

Chapitre 8

PHYSIOLOGIE DE LA REPRODUCTION

PHYSIOLOGY OF REPRODUCTION

Marc Legendre
Bernard Jalabert

Les espèces de poissons africains ayant fait l'objet d'études approfondies dans le domaine de la physiologie de la reproduction sont peu nombreuses et appartiennent pour l'essentiel à des familles qui, exploitées en pêche et pisciculture, présentent une certaine importance économique. Dans le cadre de l'élevage, une bonne connaissance des facteurs externes et internes impliqués dans le contrôle de la reproduction constitue une étape nécessaire pour le développement de techniques permettant un approvisionnement régulier et suffisant en alevins ou au contraire pour limiter la prolifération excessive de certaines espèces.

Après un bref rappel des connaissances générales acquises sur la physiologie de la reproduction des poissons téléostéens (on pourra aussi se référer aux ouvrages *Fish Physiology* vol. III (1969) et vol. IX (1983), édités par W.S. Hoar, D.J. Randall et E.M. Donaldson, (Academic Press), cet article présente une revue des travaux réalisés chez quatre familles, Cichlidés, Mugilidés, Clariidés et Anguillidés, qui ont été les mieux étudiées parmi les poissons africains.

Chez les autres espèces, bien que le cycle reproducteur ait parfois été décrit, des études détaillées de la gamétogénèse (comme celle réalisée chez *Heterotis niloticus* par Moreau & Moreau, (1982) ou des facteurs intervenant dans la régulation de la reproduction (comme les travaux de Hattingh et Du Toit, 1973, sur l'hypophyse de *Labeo umbratus*), font largement défaut.

1-DONNÉES GÉNÉRALES SUR LA REPRODUCTION DES POISSONS TÉLÉOSTÉENS.

1-1 - Caractéristiques générales de la gamétogénèse.

1.1.1 - Différenciation sexuelle et puberté. Chez les poissons, comme chez les autres animaux, on connaît peu de choses sur la succession d'évènements intervenant entre le niveau chromosomique (sexe génétique) et l'apparition définitive d'éléments mâles ou femelle (sexe phénotypique) dans la gonade en différenciation (voir Harrington, 1974, pour revue). Pour Yamamoto (1969), les gènes sexuels n'agiraient qu'indirectement sur la différenciation sexuelle par l'intermédiaire d'inducteurs sexuels placés sous leur contrôle. La nature de ces inducteurs est encore inconnue, toutefois certains faits expérimentaux suggèrent un rôle des stéroïdes sexuels. Chez de nombreuses espèces, l'administration d'androgènes ou d'oestrogènes peut en effet induire la différenciation de femelles génétiques ou de mâles génétiques en des adultes fonctionnels et fertiles du sexe opposé (voir Yamamoto, 1969; Schreck, 1974). Dans certains cas, la proportion des sexes apparaît être infléchie par divers facteurs de l'environnement (facteurs sociaux, température, notamment) en particulier chez les espèces qui présentent un hermaphrodisme successif (Reinboth, 1980).

La puberté, phase transitoire durant laquelle se mettent en place les différents éléments concourant à la réalisation de la (première) reproduction, se réalise en un temps variable suivant les espèces. La causalité de son déclenchement est encore mal élucidée. Il semble que les poissons

doivent atteindre un certain développement corporel ou un certain âge pour devenir sexuellement matures, mais ce phénomène dépend aussi de facteurs du milieu ayant une action sur le métabolisme ou la croissance, tels que la température ou l'alimentation (Kausch, 1975).

1.1.2 - Le testicule et la Spermatogénèse. Chez la plupart des téléostéens, le testicule est un organe pair situé dorsalement dans la cavité générale et qui est prolongé postérieurement par un canal déférent (spermiducte) se terminant au niveau de la papille génitale. La structure testiculaire apparaît plus diversifiée chez les téléostéens que chez tous les autres groupes de vertébrés (Dodd, 1972; De Vlaming, 1974, Callard *et al.*, 1978). Il est généralement admis, bien qu'il n'y ait pas unanimité (cf. Grier, 1981), que deux types de structures testiculaires, lobulaire et tubulaire, peuvent être identifiés selon le mode de spermatogénèse (voir De Vlaming, 1974; Billard *et al.*, 1982). Le type lobulaire (figure 1), ainsi dénommé car les tubes séminifères ont un diamètre variable et présentent un aspect lobé en histologie, est le plus répandu chez les téléostéens. Dans ce type de structure testiculaire, les spermatogonies (type A) sont réparties tout au long du tube séminifère, les cystes formés se déplacent peu au cours de leur évolution, et les spermatozoïdes produits sont libérés dans la lumière centrale des tubes en communication avec le canal déférent.

Dans le type tubulaire (figure 1), limité au groupe des Poecilidae (Billard *et al.*, 1982), les cellules germinales sont au contraire localisées uniquement au niveau de l'extrémité aveugle des tubules. Durant la spermatogénèse les cystes migrent le long du tubule, qui ne possède pas de lumière, vers la cavité centrale du testicule où sont libérés les spermatozoïdes. Dans les deux cas, les tubules ou les lobules sont séparés les uns des autres par les cellules (Leydig homologues) du tissu interstitiel.

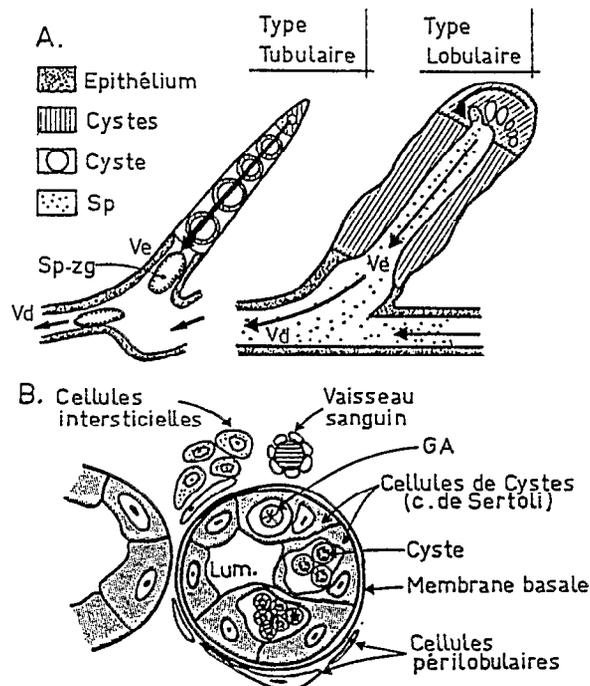


Figure 1 : (A) Représentation schématique de deux types de structures testiculaires rencontrées chez les Téléostéens. Ve : vas efferens, Vd : vas deferens, Sp : spermatozoïdes, Sp-zg : spermatozeugme.

(B) Coupe transversale d'un lobule : G.A. : spermatogonie du type A. (d'après BILLARD *et al.*, 1982).

Le processus de spermatogénèse regroupe l'ensemble des phases cytologiques conduisant à l'élaboration des spermatozoïdes à partir de cellules indifférenciées (gonies A), elles mêmes issues

des cellules germinales primordiales de l'embryon par division mitotique. La spermatogénèse peut avoir, suivant les espèces, un caractère continu (par ex. chez la carpe) ou saisonnier (par ex. chez la truite) (Billard *et al.*, 1982).

La différenciation des spermatozoïdes s'effectue entièrement à l'intérieur des cystes, délimités par une couche de cellules somatiques dont l'homologie avec les cellules de Sertoli des mammifères reste controversée (Billard *et al.*, 1982; Grier, 1981). Durant la spermatogénèse, l'évolution des cellules germinales est synchrone à l'intérieur de chaque cyste. Les gonies A sont initialement isolées et entourées de quelques cellules somatiques. Ces dernières se divisant forment l'enveloppe du cyste, alors que les spermatogonies (type B) subissent plusieurs divisions mitotiques aboutissant aux spermatocytes primaires, puis après les deux divisions de la méiose, aux spermatozoïdes. Une série de transformations cytologiques (spermiogénèse) intervient alors, au cours de laquelle chaque spermatozoïde se différencie en un spermatozoïde.

Les spermatozoïdes sont ensuite libérés dans le canal déférent du testicule; c'est la spermiation, qui est généralement accompagnée (du moins chez les espèces ayant une structure testiculaire lobulaire) par une hydratation des gonades et du sperme (Hoar, 1969; De Vlaming, 1974; Billard *et al.*, 1982).

Lors de l'émission du sperme (éjaculation), les spermatozoïdes sont libres dans le plasma séminal chez les espèces à fécondation externe, alors qu'ils sont souvent groupés en spermatozoïdes ou en spermatozoïdes chez les espèces à fécondation interne.

1.1.3 - L'ovaire et l'ovogénèse. Ce sujet a été revu récemment par Hoar (1969), De Vlaming (1974), Dodd (1977), Wallace & Selman (1981).

L'ovaire est un organe généralement pair, suspendu dorsalement dans la cavité péritonéale par le mésovarium qui est une extension du péritoine. Les tissus de l'ovaire forment de nombreux replis ou lamelles ovigères dans lesquelles se développent les ovocytes.

Chez les téléostéens, contrairement à ce que l'on observe chez les vertébrés supérieurs, l'ovaire contient un stock d'ovogonies indifférenciées qui semble pouvoir être renouvelé par divisions mitotiques tout au long de la vie. Un oviducte reliant l'ovaire à la papille génitale est présent chez la majorité des téléostéens, mais dégénère secondairement chez certaines espèces comme les Salmonidés, où lors de l'ovulation les ovules sont libérés dans la cavité coelomique.

L'ovogénèse débute véritablement avec la différenciation de certaines ovogonies qui entrent en prophase de première division méiotique. Cette phase d'arrêt de la méiose caractérisée au niveau du noyau (ou vésicule germinative) par le maintien d'un double stock de chromosomes ($4n$) sous une forme peu condensée («chromosomes en écouvillons»), dure jusqu'à la fin de la vitellogénèse. Les «ovocytes» ainsi formés sont progressivement entourés par des cellules somatiques qui se différencient en plusieurs couches formant les enveloppes folliculaires. De la périphérie vers l'ovocyte on distingue : la thèque constituée de plusieurs couches cellulaires et la granulosa séparée de la thèque par une membrane basale (Harvey et Hoar, 1980). La granulosa, formée d'une couche monocellulaire, est en contact étroit avec l'ovocyte grâce à de nombreuses interdigitations qui s'entrecroisent à travers une couche acellulaire, la *zona pellucida*, futur chorion de l'œuf (figure 2).

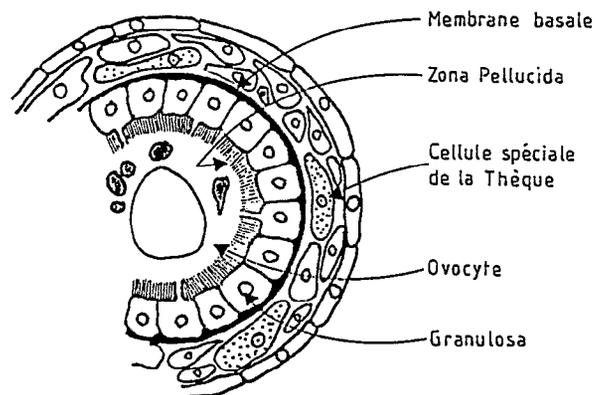


Figure 2 : Représentation schématique d'un follicule ovarien de poisson téléostéen (d'après HOAR & NAGAHAMA, 1978).

La croissance ovocytaire peut être décomposée de façon schématique en deux phases : d'abord une phase de prévitellogénèse, parfois dénommée « vitellogénèse endogène » qui consiste essentiellement, semble-t-il, en la mise en place de la machinerie métabolique indispensable à la croissance ultérieure de cette cellule géante : organites cellulaires, acides nucléiques. Ensuite la vitellogénèse proprement dite (accumulation des réserves vitellines ou vitellus) dénommée parfois « vitellogénèse exogène » car elle est caractérisée par l'incorporation de vitellogénine, grosse molécule lipoprotéique synthétisée par le foie, circulant dans le sang et pénétrant dans l'ovocyte par micropinocytose.

A la fin de la vitellogénèse, l'ovocyte subit une évolution rapide, la vésicule germinative migre vers la périphérie au pôle animal et la méiose reprend jusqu'à la métaphase de deuxième division. Ce processus de maturation ovocytaire est accompagné d'importants changements au sein du cytoplasme et du vitellus, et chez de nombreuses espèces l'ovocyte subit une hydratation se traduisant par une rapide augmentation de volume.

