Cirad-Département Emvt
Campus de Baillarguet
TA 30 / B
34 398 MONTPELLIER Cedex 5

UNIVERSITÉ MONTPELLIER II
Université Montpellier II
UFR Sciences
Place Eugène Bataillon
34 095 MONTPELLIER Cedex 5

MASTER 2EME ANNEE

BIOLOGIE GEOSCIENCES AGRORESSOURCES

ET ENVIRONNEMENT SPECIALITE

PRODUCTIONS ANIMALES EN REGIONS CHAUDES

SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE

Influence des facteurs de l'environnement sur la reproduction des poissons

Par **MARTIN Loïc**

CIRAD-Dist
UNITÉ BIBLIOTHÈQUE
Baillarguet

Année universitaire 2006-2007

000098440

Résumé – Influence des facteurs de l'environnement sur la reproduction des poissons.
La reproduction chez les poissons est un phénomène cyclique, synchronisé pour beaucoup d'espèces avec les fluctuations saisonnières de l'environnement qui agissent sur la physiologie des poissons en stimulant ou en inhibant certains stades de la gamétogenèse ou de la ponte. Ces changements des conditions du milieu sont contrôlés par des processus endocriniens qui dépendent des facteurs externes comme par exemple la photopériode, la température ou le régime alimentaire. C'est le complexe hypothalamo-hypophysaire, l'organe pinéal et les gonades qui interviennent dans la réception des stimuli de l'environnement et qui, par le biais de messagers chimiques, les hormones, régulent de nombreuses fonctions vitales pour l'organisme, et notamment le comportement sexuel et la reproduction. Les principales hormones jouant un rôle dans la fonction reproductrice sont les gonadotropines, la Gn-RH et les stéroïdes sexuels. La température et la photopériode sont les deux facteurs majeurs d'action sur le métabolisme des poissons qui agissent respectivement à tous les niveaux du contrôle de la reproduction mais aussi via le métabolisme général ; de façon importante sur la gamétogenèse et souvent comme synchroniseurs des rythmes endogènes de l'animal. A ces deux facteurs principaux viennent s'ajouter une multitude d'autres facteurs dont les effets sur la reproduction des poissons ont été démontrés comme par exemple le régime alimentaire, les pluies, les crues et les facteurs sociaux. Le cas du tilapia est très intéressant puisqu'il représente un intérêt aquacole important pour les populations des pays du Sud. Il est donc nécessaire, par le biais d'études, d'essayer de comprendre l'action des facteurs environnementaux sur la biologie et la physiologie de ce poisson. Les résultats qui découleront de ces recherches permettront ainsi d'optimiser la production du tilapia.

Mots-clés : poisson, reproduction, facteur environnemental, température, photopériode, tilapia, saison

SOMMAIRE

RESUME ET MOTS-CLES 2

SOMMAIRE 3

LISTE DES FIGURES 5

INTRODUCTION 6

I- Rappels sur la reproduction chez les poissons 6

1) La différenciation du sexe 6

a) Diversité de la sexualité chez les poissons 6

b) Gonadogenèse chez les poissons et différenciation histologique 7

2) La gamétogenèse 8

a) La spermatogenèse 8

b) L'ovogenèse 9

3) Le contrôle neuro-endocrinien de la gamétogenèse 10

a) L'hypophyse 11

b) L'hypothalamus 12

c) L'organe pinéal 12

d) Les gonades 12

4) Les principaux modes de reproduction 13

II- Rôle des facteurs de l'environnement dans le cycle sexuel des poissons 14

1) La température 14

2) La photopériode 15

3) Le régime alimentaire 17

4) Les pluies et les crues 18

5) Les facteurs sociaux 19

6) Autres facteurs 21

III- Cas particulier du tilapia 23

1) Caractéristiques générales 23

2) Rôle des facteurs internes 24

a) L'hypophyse 24

b) Les gonades 24

3) Rôle des facteurs externes 25

CONCLUSION 27

BIBLIOGRAPHIE 29

LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Représentation schématique de la différenciation histologique des gonades chez les poissons

Figure 2 : (A) Représentation schématique de deux types de structures testiculaires rencontrées chez les Téléostéens.
(B) Coupe transversale d'un lobule.

Figure 3 : Représentation schématique d'un follicule ovarien de poisson Téléostéen.

Figure 4 : Représentation schématique des mécanismes impliqués dans le contrôle de la reproduction chez les poissons Téléostéens.

CIRAD-Dist
UNITÉ BIBLIOTHÈQUE
Baillarguet

INTRODUCTION

Le cycle de reproduction des poissons implique un ensemble de processus physiologiques et comportementaux, en rapport avec divers facteurs de l'environnement abiotique et biotique. On distingue classiquement la gamétogenèse et la ponte. La gamétogenèse est le processus physiologique qui est à l'origine du développement des gonades et qui conduit à la formation des gamètes : les ovocytes et les spermatozoïdes.
La différenciation sexuelle se déroule différemment entre espèces et entre individus, et est très sensible aux facteurs de l'environnement chez certaines espèces (Baroiller *et al.*, 1999).
La gamétogenèse est le moment critique du cycle reproducteur, qui comprend la séquence d'évènements aboutissant à la libération des gamètes (maturation des ovocytes, ovulation, spermiogenèse), sous l'influence de stimuli spécifiques (Billard et Breton, 1978).
La reproduction chez les poissons est un phénomène cyclique qui implique le développement et la maturation des organes reproducteurs qui peuvent être sous l'influence d'un certain nombre de facteurs externes comme la température et la photopériode.
Ces facteurs environnementaux peuvent avoir un effet sur la physiologie des poissons puisqu'ils peuvent agir sur certains stades de la gamétogenèse ou de la ponte, soit en les stimulant, soit en les inhibant. Ces changements sont sous le contrôle du système neuro-endocrinien. Selon les espèces de poissons, les réactions à ces facteurs seront différentes, voire inexistantes.

Dans cette synthèse, la reproduction des poissons sera explicitée dans un premier temps en tâchant de mettre en évidence les caractéristiques physiologiques et biologiques.
L'implication des facteurs du milieu, comme par exemple la température, la photopériode ou le régime alimentaire, fera l'objet de la deuxième partie. Chacun des différents facteurs sera accompagné d'exemples dans lesquels leur influence ainsi que les mécanismes qui interviennent seront abordés.
Enfin, on terminera en présentant le cas particulier des tilapias, poissons appartenant à la famille des Cichlidés, qui font l'objet de nombreuses études et qui occupent une place prépondérante au niveau de la pisciculture car il s'agit d'un poisson apportant une source de protéines animales intéressante, notamment pour les populations locales des pays du Sud. Dans le but d'améliorer l'élevage de poissons, comme le tilapia, et de maîtriser leur reproduction, la connaissance de l'impact des facteurs du milieu est primordiale.

I- Rappels sur la reproduction chez les poissons

1) La différenciation du sexe

a) Diversité de la sexualité chez les poissons

Chez la très grande majorité des espèces de vertébrés, un individu naît mâle ou femelle, conserve ce sexe toute sa vie et se reproduit avec un individu de sexe opposé. Chez les poissons, au contraire, on distingue une impressionnante diversité de leurs sexualités et de leurs modes de déterminisme du sexe (facteurs génétiques ou environnementaux qui déterminent le fait qu'un individu soit mâle ou femelle).
En effet, chez la majorité des poissons, les sexes sont séparés, on parle alors d'espèces gonochoriques ; cependant, on distingue certaines espèces hermaphrodites. L'ensemble ou une partie des individus pourront produire au cours de leur vie les deux types de gamètes ovules et spermatozoïdes.

Il existe 2 types d'hermaphrodisme : -hermaphrodisme simultané : il s'agit d'une fécondation croisée ou autofécondation. C'est le cas par exemple de *Rivulus marmoratus* qui est capable de produire des œufs et du sperme et de pratiquer ainsi une autofécondation.
-hermaphrodisme successif : les gonades mâles et femelles ne mâturent pas en même temps :

- Protérogyne : d'abord femelle puis mâle ex : le mérou (*Serranidae*)
- Protandre : d'abord mâle puis femelle ex : la daurade, le sar (*Sparidae*)

b) Gonadogenèse chez les poissons et différenciation histologique

La sexualité des poissons est diverse et se caractérise entre autre par une importante plasticité de la différenciation du sexe (figure 1). Au départ, les embryons de poissons ont des ébauches gonadiques mixtes, c'est à dire composées d'une ébauche somatique mâle centrale, stromatique appelée médulla et d'une ébauche somatique femelle superficielle, épithéliale appelée cortex. Chacune des gonades est donc potentiellement hermaphrodite. Ces deux zones sont ensuite peuplées de gonocytes primordiaux dont la destinée dépendra de leur localisation tissulaire.

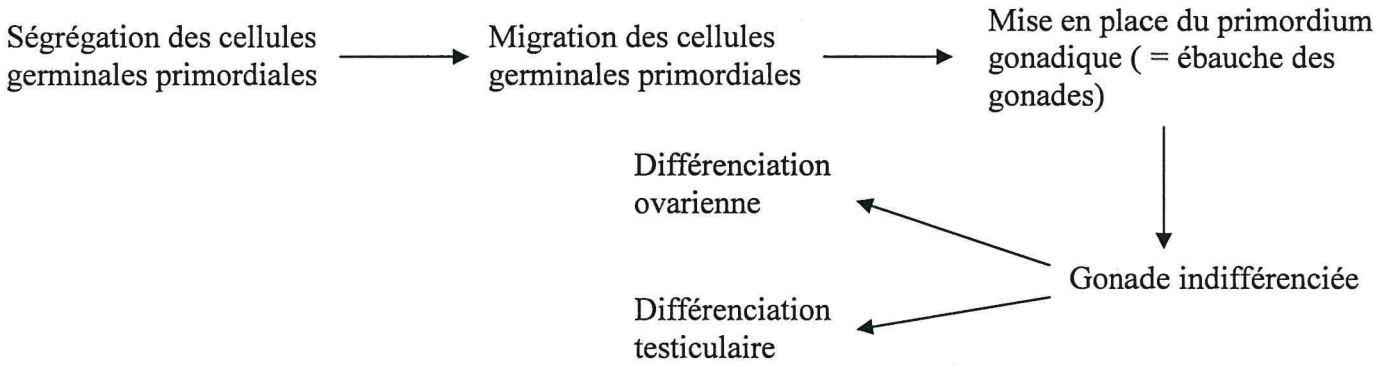

Figure 1 : Représentation schématique de la différenciation histologique des gonades chez les poissons

Les cellules germinales primordiales (CGP) sont des cellules embryonnaires très particulières, capables de fournir aussi bien des spermatozoïdes que des ovules, selon deux scénarios bien différents. Ce sont de grandes cellules arrondies, dont le noyau présente un nucléole peu apparent et une chromatine dispersée. Leur taille et leur allure particulière, qui est celle de cellules embryonnaires mobiles et indépendantes, permettent de les repérer à partir d'un stade précoce du développement de l'embryon. Elles se trouvent d'abord dispersées dans tout l'embryon (sauf le tube nerveux et la corde dorsale), puis migrent dans les ébauches gonadiques ou, du moins, à leur emplacement futur.
Une fois arrivées sur place, les CGP se trouvent revêtues de cellules somatiques appelées "cyst cells", cellules préfolliculeuses,..., qui donneront, soit des cellules de Sertoli (spermatogenèse), soit des cellules folliculeuses (ovogenèse). Toutes ces cellules annexes sont capables, en principe, de sécréter des hormones stéroïdes sexuelles lorsqu'elles sont pleinement différenciées. Plus tard, on voit apparaître des cellules stéroïdogènes supplémentaires : cellules de Leydig (ou cellules interstitielles) des testicules, cellules de la thèque interne qui entoure les follicules ovariens.

