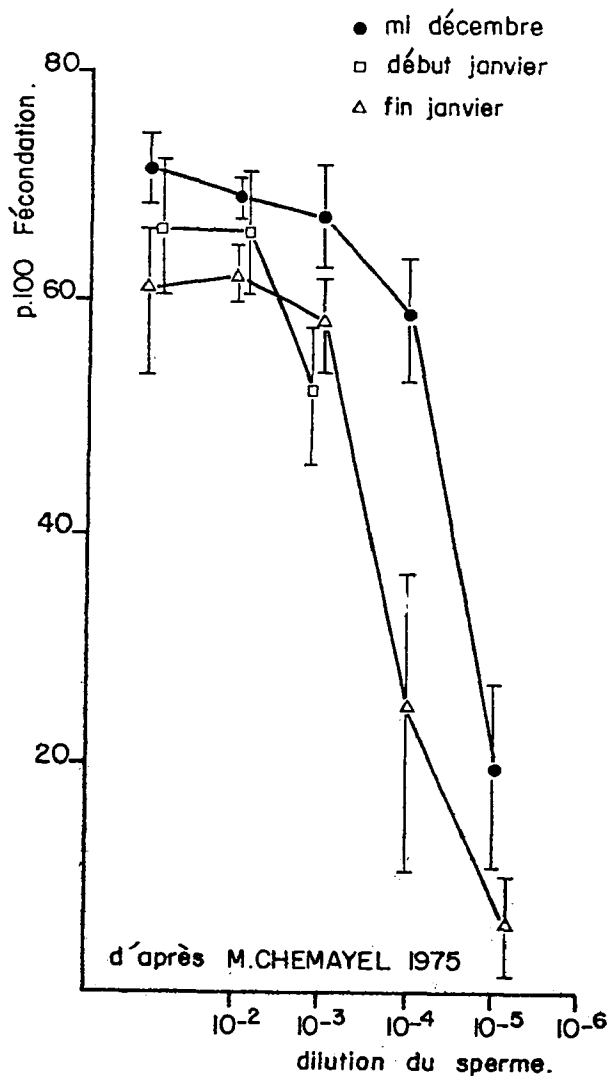


Fig. 3 : Evolution du pouvoir fécondant du sperme de truite ar-en-ciel au cours de la période de spermiation en fonction du taux de dilution.

De même, l'émission de spermatozoïdes après pression abdominale peut être obtenue en automne et au printemps et même en été. On ne connaît pas avec précision la qualité du sperme ainsi produit, mais il est probable que les spermatozoïdes intratesticulaires conservent leur pouvoir fécondant pendant plusieurs mois. En effet, la spermatogenèse de la carpe se déroule en été et en automne, alors que la reproduction proprement dite (la fraie) a lieu au printemps suivant. A cette époque l'intensité de la spermiation est maximum. Le phénomène de vieillissement du sperme a été retrouvé dans des espèces autres que les salmonidés et en particulier chez un poisson marin : le loup (Fig. 4). On assiste en effet, dans cette espèce, à une rapide diminution de la motilité du sperme au cours de la période de spermiation.

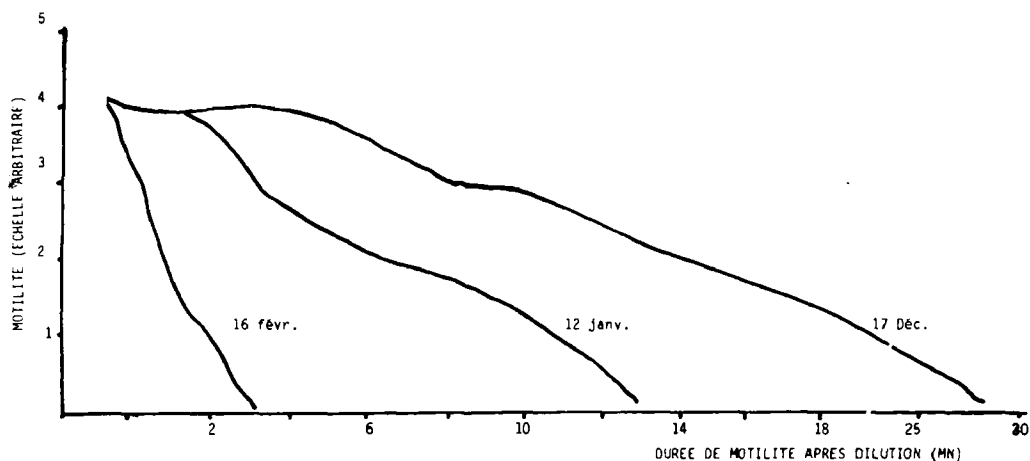


Fig. 4 : Evolution de la durée de motilité après dilution du sperme de Loup prélevé au début (17/12), au milieu (12/01) et vers la fin (16/02) de la période de spermiation (d'après BILLARD *et al.* 1977).

II - L'OVOGENESE

Comme la spermatogenèse, l'ovogenèse consiste en la transformation d'une cellule germinale, l'ovogonie, en une cellule beaucoup plus complexe, l'ovocyte, dans lequel s'accumulera le vitellus. Des cellules somatiques, les cellules folliculaires, participent à ce développement. Après la vitellogenèse, la cellule germinale présente une phase de maturation (maturation ovocytaire) puis se sépare des cellules folliculaires pour devenir un ovule ; c'est l'ovulation. (Dans certains cas, comme chez le Guppy, la fécondation et le développement embryonnaire sont intrafolliculaires). Ces transformations se déroulent dans l'ovaire qui est le plus souvent un organe pair. Les ovules sont libérés dans la lumière ovarienne et gagnent l'orifice génital par les oviductes. Cependant, dans le cas des truites, les ovules sont libérés dans la cavité générale et leur expulsion se fait par un pore génital. Chez les poissons, la dynamique de l'ovogenèse n'est pas encore connue avec précision et il existe des variations importantes d'une famille à l'autre. Après l'éclosion, les ovogonies se multiplient (mais le nombre de divisions n'est pas connu) puis donnent naissance aux ovocytes I. Ces derniers présentent d'abord un stade dit de prévitellogenèse, puis la vitellogenèse intervient avec deux phases principales : vitellogenèse endogène, correspondant à des remaniements cytoplasmiques internes, et vitellogenèse exogène caractérisée par un apport de matériel hépatique. Les cellules folliculaires à la périphérie de l'ovocyte jouent un rôle très important dans l'incorporation, dans l'ovocyte, de ce matériel lipoprotéique d'origine hépatique (Fig. 5).