L'ovocyte entouré du chorion se sépare ensuite du follicule et est expulsé (ovulation) dans la lumière ovarienne. La ponte (ou oviposition) se produit après l'ovulation avec un délai variable suivant les espèces. L'œuf est fécondé par un seul spermatozoïde pénétrant par le micropyle, orifice en forme d'entonnoir qui traverse le chorion au pôle animal. La méiose s'achève alors et le second globule polaire est émis. Si cette description générale de l'ovogénèse s'applique à l'ensemble des téléostéens (excepté les espèces vivipares, chez lesquelles il n'y a pas ovulation mais seulement fécondation intrafolliculaire; Billard & Breton, 1981), la dynamique de développement des ovocytes dans l'ovaire présente néanmoins une extrême diversité dans ce groupe (voir Wallace & Selman, 1981). La taille et le nombre des ovocytes produits sont, par ailleurs, éminemment variables suivant les espèces et les milieux colonisés.

1.2 - La régulation de la fonction de reproduction.

1.2.1 - Le rôle des facteurs externes. La reproduction, chez les téléostéens comme chez les autres vertébrés, est un phénomène cyclique contrôlé à la fois par un rythme physiologique interne et par les variations saisonnières de l'environnement. Chez la plupart des animaux la reproduction précède plus ou moins, selon les caractéristiques spécifiques du développement, une période où les facteurs du milieu (en particulier la nourriture disponible) sont les plus favorables à la survie des jeunes et donc à la pérennité de l'espèce (De Vlaming, 1974).

Chez les poissons téléostéens, les mécanismes impliqués dans la chronologie des cycles reproducteurs, en liaison avec les biotopes très divers dans lesquels ils vivent, sont très variés et prêtent peu à généralisation (De Vlaming, 1972 et 1974, Billard & Breton, 1981). De plus, comme le suggère Scott (1979), cette chronologie est certainement le résultat d'un compromis subtil qui intègre de nombreux paramètres de l'environnement.

L'influence des variations saisonnières très marquées de la température et de la photopériode apparaît néanmoins prépondérante chez les espèces vivant en régions tempérées, pour lesquelles la reproduction est généralement limitée à une courte période de l'année. Dans les régions tropicales et équatoriales, où ces facteurs varient moins, certaines espèces ont une reproduction apparemment continue et pour les espèces présentant une cyclicité annuelle le moment de la reproduction est souvent lié aux pluies ou aux crues, mais la nature exacte du stimulus perçu reste dans ce cas mal définie (Scott, 1979; De Vlaming, 1974; Lowe-Mc Connell, 1979).

La réalisation des phases finales de la gamétogénèse et de la fraie peut aussi dépendre de la présence dans le milieu de stimuli spécifiques plus ponctuels (substrat de ponte, par exemple). Les facteurs de stress peuvent jouer un rôle important en particulier pour les espèces d'élevage. Les manipulations, la captivité ou le confinement peuvent en effet bloquer différentes phases de la gamétogénèse ou agir sur la fécondité ou la qualité des gamètes (Billard *et al.*, 1980). Les facteurs sociaux, par la perception de différents stimuli sensoriels d'origine visuelle, sonore, phéromonale (communication chimique, voir Solomon, 1977; Saglio, 1979) etc., ont aussi une grande influence sur la reproduction, en particulier pour la fraie.

1.2.2 - Le rôle des facteurs internes. Différents aspects des connaissances acquises sur la régulation endocrinienne de la reproduction chez les poissons ont été revus récemment par de nom-

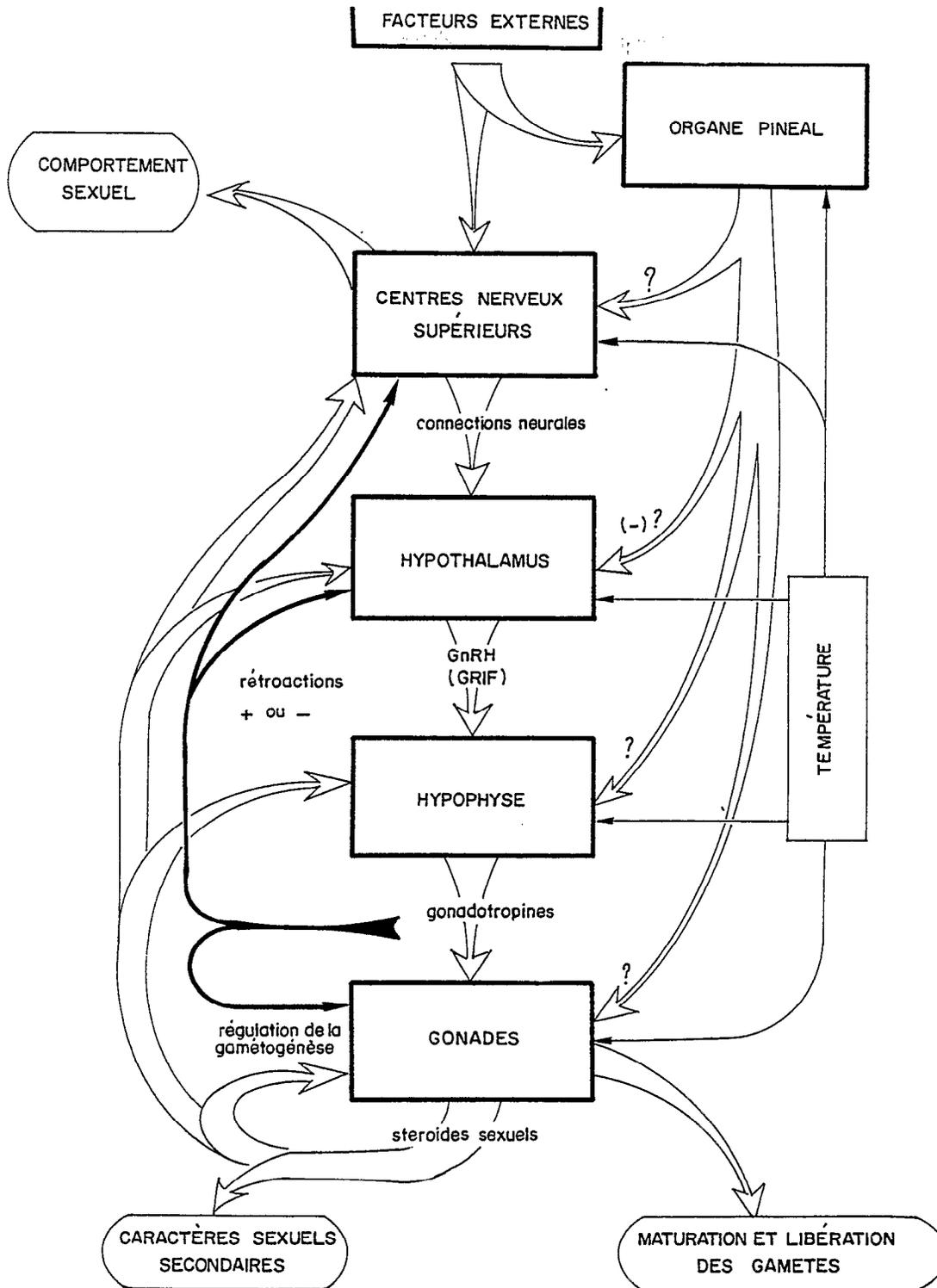


Figure 3 : Représentation schématique des mécanismes impliqués dans le contrôle de la reproduction chez les poissons téléostéens.

breux auteurs (Hoar, 1969; Dodd, 1972 et 1975; Reinboth, 1972, Donaldson, 1973; De Vlaming, 1974; M. Fontaine, 1976; Y.A. Fontaine, 1975 et 1976; Olivereau, 1977; Billard *et al.*, 1978; Peter & Crim, 1979; Harvey & Hoar, 1980; Peter, 1981, 1982a et 1982b) et il est à présent clairement établi que le système neuro-endocrinien, en particulier le complexe hypothalamo-hypophysaire, sert de lien entre l'environnement et les organes reproducteurs.

L'hypophyse. L'hypophyse est directement impliquée dans le contrôle du fonctionnement des gonades, l'hypophysectomie entraînant la régression de l'ovaire ou du testicule (voir Pickford & Atz, 1957). L'hypophyse sécrète plusieurs hormones parmi lesquelles la (les) gonadotropine (s) exerce (nt) un rôle majeur dans l'activité des gonades. Les autres hormones hypophysaires (TSH, GH, prolactine, ACTH notamment) peuvent cependant participer directement ou indirectement au contrôle de certains processus liés à la reproduction. Les cellules synthétisant les gonadotropines, identifiées par les changements qu'elles présentent au cours du cycle sexuel et par leurs caractéristiques morphologiques et tinctoriales, sont situées principalement dans la pars distalis proximale de l'adénohypophyse. Depuis quelques années des hormones ont été isolées avec des degrés de pureté variable à partir d'hypophyses d'un petit nombre d'espèces. Les premières préparations réalisées chez les téléostéens concluaient à l'existence d'une seule gonadotropine (GtH) de nature glycoprotéique dont la composition en acides aminés est différente selon l'espèce mais qui présente certaines similitudes avec les hormones gonadotropes (LH et FSH) de mammifères (Peter & Crim, 1979; Burzawa-Gérard, 1981). Ce n'est que très récemment qu'un autre facteur « faiblement glycoprotéique » a été isolé chez quatre espèces de téléostéens (Idler & Ng, 1979; Ng & Idler, 1979). La gonadotropine glycoprotéique GtH semble agir soit directement, soit par l'intermédiaire des hormones stéroïdes, sur la majorité des étapes du développement de la gonade mâle ou femelle. Chez le mâle, elle stimule le développement complet du testicule et la spermiation. Chez la femelle, elle induit la vitellogène endogène et indirectement la vitellogène exogène en stimulant la synthèse des oestrogènes par l'ovaire, lesquels agissent sur la synthèse et la sécrétion de vitellogénine par le foie. Elle induit également la maturation ovocytaire en stimulant la production de stéroïdes maturants soit dans l'ovaire (cas de nombreuses espèces, parmi lesquelles les Salmonidés ont été particulièrement étudiés; Jalabert, 1976; Goetz, 1983) soit éventuellement avec la participation de l'organe interrénal (cas du Siluriforme indien, *Heteropneustes fossilis*, d'après Sundaraj & Goswami, 1977). Le facteur faiblement glycoprotéique stimulerait principalement l'incorporation de la vitellogénine dans l'ovocyte (voir revues de Burzawa-Gérard, 1981; Peter & Crim, 1979; Peter, 1981). Seule la gonadotropine glycoprotéique, pour les quelques espèces chez lesquelles elle a été purifiée, a pu être dosée au cours du cycle. D'une façon générale, on observe une élévation progressive de son niveau plasmatique moyen stimulant la recrudescence progressive des gonades avec une augmentation parfois considérable en période d'ovulation ou de spermiation (Peter & Crim, 1979; Peter, 1981; Billard & Breton, 1981). Son rôle essentiel dans les phénomènes de maturation finale l'ont d'ailleurs fait nommer « hormone maturante ». Il semble par ailleurs que les hormones hypophysaires puissent aussi intervenir de façon directe sur le comportement sexuel (voir revue de Liley, 1980).