La stabilité du nombre de CGP avant le début de la différenciation du sexe gonadique et les résultats d'expériences d'ablation partielle ou de duplication de la région de l'embryon qui les contient, avant leur migration, plaident en faveur d'une détermination cellulaire précoce et irréversible de cette catégorie particulière de cellules, les seules cellules aptes à la méiose.
Chez les poissons, les stéroïdes sexuels, sont probablement impliqués dans les processus de la différenciation gonadique du sexe : si le rôle physiologique des androgènes dans la différenciation testiculaire reste encore à préciser (Baroiller *et al.*, 1998), en revanche, l'aromatase, qui permet la transformation des androgènes en oestrogènes, est une enzyme clef pour la différenciation ovarienne (Guigen *et al.*, 1998).

2) La gamétogenèse

La gamétogenèse est le processus le plus long du cycle de reproduction et dure en général plusieurs mois. Mais le succès de la reproduction dépend pour une grande part de la mise en œuvre d'un ensemble d'activités comportementales comme la recherche de partenaires, la pratique de soins parentaux avant et après la ponte, la nécessité ou non d'entreprendre des migrations pour rechercher les sites favorables aux œufs et aux larves, la synchronisation des pontes avec les changements des facteurs de l'environnement, la synchronisation de l'émission des produits génitaux,...
A partir de cellules germinales primordiales qui s'isolent de façon précoce se différencieront les gamètes chez l'adulte.

a) La spermatogenèse

Le processus de spermatogenèse 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 (Legendre et Jalabert, 1988). La spermatogenèse peut avoir, suivant les espèces, un caractère continu par exemple chez la carpe ou saisonnier chez la truite.
Cette transformation aboutissant au spermatozoïde se passe au sein du testicule, organe pair chez les poissons, situé dorsalement dans la cavité générale et qui est prolongé postérieurement par un canal déférent, le spermiducte, se terminant au niveau de la papille génitale.
Le testicule présente une configuration lobulaire typique (figure 2) de la plupart des Téléostéens, cependant il s'agit d'une configuration tubulaire pour le groupe des Athériniformes (ex: *Melanotaenia praecox*). Dans ce type de structure, les gonies 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.
La différenciation des spermatozoïdes s'effectue entièrement à l'intérieur des cystes qui sont délimités par une couche de cellules somatiques. Durant la spermatogenèse, 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 spermatides.
La spermiogenèse intervient alors, elle correspond à la transformation des spermatides en spermatozoïdes (formation du flagelle, élimination du cytoplasme et condensation de la chromatine).

Les gamètes sont ensuite libérés dans le canal déférent du testicule : il s'agit de la spermiation généralement accompagnée par une hydratation des gonades et du sperme.
Enfin, lors de l'émission du sperme ou éjaculation, les spermatozoïdes sont libres dans le plasma séminal chez les espèces à fécondation externe, alors qu'ils sont souvent groupés en spermatophores chez les espèces à fécondation interne.

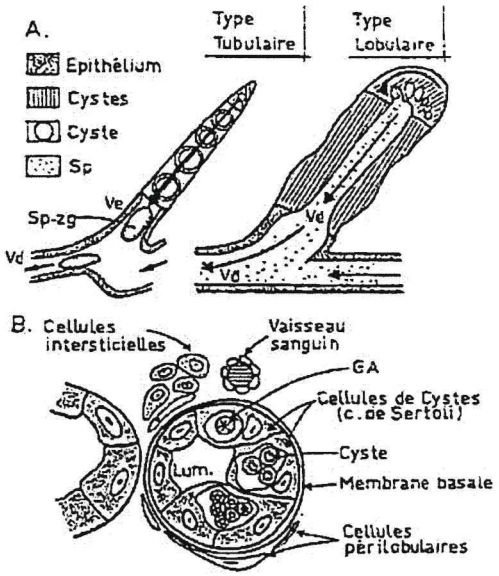

Figure 2 : (A) Représentation schématique de deux types de structures testiculaires rencontrées chez les Téléostéens. Ve : vas efferens, Vd : vas deferens, Sp : spermatozoïdes, Sp-zg : spermatozeugme.
(B) Coupe transversale d'un lobule : G.A. : spermatogonie du type A. (d'après Billard *et al.*, 1982)

b) L'ovogenèse

L'ovaire est un organe généralement pair situé dorsalement dans la cavité péritonéale suspendu par une extension du péritoine appelée mésovarium. Chez la majorité des Téléostéens, un oviducte relie l'ovaire à la papille génitale mais il dégénère secondairement chez certaines espèces comme les Salmonidés lorsque les ovules sont émis dans la cavité cœlomique.
Les tissus de l'ovaire forment de nombreux replis dans lesquels se développent les ovocytes (figure 3).
L'ovogenèse débute véritablement avec la différenciation de certaines ovogonies qui entrent en prophase de première division de méiose. 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, dure jusqu'à la fin de la vitellogenèse. Les ovogonies vont s'entourer de cellules somatiques, les cellules folliculaires, qui se différencient en plusieurs couches formant les enveloppes folliculaires.
On distingue de la périphérie vers l'ovocyte : - la thèque composée de plusieurs couches cellulaires
- la granulosa, qui est séparée de la thèque par la membrane basale, est constituée d'une couche monocellulaire. Elle est en contact étroit avec l'ovocyte grâce à de nombreuses inter digitations qui s'entrecroisent à travers une couche acellulaire, la zona pellucida, futur chorion de l'œuf.

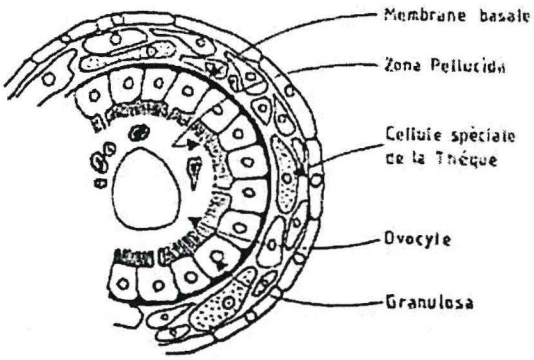

Figure 3 : Représentation schématique d'un follicule ovarien de poisson Téléostéen (d'après Hoar et Nagahama, 1978).

La croissance de l'ovocyte se divise en deux étapes : tout d'abord, la prévitellogenèse durant laquelle on assiste à la mise en place de la machinerie métabolique indispensable à la croissance ultérieure de cette cellule géante comme les acides nucléiques, les organites cellulaires. La deuxième étape est la vitellogenèse caractérisée par l'incorporation de vitellogénine qui est une molécule lipoprotéique synthétisée par le foie, circulant dans le sang et pénétrant dans l'ovocyte par micropinocytose. La vitellogénine est le constituant majeur du vitellus qui permet à l'embryon de se nourrir.
A la fin de la vitellogenèse, 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 qui se traduit par une augmentation rapide 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 durable suivant les espèces. L'œuf est fécondé par un seul spermatozoïde pénétrant par le micropyle qui est un orifice en forme d'entonnoir qui traverse le chorion au pôle animal. La méiose se termine alors et le second globule polaire est émis.
Il faut savoir que pour les espèces vivipares il n'y a pas ovulation mais une fécondation intra folliculaire. La taille et le nombre d'ovocytes produits varient en fonction de l'espèce et du type de milieu colonisé.

3) Le contrôle neuro-endocrinien de la gamétogenèse

La réception de stimuli de l'environnement, comme par exemple la température ou la photopériode, relève du système nerveux et nécessite le passage de l'information des récepteurs sensoriels au cerveau (figure 4). L'information lorsqu'elle atteint l'hypothalamus, détermine l'activité hypophysaire par le biais de messagers chimiques appelés hormones libérantes. On parle ainsi de complexe hypothalamo-hypophysaire. Ces hormones incitent l'hypophyse à libérer dans l'appareil circulatoire général une hormone dont l'organe cible est la gonade. Cette hormone est la gonadotropine et a pour effet de stimuler la production de stéroïdes sexuels par les cellules non sexuelles de la gonade.

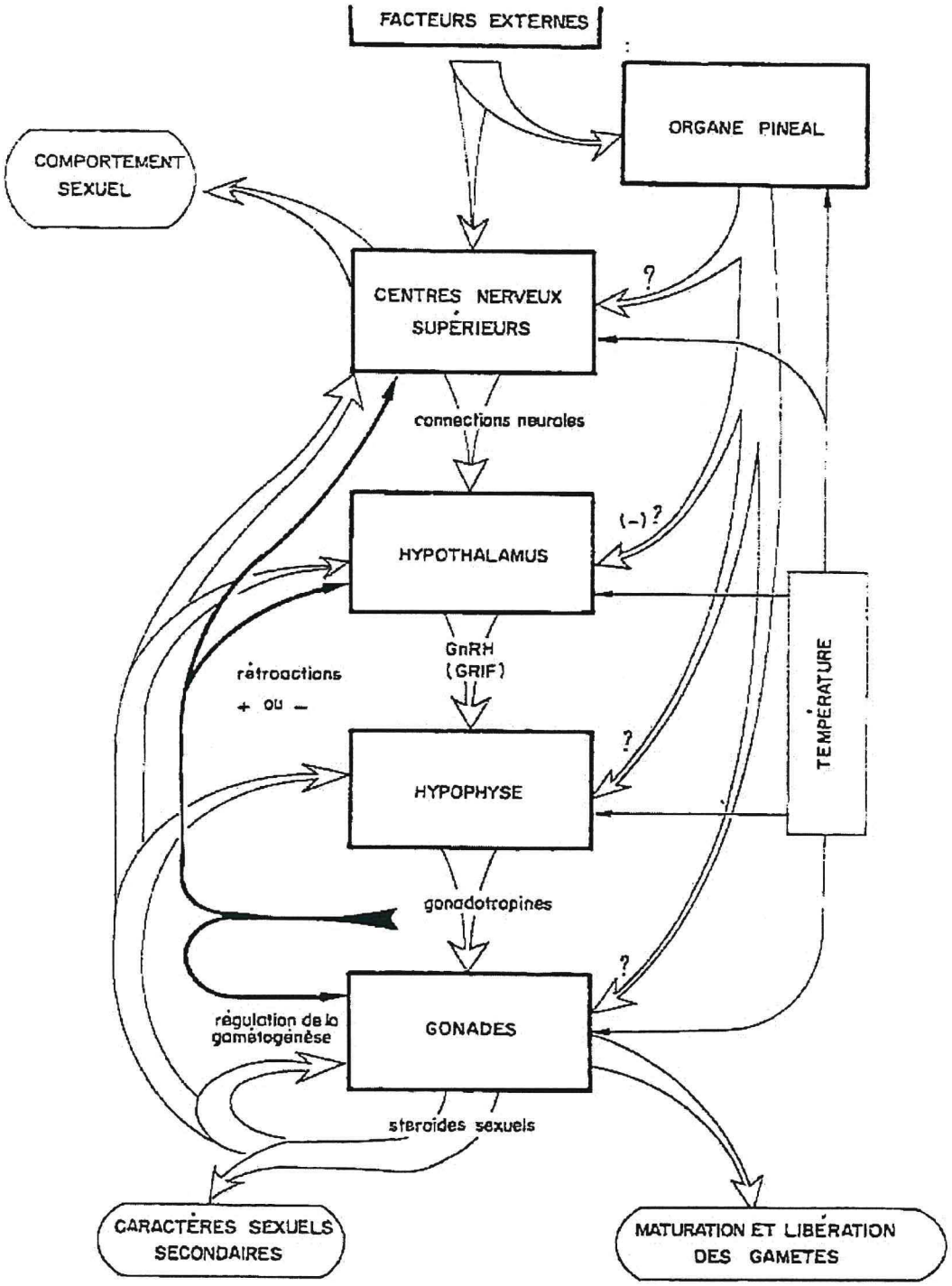

Figure 4 : Représentation schématique des mécanismes impliqués dans le contrôle de la reproduction chez les poissons Téléostéens (Legendre et Jalabert, 1988).