La vitellogenèse est suivie par deux étapes très importantes qui se succèdent ; il s'agit de la maturation ovocytaire et de l'ovulation. La maturation ovocytaire débute par la migration du noyau de l'ovocyte (dit vésicule germinative = VG) à la périphérie de la cellule où il est aisément discernable dans certaines espèces (la visualisation de cette VG constitue d'ailleurs un critère d'identification de l'état d'avancement de la maturité des femelles dans quelques espèces comme les Salmonidés et le Brochet). La VG vient se placer sous le micropyle qui est l'ouverture par laquelle le spermatozoïde pénétrera dans l'œuf, mais qui est alors obstrué par une cellule folliculaire spécialisée. La maturation ovocytaire

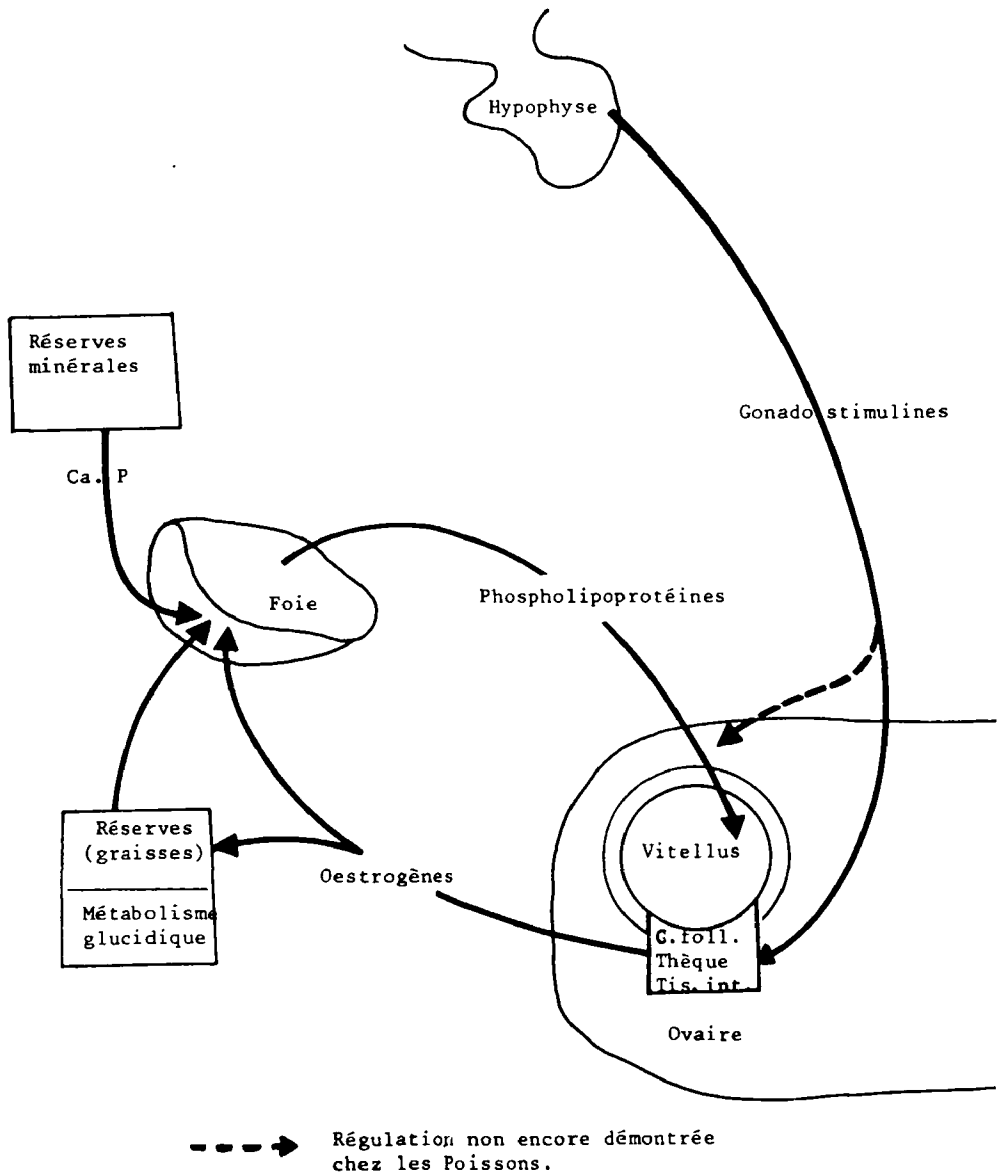
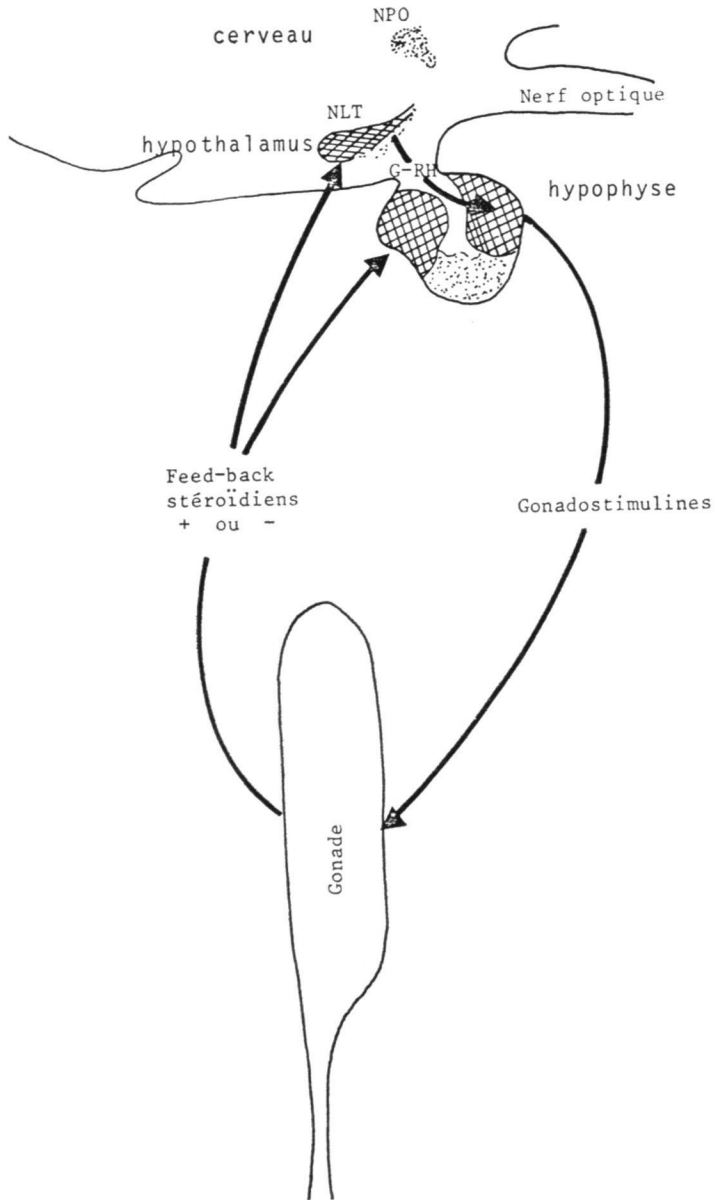


Fig. 5 : Schéma du contrôle endocrinien de la vitellogenèse chez les poissons.

proprement dite se traduit par la rupture de la membrane de la VG, qui n'est alors plus visible, et par des changements de structure du vitellus qui devient translucide. Au cours de l'ovulation, l'ovocyte ainsi mûri quitte son enveloppe folliculaire grâce à la contraction de cellules de la thèque périfolliculaire différenciées en muscles lisses. L'ovule ainsi libéré se trouve en métaphase de 2^e division méiotique et la division proprement dite ne se produira qu'après pénétration du spermatozoïde.

L'évolution *in vivo* de la qualité des ovules après ovulation a été étudiée surtout chez les salmonidés et cyprinidés. Chez les salmonidés, les ovules peu-



NLT : Noyau latéral du Tuber } situés dans la partie
NPO : Noyau préoptique } basale du cerveau

Fig. 6 : Interrelations hypothalamus-hypophyse-gonade.

vent séjourner une à deux semaines dans la cavité générale après ovulation sans perte notable de leur fécondabilité. Ce point est important à considérer dans le cadre de la gestion du stock de géniteurs lors de la fraie. Chez le brochet la survie des ovules dans la cavité ovarienne après ovulation est de l'ordre de 1 à 2 jours ; elle est beaucoup plus courte chez les cyprinidés : de l'ordre de quelques heures. Il faut noter que le régime thermique auquel sont soumis les ovules est très différent dans les trois cas : $< 10^{\circ}\text{C}$ pour les salmonidés et le brochet, et $> 20^{\circ}\text{C}$ pour les cyprinidés. En outre, les ovules sont de taille très différente, environ 1 mm pour la carpe et 5 à 7 mm pour la truite.