L'Hypothalamus. Chez tous les Vertébrés, l'hypothalamus, situé à la base du cerveau, apparaît comme le centre d'intégration et de régulation de nombreuses fonctions vitales pour l'organisme. Il intègre aussi les informations issues du milieu extérieur et transmises par le système nerveux et il contrôle notamment le fonctionnement de l'hypophyse. Les particularités anatomiques et physiologiques de l'hypothalamus hypophysiotrope des vertébrés inférieurs ont été revues par Ball (1981). Les régions de l'hypothalamus qui contrôlent l'activité gonadotrope correspondent au noyau préoptique (NPO) et au noyau latéral du Tuber (NLT). Ces noyaux sont constitués par les corps cellulaires de cellules neurosécrétrices qui élaborent des substances (neurohormones) libérées au niveau des extrémités axonales. Chez les téléostéens il est actuellement bien établi que les axones des cellules neurosécrétrices (qui constituent la neurohypophyse) atteignent directement la *pars distalis* de l'hypophyse et que leurs extrémités axonales sont susceptibles d'effectuer des connexions synaptiques directes avec les cellules gonadotropes (Peter,

1982a). La substance libérée par les cellules neurosécrétrices qui a une action stimulante sur la sécrétion des gonadotropines s'appelle hormone libérante ou Gn-RH (gonadotropin releasing hormone). Ce facteur hypothalamique a d'abord été mis en évidence et partiellement caractérisé chez la carpe (*Cyprinus carpio*) par Breton *et al.*, (1971, 1972 et 1975a) et Breton & Weil (1973). La structure primaire du Gn-RH de saumon chum, récemment déterminée par Sherwood *et al.* (1983), est celle d'un décapeptide qui ne diffère du Gn-RH des Mammifères que par deux substitutions d'amino-acides en positions 7 et 8. Compte tenu des propriétés immunologiques observées, la structure du Gn-RH de certains autres Téléostéens est certainement très proche, sinon identique, notamment chez le poisson rouge *Carassius auratus* et chez la truite arc-en-ciel *Salmo gairdneri* (Breton *et al.*, 1984), chez le « milkfish » *Chanos chanos* et chez le mullet *Mugil cephalus* (Sherwood *et al.*, 1984). Des observations immunohistochimiques récentes réalisées chez le poisson rouge (Kah *et al.*, 1986) et chez le poisson-chat africain *Clarias gariepinus* (Goos *et al.*, 1985) suggèrent d'ailleurs que la présence du Gn-RH ne se limiterait pas seulement à l'hypothalamus, mais intéresserait aussi d'autres régions du cerveau peut-être elles-mêmes impliquées dans le contrôle de la fonction gonadotrope. Par ailleurs, d'autres travaux suggèrent en outre l'existence, chez les poissons, d'un facteur hypothalamique inhibiteur (GRIF, ou gonadotropin release - inhibitory factor) de la libération des gonadotropines par l'hypophyse, facteur qui pourrait être la dopamine dont l'activité GRIF a été démontrée (Peter, 1982b).

L'organe pinéal. L'hypothalamus n'est cependant pas le seul régulateur nerveux de la fonction gonadotrope. Un autre organe du système nerveux central, l'organe pinéal ou épiphyse (une extension du diencephale située sous la calotte crânienne) pourrait participer au contrôle de la sécrétion des gonadotropines chez les téléostéens. L'épiphyse est un organe à la fois sensoriel contenant des cellules photosensibles, et endocrine, étant le principal site de production de la mélatonine dont on a suggéré le rôle antigonadotrope (voir pour revue De Vlaming, 1974; Kavaliers, 1979). L'implication de l'organe pinéal dans la régulation de la reproduction des poissons n'est pas clairement établie et dépend vraisemblablement des espèces. Selon De Vlaming & Vodcink (1977), son influence sur la fonction gonadotrope pourrait s'exercer par l'intermédiaire de l'hypothalamus.

La structure de l'organe pinéal a été décrite, entre autres, chez *Mugil auratus* (Rüdeberg, 1966), chez *Clarias lazera* (Rizkalla, 1970) et chez *Anguilla anguilla* (Rüdeberg, 1971).

Les gonades. En plus de leur rôle gamétogène, les gonades sont aussi des glandes endocrines possédant des cellules, identifiées par leurs caractéristiques ultrastructurales et histochimiques, responsables de l'élaboration d'hormones sexuelles stéroïdes (voir revue de Fostier *et al.*, 1983). Les stéroïdes sexuels dont la production est sous le contrôle de l'hypophyse, interviennent dans la régulation de la gamétogénèse et des cycles reproducteurs en agissant sur la différenciation des gamètes, en contrôlant l'activité de certains organes comme le foie (voir ci-dessus) et le développement des caractères sexuels secondaires. Ces hormones stéroïdes sont aussi capables, comme chez les vertébrés supérieurs, de réguler l'activité de l'hypophyse, et donc de leur propre sécrétion, en exerçant une rétroaction positive ou négative sur l'activité du complexe hypothalamo-hypophysaire (Billard & Peter 1977; Breton *et al.*, 1975b; Billard 1978; Jalabert *et al.*, 1980; Bommelaer *et al.*, 1981). Leur action au niveau des centres nerveux supérieurs intervient également dans le contrôle du comportement sexuel (voir Liley, 1980). Enfin certains de leurs dérivés naturels, les stéroïdes glucuro-conjugués notamment, peuvent présenter une activité phéromonale (Colombo *et al.*, 1982). Les stéroïdes sexuels ne constituent cependant pas le seul type de production endocrine de la gonade et l'on sait que l'ovaire est aussi le siège occasionnel de la synthèse de médiateurs à action locale, tels que les prostaglandines (Ogata *et al.*, 1979). De plus des facteurs testiculaires non stéroïdiens capables de moduler l'activité de l'hypophyse existent sans doute chez la truite (Breton & Billard, 1980).

La régulation de la fonction de reproduction dépend donc principalement, chez les téléostéens comme chez les vertébrés supérieurs, du fonctionnement de l'axe hypothalamus-hypophyse-gonade (schématisé dans la figure 3). Cependant d'autres hormones (prolactine, corticostéroïdes, hormones thyroïdiennes et TSH, calcitonine) dont le rôle est moins bien connu, peuvent aussi intervenir dans le contrôle de la reproduction (voir M. Fontaine, 1976; Olivereau, 1977).

2 - Cas des Cichlidés.

Les connaissances acquises sur la physiologie de la reproduction des Cichlidés ont été récemment revues par Jalabert & Zohar (1981). Néanmoins, ce groupe étant certainement celui qui a été le plus étudié parmi les poissons africains, il nous a paru utile de reprendre ici les points essentiels de ce travail.

Chez les Cichlidés, la majeure partie des travaux réalisés porte sur les «tilapias» (regroupant les genres *Tilapia*, *Sarotherodon* et *Oreochromis* (Trewavas, 1982 et 1983), qui ont une grande importance économique (pêche et pisciculture).

L'efficacité de la reproduction des *tilapias*, a des conséquences paradoxales : d'un côté cette aptitude qui permet une reproduction facile et rapide dans divers milieux tropicaux et sub-tropicaux explique en partie l'intérêt accordé à ces espèces en pisciculture ; d'un autre côté, elle est une source de problèmes car la prolifération des juvéniles en pisciculture, lorsqu'elle n'est pas contrôlée, et les compétitions alimentaires en résultant, conduisent à la production de populations de poissons de petite taille, de faible valeur commerciale.

Les schémas comportementaux ultérieurs à la ponte qui caractérisent respectivement les pondueurs sur substrat (*Tilapia*) et les incubateurs buccaux (*Oreochromis* et *Sarotherodon*) ont été décrits et discutés par de nombreux auteurs (voir Lowe-McConnell, 1959 ; Perrone & Zaret, 1979). Les soins parentaux prodigués aux œufs et aux alevins limitent efficacement la prédation et contribuent grandement à l'efficacité de la reproduction de ces espèces. Cependant les mécanismes physiologiques sous-jacents sont mal connus.

Un autre facteur contribuant à l'efficacité de la reproduction est une puberté précoce et le fait que la plupart des femelles de Cichlidés sont capables, dans des conditions de température favorables, d'effectuer des cycles de reproduction successifs avec une nouvelle ponte toutes les 4 à 6 semaines environ (selon les espèces et la température). Il en résulte généralement une production continue d'alevins à l'échelle de la population, excepté dans certaines conditions où les facteurs externes présentent des variations importantes (Moreau, 1979). Mais la relative asynchronie entre les cycles sexuels de plusieurs femelles peut poser un problème pour l'élevage intensif, où une production massive d'alevins calibrés est nécessaire.

Ainsi, contrairement à ce que l'on observe dans la majorité des autres espèces de poissons exploitées en pisciculture (Mugilidés, par exemple), la reproduction des tilapias se réalise aisément dans les conditions d'élevage. Cependant, il serait fort utile de pouvoir exercer un contrôle sur leur reproduction, afin de limiter la prolifération des jeunes ou de synchroniser les pontes pour une production d'alevins en masse. Dans ce sens, la connaissance des mécanismes impliqués dans la régulation de la reproduction de ces espèces est une première étape indispensable.

2.1 - Caractéristiques générales de la gametogénèse.

2.1.1 - Différenciation sexuelle et puberté. La différenciation sexuelle se produit très précocement chez les *Tilapia* (Yoshikawa & Oguri, 1978) et les *Oreochromis* (Nakamura & Takahasi, 1973 ; Nakamura & Nagahama, 1985). Environ 15-30 jours après la fécondation (à 23-25°C), la gonade est différenciée et possède la morphologie caractéristique de l'ovaire ou du testicule. La puberté intervient très tôt, et chez quelques espèces la gametogénèse peut être engagée dès l'âge de 3 mois (Mc Bay, 1961 ; Arrignon, 1969). Le déclenchement de la puberté dépend probablement, en plus des facteurs génétiques, de facteurs de l'environnement et en particulier de la température comme cela a été suggéré par Hyder (1970a) et Siddiqui (1979). Mais des données précises fondées sur l'expérimentation font généralement défaut.

2.1.2 - La gametogénèse. Chez les Cichlidés, la gametogénèse mâle ou femelle présente les mêmes caractéristiques générales que chez la majorité des poissons téléostéens. Bien que certaines étapes de la gametogénèse n'aient pas toujours été précisément décrites chez les Cichlidés, l'information existante (Dadzie, 1969 ; Hyder, 1970 a et b, Von Kraft & Peters, 1963 ; Hodgkiss & Man, 1978 ; Babiker & Ibrahim, 1979 ; Moreau 1979 ; Grier & Abraham, 1983) comparée à celle concernant les autres téléostéens, laisse peu de doute quant à la similarité de ces étapes.

Les ovocytes produits par les tilapias ont une forme ovoïde contrastant avec la forme sphérique des œufs matures de la plupart des téléostéens. Chez les pondteurs sur substrat (*Tilapia*), l'ovulation est accompagnée par la production d'une substance collante (probablement mucopolysaccharidique) déposée sur des filaments émergeant de la zona radiata des ovocytes (Von Kraft & Peters, 1963) et permettant aux œufs d'adhérer entre eux et au substrat. Cette substance collante semble sécrétée par les cellules de la granulosa comme en attestent des observations histologiques (Von Kraft & Peters, 1963) et ultra structurales (Nicholls & Maple, 1972). Chez les incubateurs buccaux (*Oreochromis* et *Sarotherodon*), ce matériel collant n'est généralement pas produit, excepté chez *S. galileus*, dont les œufs restent quelques minutes sur le substrat avant d'être pris en bouche pour l'incubation (Fishelson, 1966).

La durée et le rythme de la gamétogénèse ont été bien étudiés chez les tilapias. Les femelles prises individuellement effectuent plusieurs pontes à quelques semaines d'intervalle, que la reproduction soit continue ou saisonnière (Moreau, 1979). L'existence de ces vagues successives de la gamétogénèse a été démontrée tant pour les mâles que pour les femelles (Von Kraft & Peters, 1963; Peters, 1963; Dadzie, 1969; Moreau, 1971 et 1979; Hyder, 1970 a; Bruton & Bolt, 1975; Siddiqui, 1977 et 1979; Babiker & Ibrahim, 1979).

Chez la femelle, le stade à partir duquel la nouvelle génération d'ovocytes se développe après la ponte est controversé; pour certains auteurs (Von Kraft & Peters, 1963; Peters, 1963; Hyder, 1970a), cette nouvelle vague d'ovocytes se trouve déjà en phase de vitellogenèse active après la ponte, alors que d'autres travaux semblent montrer un redémarrage de la gamétogénèse à partir d'un stock d'ovocyte en prévitellogenèse (Silverman, 1978; Moreau, 1979). Ce point douteux peut résulter de différences entre les espèces ou des conditions de l'environnement, ou encore d'imprécisions dans la définition exacte de la phase de vitellogenèse active (vitellogenèse exogène sous contrôle hypophysaire).

Chez le mâle, la spermatogénèse est continue (les testicules contenant des cystes à tous les stades de développement) tant chez les *Sarotherodon* et les *Oreochromis* (Dadzie, 1969; Hyder, 1970 a et b; Moreau, 1979) que chez les *Tilapia* (Moreau, 1979). Des études quantitatives (Moreau, 1979) montrent toutefois qu'il existe des variations importantes dans l'intensité de la spermatogénèse selon les conditions de température.

2.2 - Le rôle des facteurs externes.