a) L'hypophyse

L'hypophyse, également appelée glande pituitaire, est une glande endocrine reliée à la partie antérieure du cerveau qui comprend deux régions d'origines embryonnaires distinctes : l'hypophyse antérieure et l'hypophyse postérieure. Ces deux lobes sont étroitement liés à l'hypothalamus.

CIRAD-Dist
UNITÉ BIBLIOTHÈQUE
Baillarguet

Elle est directement impliquée dans le contrôle du fonctionnement des gonades. En effet, des études ont montré que l'ablation de l'hypophyse (hypophysectomie) entraîne la régression de l'ovaire et du testicule et est indispensable à l'accomplissement de toutes les phases du cycle sexuel.
L'hypophyse sécrète plusieurs hormones parmi lesquelles les gonadotropines qui jouent un rôle très important sur l'activité des gonades ; l'hormone de croissance GH, la prolactine et la thyréostimuline ou TSH qui peuvent intervenir de manière directe ou indirecte sur le contrôle de certains processus liés à la reproduction. Les cellules synthétisant les gonadotropines se situent au sein de l'adénohypophyse au niveau de la pars distalis proximale.
La gonadotropine glycoprotéique GtH agit directement ou par l'intermédiaire des hormones stéroïdes sur la majorité des étapes du développement de la gonade mâle ou femelle.
En effet, chez la femelle, elle induit la prévitellogenèse et indirectement la vitellogenèse en stimulant la synthèse des œstrogènes par l'ovaire qui vont agir sur la synthèse et la sécrétion de vitellogénine par le foie. Elle induit également la maturation ovocytaire en stimulant la production de stéroïdes.
En ce qui concerne le mâle, elle stimule le développement complet du testicule et la spermiation.

b) L'hypothalamus

L'hypothalamus se situe à la base du cerveau, il est le centre d'intégration et de régulation de nombreuses fonctions vitales pour l'organisme (régulation de l'homéostasie, du comportement sexuel...). Il intègre les informations issues du milieu extérieur qui sont transmises par le système nerveux et contrôle notamment l'hypophyse.
Les régions de l'hypothalamus qui contrôlent l'activité gonadotrope correspondent au noyau préoptique (NPO) et au noyau latéral de Tuber (NLT). Ces noyaux sont constitués par les corps cellulaires de cellules neurosécrétrices qui élaborent des neurohormones qui sont libérées au niveau des extrémités des axones.
La substance libérée par les cellules neurosécrétrices qui a une action stimulante sur la sécrétion des gonadotropines est l'hormone libérante ou Gn-RH (=gonadotropin releasing hormone = décapeptide hypothalamique).

c) L'organe pinéal

L'organe pinéal ou épiphyse ou "3ème oeil" qui est une extension du diencéphale est situé sous la calotte crânienne pourrait participer au contrôle de la sécrétion des gonadotropines chez les Téléostéens. C'est un organe qui est à la fois sensoriel, puisqu'il contient des cellules photosensibles, et endocrine puisqu'il s'agit du principal site de production de la mélatonine dont on a suggéré le rôle antigonadotrope.

d) Les gonades

En plus de leur rôle gamétogène, il s'agit également de glandes endocrines dont les cellules sont responsables de l'élaboration d'hormones sexuelles stéroïdes comme les oestrogènes et les progestagènes.
Les stéroïdes sexuels dont la production est sous le contrôle de l'hypophyse, jouent un rôle dans la régulation de la gamétogenèse et des cycles reproducteurs en agissant sur la différenciation des gamètes, en contrôlant l'activité de certains organes comme le foie et le développement des caractères sexuels secondaires.

Ces hormones peuvent également réguler leur propre sécrétion en agissant sur l'activité de l'hypophyse, pour cela elles exercent une rétroaction positive ou négative sur l'activité du complexe hypothalamo-hypophysaire.
La régulation de la fonction de reproduction dépend donc principalement chez les Téléostéens du fonctionnement de l'axe hypothalamus-hypophyse-gonades.

4) Les principaux modes de reproduction

La plupart des poissons sont ovipares : ils pondent des œufs. Les ovocytes et le sperme sont expulsés dans l'eau où la fécondation intervient immédiatement.
Cependant, il existe également des poissons dits vivipares qui ont une fécondation interne : le sperme du mâle pénètre dans les voies génitales de la femelle et donnent naissance à des jeunes dont le développement a eu lieu au sein de l'organisme maternel. La viviparité s'observe chez la plupart des requins, chez le cœlacanthe et chez certaines espèces bien connues des aquariophiles comme le guppy.
La stratégie de reproduction d'une espèce de poisson, dans un environnement donné, est un ensemble de traits biologiques comme l'âge et la taille à la première reproduction, la fécondité, le développement des gonades, le comportement reproducteur, l'existence de soins parentaux, la saison de reproduction…
Suivant les stratégies démographiques mises en œuvre par les poissons et les adaptations écologiques à certains types de milieux, on distingue différents modes de reproduction. La classification de Balon (1975, 1990) met en évidence trois modes de reproduction en fonction du degré de soins parentaux et des sites de reproduction :

- Les poissons qui ne s'occupent pas de leurs œufs une fois qu'ils ont été pondus, parmi lesquels on peut distinguer ceux qui les déposent sur des substrats ouverts et ceux qui assurent un minimum de protection en les cachant. Ce sont généralement des poissons qui ont une forte fécondité et un développement de type indirect.
  ex : *Limnothrissa*, *Nothobranchius,…*

- Les poissons qui gardent leur œufs soit dans des nids, soit sur des substrats préalablement sélectionnés ou aménagés. Ce sont des espèces qui ont généralement des œufs peu nombreux mais assez gros auxquels elles apportent des soins parentaux.
  ex : *Polypterus*, *Tilapia zilii*, *Heterotis niloticus,…*

- Les poissons qui transportent leurs œufs durant au moins une partie de la période embryonnaire. Chez les porteurs externes, les œufs sont portés à la surface du corps ou dans la bouche ou dans des structures qui s'ouvrent sur l'extérieur. Chez les porteurs internes, les œufs sont fécondés et transportés à l'intérieur du corps.
  ex : *Oreochromis* spp, *Sarotherodon* spp, *Syngnathus,…*

Il est important de prendre en compte également la fréquence des pontes ainsi que les périodes durant lesquelles elles ont lieu. La ponte intervient le plus souvent lorsque les conditions environnementales sont les plus favorables à la survie des œufs et des larves, c'est pourquoi beaucoup d'espèces ont un cycle de reproduction saisonnier.
On note cependant diverses possibilités dans le comportement de ponte :
- un comportement très peu répandu est celui du "big bang" (Lowe-McConnell, 1987), c'est le cas de l'anguille, il consiste à se reproduire une seule fois dans sa vie puis à mourir.

- plusieurs espèces ont une seule et courte période de reproduction chaque année. Beaucoup d'espèces fluviatiles effectuant des migrations de reproduction pondent au début ou pendant la crue, lorsque les conditions sont optimales pour les juvéniles. Elles pondent le plus souvent un très grand nombre d'œufs et ont les capacités de se reproduire durant plusieurs années de suite. C'est le cas par exemple de *Labeo*, *Schilbe*, *Alestes*.

- certaines espèces préfèrent étaler la saison de reproduction dans l'année ; cette stratégie tend à réduire les risques d'une ponte unique qui interviendrait durant une période peu favorable et favorise plutôt les espèces à vie courte. C'est le cas par exemple de *Clarias*, *Protopterus*, *Gymnarchus*.

- enfin, des espèces pondent quasiment toute l'année. Ces espèces à pontes multiples pratiquent majoritairement des soins parentaux. On distingue par exemple des espèces comme *Tilapia*, *Sarotherodon*, *Nothobranchius*.

II- Rôle des facteurs de l'environnement dans le cycle sexuel des poissons

La reproduction chez les poissons est un phénomène cyclique, synchronisé pour beaucoup d'espèces avec les fluctuations saisonnières de l'environnement qui ont un impact sur la physiologie des poissons, dans la mesure où elles stimulent ou inhibent certains stades de la gamétogenèse ou de la ponte. Ces modifications sont contrôlées par des processus endocriniens qui dépendent de facteurs du milieu comme par exemple la température, la photopériode, les pluies. Chaque espèce ou groupe d'espèces peut réagir de manière différente aux facteurs de l'environnement qui affectent les rythmes physiologiques.
La sélection naturelle sur la descendance agit par le succès reproducteur des différents individus, qui dépend de l'âge à la première reproduction, de l'intervalle entre saisons de reproduction, du nombre d'œufs par ponte, de la taille et qualité des gamètes (Wooton, 1982) et de la survie des alevins. Pour chacun de ces paramètres, l'influence des facteurs environnementaux a été démontrée.
La reproduction représente chez les poissons un grand investissement énergétique, surtout pour la femelle ; il est donc essentiel pour l'animal de choisir le bon moment pour se reproduire. Il a été montré que les stades de la gamétogenèse les plus consommateurs d'énergie semblent être les plus dépendants de l'environnement (Wooton, 1982).
Le poisson doit donc trouver le bon moment pour développer ses gonades : trop tôt, il perd de la croissance somatique potentielle et donc du potentiel de reproduction (relation taille/fécondité) ; trop tard, il met en cause la survie des alevins. Il faut donc maximiser la croissance avant reproduction (Munro, 1990).
L'implication de ces facteurs sera illustrée à travers plusieurs exemples dans lesquels les mécanismes qui interviennent seront mis en évidence.