III - LE CYCLE SEXUEL ET SA COMPOSANTE ENDOCRINIENNE

L'ensemble des processus de gamétogenèse est contrôlé par des neuro-hormones ou des hormones originaires soit de l'hypophyse (gonadostimuline = GTH), soit des gonades (stéroïdes sexuels : androgènes, estrogènes et progestagènes) (Fig. 5, 6). Il est maintenant possible de mesurer au laboratoire les quantités de quelques hormones présentes dans le sang, ce qui va donner une indication des besoins pour chacune des phases de la gamétogenèse. On est alors à même de mieux comprendre les mécanismes mis en œuvre pour la régulation de la gamétogenèse et on peut, le cas échéant, intervenir par supplémentation pour contrôler telle ou telle phase du cycle. On sait d'autre part que de nombreux facteurs de l'environnement vont agir sur la reproduction par l'intermédiaire d'hormones et de neurohormones. L'étude des cycles reproducteurs annuels va donc comporter une analyse de l'évolution des gonades, des niveaux hormonaux présents dans le sang (et dans l'hypophyse pour la GTH), et qui seront mis en relation avec les facteurs de l'environnement les plus faciles à appréhender : photopériode et température. Nous considérons deux groupes : les salmonidés et les cyprinidés qui présentent deux stratégies complètement différentes quant au déroulement de la gamétogenèse et à l'époque de fraie en relation avec les facteurs de l'environnement.

1) Les salmonidés

Le déroulement standard de la spermatogenèse apparaît dans la figure 2 avec gamétogenèse en été et reproduction en hiver. Le cycle spermatogénétique détaillé de la truite fario est présenté dans la fig. 7. La spermatogenèse débute au printemps (augmentation du nombre de spermatogonies A et B) et se déroule pendant la période estivale (l'évolution se réfère alors, non pas aux mois, mais aux stades définis par BILLARD et ESCAFFRE, 1975). Lors du démarrage de la spermatogenèse, on observe une légère augmentation de l'estradiol 17β et un pic de gonadostimuline dans le plasma et l'hypophyse. Pendant le cycle spermatogénétique proprement dit, les niveaux d'estradiol ne sont pas détectables tandis qu'une augmentation des androgènes plasmatique est visible vers la fin de la spermatogenèse. La concentration en GTH dans l'hypophyse ne varie pas, alors que la GHT plasmatique tend à augmenter avec de fortes fluctuations. Pendant la période de spermiation, les niveaux plasmatiques de GTH et d'androgènes sont maximum.

Le cycle reproducteur annuel de la truite fario femelle est présenté dans la fig. 8 et se réfère à l'évolution du poids des gonades (RGS), du foie (RHS) et de l'hypophyse (RPS). Les femelles sont immatures au cours de la première saison de reproduction, le RGS est alors faible, le poids de l'hypophyse reste stable, tandis que le poids relatif du foie augmente en période hivernale. Après le démarrage de l'ovogenèse en juillet de la seconde année de prélèvement, on

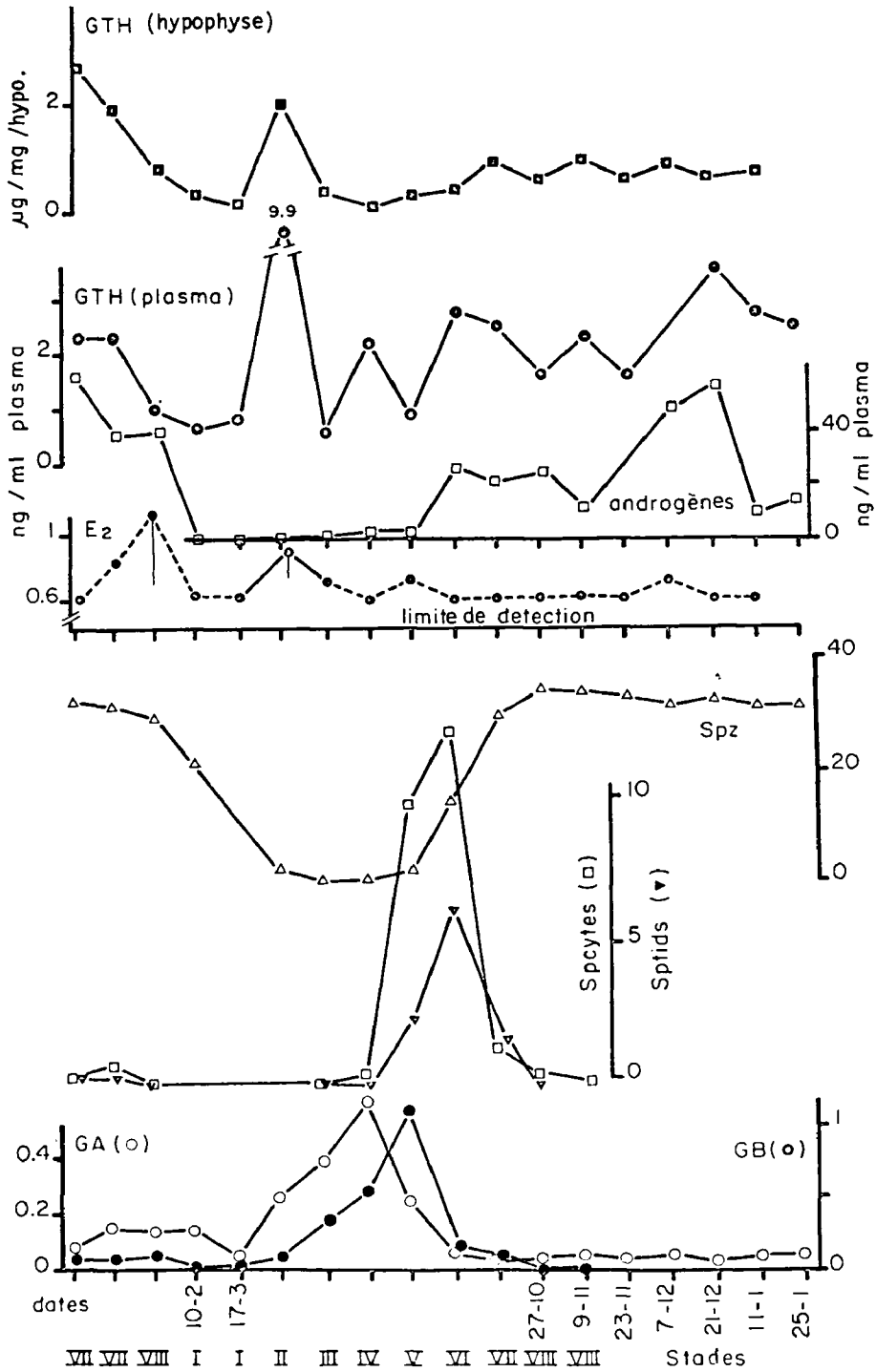


Fig. 7 : Cycle reproducteur de la truite fario mâle. La spermatogenèse est quantifiée en mesurant le volume occupé par chaque catégorie cellulaire dans le testicule (MM^3/G de poids corporel). Les hormones sont dosées par radioimmunologie, la GTH hypophysaire est exprimée en $\mu\text{g}/\text{G}$ d'hypophyse fraîche (d'après Billard *et al.* 1978).