Parmi les *Oreochromis*, *O. niloticus* se reproduit toute l'année dans les lacs équatoriaux (Lowe-McConnell, 1958), alors que dans des régions distantes de l'équateur, la même espèce présente une saison de reproduction bien définie durant les mois les plus chauds et les plus ensoleillés (Lowe-McConnell, 1958; Babiker et Ibrahim, 1979). De même, la reproduction de *T. zilli* est continue dans les lacs équatoriaux (Siddiqui, 1979) alors que plus au nord les individus de la même espèce se reproduisent de façon saisonnière, les pontes se produisant lorsque la durée d'éclairement et la température sont maximales (Ben-Tuvia, 1959; Fishelson, 1966; Siddiqui, 1977). Dans certains cas la reproduction apparaît liée à la saison des pluies (Aronson, 1957; Lowe-McConnell, 1958 et 1959; Hyder, 1969 et 1970a; Marshall, 1979). Tous les facteurs présentant une évolution saisonnière sont donc susceptibles de jouer un rôle, notamment la température et la photopériode. La salinité peut constituer aussi semble-t-il, un facteur limitant occasionnel dans certains milieux selon la saison et les espèces (Watanabe et Kuo, 1985; Payne & Collinson, 1983).

En fait, faute d'expérimentations, l'implication exacte des divers facteurs externes dans la stimulation, l'inhibition ou la régulation des différentes phases du cycle reproducteur des tilapias est très mal connue. Seule l'influence des facteurs sociaux a fait l'objet de travaux expérimentaux assez détaillés et l'on sait que la fréquence de ponte est accrue par différentes stimulations sensorielles provenant d'individus de la même espèce (Aronson, 1945 et 1951; Polder, 1971; Marshall, 1972; Chien, 1973). Chez quelques espèces d' *Oreochromis*, les femelles isolées restent capables de pondre de façon régulière, mais l'intervalle entre les ovipositions est plus long que lorsqu'il s'agit de femelles non isolées (Aronson, 1945; Marshall, 1972; Silverman, 1978 a et b). Chez *O. mossambicus*, Silverman (1978 a et b) a montré que les stimuli d'origine visuelle (vision d'un autre individu dans un aquarium voisin) accélèrent principalement l'ovulation mais

auraient peu d'effet sur le développement des ovocytes, alors que les stimuli extra-visuels (contacts non limités avec d'autres individus de la même espèce, mâles ou femelles, placés dans le même aquarium) paraîtraient capables d'accélérer la vitellogénèse.

2.3 - Le rôle des facteurs internes.

2.3.1 - Le rôle de l'hypophyse. Le rôle de l'hypophyse dans le contrôle de la gamétogénèse a été confirmé chez *O. spirulus*, par le biais d'hypophysectomies chimiques réalisées avec le méthallibure (substance inhibant la sécrétion des gonadotropines par l'hypophyse) et par des traitements de suppléments hormonaux (Hyder, 1972; Hyder *et al.*, 1974 et 1979). Le méthallibure provoque la régression des gonades chez le mâle et chez la femelle. Chez la femelle, il induit la résorption des ovocytes avec vitellus et une complète inhibition de la vitellogénèse. Chez le mâle, deux étapes de la spermatogénèse sont inhibées : le passage des spermatogonies aux spermatocytes (méiose) et la spermiation. Un effet similaire a été retrouvé chez *O. mossambicus* par Lanzing (1978).

Chez les Cichlidés, quelques tentatives ont été faites pour purifier et caractériser les hormones gonadotropes de l'hypophyse : Farmer & Papkoff (1977) ont obtenu deux préparations chez *O. mossambicus*, qui présentaient des caractéristiques biochimiques similaires à celles des hormones LH et FSH des vertébrés supérieurs. La première préparation était caractérisée par son effet stimulant sur la production de testostérone par des cellules de Leydig isolées de rat, test considéré comme hautement spécifique de la LH mammarienne. L'activité de ces deux préparations n'a cependant pas été testée sur des gonades d'*Oreochromis*. Plus récemment, Hyder *et al.*, (1979), après séparation chromatographique de différentes fractions glycoprotéiques d'hypophyses de *O. niloticus*, ont observé la plus forte activité gonadotrope (estimée d'après la stimulation testiculaire provoquée chez *O. spirulus* traité au méthallibure) dans la fraction dont on sait qu'elle contient la FSH lorsqu'elle est extraite selon le même protocole chez les mammifères. Les résultats sont donc encore confus et les recherches devront être poursuivies pour la mise au point de dosages représentatifs d'une seule activité gonadotrope chez les Cichlidés. On pense qu'une autre hormone hypophysaire, la prolactine, jouerait un rôle intéressant dans la physiologie de la reproduction des Cichlidés, en particulier dans la régulation de l'activité de reproduction et des soins parentaux (voir Blüm & Fiedler, 1964). La prolactine a été isolée et purifiée successivement par Blüm (1973) grâce à l'utilisation de tests fondés sur des effets comportementaux et histiotropiques (nombre des cellules à mucus dans la peau : voir Hildemann, 1959 et Blüm & Fiedler, 1964), et par Farmer *et al.* (1977) grâce à des tests fondés sur les propriétés osmorégulatrices de la prolactine.

2.3.2 - Le rôle des gonades. Chez le mâle les cellules stéroïdiques caractérisées comme telles par la démonstration de l'activité 3β - hydroxystéroïde - deshydrogénase (3β - HSD) constituent un tissu interstitiel typique (Yaron, 1966). L'activité de ces cellules (nombre, taille, concentrations lipidiques) s'accroît avec la progression de la spermatogénèse et atteint un maximum durant la spermiation. Celle-ci est accompagnée par un développement rapide de la coloration sexuelle et des comportements territoriaux et de nidifications (Hyder, 1970 b) à un moment où une importante quantité de testostérone est présente dans le testicule (Hyder & Kirschner, 1969).

Le contrôle de l'activité du tissu interstitiel par l'hypophyse est mis en évidence par diverses données expérimentales : des traitements avec la gonadotropine chorionique humaine (HCG), qui possède une action gonadotrope chez d'autres espèces de poissons, provoquent à la fois une stimulation de l'activité du tissu interstitiel et une augmentation de la quantité de testostérone dans le testicule (Hyder *et al.*, 1970); inversement, l'inhibition de la sécrétion des gonadotropines par le méthallibure conduit à une diminution de l'activité des cellules interstitielles, cet effet pouvant être annulé par l'administration d'HCG ou d'extraits hypophysaires d'*Oreochromis* (Hyder, 1972; Hyder *et al.*, 1974). La sécrétion de testostérone par des fragments de testicule peut être stimulée *in vitro* sous l'action d'extraits hypophysaires de poissons (Yaron *et al.*, 1983). Cependant la testostérone n'est sans doute pas le seul ni peut-être même le principal médiateur stéroïdien produit par la gonade, et la spermatogénèse n'est pas restaurée par l'admi-

nistration de propionate de testostérone chez les individus traités au méthallibure, une légère spermiation étant seulement obtenue aux plus fortes doses (Hyder *et al.*, 1974).

Chez la femelle, des études histochimiques (Livni, 1971; Yaron, 1971) et ultrastructurales (Nicholls & Maple, 1972) montrent que l'activité stéroïdogène de l'ovaire est probablement localisée à la fois dans les cellules de la granulosa et dans des cellules spéciales de la thèque.

Parmi les stéroïdes produits par l'ovaire, l'oestradiol-17 β (E_2) dont la présence apparaît assez générale chez les poissons, a été identifié chez *O. aureus* par Katz *et al.* (1971). Une corrélation positive entre les niveaux plasmatiques d' E_2 et le poids de l'ovaire (donc le stade de vitellogénèse) a été mise en évidence (Yaron *et al.*, 1977; Terkatin-Shimony & Yaron, 1978).

Plus récemment, Bogomolaya & Yaron (1983) ont démontré par des expériences de périfusion et d'incubation *in vitro* de fragments d'ovaire de *O. aureus* que la sécrétion d' E_2 par l'ovaire est stimulée sous l'action d'extraits hypophysaires de différentes espèces de poissons ou de gonadotropines mammaliennes. Chez le mâle ou chez la femelle le contrôle gonadotrope de la sécrétion de testostérone ou d'oestradiol semble impliquer l'adénosine monophosphate cyclique (AMPC) comme second messenger (Yaron *et al.*, 1983). Enfin, Eckstein (1970) et Eckstein & Katz (1971) ont identifié d'autres métabolites stéroïdiens tels que la 11-cétotestostérone et la 11-hydroxytestostérone, parmi d'autres plus classiques comme la testostérone et la progestérone. Cependant, leur fonction exacte, bien qu'ayant été reliée à l'activité sexuelle (Katz & Eckstein, 1974), reste inconnue. Par ailleurs, la désoxycorticostérone, un corticostéroïde dont on sait qu'il est synthétisé tant par l'organe interrénal que par l'ovaire (Colombo *et al.*, 1973) voit sa concentration dans le sang augmenter 38 fois chez *O. aureus* entre le repos sexuel (à 18-20° C) et l'activité sexuelle (à 30° C). Cette observation suggère un rôle des corticostéroïdes dans l'initiation de la ponte chez cette espèce (Katz & Eckstein, 1974) comme cela semble être le cas chez le poisson chat indien *Heteropneustes fossilis* (Sundararaj & Goswami, 1977). Cependant, le stade auquel Katz et Eckstein (1974) ont effectué les prélèvements de sang chez *S. aureus* reste imprécis quant à l'état exact de développement de l'ovaire, et d'autres études devront être faites dans le but de préciser la nature des médiateurs stéroïdiens et les mécanismes impliqués dans le contrôle de la maturation finale des ovocytes.

Les gonadotropines ne seraient pas les seules hormones contrôlant la stéroïdogénèse ovarienne et la prolactine semble aussi y contribuer, comme le suggèrent les observations de Blüm & Weber (1968) montrant que la prolactine ovine stimule fortement l'activité 3 β -HSD dans l'ovaire du cichlidé, *Aequidens pulcher*.

2.3.3 - La régulation de l'activité hypophysaire. Depuis les travaux de King & Millar (1979 et 1980), la réalité d'un contrôle hypothalamique sur l'activité de l'hypophyse est établie chez les Cichlidés. Ces auteurs ont mis en évidence l'existence d'un facteur Gn-RH dans des extraits hypothalamiques de femelles matures de *O. mossambicus*.

Par ailleurs, Hyers & Avila (1980) ont montré récemment, chez *Hemichromis bimaculatus*, mâle et femelle, que l'oestradiol 17 β est fixé et retenu au niveau du complexe hypothalamo-hypophysaire et des hémisphères cérébraux (cerebrum) suggérant une action de cette hormone sur des parties des centres nerveux supérieures impliquées dans la rétroaction des gonades et le comportement sexuel.

3 - CAS DES MUGILIDÉS.

En Afrique, les Mugilidés sont largement représentés dans les estuaires, les lagunes ou sur le littoral où ils constituent une part importante de la pêche. Leur élevage, couramment pratiqué dans d'autres régions du monde (Méditerranée, Hawaï, Taiwan notamment), tend aussi à s'y développer depuis quelques années.

La reproduction des mullets semble inhibée lorsque les géniteurs sont maintenus captifs en eau douce, l'évolution des gonades restant bloquée à différents stades de développement selon les conditions et les espèces (Abraham *et al.*, 1966).

Parmi les travaux réélisés sur la physiologie de la reproduction des Mugilidés, certains ont eu pour objectifs de comprendre les mécanismes de cette inhibition ou de développer des techni-

ques de reproduction induite par traitements hormonaux applicables dans le cadre des exploitations piscicoles.

3.1 - Caractéristiques générales de la gamétogénèse.

3.1.1 - La différenciation sexuelle et la puberté. La différenciation sexuelle est relativement tardive chez les Mugilidés. Une étude réalisée en microscopie électronique, chez *Mugil (Liza) auratus*, a permis de distinguer différents stades dans l'organisation de la gonade et a montré que celle-ci est différenciée à la fin de la première année chez la femelle et au début de la deuxième année chez le mâle (Bruslé & Bruslé, 1978 a et b). L'âge à la puberté est variable selon les espèces et la première maturité sexuelle peut être observée à un an chez *Mugil capito*, au cours de la 2^e ou 3^e année chez *Mugil cephalus*, et au cours de la 3^e ou 4^e année chez *Mugil (Liza) auratus*. Le moment de la puberté peut parfois être plus tardif et dépend largement des facteurs écologiques, en particulier de la température (Abraham, 1963) et de l'apport alimentaire (Bruslé & Bruslé, 1978b). Cependant, comme dans le cas des Cichlidés, des données précises issues de l'expérimentation seraient nécessaires pour préciser l'influence des facteurs du milieu sur le déclenchement de la première maturation sexuelle.