1) La température

La température est considérée comme un facteur majeur d'action sur le métabolisme quelle que soit la fonction physiologique, étant donné que les poissons sont des poïkilothermes. En effet, ce sont des animaux "à sang froid", ou hétérothermes, qui n'ont pas la capacité de réguler via leur organisme leur température interne et qui sont soumis à l'apport extérieur en chaleur.

Les tolérances thermiques pour la reproduction sont plus étroites que pour la croissance (Gerking, 1980) et la température peut agir à tous les niveaux du contrôle de la reproduction mais aussi via le métabolisme général.

La température du milieu ambiant est déterminante puisqu'elle intervient notamment sur l'activité alimentaire de l'animal. Ainsi, des températures anormalement basses diminuent l'appétit et lorsque les réserves graisseuses sont épuisées, ce sont les gonades qui fournissent les métabolites qui permettent à l'animal de survivre.
C'est ce qui a été montré chez le Loup (*Dicentrarchus labrax*) issu de son milieu naturel et stocké à 7°C ; en effet, dans ces conditions, la maturation ovocytaire n'a pas lieu car l'animal ne s'alimente plus à cette température et par conséquent ses gonades se résorbent. La réponse à ceci est que les glandes sexuelles jouent un rôle ultime d'organe de réserves au détriment de la reproduction (Barnabé, 1976).

Pour chaque espèce, la gamétogenèse n'a lieu que dans des intervalles de température donnés. L'aire de répartition géographique d'une espèce est ainsi formée d'une aire centrale pour laquelle les conditions du milieu sont favorables à la reproduction, et d'une aire de répartition stérile pour laquelle la reproduction n'a pas lieu même en présence de reproducteurs. Beaucoup de poissons côtiers qui viennent dans les étangs, effectuent leur vitellogenèse, en revanche, la maturation de leur gonade interviendra que s'ils quittent les lagunes pour aller se reproduire en mer. Barnabé (1976) a montré que dans l'étang de Thau les femelles de Loup et de Muge demeuraient ainsi stériles.

La gamétogenèse a lieu chez certaines espèces en température décroissante et pour d'autres en température croissante. Souvent, ce sont les dernières phases, à savoir la reprise de la maturation ovocytaire et l'ovulation, qui sont déclenchées par une variation de température qui joue le rôle de stimulus externe relayé par le système neuro-endocrinien qui sécrète les hormones qui commandent les phénomènes au niveau de la gonade.
La température intervient directement en agissant sur l'activité gonadotrope du complexe hypothalamo-hypophysaire produisant la GtH.
Des études ont été réalisées dans le but de décrire l'impact des hautes températures sur la reproduction de la carpe herbivore ou amour blanc (*Ctenopharyngodon idella*) en zone tropicale (Glasser, 2003). A partir de femelles élevées en conditions tempérées, il a été testé l'effet de la température sur la maturation des ovocytes lors d'inductions de pontes. Pour cela, ont été comparées des inductions menées à 24°C, qui est une température favorable pour la reproduction de l'espèce, et 28°C, température à partir de laquelle les données semblent montrer une inhibition. Les résultats obtenus révèlent que les taux d'ovulation sont significativement réduits à 28°C malgré des taux de gonadotropines similaires aux deux températures. De plus, au niveau des gonades, les effets des fortes températures sont multiples puisqu'il y a des perturbations lors de l'établissement de la compétence à la maturation, lors de la maturation et lors de l'ovulation car on note beaucoup d'ovulations partielles à haute température malgré que les ovocytes aient maturé.

2) La photopériode

Le photopériodisme est la variation de la durée du jour. Ce paramètre est un facteur écologique qui joue un rôle prépondérant sur les animaux. La photopériode représente le deuxième facteur de l'environnement ayant une influence sur la reproduction des poissons.

Elle joue un rôle très important dans la gamétogenèse et agit souvent comme un synchroniseur des rythmes endogènes de l'animal.
Il semble qu'en zone tropicale où la durée d'éclairement varie peu la photopériode ne soit pas un facteur inducteur important comme c'est le cas dans les pays tempérés.
L'action de la photopériode s'exerce par l'intermédiaire des organes photorécepteurs (œil, épiphyse) et au travers du système nerveux sur l'axe hypothalamo-hypophysaire.
Tous les vertébrés sont équipés d'un "troisième oeil" ou épiphyse qui, excepté chez les mammifères, possède des cellules photoréceptrices sensibles à l'intensité de la luminosité. Chacune de ces cellules est une horloge biologique à part entière. La mécanique de ces horloges fait intervenir des gènes dont les produits agissent par paires : les premiers activent les seconds lesquels, à leur tour, inhibent les premiers, et ainsi de suite. Cette boucle de rétroaction se déroule sur une durée proche de 24 heures. C'est l'alternance du jour et de la nuit, ou photopériode, qui synchronise l'activité des horloges circadiennes sur le rythme naturel. L'avantage pour un organisme de posséder un tel système est de ne pas être surpris par de brusques changements de luminosité.
La mélatonine est aujourd'hui considérée comme l'hormone qui met en harmonie l'organisme avec la photopériode. Les horloges circadiennes déclenchent la synthèse et la libération nocturne de la mélatonine par l'intermédiaire des cellules photoréceptrices. Cette sécrétion varie avec la durée de la nuit et donc avec les saisons. Une fois libérée, la mélatonine agit sur des cibles dans le cerveau et dans les organes périphériques. Elle est produite par la glande pinéale pendant la phase obscure du nycthémère et la concentration plasmatique de mélatonine reflète directement cette activité. Néanmoins, la rétine produit également de la mélatonine pendant le jour mais en quantité moindre que la glande pinéale pendant la nuit.

De nombreuses études ont mis en évidence que le contrôle photopériodique de la date de ponte est possible chez les Salmonidés, chez l'omble de fontaine, *Salvelinus fontinalis*, et chez certains poissons marins comme le turbot, *Scophtalmus maximus*, et le bar, *Dicentrarchus labrax* (Girin et Devauchelle, 1978). Par contre, d'autres espèces, et plus particulièrement les Cyprinidés (la carpe, *Cyprinus carpio*, par exemple) sont peu sensibles aux variations de la durée journalière d'éclairement (Billard et Breton, 1985).
Concernant les Salmonidés, leur cycle sexuel est généralement annuel ; sous nos latitudes, pour les souches à reproduction automnale, la gamétogenèse débute au printemps, s'amplifie en été pour aboutir à la reproduction en automne. Elle se déroule donc en photopériode décroissante. Pendant toute cette période, les gonadostimulines jouent un rôle primordial dans l'initiation et le déroulement de la gamétogenèse. Chez les Salmonidés, les gonadostimulines qui ont été caractérisées sont la GTH I et la GTH II ; chez le mâle, il a été montré que l'initiation de la gamétogenèse est liée à une augmentation des niveaux plasmatiques de GTH au printemps. Chez la truite arc-en-ciel, le pic printanier de GTH arrive plus tôt lorsque l'on avance l'apparition des jours longs, environ un mois après la mise des géniteurs sous longue photopériode, juste avant la vitellogenèse exogène.

La notion de jours courts / jours longs est toute relative et Bromage *et al.* (1993) ont montré que le facteur important est la succession d'une période de jours longs (12 à 22 heures d'éclairement par jour) et d'une période de jours courts (respectivement 3,5 à 13,5 heures d'éclairement par jour) ; la durée des jours longs, ne valant que par comparaison avec celle des jours courts, n'a pas d'influence sur la date de ponte. Désormais, les géniteurs sont soumis à un éclairage de 16 heures par jour pendant deux mois puis de 8 heures par jour jusqu'à la ponte. Pour la truite arc-en-ciel, ce profil photopériodique appliqué après la première reproduction naturelle d'une souche à reproduction automnale (novembre-décembre) permet d'obtenir une deuxième reproduction en juin-juillet. Cependant, les mâles répondent moins

CIRAD-Dist
UNITÉ BIBLIOTHÈQUE
Baillarguet

bien au traitement car il est possible qu'en début de période de ponte des femelles ils manquent de sperme. Ceci peut s'expliquer par le fait que la durée de la période de spermiation atteint plusieurs mois. La première spermiation des mâles et la deuxième ponte des femelles peuvent être avancées par un traitement photopériodique consistant à programmer une période de deux mois de jours longs suivi d'une période de jours courts maintenue jusqu'à la reproduction.

Une étude réalisée récemment, visant à montrer l'influence de la photopériode sur les performances reproductrices (gamétogenèse, qualité de la ponte) de la perche eurasienne *Perca fluviatilis* (Migaud *et al.*, 2005), a permis d'établir des différences en fonction du régime photopériodique utilisé. En effet, pendant dix mois des poissons ont été placés dans 4 types de bassin : avec de la lumière en continu (24Light : 0Dark), une photopériode constante (16L : 8D), des conditions naturelles simulées (SNP) et des conditions naturelles (NP). La gamétogenèse, le temps de ponte et la qualité des œufs ont été étudiés. Les auteurs ont observé aucun développement des gonades pour des poissons soumis à un traitement 24L : 0D. Le traitement 16L : 8D a abouti à une gamétogenèse hétérogène avec seulement 54% de femelles gravides et moins de 30% de mâles mâtures. Cependant, pour les traitements SNP et NP, la gamétogenèse s'est déroulée normalement.
Les résultats montrent que les variations de la lumière du jour sont importants dans le contrôle de la frai de *Perca fluviatilis*. Les régimes photopériodiques et la lumière artificielle affectent significativement la qualité des œufs : les taux de fertilisation dans les groupes 16L : 8D et SNP sont très faibles (respectivement 7,7% et 3,3%) en comparaison avec des conditions naturelles NP (57,2%).

3) Le régime alimentaire

L'alimentation est un facteur qui influe sur toutes les fonctions physiologiques des poissons et en particulier sur la reproduction. Les besoins métaboliques sont couverts par l'alimentation qui est le premier facteur de régulation de la gamétogenèse. La reproduction consomme de l'énergie que l'animal obtient de sa nourriture et donc chez les poissons amaigris qui n'ont pas suffisamment de réserves mobilisables, la maturation ne s'effectue pas.
Les effets sur la reproduction peuvent être directs et/ou dépendants de l'impact de l'alimentation sur la croissance : effets directs sur l'axe gonadotrope au niveau du foie (synthèse des constituants ovocytaires) et des ovaires ; effets indirects à travers la croissance, c'est à dire la taille et/ou les réserves énergétiques des individus, ou à travers des modulations de l'axe endocrinien somatotrope.
L'alimentation peut avoir une influence sur les différents critères reproducteurs des poissons (Izquierdo *et al.*, 2001), comme par exemple la puberté, le déclenchement de la reproduction, la fécondité, la fertilité, le développement des embryons et des larves. Différentes caractéristiques de l'aliment peuvent exercer cette influence : les quantités d'aliment ingérées, les proportions et la nature des constituants de l'aliment à savoir lipides, glucides, vitamines, protéines... Cependant, tous ces effets dépendent des espèces que l'on considère.