assiste à une diminution du poids de l'hypophyse et du foie. Comme dans le cas du mâle, le cycle sexuel de la truite fario apparaît donc bien tranché, le poids de l'ovaire augmente très rapidement et, en quelques mois, dépasse 20 % du poids du corps. Il est donc important que les géniteurs disposent de réserves corporelles suffisantes pour faire face à cette augmentation pondérale considérable. Quelques paramètres endocriniens sont donnés dans la fig. 9 pour la truite arc-en-ciel. L'ovogenèse est divisée en stades qui correspondent à des tailles croissantes d'ovocytes. Au début du cycle la GTH est faible dans l'hypophyse ; elle est élevée dans le plasma, mais diminue rapidement. Au cours des derniers stades du cycle, on observe une augmentation générale des composants hormonaux E_2 , GTH plasmatique et GTH hypophysaire. En période pré-ovulatoire VG^+ , E_2 diminue alors que GTH continue d'augmenter dans le plasma, comme dans l'hypophyse. Le cycle sexuel des salmonidés apparaît extrêmement tranché avec une augmentation rapide du poids des gonades en période estivale. Parallèlement à cette augmentation pondérale des gonades, on observe une augmentation des niveaux hormonaux circulants et hypophysaires. En période pré-ovulatoire, les niveaux gonadotropes sont élevés ; à cela s'ajoute un pic net de GTH en début de cycle.

2) Les cyprinidés

Le déroulement de la gamétogenèse varie selon les espèces. Dans les pays tempérés, le cycle annuel est très marqué, mais on sait que certaines espèces comme la carpe peuvent présenter une gamétogenèse pratiquement continue au cours de l'année, si les conditions de l'environnement thermiques sont favorables (KOSSMAN, 1975). Il est donc important de considérer le régime thermique des eaux dans le cas des études sur le cycle reproducteur des cyprinidés.

Un premier type de cycle a pour représentant la carpe dont la gamétogenèse débute en été immédiatement après la fraie, s'achève en automne et restera bloquée jusqu'au printemps ou l'été suivant, où la fraie aura lieu à nouveau dès que les conditions thermiques seront favorables. Le cycle du mâle est présenté dans la fig. 10.

Un deuxième groupe d'espèces est représenté par le gardon (Fig. 11) dont la spermatogenèse débute en automne, reste bloquée au stade G_2 pendant l'hiver vraisemblablement du fait des basses températures et redémarre au printemps avec apparition des spermatozoïdes. Au moment de la fraie, une forte élévation de la concentration hypophysaire en GTH est notée.

Avec la tanche (fig. 12-13) nous avons encore un autre type de cycle reproducteur avec démarrage de la gamétogenèse au printemps seulement. Le processus de gamétogenèse est alors ininterrompu et est directement suivi par la fraie, époque à laquelle on observe toujours des taux de GTH élevés. D'une façon générale, on observe en fin de cycle, chez les cyprinidés, une forte décharge de gonadotropine qui va induire la maturation ovocytaire et l'ovulation. En conditions défavorables ou dans le cas d'animaux élevés en captivité, cette décharge spontanée ne se produit pas et l'ovulation n'a pas lieu.

3) Conclusions

Chez les salmonidés, le cycle sexuel est assez bien défini, gamétogenèse en été et fraie en automne-hiver. Il a été montré expérimentalement que la gamétogenèse est essentiellement déterminée par la diminution de photopériode. Par contre, l'ovulation et la spermiation ne semblent pas requérir des exigences bien définies en ce qui concerne l'environnement car ces événements font normale-

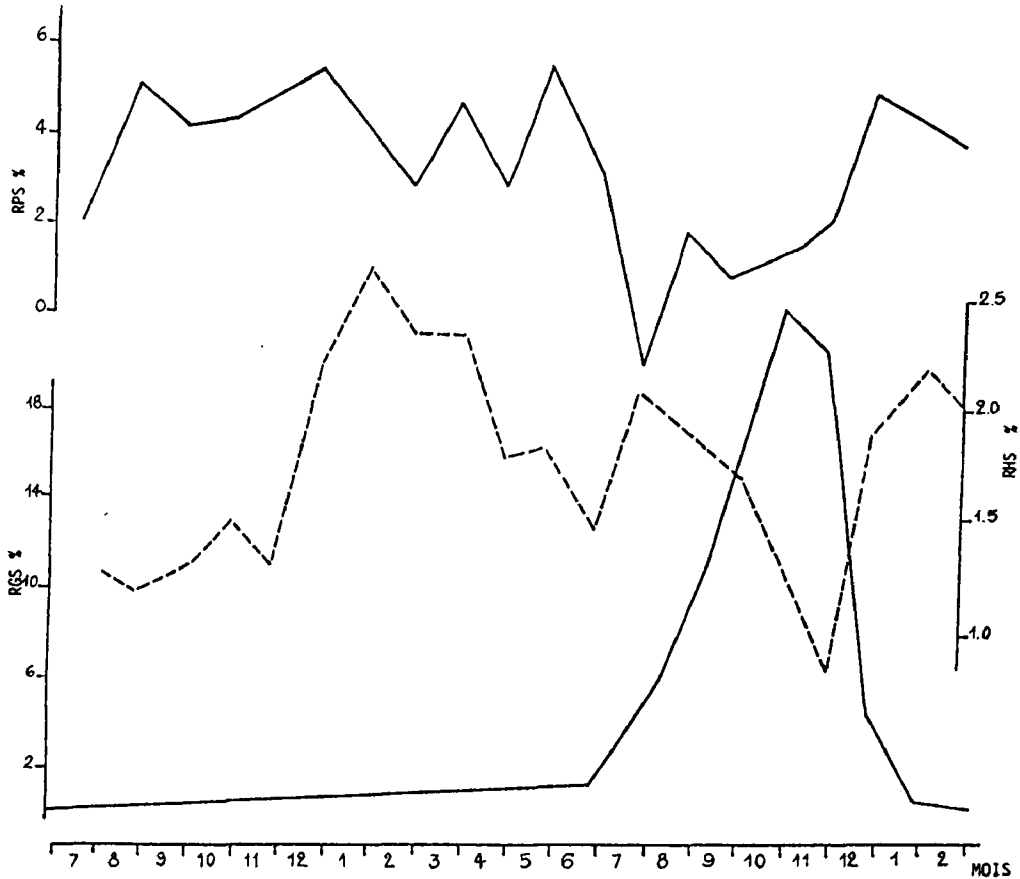


Fig. 8 : Evolution du poids relatif des gonades, du foie et de l'hypophyse au cours du premier cycle reproducteur de la truite fario. RGS : rapport gonado-somatique, RHS : Rapport hépato-somatique, RPS : rapport de l'hypophyse sur le poids du corps. (d'après Billard et Hill, non publié).

ment suite à la gamétogenèse. Chez les cyprinidés, la gamétogenèse peut se produire en toute saison, mais la fraie proprement dite n'intervient qu'au printemps ou au début de l'été. Bien que l'on puisse expérimentalement montrer des interventions subtiles des variations de photopériodes, c'est le facteur thermique qui apparaît le plus important dans le contrôle du cycle reproducteur des cyprinidés. Cela correspond vraisemblablement à une adaptation aux conditions de l'environnement, le régime thermique représentant pour les cyprinidés un point de repère logique ; la fraie qui ne se produit qu'après un nombre de degrés-jours bien défini et souvent après un choc thermique intervient donc à un moment où la production de plancton aura des chances d'être suffisante pour assurer la première alimentation des larves après éclosion (qui se produit quelques jours seulement après la fécondation).