3.1.2 - La gamétogénèse. Différents aspects du développement des gonades et de la gamétogénèse ont été décrits par Strenger (1959), Abraham (1963), Abraham *et al.* (1966), Zhitenev *et al.* (1974), Kuo & Nash (1975), Pien & Liao (1975), Bruslé & Bruslé (1978 a et b), Van Der Horst (1978), Van Der Horst & Cross (1978), Nash & Shehadeh (1980), Grier (1981).

Les mullets ne se reproduisent généralement que durant une certaine période de l'année, en dehors de laquelle la spermatogénèse et l'ovogénèse sont arrêtées. Après examen histologique des gonades de femelles adultes, Strenger (1959) pensait que *M. cephalus* pouvait effectuer plus d'une ponte chaque année. Cependant, comme le précisent Nash & Shehadeh (1980), il est généralement reconnu que, dans des conditions normales, la plupart des Mugilidés n'effectue qu'une seule ponte annuelle. Chez la femelle, les ovocytes se développent de façon synchrone (Shehadeh *et al.*, 1973c, chez *M. cephalus*) et l'ovogénèse conduit à la production d'un grand nombre (parfois plusieurs millions) d'œufs sphériques de faible diamètre (inférieur au millimètre) caractérisés par la présence d'un ou de plusieurs gros globules lipidiques. Au moment de la ponte, les ovocytes sont libérés et fécondés en pleine eau, les œufs (pélagiques) et les alevins ne faisant l'objet d'aucun soin parental.

3.2 - Le rôle des facteurs externes.

Dans les différentes régions tropicales et subtropicales où il a été étudié, le cycle de reproduction des Mugilidés présente un caractère saisonnier marqué, sous l'influence des variations cycliques de l'environnement. Le moment de l'année auquel la gamétogénèse reprend ainsi que la durée de la saison de reproduction sont extrêmement variables suivant les espèces et la situation géographique considérés (Nash & Shehadeh, 1980; Bruslé, 1981). Les premières données expérimentales précises concernant le rôle respectif de la température et de la photopériode sur l'évolution des gonades chez les Mugilidés, nous ont été fournies par les travaux de Kuo *et al.* (1974a). Ces expérimentations, réalisées à salinité constante (32 ‰), montrent qu'une photopériode courte est plus efficace que la température pour induire la vitellogénèse chez des femelles de *M. cephalus* en phase de repos sexuel. La température semble cependant réguler la vitellogénèse en intervenant sur la vitesse de développement des ovocytes et la quantité de vitellus déposée. La combinaison d'une photopériode courte (6 heures d'éclairement / 18 heures d'obscurité) et d'une température constante de 21°C permet l'accomplissement de la vitellogénèse dans des conditions optimales. Toutefois, la maturation finale des ovocytes et l'ovulation ne se produisent pas chez les individus maintenus en captivité et la ponte ne peut être obtenue qu'après traitement hormonal.

La salinité intervient aussi sur la reproduction des Mugilidés. Selon l'espèce, son influence semblerait s'exercer sur des étapes distinctes du cycle sexuel, comme cela a été observé chez

deux espèces qui pénètrent en eau douce mais se reproduisent en mer : en effet, chez *M. cephalus* maintenu en eau douce le développement de la gonade est bloqué, et les ovocytes ne dépassent pas le stade de prévitellogénèse, alors que chez *M. capito* la vitellogénèse peut se dérouler en eau douce, mais pas la maturation ni l'ovulation (Abraham *et al.*, 1966). Pour cette dernière espèce, un passage en eau de mer apparaît nécessaire pour que la ponte puisse être provoquée par injection d'extraits hypophysaires. Selon Abraham *et al.* (1966) la ponte ne pourrait avoir lieu en eau douce du fait d'un déficit en gonadotropines, éventuellement lié à un déséquilibre osmotique. Cependant, Yashouv (1969) rapporte que *M. cephalus* peut dans certains cas atteindre la maturité sexuelle lorsqu'il est maintenu en eau douce, mais comme pour *M. capito*, il est essentiel que les géniteurs soient placés en eau de mer avant la ponte (Nash & Shehadeh, 1980; Yashouv, 1969). L'influence de la salinité et de la captivité n'apparaît toutefois prépondérante que chez les femelles puisque la fonction testiculaire semble peu affectée en eau douce (Abraham *et al.*, 1966; Eckstein, 1975) et que des spermatozoïdes fonctionnels sont produits par les mâles gardés captifs en eau de mer (Shehadeh *et al.*, 1973a).

Par ailleurs, les observations portant sur les zones de fraie en milieu naturel ne permettent pas de définir un modèle des conditions nécessaires pour la réalisation de la ponte (revue de Nash & Shehadeh, 1980). Ces auteurs concluent simplement, pour *M. cephalus*, que les adultes migrent pour pondre dans les zones les plus proches autorisant les meilleures chances de survie aux œufs et aux larves, en particulier dans les zones océaniques où la salinité est de l'ordre de 32 à 35 ‰.

Les variations observées dans les zones de fraie d'une même espèce, pourraient aussi trouver une explication dans l'existence de sous populations fréquentant localement des sites de ponte distincts (Bruslé, 1981). En fait, nos connaissances concernant l'influence des facteurs externes sur les différentes phases du cycle sexuel des Mugilidés sont encore très imprécises. La nature et le rôle des facteurs sociaux impliqués dans la reproduction sont également très mal connus et n'ont pas fait l'objet d'études particulières.

3.3 - Le rôle des facteurs internes.

3.3.1 - Le rôle de l'hypophyse. Plusieurs études histologiques et ultrastructurales, de l'adenohypophyse montrent qu'il existe deux catégories de cellules, morphologiquement distinctes, qui seraient impliquées dans la sécrétion d'hormones en relation avec la fonction gonadotrope (Stahl, 1953; Olivereau, 1968). On ne sait cependant pas si les différences observées entre ces différentes catégories cellulaires résultent de l'état fonctionnel des cellules gonadotropes ou de l'existence de plus d'un type de gonadotropines sécrétées (Abraham, 1974 et 1975). A notre connaissance, aucune tentative de purification des (ou de la) gonadotropines n'a été réalisée chez le mulot. Le rôle de l'hypophyse dans la reproduction est cependant mis en évidence par l'action des extraits hypophysaires et des hormones gonadotropes exogènes sur l'activité des gonades.

Chez le mâle, la spermatogénèse et la spermiation sont stimulées par l'administration d'HCG (Shehadeh *et al.*, 1973b) et de gonadotropine de saumon partiellement purifiée (SG-G100) (Donaldson & Shehadeh, 1972). Chez la femelle, la vitellogénèse est initiée par administrations répétées de PMSG (Kuo *et al.*, 1974a). La maturation ovocytaire, l'ovulation et la ponte ont été provoquées après injections soit d'un mélange d'extraits hypophysaires de mulot et de synahorin (mélange d'hormone gonadotrope chorionique et d'extraits hypophysaires mammaliens) (Tang, 1964), soit d'extraits hypophysaires de carpes (Abraham *et al.*, 1967; Yashouv, 1969), soit encore d'extraits hypophysaires de saumon additionnés de synahorin (Shehadeh & Ellis, 1970). Néanmoins le pouvoir gonadotrope des extraits hypophysaires utilisés n'était pas toujours connu avec précision et ce n'est que plus récemment que des techniques fiables d'induction de la ponte ont pu être établies grâce à l'utilisation de quantités définies d'hormones gonadotropes purifiées de poissons et de mammifères (Shehadeh *et al.*, 1973a et b) et à la possibilité de déterminer l'état de maturité des animaux receveurs par prélèvement d'un échantillon d'ovocytes *in vivo* (Shehadeh *et al.*, 1973c). Parmi les différentes hormones testées, SG-G100 apparaît actuellement l'agent le plus efficace chez le mulot (Kuo *et al.*, 1974b; Kuo & Nash, 1975; Nash & Shehadeh, 1980), mais la quantité d'hormone nécessaire pour induire la ponte reste toutefois élevée. Si le résultat de ces études est d'un grand intérêt pratique pour le contrôle

de la reproduction en élevage, l'influence des gonadotropines sur chacune des étapes du développement des gonades, et en particulier sur les phases précoces de la gamétogénèse, n'en reste pas moins à préciser.

Une hormone de type «prolactine» a été récemment isolée et identifiée chez *M. cephalus* (Woosley & Linton, 1976) mais son rôle dans la reproduction n'est pas encore établi.

Blanc-Livni & Abraham (1969 et 1970) ont suggéré l'existence d'un antagonisme dans le développement de deux zones de l'adénohypophyse : chez *M. cephalus* et *M. capito* maintenus en eau douce, la reproduction est bloquée, l'aire des cellules gonadotropes est extrêmement réduite et les cellules à prolactine très développées, alors que chez les individus pris en mer la zone gonadotrope de l'hypophyse se développe tandis que celle à prolactine se réduit. Si ces observations corroborent le fait que le contenu hypophysaire en gonadotropines de *M. cephalus* (dosé par le test de spermiation de la grenouille) est plus important en mer qu'en eau douce (Blanc & Abraham, 1968) et si les variations dans le développement de la zone à prolactine peuvent être reliées à un rôle éventuel de cette hormone dans l'osmorégulation (voir aussi Olivereau, 1968; Abraham, 1971 et 1975), le mécanisme de l'antagonisme apparent entre prolactine et gonadotrope (s) n'est cependant pas encore éclairci.

3.3.2 - Le rôle des gonades. Chez le mâle, des incubations d'homogénats testiculaires de *M. cephalus* ont permis d'isoler et d'identifier les métabolites stéroïdiens suivants : 17 α -hydroxyprogestérone, androsténone, testostérone, dehydroépiandrostérone et progestérone. Ces deux derniers métabolites n'avaient jusque-là jamais été isolés à partir de tissus de poissons téléostéens. Les résultats obtenus semblent aussi indiquer que les voies métaboliques conduisant à la formation de testostérone à partir de la pregnénolone sont similaires chez les poissons et les mammifères (Eckstein & Eylath, 1968, Eckstein, 1975). L'action des hormones stéroïdes sur la fonction testiculaire n'a été que peu étudiée dans cette famille, mais l'on sait que la 17 α -methyl-testostérone est capable de stimuler la spermatogénèse et la spermiation chez *M. cephalus*, que ce soit en dehors ou durant la saison de reproduction (Shehadeh *et al.*, 1973b).

Chez la femelle, la stéroïdogénèse paraît principalement localisée dans les cellules folliculaires où la présence d'hydroxystéroïde-deshydrogénase a été démontrée (BLANC-LIVNI *et al.*, 1969; LIVNI, 1971). Le contrôle gonadotrope de l'activité stéroïdogène de l'ovaire est attesté par la stimulation de l'activité hydroxystéroïde-deshydrogénase provoquée par le traitement des poissons avec des hormones gonadotropes (BLANC-LIVNI *et al.*, 1969).

Parmi les stéroïdes ovariens, l'oestradiol-17 β a été identifié mais seulement en faible quantité (Eckstein, 1975) et la synthèse de 11-cétotestostérone par l'ovaire a été démontrée (Eylath & Eckstein, 1969; Eckstein & Eylath, 1970). Mais bien que la concentration de 11-cétotestostérone augmente au cours du développement de la gonade chez *M. cephalus* (Azoury & Eckstein, 1980), le rôle physiologique de ce métabolite est inconnu.

Il existe peu de travaux sur l'action des stéroïdes chez les femelles de Mugilidés, et ils ne concernent que les phases finales de l'ovogénèse. Chez *Crenimugil labrosus*, qui ne se reproduit pas en captivité, la progestérone permet d'induire la maturation ovocytaire et l'ovulation en agissant directement au niveau de l'ovaire, puisque des résultats identiques ont été obtenus avec des femelles intactes ou hypophysectomisées (Cassifour & Chambrolle, 1975). Chez *M. cephalus*, Kuo & Nash (1975) ont testé l'action de différents composés stéroïdiens sur la maturation ovocytaire *in vitro*, mais les pourcentages d'ovulation obtenus étaient toujours très faibles. *In vivo*, il semble que l'administration d'acétate de désoxycorticostérone (DOCA), d'oestrone et d'oestradiol puisse provoquer l'ovulation, mais seulement lorsque qu'une sensibilisation gonadotrope préalable (SG-G100) a été réalisée.