Une expérience a été menée (Glasser, 2003) afin d'évaluer les conséquences des pratiques d'alimentation des carpes herbivores (*Ctenopharyngodon idella*) de Côte d'Ivoire sur les caractéristiques reproductives en vue d'une reproduction artificielle. Dans cette étude, il a été notamment comparé l'impact de différents régimes alimentaires plus ou moins favorables, appliqués à partir du stade juvénile, sur l'entrée des poissons en puberté, sur le déroulement

des cycles sexuels et sur les critères de reproduction des femelles (fécondité, poids des ovocytes) :
- un régime standard : herbes à éléphant ad libitum,
- un régime amélioré : herbes à éléphant ad libitum avec une complémentation en aliment composé,
- un régime limitant : herbes à éléphant en quantité rationnée.

Les résultats obtenus ont montré des différences importantes en terme de croissance, ce qui a eu des répercutions significatives sur la date et le poids d'entrée en puberté mais également sur la proportion de femelles entrant en vitellogenèse. En effet, la complémentation en aliment composé a augmenté la croissance des poissons alors qu'à contrario le rationnement, même faible, s'est traduit par une baisse significative de la croissance. De plus, la complémentation en granulé a avancé d'au moins trois mois et demi la puberté des poissons.
Les effets de l'alimentation sur la puberté et sur la reproduction sont potentiellement très nombreux et peuvent venir de plusieurs voies : via l'action d'hormones liées au métabolisme sur l'axe reproducteur, via l'influence de la croissance (Le Bail, 1988) ou via la constitution de réserves énergétiques. Parmi les substances liées au métabolisme de l'alimentation, de la croissance ou des réserves énergétiques, plusieurs ont un effet démontré sur la reproduction des poissons, comme l'hormone de croissance GH, les IGF (Insulin-like Growth Factor) qui sont des facteurs de croissance sécrétés par le foie dont la structure et le mode d'action ressemblent à ceux de l'insuline, le neuropeptide Y, l'insuline ou la leptine. L'analyse des impacts des régimes alimentaires sur la reproduction passe donc par des hypothèses sur l'impact des régimes comparés sur la croissance et les hormones liées à l'axe somatotrope, puis sur l'impact de ces substances sur l'axe reproducteur.

Un certain nombre d'observations montrent l'existence d'une saisonnalité de la reproduction en liaison avec l'abondance de la nourriture disponible. Chez la plupart des Haplochromines zooplanctophages du lac Victoria, on distingue une petite proportion de femelles matures toute l'année, mais il existe un pic de l'activité reproductrice durant la saison sèche, c'est à dire de juin à octobre, alors que la production planctonique est maximale en raison du mélange des eaux.
Chez les Clupéidés du lac Tanganyika, *Limnothrissa miodon* et *Stolothrissa tanganicae*, qui se reproduisent toute l'année, on remarque que la principale période de production des juvéniles correspondait avec la période de développement maximal du plancton (Coulter, 1970).

4) Les pluies et les crues

Dans les grands fleuves tropicaux, le régime hydrologique ou plus exactement l'ensemble des conditions climatiques qui prévalent au début de la crue paraît constituer le principal régulateur de la reproduction. Pour beaucoup d'espèces, la ponte coïncide avec la crue et peut avoir lieu du début de la crue jusqu'à son maximum, mais plus rarement durant la décrue.
En zone soudano-sahélienne, un grand nombre d'espèces de poissons à reproduction saisonnière se reproduisent au moment de la crue. La gamétogenèse débute en avril-mai, période correspondant au passage du Front inter-tropical qui progresse vers le nord entraînant l'apparition des pluies qui provoqueront la crue des fleuves. Ces changements saisonniers se traduisent par des modifications physico-chimiques de l'eau, à savoir par exemple la température, le pH, la conductivité, la transparence, qui sont susceptibles d'intervenir pour induire le développement saisonnier des gonades (Bénech et Quensière, 1985).

Bénech et Ouattara (1990) ont étudié dans le bassin du Niger le rôle des variations de conductivité de l'eau et d'autres facteurs externes dans la croissance ovarienne d'un poisson tropical, *Brycinus leuciscus* (Characidae) en comparant le cycle de reproduction sous des conditions naturelles différentes (crue décalée) entre les sites de Mopti et de Niamey.
Ils ont voulu vérifier l'existence d'une relation de cause à effet en faisant varier expérimentalement la conductivité de l'eau tandis que, pendant la même période, elle demeurait relativement constante dans les conditions naturelles. La variation de conductivité résulte des variations de différentes concentrations ioniques de l'eau.
Dans les deux stations, le développement des gonades coïncide avec la diminution de la conductivité après une période de réchauffement des eaux et le début de la crue. La ponte intervient lors de la montée des eaux, quelques semaines avant le maximum de crue.
Ces considérations sur l'influence de la pluie suggèrent que celle-ci pourrait être le facteur qui, par une action directe sur la physico-chimie de l'eau (dilution des sels dissous) et indirecte sur les poissons via l'abondance de la nourriture allochtone, est à l'origine des relations constatées entre la conductivité et la croissance ovarienne dans le milieu naturel.
Il est tout de même difficile d'établir avec précision quel est le facteur responsable du déclenchement des divers processus de la reproduction.

En aquarium, Kirshbaum (1984) a provoqué la maturation des gonades des Mormyridae en diminuant la conductivité de l'eau, en simulant la pluie et en faisant monter le niveau de l'eau, autant de facteurs similaires à ceux qui semblent être en cause chez *Brycinus leuciscus*.

Chez *Clarias gariepinus*, poisson-chat africain, il a été montré, lors d'induction de reproduction par crue simulée reproduisant les conditions similaires ayant lieu lors de la saison des pluies, que cette espèce colonise des milieux riches en herbe au moment de la crue pour pondre les œufs collants sur les végétaux.

Cependant, il n'y a pas toujours synchronisation de la reproduction avec la crue, ce qui laisse parfois planer un doute sur le rôle réel de ce facteur. Ainsi, dans le delta de l'Okavango, la crue se produit en saison sèche durant les mois d'hiver, car l'onde de crue met un certain temps à se propager depuis le sud de l'Angola via la rivière de l'Okavango. Dans ces conditions, *Hepsetus odoe* pond en été, avec un maximum d'activité quand les eaux sont basses (Merron *et al.*, 1990), ce qui paraît indiquer que la crue n'est pas le stimulus le plus important pour déclencher la ponte chez cette espèce.
Il n'y a donc pas de réaction universelle des différentes espèces de poissons tropicaux aux changements de l'environnement qui surviennent en période de crue.

5) Les facteurs sociaux

Beaucoup d'animaux en milieux naturels montrent une forte tendance à vivre en groupe plus ou moins structuré et organisé, constitué d'un nombre variable d'individus, selon les espèces. Ce phénomène social fascina, et fascine encore, les naturalistes en même temps qu'il suscite un vif intérêt auprès des biologistes et des éthologues.
De nombreuses hypothèses sont avancées pour justifier des regroupements sociaux des animaux. Mais les avantages, même s'ils sont compréhensibles, restent difficiles à prouver. Et les inconvénients individuels qui découlent des obligations du respect des règles sociales ne sont pas toujours évidents à admettre aux vues des bénéfices retirés par le groupe.

Les Cichlidés sont des animaux sociaux chez qui un mâle et une femelle masculinisée forment le seul couple reproducteur et dominant au sein d'une colonie coopérative. C'est du moins le cas chez *Neolamprologus pulcher*, l'une des espèces de cette vaste famille, qui vit à la frontière du Burundi, de la Tanzanie, et de la République Démocratique du Congo.
Les facteurs environnementaux influant sur les comportements de reproduction des Cichlidés sont bien compris mais les déterminants biologiques de ces comportements combinant à la fois la dominance et la coopération étaient méconnus.
Une étude récente (Aubin-Horth *et al.*, 2007) a été réalisée afin d'étudier les facteurs biologiques de comportements affiliatifs chez les poissons.
Chez *Neolamprologus pulcher*, un mâle et une femelle monogames et dominants élèvent ensemble la portée comme chez les oiseaux. Avec eux vivent de 1 à 15 individus subordonnés qui nettoient les œufs et aident à protéger le territoire. Chacun a la capacité de reconnaître visuellement non seulement le rang social des autres poissons mais aussi les individus ne faisant pas parti du groupe. En effet, les couleurs de ces poissons varient d'une espèce à l'autre et diffèrent entre les individus dominants et les subalternes.
Un intrus ou un mâle adulte compétiteur pourra être facilement mis à mort ; de plus, la femelle manifeste autant d'agressivité que le mâle dans la défense du territoire et on parle dans ce cas inhabituel de comportement masculinisé.
Afin de comprendre les mécanismes de ce comportement particulier chez la femelle, le taux d'expression de la testostérone, de la 11-kétotestostérone et de l'arginine vasotocine ont été mesurés chez les mâles et les femelles, les dominants et les dominés.
Les résultats ont montré que les femelles avaient le même niveau de testostérone que les mâles avec toutefois une proportion de cette hormone plus élevée chez le couple de dominants que chez les dominés. Le même résultat a été observé pour l'arginine vasotocine qui joue un rôle dans la territorialité, la reproduction et l'affiliation sociale. On sait d'ailleurs, que chez le mâle campagnol polygame asocial, l'augmentation du taux de vasopressine (équivalent de l'arginine vasotocine chez les mammifères) le rend affectueux et monogame.
Enfin, le niveau de la 11-kétotestostérone, qui est un androgène propre aux poissons, était significativement plus élevé chez les mâles et quel que soit le rang social.
Les caractères sexuels particuliers des mâles viennent donc de la kétotestostérone et l'arginine vasotocine pourrait être responsable du lien d'affiliation entre les deux membres du couple dominant alors que le haut niveau de testostérone serait lié aux comportements de défense du territoire.
D'autres résultats ont permis de mettre en évidence le fait que le cerveau des femelles dominantes ressemblait plus à celui des mâles, dominants ou subordonnés, qu'à celui des autres femelles.

Le fait que des poissons subalternes coopèrent dans la protection des alevins est considéré comme un comportement altruiste. En effet, la sélection de parentèle peut permettre de comprendre ce phénomène puisque les jeunes poissons sont apparentés à la nouvelle portée. La probabilité que les jeunes et les alevins aient les mêmes parents est très élevée et donc, d'un point de vue de la diffusion génétique, les jeunes ont intérêt à assurer la survie de leurs frères et de leurs sœurs cadets. Cependant, pour des poissons subalternes plus âgés qui ne sont pas nécessairement issus des mêmes père et mère que les plus jeunes, ils profitent des avantages du groupe pour la défense du territoire, ce qui leur confère un meilleur taux de survie. C'est le principe du payer pour rester.
Le couple dominant profite également de cette coopération, dont les avantages sont plus grands que le coût associé à la compétition d'éventuels rivaux au sein du groupe.