IV - LA MAITRISE DE LA REPRODUCTION

Il peut être dans quelques cas utile de commander l'époque de la reproduction soit en l'avançant, soit en la retardant. Certaines espèces ne se reproduisent

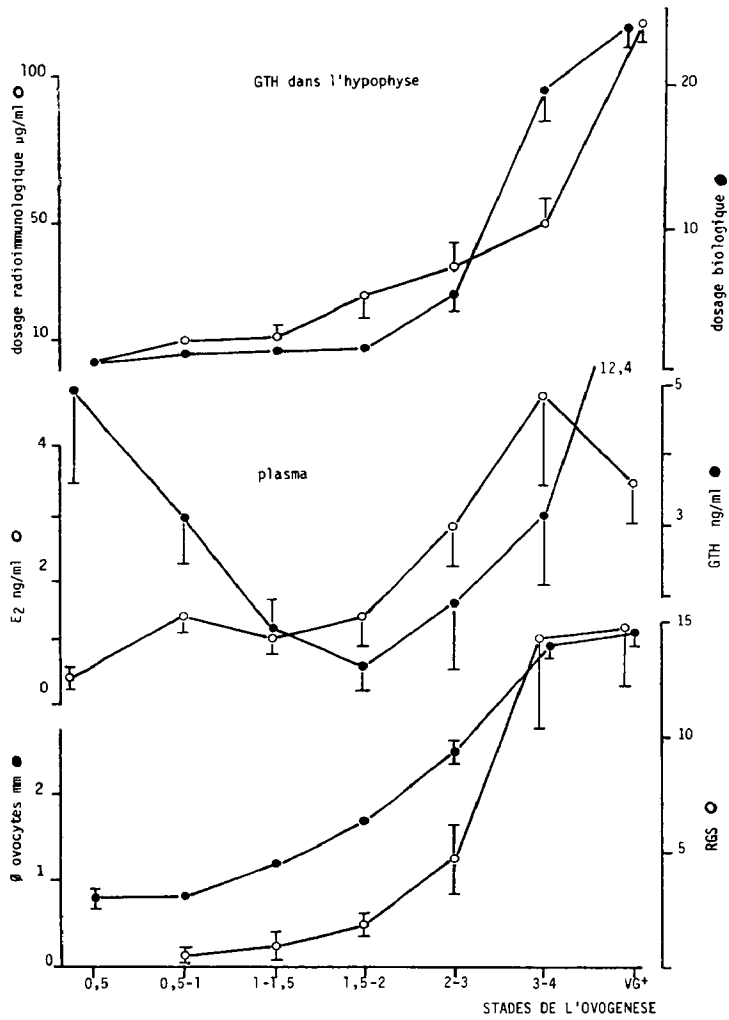


Fig 9 : L'ovogenèse de la truite arc-en-ciel : évolution du poids de l'ovaire (RGS), et des teneurs en estradiol 17β (E_2) et hormone gonadotrope (GTH) dans le plasma. La GTH hypophysaire est mesurée par dosages biologique et radioimmunologique ($\mu\text{g}/\text{MG}$ de glande fraîche) (d'après Billard et Breton, 1978).

pas spontanément en captivité et il est dans ce cas nécessaire de mettre en œuvre des moyens d'intervention. Quelquefois, la maîtrise de la reproduction peut s'entendre dans le sens d'une inhibition de cette fonction, c'est-à-dire l'obtention d'animaux stériles. Cette pratique est utile par exemple en cas d'introduction de nouvelles espèces ou de lâcher dans la nature d'espèces que l'on ne souhaite pas voir se reproduire. Il existe une gamme variée de moyens d'intervention qui se ramènent à deux types ; modulation des facteurs du milieu et traitement hormonal.

1) Les facteurs du milieu

On sait que le cycle sexuel et la reproduction sont étroitement sous la dépendance des facteurs de l'environnement au nombre desquels les variations de

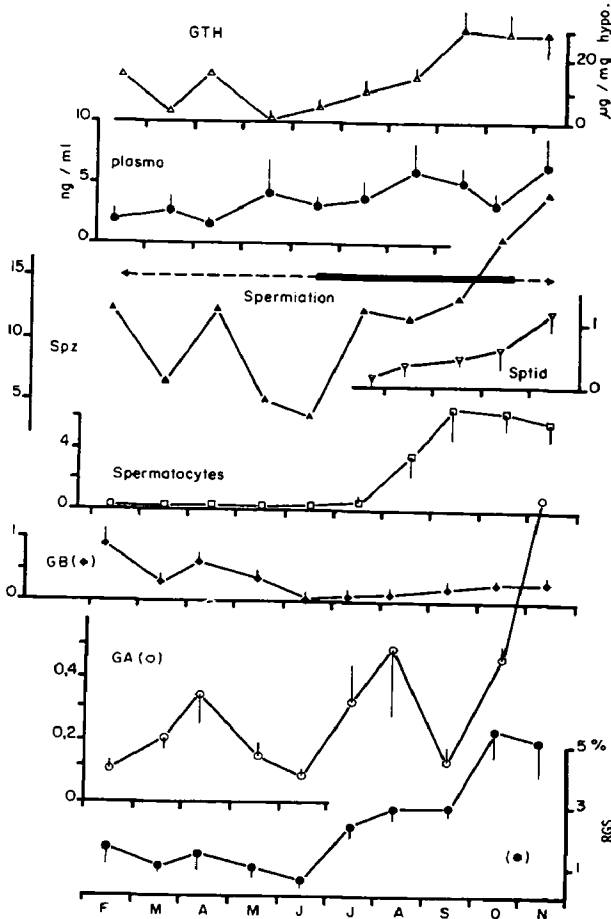


Fig. 10 : Le cycle reproducteur de la carpe mâle, évolution de la spermatogenèse et des teneurs en C-GHT hypophysaire et plasmatique (d'après Weil, non publié).

photopériode, de température, les facteurs sociaux et l'environnement physique sont les plus importants. Ces facteurs peuvent être modifiés artificiellement afin de contrôler la reproduction, mais leur mise en œuvre va dépendre de l'espèce et du stade du cycle que l'on désire maîtriser.

— La photopériode

Il est maintenant bien établi que la photopériode joue un rôle très important dans le déterminisme du cycle sexuel chez les salmonidés. En effet, la gamétogenèse se déroule en photopériode décroissante (passage de 16 h à 8 h de lumière par jour en 6 mois). Nous avons pu obtenir expérimentalement au laboratoire des reproductions à contre saison en plaçant des truites arc-en-ciel sous 16 h de lumière par jour dès le 21 décembre, juste après leur saison de reproduction et en les soumettant à une diminution progressive de photopériode pour arriver à 8 h de lumière par jour au 21 juin. Les ovulations se sont produites en juin et juillet. De leur côté, les mâles étaient matures et des fécondations ont pu