Un fait intéressant a par ailleurs été mis en évidence chez *M. cephalus*. Kuo & Watanabe (1978) ont observé un rythme circadien dans la réponse des follicules aux gonadotropines exogènes (LH, FSH et SG-G100) et aux prostaglandines (PGE₂). Les variations dans la sensibilité aux hormones, appréciées par la détermination du niveau intraovarien de l'adénosine monophosphate cyclique (AMPc), paraissent être réglées par le début de la période claire.

3.3.3 - La régulation de l'activité hypophysaire. L'existence d'un contrôle de l'activité gonado-

trope de l'hypophyse par l'hypothalamus avait déjà été suggérée par Stahl (1953 et 1954) qui avait étudié les relations anatomiques entre ces deux organes chez *M. cephalus* et *M. capito* et montré un parallélisme étroit entre la maturation des gonades, la vacuolisation des cellules gonadotropes de l'hypophyse (associée à la libération de gonadotropines) et l'activité neuro-sécrétoire des cellules du noyau latéral du Tuber (NLT), permettant d'admettre l'intervention de ce dernier dans les mécanismes de gonadostimulation. La possibilité d'un contrôle hypothalamique positif sur la synthèse et la libération des gonadotropines par l'hypophyse a ensuite été confirmé par des observations réalisées en microscopie optique (Blanc-Livni et Abraham, 1970) et électronique (Abraham, 1974 et 1975). Enfin, la présence d'un peptide de caractéristiques chromatographiques et immunologiques identiques au Gn-RH de saumon a été mise en évidence par Sherwood *et al.* (1984) chez *M. cephalus*.

L'influence des stéroïdes sexuels sur l'axe hypothalamo-hypophysaire a été peu étudié chez les Mugilidés. Cependant chez *Crenimugil labrosus*, Cassifour & Chambolle (1975) ont observé une régression des cellules hypophysaires gonadotropes chez les femelles matures traitées à la progestérone pour induire la maturation ovocytaire et l'ovulation. D'autre part, compte tenu du fait que l'activité stéroïdogène de l'ovaire peut être affectée dans certaines conditions écologiques, en particulier dans le cas des femelles de *M. capito* maintenues en eau douce, Eckstein (1975) a proposé l'hypothèse d'une inhibition de la libération des gonadotropines consécutive aux modifications de la stéroïdogénèse, et notamment à l'accumulation de 11-cétotestostérone.

4 - CAS DES CLARIIDÉS.

La croissance rapide de certaines espèces et leur grande robustesse confèrent aux clariidés un intérêt certain pour la pisciculture et leur élevage se développe activement en Afrique depuis une dizaine d'années. L'information disponible sur la physiologie de la reproduction dans cette famille est cependant limitée. Le rôle des facteurs internes n'est étudié que depuis peu chez les espèces africaines, mais quelques études ont aussi été réalisées chez les espèces asiatiques de *Clarias* (*C. batracus*, essentiellement).

4.1 - Caractéristiques générales de la gamétogénèse.

4.1.1 - Différentiation sexuelle et puberté. On ne connaît pas précisément le moment auquel la gonade est différenciée chez les Clariidés africains. On sait toutefois que chez *Clarias batracus* la différenciation sexuelle intervient entre 10 et 15 jours après l'éclosion (Belsare, 1974). La taille de première maturité varie considérablement selon les biotopes (Bruton, 1979; Clay, 1979), mais en l'absence de données sur la croissance, l'âge à la puberté n'est connu que dans quelques cas. Dans le lac Sibaya, la plupart des *C. gariepinus* atteignent la maturité sexuelle à la fin de la deuxième année (Bruton, 1979). Chez *C. lazera**, il semble que la maturité sexuelle intervienne également à partir de deux ans dans les conditions naturelles (Richter, 1976) alors qu'en élevage, mâles et femelles sont capables de se reproduire dès l'âge de 7 ou 8 mois (Micha, 1975; Pham, 1975).

4.1.2 - La gamétogénèse. Si l'ovaire des Clariidés présente une structure typique d'ovaire de téléostéen (voir Lerhi, 1968; Richter & Van Den Hurk, 1982), l'anatomie du testicule est plus particulière. Celui-ci est pair, constitué d'une partie antérieure où se déroule la spermatogénèse (testicule vrai) et d'une partie postérieure glandulaire, non spermatogénétique, les vésicules séminales. Ces dernières sont constituées par plusieurs lobes communiquant avec l'extrémité distale du canal déférent et ne sont développées que durant la période de reproduction, au cours de laquelle elles présentent une importante activité sécrétrice. La nature de cette sécrétion, caractérisée par la présence d'un mucopolysaccharide acide (Nawar, 1959), est mal connue. Sa

*Bien que *C. lazera* ait été mis récemment en synonymie avec *C. gariepinus* (Teugels, 1982), nous continuerons ici à distinguer ces deux espèces pour faciliter les références aux articles originaux.

fonction a fait l'objet de plusieurs hypothèses : selon Lehri (1967) elle pourrait aider la fécondation en prolongeant la survie des spermatozoïdes ; selon Nawar (1959, chez *C. lazera*) et Nair (1965, chez *C. batrachus*) les spermatozoïdes pourraient être stockés quelque temps dans les vésicules séminales, avant leur émission, mais l'étude détaillée de Lehri (1967) ne soutient pas cette hypothèse ; enfin la mise en évidence dans les vésicules séminales de *C. gariepinus* d'activités enzymatiques permettant la production de stéroïdes glucuro-conjugués, notamment au moment de la fraie où le contenu des vésicules séminales est libéré, permet d'avancer sérieusement l'hypothèse d'un rôle important dans la production de phéromones sexuelles (Resink *et al.*, 1985 ; Lambert, 1986).

Chez la femelle, l'ovogénèse conduit à la production d'un nombre important d'ovocytes (plusieurs dizaines de milliers) d'environ 1,5 mm de diamètre moyen. Les œufs de *Clarias* présentent la particularité de posséder un large disque adhésif leur permettant de se fixer au substrat (Greenwood, 1955 ; Van Der Waal, 1974 ; Bruton, 1979).

Il est généralement admis que dans le milieu naturel, les *Clarias* n'effectuent qu'une seule ponte annuelle. Cependant, Clay (1979) suggère que, compte tenu de la distribution bimodale des ovocytes dans l'ovaire et de leur grande rapidité de développement, plusieurs pontes pourraient se produire chaque année lorsque l'environnement est favorable. On a également observé que dans certaines conditions artificielles, plusieurs pontes peuvent être provoquées à un court intervalle (1 à 6 semaines, Hogendoorn & Vismans, 1980 ; 2 à 3 mois, Pham & Raugel, 1977), par stimulation hormonale chez une même femelle de *C. lazera*.

Une étude détaillée du comportement de reproduction de *C. gariepinus*, réalisée en aquarium après stimulation hormonale (Van Der Waal, 1974) a clairement montré que durant l'accouplement, les œufs sont émis par groupes de quelques centaines et que ceux-ci sont dispersés sur une grande surface par de vigoureux mouvements de queue de la femelle. Contrairement aux Clariidés Asiatiques (*C. batrachus* et *C. macrocephalus*), les espèces africaines ne présentent pas de comportement parental (Bruton, 1979).

4.2 - Le rôle des facteurs externes.

Les clariidés ont en général une saison de reproduction limitée à quelques mois dans l'année, à un moment qui diffère suivant les espèces et la localisation géographique. La période de reproduction se situe généralement entre les mois d'avril et d'octobre dans l'hémisphère nord et entre novembre et mars dans l'hémisphère sud, et correspond toujours à la saison des plus fortes pluies (voir revue de Bruton, 1979).

A ce jour, peu d'études ont été réalisées en conditions expérimentales afin de définir avec certitude la nature et le rôle exact des facteurs externes contrôlant les différentes phases de la gamétogénèse et de la fraie. Certains faits ou tendances peuvent toutefois être dégagés à partir des observations effectuées sur les populations naturelles ou d'élevage. Bruton (1979) remarque que chez toutes les populations naturelles de *Clarias* étudiées jusqu'à présent, la reprise de la gamétogénèse peut être associée à l'augmentation de la photopériode et de la température de l'eau. Dans les conditions artificielles d'élevage, on trouve cependant tout au long de l'année des individus présentant des gonades développées (Micha, 1975). Ce point a été confirmé par Pham & Raugel (1977), qui précisent toutefois qu'une nourriture abondante doit être distribuée pour que des femelles matures soient obtenues toute l'année.

Il semble que la fraie dans le milieu naturel ne soit possible que dans des conditions précises. Une température minimale de l'eau semble requise : chez *C. gariepinus* (lac Sibaya), la ponte ne se produit que lorsque la température de l'eau est supérieure à 18° C, et généralement à 22° C (Bruton, 1979). En éclosérie, la ponte peut être provoquée tout au long de l'année chez *C. lazera* lorsque la température est maintenue constante à 25° C ; une température plus élevée (30° C) conduit cependant à une augmentation de la proportion d'ovocytes atrétiqes dans l'ovaire ainsi qu'à la régression des testicules (Richter *et al.*, 1982).

Le stimulus final déclenchant la ponte paraît pouvoir être associé à une montée des eaux ou à la présence de zones inondées.

En pisciculture, la simulation de crue dans des étangs préalablement asséchés ou peu pro-

fonds est une méthode répandue pour provoquer la ponte (De Kimpe & Micha, 1974; Van Der Waal, 1974; Micha, 1975; Richter, 1976; Christensen, 1981).

Dans certaines circonstances climatiques particulières, lorsque les pluies interviennent tardivement, on sait que *C. gariepinus*, parvenu à maturité, peut se maintenir plusieurs mois dans cet état, dans l'attente de conditions favorables pour la ponte qui se produit avec les premières fortes pluies ou crues (Holl, 1968; Bruton, 1979).

Par ailleurs le délai mesuré entre une forte pluie ou crue et la ponte dans le milieu naturel (8 à 36 h) est similaire à celui observé lorsque la ponte est provoquée par traitement hormonal (8 à 32 h), (Van Der Waal, 1974; Bruton, 1979). Il apparaît donc qu'un (ou plusieurs) facteur (s) associé (s) aux pluies ou aux crues a un important effet stimulateur sur la ponte. La nature exacte de ce (ou ces) facteurs n'est cependant pas connue avec précision.

La présence d'une substance appelé «petrichor», responsable de l'odeur caractéristique consécutive à de fortes pluies sur un sol sec, a parfois été évoquée comme stimulus final déclenchant la ponte chez quelques espèces de poissons comme *C. gariepinus* (voir Van Der Waal, 1974). Bruton (1979) suggère cependant que, plutôt qu'un seul facteur physique ou chimique, c'est la combinaison de divers facteurs (variations du niveau et des caractéristiques physico-chimiques de l'eau, force du courant, accès à des sites de ponte favorables, etc.) qui pourrait être responsable des migrations vers les sites de ponte et du déclenchement de la ponte.

L'existence possible d'une communication sonore (Goel, 1966), visuelle, tactile ou phéromonale (Bruton, 1979) dans les comportements de masse liés à la reproduction (migration, aggrégation des poissons) et à l'accouplement a été évoquée. Cependant aucune étude n'a cherché à mettre en évidence le rôle exact et l'importance relative de ces différents stimuli dans la reproduction des *Clarias*.

4.3 - Le rôle des facteurs internes.

4.3.1 - Le rôle de l'hypophyse. Chez les Clariidés, comme chez les autres téléostéens, l'hypophyse est directement impliquée dans le contrôle de l'activité des gonades. Joy et Sathyanesan (1979) mettent en évidence un accroissement du nombre des cellules gonadotropes au fur et à mesure de la maturation des gonades chez *C. batrachus*, celles-ci constituant le type cellulaire principal de la pars distalis proximale de l'adenohypophyse avant la ponte.

Chez *C. batrachus*, la teneur en gonadotropine dans l'hypophyse et dans le sérum sanguin, dosée par l'incorporation de phosphore marqué par l'ovaire de *C. batrachus* traités au méthallibure, augmente durant la phase de développement des gonades, atteint son maximum pendant la saison de reproduction, puis décroît après celle-ci (Singh & Singh, 1980). Toutefois, dans leur expérimentation, Singh & Singh (1980) utilisent des individus des deux sexes sans distinction; or il semble d'après les travaux de Gupta *et al.*, (1980) réalisés sur la même espèce, en utilisant un dosage biologique fondé sur l'incorporation du phosphore marqué par le testicule de poulet, que la teneur hypophysaire en gonadotropine suit une évolution différente chez le mâle et chez la femelle au cours du cycle sexuel.