Un autre exemple, qui concerne le poisson porte-épée, *Xiphophorus helleri*, qui est une espèce de Cyprinodontiformes abondante dans les cours d'eau du Mexique et d'Amérique centrale. Elle est ovovivipare non vraiment territoriale et établit des ordres de dominance. Il a été mis en évidence sur des poissons maintenus en captivité (Cotnoir *et al.*, 1986) que les mâles dominants choisissent de préférence, à l'espace disponible, un compartiment donnant accès à des femelles de leur propre espèce et chassent les mâles subordonnés dans le compartiment adjacent. A l'opposé, chez les femelles, l'ordre de dominance influence peu l'accès aux mâles, l'espace disponible semblant primer sur la présence de congénères mâles. De nouvelles expériences doivent être menées afin de conclure que ces résultats corroborent le théorème affirmant que dominer équivaut à posséder une priorité d'accès à la reproduction puisqu'il n'y avait aucune mesure du succès reproducteur de cette espèce.

6) Autres facteurs

De nombreux autres facteurs de l'environnement ont un rôle sur la reproduction des poissons. Ainsi, l'influence directe de basses salinités sur l'absence de maturation a été montrée chez le loup et est connue chez de nombreuses autres espèces comme la muge.
La surdensité de reproducteurs en bassin réduit généralement la fécondité des femelles chez la carpe et la truite par exemple. A ces facteurs peuvent s'ajouter l'action de l'upwelling et du cycle lunaire pour lesquels des exemples précis vont être illustrés.

Les animaux possèdent une stratégie de reproduction optimale permettant de maximiser la survie de leur progéniture. Ainsi, chez de nombreuses espèces et en particulier pour les espèces pélagiques côtières, le stade larvaire est particulièrement sensible aux fluctuations du milieu. La survie des larves au moment de cette phase critique détermine l'importance des classes d'âge. Les stratégies spatio-temporelles de la reproduction des poissons peuvent donc résulter d'une adaptation à certains facteurs environnementaux permettant d'optimiser la survie larvaire (Fréon, 1988).

En Afrique de l'Ouest se développent des upwellings saisonniers et permanents qui modifient profondément les conditions trophiques des écosystèmes côtiers. Il s'agit d'une remontée d'eaux profondes en surface, le long de certains littoraux.
A l'échelle saisonnière, se succèdent des périodes de forts enrichissements caractérisées par une production intense des différents niveaux de la chaîne trophique et des périodes où la production est fortement ralentie. Du Maroc au Sénégal, le moteur des upwellings est le vent.
Chez les Clupéidés (*Sardina pilchardus*, *Sardinella aurita*,...), les stratégies de reproduction le long du littoral ouest-africain sont étroitement associées aux caractéristiques de l'environnement (Roy *et al.*, 1989). Deux facteurs limitants ont été mis en évidence : stabilité du milieu et production utilisable par les larves et les adultes. Les strates spatiales se situent dans des zones où la stabilité du milieu minimise la dispersion des larves et de la nourriture. A l'intérieur de ces strates, le calendrier de la reproduction semble établi de façon à satisfaire au mieux les besoins énergétiques des larves et des adultes, il fait correspondre les saisons de ponte aux périodes durant lesquelles l'abondance des populations zooplanctoniques est maximale.

Devant les côtes marocaines et mauritaniennes, on observe un décalage spatial et temporel entre le cœur des saisons et des zones d'upwelling et la production planctonique. La stratégie est alors de se reproduire en dehors des phases et du cœur de ces upwellings.

CIRAD-Dist
UNITÉ BIBLIOTHÈQUE
Baillarguet

Par opposition, au Sénégal et en Côte d'Ivoire, l'intensité des alizés est plus faible qu'au Nord, le milieu est alors plus stable, les cycles de production phyto et zooplanctonique sont en phase. La stratégie est alors de se reproduire au sein des phases et des zones d'upwelling.

En Afrique de l'Ouest, les stratégies de reproduction des Clupéidés, semblent donc étroitement associées à la variabilité saisonnière de l'environnement. Cependant, des fluctuations inter-annuelles peuvent perturber le schéma saisonnier et modifier d'une année à l'autre les caractéristiques du milieu. Une modification du calendrier de la reproduction se produit quand la vitesse moyenne du vent en saison d'upwelling dépasse 5m/s : pour des vents inférieurs à cette valeur, upwelling et reproduction sont en phase ; pour des vents supérieurs à cette valeur, la reproduction se fait pendant la phase de relaxation de l'upwelling. C'est ce qui expliquerait les stratégies des sardinelles devant le Sénégal.
Plusieurs hypothèses peuvent permettre d'expliquer le déphasage entre l'upwelling et la saison de reproduction dans des upwellings forts : une dérive trop rapide, au-delà du plateau continental, des eaux nouvellement upwellées peut limiter le développement de la production secondaire à la côte, qui serait ainsi repoussée au large ; la nourriture disponible serait alors le facteur limitant. Dans les upwellings forts, la ponte serait retardée afin que les adultes et les larves profitent de meilleures conditions trophiques.
Cet exemple illustre l'adaptabilité des stratégies de reproduction des Clupéidés face aux fluctuations inter-annuelles du milieu. Une modification semblable du calendrier de la reproduction suite à une intensification de l'upwelling a été observée sur le stock des sardines de Californie.

La rythmicité entraînée par des associations complexes de l'orbite de la Terre, du Soleil et de la Lune apporte divers changements environnementaux comme des changements de marée ou de cycle lunaire. Ils sont utilisés par des espèces de poissons pour synchroniser leurs activités reproductrices. L'importance de tels changements environnementaux augmente relativement chez les poissons de récif (Labridés, Mullidés, Scaridés, Sparidés, Mugilidés,...) car les variations rythmiques de la photopériode et de la température de l'eau sont moins marquées dans les zones tropicales et équatoriales.
Des publications (Takemura *et al.*, 2004) ont montré les relations réciproques et intéressantes entre les activités reproductrices chez les poissons et les changements environnementaux concernant la Lune. L'utilisation des changements environnementaux liés à la Lune (cycle lunaire, intensité du clair de lune, marées...) joue un rôle important pour le succès reproducteur de plusieurs poissons téléostéens.
Chez *Fundulus heteroclitus* (Fundulidés), les œufs fertilisés sont déposés sur une végétation de marécages salés ou dans des coquilles de moules vides au moment des marées hautes ayant lieu au printemps. L'éclosion a lieu lorsque les œufs sont immergés dans l'eau lors des marées de printemps suivantes. Un tel comportement reproducteur pourrait s'expliquer par la réduction de la prédation des œufs par les prédateurs dans l'eau.
Certains poissons territoriaux comme, par exemple, *Pomacentrus nagasakiensis* (Pomacentridés), ont leur activité reproductrice à proximité de la nouvelle lune et/ou de la pleine lune.
Neolamprologus moorii (Cichlidés), vivant dans le lac Tanganyika, pond ses œufs pendant la pleine lune bien qu'il ne s'agisse pas d'un poisson de récif. Il adopterait une telle stratégie afin de faciliter la protection parentale contre la majorité des prédateurs nocturnes dans le lac.
Très peu d'études ont travaillées sur la synchronisation lunaire pour les poissons téléostéens. La seule séries d'études concernaient *Fundulus heteroclitus* (Fundulidés) ; parmi ces études, il a été montré que le rapport gonado-somatique pendant la saison de reproduction est plus élevé

pendant les périodes de marées printanières qu'entre ces mêmes marées. De plus, les rythmes de frai de ces espèces peuvent être entraînés par des lumières de clair de lune artificielles, des régimes jour-nuit et des mouvements d'eau imitant les marées, ce qui traduit un apparent rythme endogène de la maturation gonadique de ces espèces.

II- Cas particulier du tilapia

1) Caractéristiques générales

Les tilapias, poissons de la famille des Cichlidés, sont élevés en grandes quantités dans beaucoup de pays tropicaux, en particulier en Asie, en Amérique du Sud mais aussi en Afrique, continent d'où ils sont originaires. Souvent considérés comme les "poulets de l'aquaculture", ils représentent le deuxième groupe d'espèces aquacoles produites en eaux douces. Ce sont des poissons d'eau douce originaires d'Afrique et du Moyen-Orient, mais introduits à des fin commerciales dans de nombreuses régions d'Asie comme, par exemple, l'Indonésie, la Malaisie, la Thaïlande et les Philippines.
Les tilapias vivent dans les lacs, les rivières et les rizières des régions tropicales d'Afrique et d'Asie, dans des eaux dont la température est généralement comprise entre 20 et 25°C. On rencontre toutefois une espèce dans certaines sources chaudes où la température de l'eau peut atteindre 40°C. Certaines espèces présentent une grande tolérance aux milieux où la teneur en oxygène est particulièrement faible, une grande tolérance à la turbidité, une bonne résistance à la pollution et aux écarts de température.
Les tilapias sont caractérisés par un corps assez court et trapu, recouvert de petites écailles cycloïdes ou cténoïdes. Leur régime alimentaire est constitué des plantes et des détritus organiques présents dans l'eau mais aussi de larves d'insectes, de petits crustacés ou de vers.

Parmi les tilapias, on distingue 3 genres : le genre *Tilapia* qui regroupe les pondeurs sur substrat, et les genres *Oreochromis* et *Sarotherodon* qui sont respectivement des incubateurs buccaux strictement femelles ou au contraire mâles ou biparentaux.
Les individus de cette espèce sont soit mâles, soit femelles, et conservent le même sexe toute leur vie ; il s'agit donc d'espèces gonochoriques, par opposition aux espèces hermaphrodites, dont certains individus au moins, changent de sexe après la première reproduction (Baroiller *et al.*, 1999). Dans le groupe des tilapias, le sexe est déterminé par des facteurs génétiques majeurs portés par les chromosomes sexuels, des facteurs mineurs sur les autosomes (effets parentaux) mais également par des facteurs de l'environnement. Certaines espèces comme *Oreochromis niloticus*, *O. mossambicus* (Baroiller et Toguyeni, 2004) ou *Sarotherodon melanotheron* (Baroiller et Clota, comm. personnelle) présentent une homogamétie femelle (femelles XX et mâles XY comme les mammifères); au contraire, chez d'autres espèces, comme *O. aureus* ou *O. hornorum* (Baroiller et Toguyeni, 2004), les mâles sont homogamétiques (mâles ZZ et femelles ZW comme chez les oiseaux).

L'efficacité de 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 aquacole accordé à ces espèces en aquaculture ; d'un autre côté, elle est une source de problème car la prolifération des juvéniles en aquaculture, lorsqu'elle n'est pas contrôlée et les compétitions alimentaires en résultant, conduisent à la production de populations de poissons de petite taille et de faible valeur commerciale.
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

favorable, d'effectuer des cycles de reproduction successifs. La remarquable plasticité de la reproduction de *S. melanotheron* et *O. niloticus* en fonction des conditions de l'environnement sont des illustrations des stratégies adaptatives qui peuvent être développées par les Cichlidés.