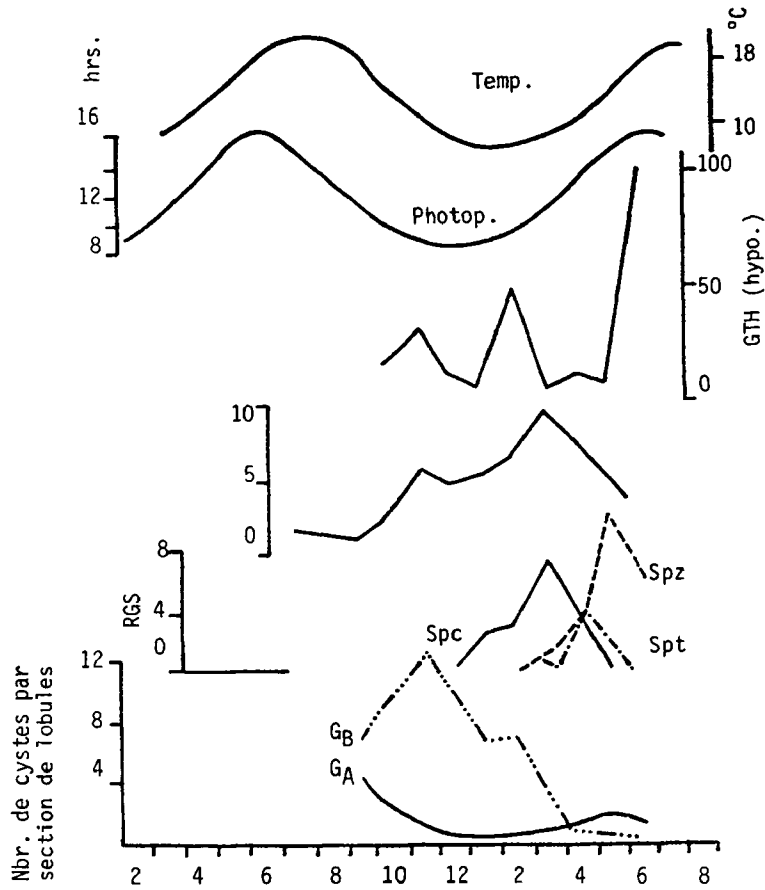


Fig. 11 : Cycle reproducteur annuel du gardon du lac Léman (d'après Escaffre et Billard, 1976). La quantification de la spermatogenèse porte sur le nombre de GA ou de cystes par section orthogonale de lobules. GA GB : spermatogonies A et B, Spc : spermatocytes, Spt : spermatides, Spz : spermatozoïdes.

être pratiquées conduisant au développement d'embryons et d'alevins viables. La température n'a pas une importance considérable puisque la gamétogenèse s'est déroulée aussi bien à 8 qu'à 16°C, l'efficacité de la gamétogenèse étant même supérieure à 16°C. Ces résultats de laboratoire n'ont pas encore été testés en pisciculture, mais dans l'état actuel de nos connaissances, le schéma présenté dans la fig. 14 devrait s'appliquer en pisciculture. Après reproduction les truites sont stockées dans les conditions habituelles sous photopériode naturelle. Six mois avant la date de reproduction souhaitée pour la saison suivante, les géniteurs seront mis en bassins dans lesquels la photopériode peut être contrôlée, par exemple, des bassins dans les salles d'alevinage ou dans des raceways recouverts de contreplaqué avec des lampes développant une intensité lumineuse d'environ 100 lux (photos 1-2-3). La lumière, commandée par une simple horloge électrique, passera de 16 à 8 h en 6 mois, selon un profil en « escalier » par ajustements hebdomadaires. Il est ainsi possible d'avancer la période de reproduction. Pour la retarder, nous avons testé au laboratoire les effets des jours longs en

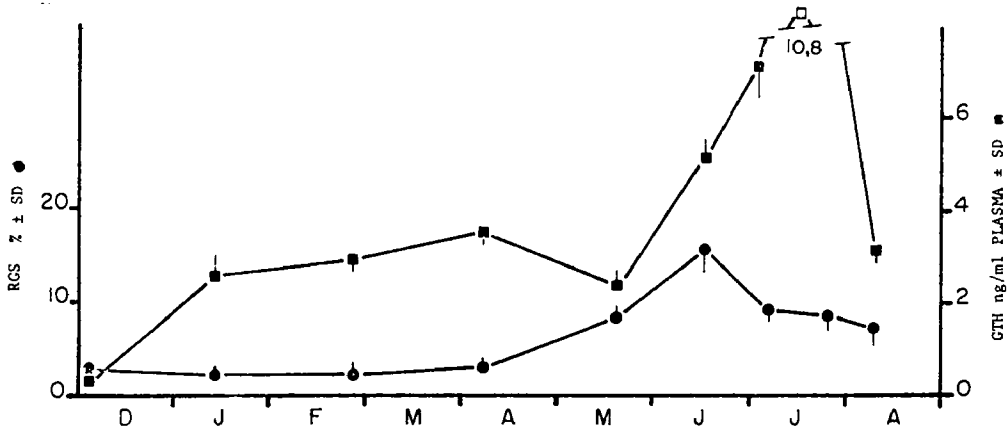


Fig. 12 : Evolution du RGS (●) et de la GTH plasmatique (■) chez la tanche femelle au cours du cycle reproducteur.

maintenant pendant l'été, l'automne et l'hiver les animaux sous 16 heures de lumière ou même 24 h. Ce régime n'inhibe pas la reproduction, mais la retarde de quelques mois. Ici aussi l'utilisation pratique de ce moyen n'a pas encore été testée en pisciculture.

— La température

La température est un facteur très important dans le déterminisme du cycle sexuel et en particulier de la ponte pour nombre d'espèces de poissons, principalement ceux qui se reproduisent au printemps ou en été. L'exemple type en est donné par les cyprinidés. Nous avons vu que le déroulement de la gamétogenèse variait d'une espèce à l'autre, mais dans tous les cas, un nombre minimum de degrés-jours est nécessaire. De surcroît, un niveau thermique minimum est requis pour la ponte ; par exemple, la carpe ne se reproduit pas spontanément au-dessous de 18-20°C, de même, nous le verrons plus loin, les traitements hormonaux ne sont efficaces que dans des limites précises de température. Les interventions peuvent porter à la fois sur la totalité du cycle ou seulement sur sa phase finale : maturation ovocytaire et ovulation chez la femelle, et spermiation chez le mâle. Dans le premier cas, les applications sont limitées car le cycle suppose un élevage en conditions thermorégulées, ce qui demande des installations coûteuses et complexes. Cependant, l'utilisation des effluents thermiques de centrales électriques permet de contrôler au moins partiellement le cycle ; dans le cas de la tanche par exemple, nous avons pu augmenter le nombre de reproductions : 7 fraies avec un échauffement de 6°C au-dessus de la température ambiante, 5 avec 3°C, contre une seule reproduction dans le lot témoin. A une température constante de 20°C, des auteurs allemands obtiennent plusieurs reproductions dans l'année pour la carpe (GUPTA, 1975, KOSSMAN, 1975). Plus généralement, la température est utilisée pour contrôler la dernière partie du cycle avec élévation de la température qui est le plus souvent associée à un traitement hormonal. Au laboratoire on peut obtenir des reproductions de poisson rouge presque toute l'année en stockant les animaux à 10-12°C, et en les plaçant brusquement au moment choisi à 18-20°C. La maturation ovocytaire et l'ovulation font alors suite au choc thermique.