De nombreuses expérimentations ont par ailleurs porté sur l'action des extraits hypophysaires et des gonadotropines exogènes sur l'activité des gonades et en particulier sur les phases finales de la gamétogénèse.

Chez le mâle (*C. batrachus*), des traitements à base de HCG et SG-G100 accélèrent le développement des testicules et des vésicules séminales et stimulent la spermatogénèse durant la période préparatoire à la reproduction; dans les conditions et aux doses utilisées, la spermiation n'est cependant observée que chez les individus traités avec HCG (Sathyanarayana-Rao *et al.*, 1979).

Chez la femelle, la maturation ovocytaire et l'ovulation ont été provoquées par l'administration d'extraits hypophysaires de *Clarias* (Van der Waal, 1974; Micha, 1975; Devaraj *et al.*, 1972; Carreon *et al.*, 1973; Schoonbe *et al.*, 1980; Hecht *et al.*, 1982), ou d'extraits hypophysaires hétérologue de carpe (Hogendoorn, 1979; Hogendoorn & Vismans, 1980; Richter & Van den Hurk, 1982), de tilapia ou d'*Heterotis* (Micha, 1975), d'un poisson marin, *Tachysurus* (Devaraj *et al.*, 1972), ou encore après traitement combiné d'extraits hypophysaires de carpes et de HCG (Schoonbee *et al.*, 1980). Enfin, l'HCG permet d'induire avec succès la maturation

et l'ovulation chez *C. macrocephalus* (Carreon *et al.*, 1973 et 1976; Mollah & Tan, 1983), chez *C. batrachus* (Ramaswami & Sundararaj, 1957) et chez *C. lazera* (Eding *et al.*, 1982). Les travaux réalisés sur l'induction de la ponte chez *Clarias* ont été revus par Richter (1976).

Il semblerait que la prolactine soit également impliquée dans le contrôle de la fonction gonadotrope. Chez *C. batrachus*, les teneurs hypophysaire et sanguine en « prolactine » (dosée par l'incorporation de phosphore marqué dans le jabot du pigeon consécutivement à l'injection d'extraits hypophysaires ou de sérum de *Clarias*) présenteraient des variations cycliques parallèles à celles des gonadotropines. Les niveaux hypophysaires et sanguins de la prolactine sont maximum durant la saison de reproduction, alors que la concentration en gonadotropine augmente également dans l'hypophyse et dans le sang (Singh & Singh, 1980). Ces données demanderaient toutefois à être confirmés par des méthodes de dosage plus spécifiques.

Chez le mâle de *C. batrachus*, des injections répétées de prolactine ovine provoquent une augmentation de la teneur testiculaire en cholestérol précurseur de la stéroïdogénèse. Cet effet est également observé après administration d'hormones gonadotropes mammaliennes (Jayashree & Srinivasachar, 1979).

Ces résultats qui semblent indiquer une action synergique de la prolactine et des gonadotropines chez *C. batrachus* contrastent avec ceux qui ont été obtenus chez les Cichlidés (voir Blüm & Fiedler, 1965) et mugilidés pour lesquels un antagonisme entre ces deux hormones est au contraire envisagé.

4.3.2 - Le rôle des gonades. Chez le mâle (*C. batrachus*), la stéroïdogénèse paraît principalement localisée dans les cellules de Leydig du tissu interstitiel et dans les cellules de Sertoli, où l'activité 3 β -hydroxystéroïde-déshydrogénase a été démontrée par histochimie (Sathyanarayana-Rao *et al.*, 1979). Ces auteurs ont montré que la stéroïdogénèse testiculaire est sous le contrôle de l'hypophyse. L'administration de HCG ou de SG-G100 provoque en effet une stimulation de l'activité du tissu interstitiel (augmentation du nombre et de la taille des cellules de Leydig) et une augmentation de l'activité 3 β -hydroxystéroïde-déshydrogénase à la fois dans les cellules interstitielles et dans les cellules de Sertoli. Dans l'ovaire de *C. lazera*, l'activité 3 β -HSD apparaît seulement localisée aux cellules spéciales de la thèque des follicules en vitellogénèse et en fin de vitellogénèse. Le traitement par HCG pour provoquer la maturation et l'ovulation fait apparaître cette activité dans la granulosa en l'espace d'une dizaine d'heures. Cette activité se maintient jusqu'à l'ovulation et décroît ensuite pour disparaître des follicules post-ovulatoires 30 heures après l'ovulation (Lambert & Van Den Hurk, 1982). Corrélativement se manifeste la potentialité de l'ovaire à métaboliser de façon transitoire la prégnénone en 17 α -hydroxy-20 β -dihydroprogestérone (Lambert & Van Den Hurk, 1982), connu comme médiateur de la maturation ovocytaire chez d'autres poissons (Jalabert, 1976; Goetz, 1983). Récemment, l'ovulation a pu être provoquée avec succès chez *C. gariepinus* après injections répétées de 17 α -hydroxyprogestérone (Richter *et al.*, 1985); bien que le mode d'action exact de cette hormone reste à préciser, il se pourrait qu'elle intervienne sur la maturation des ovocytes par le biais d'une conversion en 17 α -hydroxy-20 β -dihydroprogestérone.

Par ailleurs, de nombreux travaux montrent que la maturation ovocytaire peut être induite après injection d'acétate de désoxycorticostérone (DOCA) chez *C. lazera* (De Kimpe & Micha, 1974; Micha, 1975; Pham, 1975; Pham & Raugel, 1977; Hogendoorn, 1979; Richter & Van Den Hurk, 1982) et *C. macrocephalus* (Carreon *et al.*, 1976). L'action positive de la DOCA dans le contrôle de la maturation ovocytaire est à rapprocher des observations réalisées chez un autre siluriforme, *Heteropneustes fossilis*, où certains corticostéroïdes apparaissent extrêmement efficaces (Sundararaj & Goswami, 1977), mais elle n'est pas nécessairement directe et spécifique (Jalabert, 1976).

4.3.3 - La régulation de l'activité hypophysaire. Chez *C. batrachus*, de même que les cellules gonadotropes de l'hypophyse (Lehri, 1966a), les cellules neurosécrétrices de l'hypothalamus présentent des variations saisonnières d'activité en relation avec le cycle sexuel (Dixit, 1967). Les noyaux latéral du tuber (NLT) et préoptiques (NPO) paraissent tous deux être impliqués dans la régulation de l'activité des gonades (Dixit, 1970; Prasada-Rao & Betole, 1973) et exerceraient un contrôle stimulateur sur l'activité des cellules gonadotropes hypophysaires (Prasada-Rao &

Betole, 1973). Des observations immunohistochimiques réalisées récemment chez *C. gariepinus* (Goos *et al.*, 1985) suggèrent en outre que la présence de Gn-RH ne se limiterait pas seulement à l'hypothalamus, mais intéresserait aussi d'autres régions du cerveau peut-être elles-mêmes impliquées dans le contrôle de la fonction gonadotrope. Chez cette même espèce, l'injection d'un analogue du LH-RH permet de provoquer une forte décharge de gonadotropine (GtH) dans le sang; toutefois le niveau de cette libération n'est généralement suffisant pour provoquer l'ovulation que lorsque le LH-RHa est injecté en association avec un antidopaminergique, le pimozide (De Leeuw *et al.*, 1985).

Par ailleurs, les observations de Dixit (1977) chez *C. batrachus* suggèrent que l'hypophyse serait elle-même capable d'exercer une rétroaction sur l'activité des cellules des noyaux préoptiques de l'hypothalamus. Enfin, l'existence d'une rétroaction des stéroïdes sexuels sur l'activité du complexe hypothalamo-hypophysaire a été mise en évidence chez *C. batrachus* par de nombreux auteurs (Lehri, 1966b; Dixit, 1970; Prasada-Rao *et al.*, 1972; Chandrasekhar & Khosa, 1972; Prasada-Rao & Betole, 1973) grâce à des expériences de castration et de suppléments hormonaux.

5 - CAS DES ANGUILLIDÉS.

Compte tenu de leur intérêt économique et de leurs particularités biologiques (migrations et reproduction en mer) les Anguillidés ont fait l'objet d'excellents ouvrages de synthèse (Sinha & Jones, 1975; Tesch, 1977). Parmi les espèces rencontrées sur le continent africain l'espèce dite «européenne», *Anguilla anguilla*, dont l'aire de répartition s'étend en fait au nord du continent africain, a fait l'objet des travaux les plus approfondis et les plus nombreux qui seront en partie rapportés ici. Cette anguille effectue l'essentiel de sa croissance dans les eaux continentales (anguille jaune) où elle séjourne plusieurs années avant de se transformer en «anguille argentée». Cette modification morphologique n'est en fait que la manifestation extérieure de transformations physiologiques profondes préparant l'organisme à sa phase marine. Après son retour en mer, l'anguille européenne migrerait jusqu'en mer des Sargasses où aurait lieu la fraie. Bien que l'on admette généralement que l'anguille ne puisse survivre à la fraie, certaines observations peuvent faire douter de la valeur absolue de ce postulat (Fontaine *et al.*, 1982). Les jeunes anguilles reviennent dans les eaux continentales qu'elles atteignent au stade «Civelle» au terme de la migration inverse. La biologie de la reproduction de l'anguille européenne a suscité d'assez nombreux travaux motivés sans doute autant par l'intérêt économique de l'espèce que par les facilités d'approvisionnement et de stockage en laboratoire. Pourtant, paradoxalement, la reproduction artificielle n'est pas maîtrisée, et aucune des tentatives effectuées, depuis celle de Fontaine *et al.* (1964), jusqu'à celles de Boetius & Boetius (1980) n'a permis jusqu'à présent de produire des embryons viables. Ces échecs apparaissent vraisemblablement liés à l'originalité du cycle vital de l'espèce dont la vitellogénèse et la fraie se déroulent en mer dans des conditions écologiques particulières dont l'évolution et la complexité (salinité, température, pression, lumière, etc.) sont difficiles à simuler au laboratoire. Néanmoins, et même si les œufs produits artificiellement ne se sont pas encore révélés viables, les travaux réalisés ont apporté de précieux renseignements sur les caractéristiques de la gamétogénèse et les facteurs internes qui peuvent la contrôler.

Les autres espèces africaines d'anguilles semblent réparties dans le sud-est du continent et à Madagascar, l'aire de ponte supposée se situant dans l'Océan Indien à l'est de Madagascar (voir Tesch, 1977).

5.1 - Caractéristiques générales de la gamétogénèse.

5.1.1 - Différenciation sexuelle. La différenciation des gonades est un phénomène qui revêt, chez l'anguille, une apparence ambiguë. En premier lieu, la détermination précoce du sexe fondée sur la seule morphologie externe des gonades, et même sur l'analyse histologique est peu aisée et peut donner des résultats difficiles à interpréter (Sinha & Jones, 1966).

En effet la période de différenciation est relativement tardive et paraît dépendre de la taille,

avec cependant une variabilité importante puisqu'elle semble généralement intervenir dans une fourchette comprise entre 14 et 35 cm (D'Ancona, 1960; Sinha & Jones, 1966; Kuhlmann, 1975; Bieniarz *et al.*, 1981). Si la différenciation des ovaires, une fois intervenue, apparaît relativement irréversible (disparition des cellules germinales préméiotiques), les gonades considérées comme des testicules d'après leur anatomie histologique contiennent toujours des ovocytes chez l'anguille jaune (Colombo *et al.*, 1984). En pratique on observe entre 14 et 35 cm une augmentation progressive de la proportion des individus dont le sexe peut être déterminé histologiquement avec certitude, mais il subsiste toujours jusqu'au stade « argenté » des individus susceptibles de faire l'objet d'une détermination erronée. Enfin, la possibilité de fonder la détermination du sexe sur des critères cytogénétiques paraît exclue dans la mesure où l'existence d'hétérochromosomes sexuels proposée par certains auteurs (Passakas, 1976; Park & Grimm, 1981) est sérieusement contestée (Wiberg, 1983).