La différenciation sexuelle se produit très précocement chez les *Tilapia* et les *Oreochromis*. 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 gamétogenèse peut être engagée dès l'âge de 3 mois.
Chez *O. niloticus*, par exemple, un cycle gonadal complet dure en moyenne 27 jours et peut être raccourci à 15 jours pour les femelles non incubantes (Tacon, 1995). La rapidité de leur cycle gonadal permet ainsi aux Cichlidés d'ajuster très rapidement leurs caractéristiques reproductives pour réagir aux modifications de leur environnement.
La gamétogenèse mâle ou femelle présente les mêmes caractéristiques générales que chez la majorité des poissons téléostéens.
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 pondeurs sur substrat (*Tilapia*), l'ovulation est accompagnée par la production d'une substance collante (probablement un polysaccharidique), déposée sur des filaments émergeant de la zona radiata des ovocytes et permettant aux œufs d'adhérer entre eux et au substrat. Chez les incubateurs buccaux (*Oreochromis* et *Sarotherodon*), ce matériel collant n'est généralement pas produit excepté chez *Sarotherodon galileus*, dont les œufs restent quelques minutes sur le substrat avant d'être pris en bouche pour l'incubation.
Chez le mâle, la spermatogenèse est continue aussi bien pour les *Sarotherodon*, les *Oreochromis* que pour les *Tilapia* ; les testicules contenant des cystes à tous les stades de développement.

2) Rôle des facteurs internes

a) L'hypophyse

Le rôle de l'hypophyse dans le contrôle de la gamétogenèse a été confirmé chez *Oreochromis 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 supplémentations hormonales. 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 inhibition complète de la vitellogenèse. Chez le mâle, deux étapes de la spermatogenèse sont inhibées : le passage des spermatogonies aux spermatocytes (méiose) et la spermiation.
Une hormone hypophysaire, la prolactine, joue un rôle intéressant dans la physiologie de la reproduction des tilapias, en particulier dans la régulation de l'activité de reproduction et des soins parentaux.

b) Les gonades

Chez le mâle, les cellules stéroïdogènes constituent un tissu interstitiel typique. L'activité de ces cellules (nombre, taille, concentrations lipidiques) s'accroît avec la progression de la spermatogenèse 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

nidification à un moment où une importante quantité de testostérone est présente dans le testicule.
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. 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*.
La sécrétion de testostérone par des fragments de testicule peut être stimulée in vitro sous l'action d'extraits hypophysaires de poissons.

3) Rôle des facteurs externes

Chez *Oreochromis niloticus*, d'importantes variations de taille de première maturation sexuelle (Duponchelle et Panfili, 1998), de saison de reproduction (Duponchelle *et al.*, 1999), de fécondité et de tailles des œufs (Duponchelle *et al.*, 2000) ont été observées entre les populations des différentes retenues artificielles de Côte d'Ivoire. Des variations significatives des caractéristiques de reproduction ont également été observées au sein de chaque population entre années successives.
Afin de tester si les différences de reproduction observées entre les populations d'*O. niloticus* de diverses retenues artificielles de Côte d'Ivoire étaient induites par les conditions environnementales rencontrées ou avaient une base génétique, deux approches ont été adoptées.
Des poissons de deux des retenues suivies, dont les caractéristiques de reproduction étaient parmi les plus tranchées, ont été capturés, marqués et placés dans un environnement commun pendant cinq mois. A l'issue de cette période, ils ont été tués et on a comparé leurs caractéristiques de reproduction.
Parallèlement, la caractérisation génétique de 300 spécimens de chacune des deux populations a été réalisée au moyen de marqueurs microsatellites. Aucune différence génétique n'a été trouvée entre les deux populations. Après qu'elles aient partagé un même environnement pendant cinq mois, aucune différence n'a été trouvée entre les caractéristiques de reproduction des deux populations. La fécondité et la taille des œufs, qui étaient très significativement différents dans leurs milieux respectifs, étaient identiques dans l'étang commun. Il a donc été conclu que les différences de reproduction observées en milieu naturel entre les deux populations étaient une réponse à des environnements différents.

Pour les espèces qui ont une période de reproduction étalée dans le temps (ponte fractionnée ou ponte toute l'année), il est assez difficile de déterminer quels sont les facteurs influant sur le cycle reproducteur. C'est le cas en particulier pour les Cichlidés, et donc pour les tilapias, qui ont théoriquement la capacité de se reproduire sans interruption dans les régions équatoriales, avec cependant une tendance à la saisonnalité en fonction de la latitude.
Dans la lagune Ebrié située en Côte d'Ivoire, les tilapias lagunaires (*Sarotherodon melanotheron* et *Tilapia guineensis*) se reproduisent toute l'année sans qu'il soit possible de mettre en évidence une variation saisonnière dans l'intensité de l'activité sexuelle (Legendre et Ecoutin, 1989). Une forte proportion de poissons en maturation est observée toute l'année ; l'intervalle entre deux pontes est d'environ deux semaines chez *Sarotherodon melanotheron* et d'environ trois semaines chez *Tilapia guineensis*. Toutefois, la fréquence de ponte semble

être parfois moins régulière chez *T. guineensis* qui peut rester près de quatre mois sans pondre. En ce qui concerne ces deux espèces, les fréquences données sont des moyennes qu'il convient de moduler car la fréquence relative varie selon les saisons où on remarque qu'un minimum est atteint chez les deux espèces durant la saison des pluies, de juin à juillet. Dans les populations maintenues en enclos dans la lagune, l'activité sexuelle de *S. melanotheron* diminue significativement durant la saison des pluies de juin à septembre.
L'influence de la photopériode sur la régulation des cycles sexuels des poissons est bien connue dans les milieux tempérés, alors qu'elle est souvent négligée dans les environnements tropicaux et sub-tropicaux, du fait de sa relative constance. Pourtant, dans les retenues artificielles de Côte d'Ivoire, la périodicité de la saison de reproduction *d'Oreochromis niloticus* est fortement corrélée au cycle annuel de la durée du jour. Les analyses ont montré que parmi les divers facteurs environnementaux (précipitations, variations du niveau de l'eau, température de l'eau, concentration en chlorophylle a) potentiellement impliqués dans la régulation du cycle sexuel de cette espèce, la photopériode est le seul facteur contribuant significativement au modèle. Elle explique en effet entre 66 et 85% de la variation de la saison de reproduction, selon les retenues (Duponchelle *et al.*, 1999).
Une bonne corrélation était aussi observée avec le cycle annuel de la concentration en chlorophylle a, utilisée comme indice de la disponibilité trophique, ou avec la température de l'eau. Cependant, en conditions expérimentales, avec une alimentation optimisée et régulière, l'activité sexuelle s'arrête quand la photopériode décroît (Baroiller *et al.*, 1997 ; Desprez et Mélard, 1998), même lorsque la température reste optimale. Chez *Oreochromis niloticus* et *Oreochromis aureus*, la photopériode influence fortement l'activité reproductrice : la reproduction est stimulée par de longues photopériodes (>12L) et inhibée par une longueur du jour courte. Cependant, même si la température est favorable, l'activité sexuelle est totalement inhibée chez *Oreochromis aureus* au dessous d'une courte photopériode (8L : 16D), alors que peu de progénitures sont encore produites par *Oreochromis niloticus*. De plus, pour *Oreochromis mossambicus*, la photopériode n'affecte pas la reproduction à 25°C, elle peut avoir lieu dans des conditions de lumière ou de nuit permanentes.
Ces divers résultats obtenus en conditions naturelles comme en conditions expérimentales, ont conduit à l'hypothèse suivante. La reproduction chez les tilapias serait contrôlée à deux niveaux. Un niveau élevé, régulé par une constante astronomique, la photopériode, qui détermine la périodicité de la saison de reproduction et un niveau bas, régulé par la conjonction de diverses variables environnementales (température, précipitations, disponibilité de la ressource,...), qui module les variations interannuelles de durée et d'intensité de la reproduction (Duponchelle *et al.*, 1999).

Chez *Tilapia nilotica*, poisson du groupe des tilapias relativement évolués (incubateur buccal uniparental maternel), la taille moyenne de première maturité peut se modifier au sein d'une même population en fonction des conditions fluctuantes du milieu.
Ainsi, dans le lac George en Ouganda, il a été montré qu'elle est passée de 28 cm en 1960 à 20 cm en 1972 (Gwahaba, 1973).
Les facteurs qui font diminuer la taille de maturation sont la mauvaise condition relative, les dimensions réduites du milieu (confinement), le déficit alimentaire qualitatif et quantitatif, la pêche trop intensive.
On constate, en effet, que les populations de tilapias vivant en milieu lacustre présentent une stratégie démographique de type K : faible fécondité par ponte, maturité tardive, forte compétition intraspécifique et croissance rapide. Lorsque le milieu devient instable (plaines inondées) et qu'il présente des variations fréquentes, température, niveau d'eau, nourriture par exemple, les poissons adoptent une stratégie de type r : fécondité élevée, maturité précoce,

CIRAD-Dist
UNITÉ BIBLIOTHÈQUE
Baillarguet

croissance lente. Ce problème connu sous le terme de nanisme est plutôt un phénomène de néoténie car il s'agit d'une réponse adaptative aux fluctuations des conditions environnementales, par accélération de l'ontogenèse.
Ainsi, en conditions optimales, dans les lacs, *Tilapia nilotica* commence à se reproduire vers l'âge de 2 à 3 ans alors qu'en conditions stressantes de pisciculture rurale mal conduite, il peut se reproduire vers l'âge de 3 mois.
La période de reproduction de *Tilapia nilotica* est potentiellement continue tout au long de l'année pour une température supérieure à 22°C. Néanmoins, on constate des pics d'activité reproductrice induits par une augmentation de la photopériode et de l'intensité lumineuse, une augmentation de la température de l'eau, une augmentation du niveau de l'eau.
Ces paramètres fluctuent plus ou moins intensément avec l'alternance des saisons et la situation en altitude et latitude. Ainsi, au lac Manzalla, situé en Egypte, *Tilapia nilotica* présente une seule période de reproduction courte (mars-avril) pendant laquelle la température s'élève de 19°C à 26°C.
Dans le lac Ihema au Rwanda, Plisnier *et al.* (1988), ont observé que la plus grande activité de reproduction avait lieu pendant la grande saison des pluies de février à juin.
En général, dans les eaux équatoriales, d'après Lowe-McConnell (1982), on constate deux pics de reproduction qui coïncident avec les deux saisons des pluies.
La fréquence des pontes varie également en fonction des conditions environnementales. En conditions optimales et de 25 à 28°C, une femelle de *Tilapia nilotica* peut se reproduire tous les 30 à 40 jours.
Toutes ces caractéristiques de la reproduction de *Tilapia nilotica* montrent bien la plasticité de cette espèce à s'adapter à des conditions diverses (source FAO).

Il a également été mis en évidence l'existence de cycles lunaires dans le comportement reproducteur de certaines espèces de poissons. La proportion de femelles prêtes à pondre est plus importante chez les *Oreochromis niloticus* du lac Victoria durant la pleine lune que durant la nouvelle lune (Okorie, 1973).
Dans la rivière Ethiop au Nigeria, dont les eaux sont particulièrement claires, il y a une nette synchronisation des pontes de *Tilapia mariae* avec le cycle lunaire puisque 85% des pontes ont lieu durant le dernier quartier du cycle lunaire, c'est à dire entre 0 et 6 jours avant chaque pleine lune. La ponte avant la pleine lune pourrait contribuer à améliorer la survie des larves du fait d'une meilleure efficacité de la garde des parents durant les nuits de pleine lune (Schwanck, 1987).