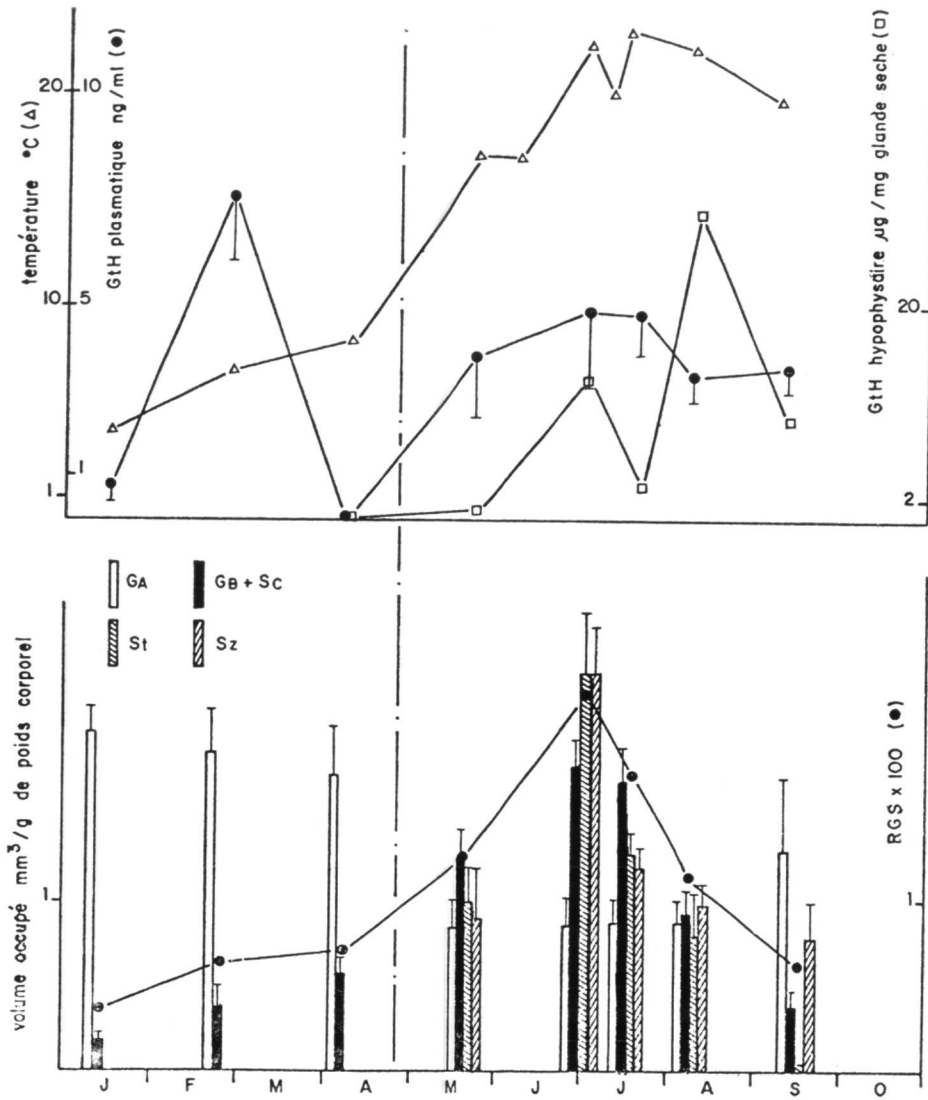


Fig. 13 : Evolution de la spermatogenèse et des teneurs en GTH (équivalent C-GTH) plasmatique et hypophysaire au cours du cycle reproducteur de la tanche mâle (daprès Breton et al.).

— Autres facteurs de l'environnement

On sait que d'autres facteurs de l'environnement vont influencer le cycle sexuel et la reproduction. Les facteurs sociaux ne sont pas à négliger ; par exemple une densité trop élevée de géniteurs dans le milieu naturel va réduire la fécondité des femelles. La physico-chimie des eaux intervient également lors de la fraie surtout dans les pays où les autres facteurs de l'environnement sont stables (photopériode et température des zones tropicales et équatoriales). La

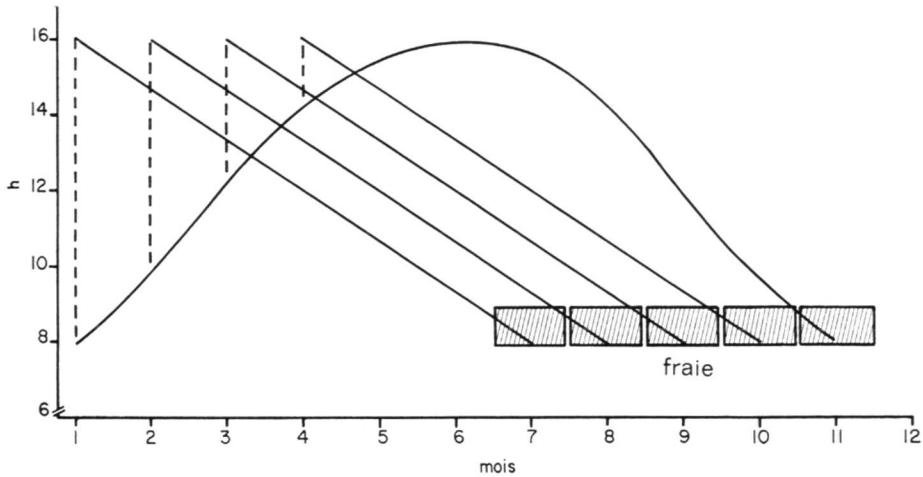


Fig. 14 : Schéma de manipulation de la photopériode permettant d'avancer la période de fraie chez les salmonidés.

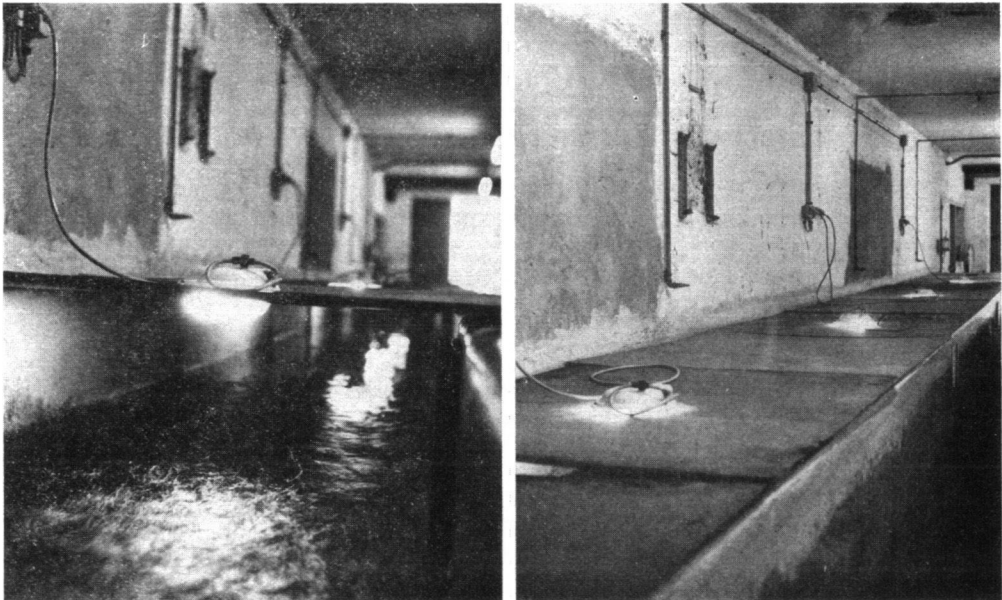
La ponte est souvent induite par les pluies qui provoquent des variations dans la composition des eaux. Les aquariophiles mettent à profit cette particularité pour induire la ponte de poissons exotiques en les changeant d'aquarium. La ponte peut d'autre part être induite en offrant à l'animal un substrat de ponte ; cas des carpes mises en étangs-frayère ou du poisson rouge laissé dans l'aquarium mais dans lequel on introduit des herbes ou des racines.