Les observations écologiques et même les travaux expérimentaux qui sont réalisés sur des échantillons hétérogènes prélevés dans le milieu naturel se heurtent en outre à d'autres problèmes méthodologiques tels que les difficultés de détermination de l'âge (Deedler, 1981), la variabilité considérable des taux de croissance en fonction des facteurs externes et notamment de l'alimentation (Deedler, 1981), les différences de rythme de migration et (ou) de capturabilité selon la taille.

L'accumulation de toutes ces difficultés, particulière à l'Anguille, explique en partie l'existence de nombreuses controverses sur un rôle éventuel des facteurs externes dans l'orientation du sexe. Selon Sinha & Jones (1966) qui ont effectué une analyse critique des travaux antérieurs, ce rôle est douteux. Les travaux de Kuhlmann (1975), qui paraissent démontrer un effet de la température, ne suffisent pas à lever le doute compte-tenu des réserves que l'on peut encore formuler sur la validité des déterminations du sexe réalisées chez les animaux de petite taille. A l'inverse, les travaux, de Bieniarz *et al.* (1981) montrant une différenciation sexuelle conforme au sexe caryologique chez des anguilles élevées en aquarium à 22° C dans des conditions de croissance optimales laissent aussi subsister un doute lié aux déterminations caryologiques.

En l'état actuel, le problème d'un rôle éventuel des facteurs externes dans l'orientation du sexe chez l'anguille reste donc posé.

5.1.2 - La gamétogénèse. En eau douce, dans les conditions naturelles, les ovocytes se développent rarement au delà d'un diamètre maximum de l'ordre de 0,15 mm (Pankhurst, 1982; et travaux cités par Tesch, 1977) avec un rapport gonadosomatique maximum de 1 à 1,5 % (Brylinska *et al.*, 1978). La vitellogénèse exogène n'apparaît donc pas réellement engagée, bien que des traces de vitellogénine soient détectables par dosage radio-immunologique dans le sang des femelles argentées (Burzawa-Gérard, 1981). Certains auteurs ont cependant observé un début de vitellogénèse chez l'anguille argentée en migration catadrome, et des ovocytes d'un diamètre maximum de 0,22 - 0,25 mm (Bezdenzhinykh & Petukhov, 1981).

Chez le mâle argenté les cellules germinales sont encore généralement au stade spermatogonies, mais des stades plus avancés (nids de spermatides et même spermatozoïdes) pourraient être observés exceptionnellement (observations citées par D'Ancona, 1960).

Les données sur les stades ultérieurs de la gamétogénèse proviennent des expérimentations en laboratoire visant à induire artificiellement la maturation des gamètes grâce à l'administration de diverses préparations hormonales gonadotropes, et ne révèlent pas de traits particulièrement originaux par rapport à la gamétogénèse des autres Téléostéens. Les ovules ainsi obtenus ont un diamètre compris entre 0,9 et 1,4 mm (Fontaine *et al.*, 1964). La fécondité est de l'ordre de 1,5 millions d'œufs par kg et le rapport gonadosomatique peut dépasser 40 % (Boetius & Boetius, 1980) et même 50% après l'hydratation qui intervient lors de la maturation finale (Villani & Lumare, 1975; Bezdenzhinykh & Petukhov, 1981).

5.2 - Le rôle des facteurs externes.

Le rôle des différents facteurs externes susceptibles de stimuler la gamétogénèse active de l'anguille au cours de sa migration en mer (salinité, lumière, température, pression, etc.) est encore mal connu à l'heure actuelle, bien que certains d'entre eux aient pu être utilisés de façon

peu démonstrative pour essayer de favoriser la maturation des gonades, provoquée en fait par des gonadotropines exogènes. Avec ce type de traitement, seul un optimum thermique de l'ordre de 20°C a été observé (Boetius & Boetius, 1982). Cependant diverses modifications anatomiques, biochimiques et physiologiques de l'anguille argentée semblent constituer une préadaptation à un séjour à grande profondeur (Fontaine *et al.*, 1985a) et des données récentes (Fontaine *et al.*, 1985b) sur la stimulation de la fonction gonadotrope de l'hypophyse par l'immersion à grande profondeur permettent de penser que la pression est un facteur essentiel de la reproduction de l'anguille.

5.3 - Le rôle des facteurs internes.

Les cellules gonadotropes de l'hypophyse ont été décrites par Oliveureau & Herlant (1960), Knowles & Vollrath (1966). Deux types de cellules gonadotropes ont pu être distinguées dans certaines conditions en microscopie optique (réactions tinctoriales différentes) et en microscopie électronique (taille des granules de sécrétion). Cette distinction est moins aisée que chez certains autres Téléostéens (Oliveureau, 1967), et n'a pas encore trouvé de fondements biologiques très clairs dans la mesure où l'hypothèse de l'existence de deux gonadotropines chez les Téléostéens se heurte à des critiques sérieuses (Burzana-Gérard, 1982). Chez l'Anguille en particulier, l'hormone de carpe hautement purifiée (c-GtH) ainsi que d'autres gonadotropines de poissons, connues pour leur activité «maturante» se révèlent capables de stimuler le développement des ovaires chez l'animal hypophysectomisé (Fontaine *et al.*, 1976). Comme chez les mammifères, l'action de la GtH semble impliquer une médiation par l'AMPc (Fontaine-Bertrand *et al.*, 1978).

Dans de nombreux travaux visant pratiquement à produire des œufs (revus récemment par Villani & Lumare, 1975 et Bieniarz *et al.*, 1978) ont été utilisées des préparations gonadotropes diverses injectées à des animaux non hypophysectomisés. Ainsi Boetius & Boetius (1980) obtiennent une stimulation optimale par l'action combinée de l'hormone chorionique gonadotrope humaine (HCG) et d'extraits hypophysaires de Carpe. La maturation et l'ovulation interviennent généralement au terme de la vitellogénèse sous l'effet du même traitement. Cependant Epler & Bieniarz (1978) ont observé un blocage de l'ovulation *in vivo* qu'ils ont cependant pu lever *in vitro* sous l'action de la prostaglandine PGF 2 α ou de l'épinéphrine. Bien que la cause du blocage ne soit pas très claire, cette observation tend à montrer l'implication de mécanismes nerveux et de prostaglandines dans le processus d'ovulation comme chez d'autres Téléostéens (Jalabert, 1976).

En ce qui concerne les hormones produites par la gonade elle-même, diverses observations ont été réalisées sur les potentialités stéroïdogènes de l'ovaire (Colombo & Colombo-Belvédère, 1976; Quérat *et al.*, 1982; Quérat, 1984; Quérat *et al.*, 1986) et du testicule (Leloup-Hatey *et al.*, 1981; Eckstein *et al.*, 1982). Si des voies métaboliques de la stéroïdogénèse et certains métabolites identifiés dans le testicule apparaissent présenter des caractères originaux (Eckstein *et al.*, 1982), il faut cependant rappeler que ces informations sont obtenues, dans le cas de l'Anguille, sur des animaux soit immatures, soit soumis à une stimulation hormonale non spécifique dans des conditions d'environnement non physiologiques en période de maturation. C'est ainsi que l'absence d'aromatation des androgènes en œstrogènes (Quérat *et al.*, 1982; Quérat *et al.*, 1986) caractérise sans doute l'ovaire immature.

Comme chez les autres Téléostéens, l'activité gonadotrope de l'hypophyse est vraisemblablement contrôlée par le système nerveux central et modulée par les rétroactions hormonales issues des gonades. L'hypophyse d'anguille apparaît en effet reliée à l'hypothalamus par des faisceaux de fibres nerveuses aboutissant aux noyaux du Tuber et Préoptique (Knowles & Vollrath, 1966). L'hypothalamus semble contenir en outre un facteur immunoréactif de type LH-RH, d'ailleurs aussi largement réparti dans le cerveau et l'hypophyse elle-même (Dufour *et al.*, 1982), et dont la synthèse, mais non la décharge semble stimulée par les stéroïdes sexuels et en particulier l'oestradiol-17 β (Dufour *et al.*, 1985).

Alors que les cellules gonadotropes sont normalement peu différenciées, peu actives et peu nombreuses chez les immatures, la maturation sexuelle stimulée par traitement gonadotrope s'accompagne d'une augmentation considérable du nombre et du volume de ces cellules qui

élaborent d'abondantes granulations glycoprotéiques (Olivereau, 1967 ; Sokolowska *et al.*, 1978). Cet effet résulte vraisemblablement d'une rétroaction positive des stéroïdes libérés par la gonade stimulée. En effet, l'injection d'œstradiol entraîne une stimulation équivalente des cellules gonadotropes, mais dans ce cas la gonade n'est pas stimulée (Olivereau & Chambolle, 1978). La rétroaction s'exerce positivement sur l'activité de synthèse des cellules gonadotropes hypophysaires, mais les gonadotropines synthétisées ne sont que faiblement libérées (Dufour *et al.*, 1983). Cet effet de l'œstradiol peut être observé chez le mâle comme chez la femelle ; en revanche la testostérone ne provoque une rétroaction analogue que chez le mâle (Dufour *et al.*, 1983). L'injection de LH-RH à des animaux pré-traités par l'œstradiol semblerait provoquer une décharge de la GtH contenue dans certaines cellules (Olivereau *et al.*, 1982) mais Dufour *et al.* (1984) n'ont observé de libération significative de GtH et une stimulation de la gonade chez l'anguille argentée que si un agoniste du LH-RH est administré associé à un anti-dopaminergique, le pimozide, ce qui suggère que le blocage de la fonction gonadotrope résulterait à la fois d'une déficience de la sécrétion de Gn-RH endogène et d'une inhibition dopaminergique de l'action du Gn-RH sur les cellules gonadotropes.

L'absence de reproduction de l'anguille dans les eaux continentales semble donc bien résulter avant tout d'un blocage au niveau des mécanismes centraux contrôlant la fonction gonadotrope de l'hypophyse, et c'est notamment à ce niveau que la pression pourrait jouer un rôle déterminant comme le suggèrent Fontaine *et al.* (1985b).

SUMMARY

Apart from a few species on which specific studies have been conducted (e.g. on the sexual cycle), most research on the physiology of reproduction in african inland waters fishes deals with four families : Cichlidae, Mugilidae, Clariidae and Anguillidae, due to their economic importance in fisheries and fishculture. A detailed review of data on these four families is given after a brief summary of general knowledge concerning Teleostean fishes.

In Cichlids, and especially the tilapias, the gonads are differentiated a few weeks after hatching and sexual maturity is attained rapidly. There is unlimited successive breeding through whole populations in equatorial areas and an increased tendency for seasonal breeding with increasing latitude, with maximum activity during maximum temperature and light intensity. At the individual level, the same female can spawn several times successively with a few weeks interval wether reproduction is continuous or seasonal. It has been showed that social contacts increase spawning frequency. In spite some attempts, tilapia gonadotropins have not yet been satisfactorily purified. The role of prolactin in the regulation of reproduction activity and of parental care behaviour needs to be confirmed. The precise nature of steroids which mediate the pituitary action during different phases of the sexual cycle also requires further research.

In Mugilids, sexual differentiation occurs towards the end of the first year. The age at first maturity is variable according to species and ecological conditions. The season of reproduction is generally well defined with an annual spawning. In *Mugil cephalus*, the recovery of gametogenesis is facilitated by a short photoperiod; the influence of temperature seems to be important mainly during the vitellogenic phase. Salinity is also an important factor as reproduction is inhibited in fresh water. A review of studies dealing with hormones-induced spawning is given. There has been no attempt to purify gonadotropins. Two aspects which require further investigation are the apparent antagonism between hormones involved in reproduction and osmoregulation control, and the nature and role of sexual steroids in gonadal maturation.

In Clariids, the period of sexual differentiation is not well known for African species. The size and age at first maturity varies widely between different populations of the same species. For *Clarias lazera*, sexual maturity is more precocious in culture. In the natural environment, spawning is restricted to certain months of the year. The recovery of gametogenesis seems to be associated with increases in water temperature and photoperiod. Final stimulus for spawning appears to be linked to rains and floods. Under hatchery conditions, spawning can be induced artificially all year round when brooders are kept at a constant warm temperature (25°C). Many studies on the induction of oocyte maturation and of ovulation by hormonal treatments have been done and are reviewed.

In Anguillids, most reseach has been conducted on the european Eel. Sexual differentiation occurs late and at very variable sizes. Most phases of gametogenesis take place during the marine migration preceeding spawning, in poorly known ecological conditions. Attempts at artificial propagation in the laboratory have not been totally successful, probably as a result of the important gaps in our knowledge of internal and external factors which regulate the reproductive cycle in this family.