CONCLUSION

Tout au long de cet exposé, on a pu se rendre compte de la complexité de la reproduction des poissons qui est un processus faisant intervenir de nombreux organes, en particulier le complexe hypothalamo-hypophysaire et les gonades. Ces organes régulent et permettent le succès de la reproduction par la production d'hormones, en réponse aux modifications de l'environnement, qui vont stimuler ou inhiber certains stades de la gamétogenèse ou de la ponte. Les facteurs de l'environnement sont très nombreux et ce sont la température et la photopériode qui sont considérées comme les facteurs majeurs d'action sur le métabolisme des poissons et particulièrement sur la fonction reproductrice. Dans les régions équatoriales, ces facteurs agissent certainement de façon un peu moins importante que dans les régions tempérées, il y a ainsi d'autres facteurs comme les pluies et les crues qui agissent et dont les effets sur la reproduction ont été démontrés.

Enfin, le tilapia, dont la production aquacole mondiale connaît un essor important, réagit sous l'effet de ces facteurs environnementaux, soit de manière positive, soit de manière négative en inhibant la reproduction par exemple. C'est pourquoi, d'un point de vue purement productif, et dans l'optique de fournir une source de protéines importante aux populations locales, l'intervention des scientifiques, dans la compréhension de l'impact des facteurs externes sur la physiologie du tilapia, représente une démarche essentielle pour les années à venir.

BIBLIOGRAPHIE

Aubin-Horth N., Desjardins J., Martei Y., Balshine S., Hofmann H., 2007. Masculinized dominant females in a cooperatively breeding species. Molecular ecology, in press.

Balon E.K., 1975. Reproductive guilds of fishes : a proposal and definition. J. Fish. Res. Bd Can., 32 : 821-864.

Balon E.K., 1990. Epigenesis of an epigeneticist : the development of some alternative concepts on the early ontogeny and evolution of fishes. Guelph Ichth. Rev., 1 : 1-42.

Barnabé G., 1976. Contribution à la connaissance de la biologie du Loup *Dicentrarchus labrax* (L.) Poisson Serranidae. Thèse Doct. Etat, mention Sciences, Univ. Sc. Techn. Languedoc, Montpellier : 426 pp.

Baroiller J.F., Desprez D., Carteret Y., Tacon P., Hoareau M.C., Mélard C., Jalabert B., 1997. Influence of environmental and social factors on the reproductive efficiency in three tilapia species, *Oreochromis niloticus*, *O. aureus* and the red tilapia (Red Florida strain). In K. Fitzssimmons (Eds.), Proceedings of the fourth International Symposium on Tilapia in Aquaculture, 9-12 November 1997, Orlando, Florida, U.S.A, pp. 238-252.

Baroiller J.F., Guigen Y., Iseki K., Fostier A., 1998. Physiological role of androgens on gonadal sex differentiation in two teleost fish, *Oncorhynchus mykiss* and *Oreochromis niloticus*. J. Exp. Zool., 281 : 506-507.

Baroiller J.F., Guiguen Y., Fostier A., 1999. Endocrine and environmental aspects of sex differentiation in fish. Cellular and Molecular Life Sciences, 55 : 910-931.

Baroiller J.F., Toguyeni A., 2004. The Tilapiini tribe : environmental and social aspects of reproduction and growth in Fisheries and Aquaculture, [Ed. Patrick Safran], in Encyclopedia of Life Support Systems (EOLSS), Developed under the Auspices of the UNESCO, Eolss Publishers, Oxford ,UK, [http://www.eolss.net] [Retrieved May 19, 2006].

Bénech V., Ouattara S., 1990. Rôle des variations de conductivité de l'eau et d'autres facteurs externes dans la croissance ovarienne d'un poisson tropical, *Brycinus leuciscus* Characidae. Aquat. Liv. Res., 3 : 153-162.

Bénech V., Quensière J., 1985. Stratégies de reproduction des poissons du Tchad en période de « Tchad normal », (1966-1971). Rev. Hydrobiol. Trop., 18, 227-244.

Billard R., Breton B., 1978. "Rhythms of reproduction in teleost fish". In Thorpe J.E., éd. : Rhythmic activity of fishes. London, Academic Press : 31-53.

Billard R., Breton B., 1985. Control of reproduction and fish farming. In : B. Lofts & W. N. Holmes (Eds), Current Trends in Comparative Endocrinology, 1221-1229. Hong Kong University Press, Hong-Kong.

Bromage N., Randall C., Davies B., Thrush M., Duston J., Carillo M., Zanuy S., 1993. Photoperiodism and the control of reproduction and development in farmed fish. In : Lahlou B. & Vitiello P. (Eds), Coastal and Estuarine studies, 43, Aquaculture : fundamental and applied research, 81-102. American Geophysical Union, Washington, DC.

Cotnoir P.A., Beaugrand J.P., Goulet C., 1986. Des différences liées au sexe dans les stratégies de répartition spatiale chez des poissons porte-épée (*Xiphophorus helleri*) maintenus en captivité. Naturaliste can. (Rev. Ecol. Syst.), 113 : 257-262.

Coulter G.W., 1970. Population changes within a group of fish species in Lake Tanganyika, following their exploitation. J. Fish Biol., 2 : 329-353.

Desprez D. et Mélard C., 1998. Effect of ambient water temperature on sex determinism in the blue tilapia *Oreochromis aureus.* Aquaculture : 162: 79-84.

Duponchelle F., Cecchi P., Corbin D., Nunez J., Legendre M., 1999. Spawning season variations of female Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*, populations from man-made lakes of Côte d'Ivoire. Environmental Biology of Fishes, 56 : 377-389.

Duponchelle F., Cecchi P., Corbin D., Nunez J., Legendre M., 2000. Variations in fecundity and egg size of female Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*, populations from man-made lakes of Côte d'Ivoire. Environmental Biology of Fishes, 57 : 155-170.

Duponchelle F., Panfili J., 1998. Variations in age and size at maturity of female Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*, populations from man-made lakes of Côte d'Ivoire. Environmental Biology of Fishes, 52 : 453-465.

FAO 2007. Archives de documents de la FAO. [on line]
http://www.fao.org [15/03/07]

Fréon P., 1988. Réponses et adaptations des stocks de Clupéidés d'Afrique de l'Ouest à la variabilité du milieu et de l'exploitation. Etudes et thèses, ORSTOM, Paris, 287p.

Gerking S.D., 1980. Fish reproduction and stress. In Ali M.A. (Eds.) : Environmental Physiology of Fishes. Plenum Press : New-York, pp. 369-387.

Girin M., Devauchelle N., 1978. Décalage de la période de reproduction par raccourcissement des cycles photopériodique et thermique chez des poissons marins. Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys., 18, 1059-1065.

Glasser F., 2003. L'influence des facteurs externes sur la reproduction de la carpe herbivore (*Ctenopharyngodon idella*) en zone tropicale : une approche descriptive et expérimentale. Thèse Doct. Etat, , Univ. Rennes 1 : 187p.

Guigen Y., Riccordel M.J., Fostier A., 1998. Involvement of Estrogens in the process of sex differenciation in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) : in vivo treatments, aromatase activity and aromatase gene expression. J. Exp. Zool., 281-506.

CIRAD-Dist
UNITÉ BIBLIOTHÈQUE
Baillarguet

Gwahaba J.J., 1973. Effects of fishing on the *Tilapia nilotica* populations of Lake George, Uganda, over the past 20 years. East Afr. Wild. J., 11 : 317-328.

Izquierdo M.S., Fernandez-Palacios H., Tacon A.G.J., 2001. Effect of broodstock nutrition on reproductive performance of fish. Aquaculture 197 (1/4), 25-42.

Kirshbaum F., 1984. Reproduction of weakly electric teleosts : just another example of convergent development ? Env. Biol. Fish., 10 : 3-14.

Le Bail P.Y., 1988. Growth-reproduction interactions in salmonids. In Zohar Y. et Breton B. (Eds.) : Reproduction in fish. INRA : Paris, pp. 91-108.

Legendre M., Ecoutin J.M., 1989. Suitability of brackish water tilapia species from the Ivory Coast for lagoon aquaculture. I. Reproduction. Aqu. Liv. Res., 2 : 71-79.

Legendre M., Jalabert B., 1988. "Physiologie de la reproduction". In Lévêque C., Bruton M.N., Ssentongo G.W., éd. : Biologie et écologie des poissons d'eau douce africains. Paris, Orstom, Travaux et documents, 216 : 153-187.

Lowe-McConnell R.H., 1982. Tilapia in fish communities. In: Pullin R.S.V. and Lowe-McConnell R.H. Eds: The biology and culture of tilapias. ICLARM Conference Proceedings, 7, Manila, Philippines, 83-114.

Lowe-McConnell R.H., 1987. Ecological studies in tropical fish communities. Cambridge, Cambridge University Press, Tropical Biology series, 382 p.

Merron G.S., Holden K.K., Bruton M.N., 1990. The reproductive biology and early development of the African pike, *Hepsetus odoe*, in the Okavango delta, Botswana. Env. Biol. Buc., 15 : 215-235.

Migaud H., Wang N., Gardeur J.P., Fontaine P., 2006. Influence of photoperiod on reproductive performances in Eurasian perch *Perca fluviatilis*. Aquaculture 252, n°2-4, pp. 385-393.

Munro A.D., 1990. General introduction. In Munro A.D., Scott A.P., Lam T.J. (Eds.) : Reproductive Seasonality in Teleosts : environmental influences. CRC Press : Boca Raton, USA, pp. 1-11.

Okorie O., 1973. Lunar periodicity and the breeding of *Tilapia nilotica* in the northern part of Lake Victoria. E. Afr. Freshwat. Fish. Res. Org., Ann. Rep., appendix E : 50-58.

Plisnier P.D., Micha J.C., Frank V., 1988. Biologie et exploitation des poissons du lac Ihema (Bassin de l'Akagera, Rwanda). Presses Universitaires de Namur, Namur, Belgique, 212p.

Roy C., Cury P., Fontana A., Belvèze H., 1989. Stratégies spatio-temporelles de la reproduction des Clupéidés des zones d'upwelling d'Afrique de l'Ouest. Aquat. Living Resour., 2, 21-29.

Schwanck E., 1987. Lunar periodicity in the spawning of *Tilapia mariae* in the Etiop River, Nigeria. J. Fish Biol., 30 : 533-537.

Tacon P., 1995. Contrôle de la reproduction chez la femelle tilapia *Oreochromis niloticus* (Poissons, Cichlidés) : interactions entre les phénomènes de comportement parental et l'ovogenèse, et rôle des facteurs endocriniens. Thèse de Doctorat, université de Rennes I, 107p.

Takemura A., Rahman S, Nakamura S., Park Y.J., Takano K., 2004. Lunar cycle and reproductive activity in reef fishes with particular attention to rabbitfishes. Fish and Fisheries, 5, 317-328.

Wooton R.J., 1982. Environmental factors in fish reproduction. In Proceedings of the International Symposium on Reproductive Physiology of Fish, Wageningen, pp. 210-219.