2) Les facteurs internes : les traitements hormonaux (hypophysation)

Nous avons vu lors de la description du cycle sexuel que chez les cyprinidés l'ovulation était induite par une décharge importante d'hormone gonadotrope par l'hypophyse. Dans les conditions naturelles, cette décharge hypophysaire est induite par des facteurs plus ou moins spécifiques de l'environnement (voir ci-dessus). En condition de captivité et quelquefois même, dans la nature en années défavorables, cette décharge ne se produit pas et il est nécessaire de procéder à une supplémentation par un apport exogène d'hormone ; c'est l'hypophysation. Il est préférable d'utiliser des hormones de poissons plutôt que des hormones de mammifères (qui sont rarement actives). On doit même si possible utiliser des hormones de la même famille, mais dans le cas du brochet nous avons montré que des préparations hypophysaires de carpe et de saumon étaient actives. Ces hormones sont difficiles à obtenir ; il faut d'abord récolter les hypophyses et cela immédiatement après le sacrifice, puis en extraire l'hormone gonadotrope par des techniques biochimiques classiques, mais relativement longues. La purification est nécessaire car on élimine d'autres substances, hormones ou enzymes indésirables, et on obtient une préparation standard dont l'activité biologique a été bien mesurée, ce qui permet d'administrer des doses précises. Malheureusement, ces préparations ne sont disponibles que pour des essais limités au laboratoire et ne sont pas commercialisées. Des travaux sont en cours pour trouver des succédanés plus faciles à synthétiser.



Photo 1 : Contrôle de la photopériode dans des bacs semi-circulaires. Le bac est recouvert de contreplaqué marin et, au milieu du couvercle, on dispose une lampe commandée par une horloge électrique.



Photos 2 et 3 : Même dispositif que sur la photo 1 mais dans le cas de « raceways ». Photos D. MARIE.

L'hypophysation est pratiquée à une grande échelle pour la carpe commune et les carpes herbivores, et est pratiquée à un stade expérimental pour le brochet et les salmonidés.

— Cyprinidés

Pour la carpe, on utilise des préparations hypophysaires brutes homologues, le détail de la technique pour cette espèce a été donné par BILLARD et MARCEL (1978). La dose (3-4 mg/kg) est pratiquée en deux injections à 220 degrés-jours d'intervalle. L'époque du traitement se réfère généralement au nombre de degrés-jours depuis le 1^{er} janvier, mais il est bon de s'assurer de l'état des ovaires par biopsie, et d'examiner le diamètre et l'aspect général des ovocytes qui doit être homogène. La vérification de la position de la vésicule germinale après fixation ne constitue pas un critère aussi valable que chez les salmonidés, mais il est cependant possible de distinguer sa position (centrale ou périphérique) après fixation dans le liquide de SERRA (60 % d'alcool à 95° + 30 % de formol (à 40 %) + 10 % d'acide acétique). 50 à 80 % des animaux traités ovulent et produisent des œufs fécondés à plus de 90 %. Une importante mortalité est enregistrée chez les animaux qui ne pondent pas. Des études sont faites actuellement pour essayer de remplacer l'hypophysation classique :

- dans certaines conditions de température, l'association d'un extrait hypophysaire de carpe et de la 17 α — hydroxy — 20 β dihydroprogestérone s'est avérée efficace (JALABERT *et al.*, 1977).
- en Chine, un analogue du Gn-RH (cf. Fig. 6) s'est révélé très actif chez la carpe herbivore et est utilisé en pratique piscicole.

— Salmonidés

Un traitement hormonal séquentiel (préparation hypophysaire de truite ou de saumon, suivi 3 jours après par un stéroïde : 17 α -hydroxy-20 β -dihydroprogestérone à la dose de 3 mg/kg) permet d'avancer la date d'ovulation de 3 à 5 semaines pour le saumon coho (*Oncorhynchus Kisutch*), de 4 à 6 semaines pour la truite arc-en-ciel (*Salmo gairdneri*). De plus on a une ponte synchronisée : l'ovulation des animaux s'effectue entre 5 et 10 jours après le traitement, selon la température des eaux d'élevage. Ce traitement doit être administré à un moment précis du développement des ovocytes (stade de la vésicule germinative sub-périphérique). Si les processus de maturation sont plus avancés (VG en position périphérique), le traitement au stéroïde seul suffit à induire l'ovulation. (JALABERT, comm. pers.)

— Brochets

Dans les pays d'Europe de l'Est, des essais d'hypophysation ont été réalisés avec des hypophysés de carpes (4 à 10 mg/kg). Cependant le taux de fécondation des ovules est moins bon qu'après les pontes naturelles.

Des études ont été faites au laboratoire et ont montré qu'une préparation partiellement purifiée d'hypophysés de saumon (0,1 mg/kg) induit l'ovulation sur 50 à 80 % des femelles traitées. Le taux de fécondation des ovules, estimé par le pourcentage d'œufs embryonnés à 40 degrés-jours, est de 83 %. L'efficacité de ce traitement hormonal dépend du temps écoulé entre la capture et l'injection. Trois jours après la capture le pourcentage d'ovulation tombe à 50 %, cependant la fécondité des œufs reste élevée. L'emploi de la 17 α -20 β P seule (3 mg/kg) ou en association avec l'extrait hypophysaire de saumon ne donne que des ovulations partielles (BRY *et al.* 1978).

V - Conclusions

Nous disposons maintenant de quelques informations sur les mécanismes qui contrôlent la gamétogenèse et son déroulement au cours du cycle reproducteur. Les effets des facteurs du milieu les plus importants commencent aussi à être mieux connus et l'ensemble de ces connaissances ainsi acquises permet actuellement de maîtriser certaines phases de la reproduction et ouvre des perspectives d'application en pisciculture.

BIBLIOGRAPHIE

- BILLARD R., ESCAFFRE A.M., 1975. Identification des stades de la spermatogenèse de la truite fario d'après la morphologie des gonades et la spermiation. *Bull. Fr. Pisc.*, 256, 111-113.
- BILLARD R., DUPONT J., BARNABE G., 1977. Diminution de la motilité et de la durée de conservation du sperme de *Dicentrarchus labrax* L. (poisson téléostéen) pendant la période de spermiation. *Aquaculture*, 11, 363-367.
- BILLARD R., BRETON B., 1978. Rhythms of reproduction in Teleost fish. In : *Rhythmic Activity of Fishes*. J.E. THORPE, Ed, Academy Press, London, New-York, San Francisco, 31-53.
- BILLARD R., MARCEL J., 1978. Quelques techniques de production de poissons d'étang. *Rapport ronéoté*, 25 pp.
- BILLARD R., BRETON B., FOSTIER A., JALABERT B., WEIL C., 1978. Endocrine control of the teleost reproductive cycle and its relation to external factors ; Salmonids and Cyprinids models. In : *Comp. Endocrinol.*, GAILLARD P.J. and BOER H.H., Eds. Elsevier/North Holland, Biochemical press, Amsterdam, 37-48.
- BRY C., BILLARD R., DE MONTALEMBERT G., 1978. Induction de la maturation ovocytaire et de l'ovulation par traitement hormonal chez le brochet (*Esox lucius*). *Bull. Fr. Pisc.*, 271, 21-32.
- CHEMAYEL M., 1975. Etude de la variabilité du pouvoir fécondant du sperme en relation avec ses caractéristiques chez la Truite arc-en-ciel (*Salmo gairdneri*). Thèse 3^e Cycle, Université Paris VI pp. 52.
- ESCAFFRE A.M., BILLARD R., 1976. Le cycle spermatogénétique du Gardon, *Rutilus rutilus*. *Cahiers. Lab. Montereau*, 3, 43-46.
- GUPTA S., 1975. The development of carp gonads in warm water aquaria. *J. Fish. Biol.*, 7, 775-782.
- JALABERT B., BRETON B., BRZUSKA E., FOSTIER A., WIENIAWSKI J., 1977. A new tool for induced spawning : the use of 17 α -hydroxy-20 β -dihydroprogesterone to spawn carp at low temperature. *Aquaculture*, 10, 353-364.
- KOSSMAN H., 1975. Reproduction experiment on carp *Cyprinus carpio*. EIFAC Tech. Pap., 25, 122-126.