

Comparative approach of environmental determinism of the onset of the reproductive cycle of five temperate freshwater fish

Imen Ben Ammar

▶ **To cite this version:**

Imen Ben Ammar. Comparative approach of environmental determinism of the onset of the reproductive cycle of five temperate freshwater fish. Animal biology. Université de Lorraine, 2014. English. NNT : 2014LORR0265 . tel-01751294

HAL Id: tel-01751294
https://hal.univ-lorraine.fr/tel-01751294

Submitted on 29 Mar 2018

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

UNIVERSITÉ DE LORRAINE

AVERTISSEMENT

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.

Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Ceci implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document.

D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction illicite encourt une poursuite pénale.

Contact : ddoc-theses-contact@univ-lorraine.fr

LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4
Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10
http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php
http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm

Université de Lorraine
UR-Animal Fonctionnalités des Produits Animaux

Institut National Agronomique de Tunis

THESE

Présentée à l'Université de Lorraine pour obtenir le grade de

Docteur de l'Université de Lorraine

Docteur de l'Institut National Agronomique de Tunis

Discipline : Sciences Agronomiques (France)

Discipline : Sciences Halieutiques (Tunisie)

Présentée et soutenue publiquement par

Imen Ben Ammar

Le 22/12/2014

Approche comparée du déterminisme environnemental de l'induction du cycle de reproduction chez cinq poissons d'eau douce tempérée

Rapporteurs : M. **Patrick KESTEMONT** : Pr. Université de Namur (Belgique)

M. **Mohamed Salah ROMDHANE** : Pr. Institut National Agronomique de Tunis (Tunisie)

Directeurs de thèse : M. **Pascal FONTAINE** : Pr. Université de Lorraine (France)

M. **Hechmi MISSAOUI** : Pr. Institut National Agronomique de Tunis (Tunisie)

Ecole doctorale Sciences et Ingénierie Ressources Procédés Produits Environnement (France)

Ecole doctorale Sciences et Techniques de l'Agronomie et de l'Environnement (Tunisie)

REMERCIEMENTS

Soyons reconnaissants aux personnes qui nous donnent
du bonheur; elles sont les charmants jardiniers
par qui nos âmes sont fleuries.
Marcel Proust

Pour m'avoir fait l'honneur de relire cette thèse et d'en être les rapporteurs, je tiens en premier lieu à remercier les professeurs Patrick Kestemont et Mohamed Salah Romdhane. Je les remercie également d'avoir accepté d'assister à la présentation de ce travail et de me faire l'honneur de le juger.

Il y a des rencontres qui vous changent la vie et qui nous permettent d'avancer et d'évoluer. Pour m'avoir fait confiance et permis de réaliser cette thèse au sein du Laboratoire URAFPA, équipe « Domestication en aquaculture continentale », je remercie le professeur Pascal Fontaine. Il fut pour moi un directeur de thèse très attentif malgré les nombreuses charges qui pèsent sur ses épaules. J'ai pu bénéficier de sa compétence et de sa rigueur scientifique qui ont été et resteront les moteurs de mon travail de chercheur.

J'exprime également tous mes remerciements au professeur Hechmi Missoui pour avoir codirigé ce travail et permis sa réalisation.

Pour leurs nombreuses relectures, leurs conseils avisés, leur bonne humeur et leur aide précieuse lors de ce travail de longue haleine, je tiens à exprimer ma reconnaissance à messieurs Fabrice Teletchea et Sylvain Milla, enseignant-chercheurs au sein de l'équipe URAFPA-DAC.

J'adresse également toute ma gratitude à messieurs Yannick Ledoré et Alain Iuretig, techniciens au sein de notre équipe pour avoir été aux petits soins pour moi et mes petits poissons tous les jours de la semaine, weekends et vacances compris.

Pour avoir été pour moi de vrais rayons de soleil, pour m'avoir soutenue, encouragée, aidée et écoutée, je tiens à remercier Sana, Patricia et Emilie. Leur présence et leur soutien a permis que ce travail se passe dans les meilleures conditions. De même, je tiens à exprimer ma plus sincère gratitude à tous les membres de notre équipe : Bérénice pour ses conseils avisés, Marielle, Dominique, Daniel, Damien, Alain, Didier, Maud, Sandrine, Tatiana et Brian pour leur aide et leur bonne humeur, les stagiaires Wally et Amine pour leur travail et leur motivation.

Je remercie également Valérie Legué et Frédéric Guinet de l'UMR INRA/Université de Lorraine "Interactions arbres-microorganismes" et Maryline Harroué de l'UMR INRA/AgroParis Tech "Laboratoire d'étude des ressources forêt-bois" pour m'avoir conseillé et permis d'utiliser leurs équipements d'histologie et Daniel Van Vlaender de Facultés Universitaires Notre-Dame de la Paix (FUNDP) pour ses conseils techniques.

De même, je remercie les sociétés ASIALOR SARL, LUCAS PERCHES SARL et Le Ministère Tunisien de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche pour avoir financé une partie de ce travail.

Enfin, les mots les plus simples étant les plus forts, j'adresse tout mon amour et affection à : mes parents Hammouda et Neila qui ont fait de moi celle que je suis aujourd'hui, ont cru en moi et m'ont permis de m'épanouir ; mon compagnon de route Aloïs qui a été présent dans les moments de doute comme dans les moments de joie et m'a permis de me lever motivée et le cœur léger tous les matins ; ma famille tunisienne Ines, Henda, Rochdi et Haythem et ma famille lorraine Muriel, Jean-François, Josette et Astrid qui ont pris soin de moi et m'ont énormément encouragée et soutenue et enfin mes amis Ines, Sabrine, Salwa, Sylvie, Marie-Dorothée, Sandra, Elsa, Georges et Johann qui ont toujours cru en moi et qui m'ont apporté joie et bonne humeur tout au long de ce long chemin qu'on appelle la vie.

Sommaire

RESUME *6*

SUMMARY *8*

INTRODUCTION GENERALE *9*

SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE *11*

1. Diversifier les espèces produites : une solution possible pour le développement d'une aquaculture continentale durable en Europe **11**

2. Critères de choix pour la domestication d'une nouvelle espèce **13**

3. Opportunités de développement **14**

3.1. La perche européenne (*Perca fluviatilis* L.) **14**

3.2. Le sandre (*Sander lucioperca* L.) **15**

3.3. Le brochet du Nord (*Esox lucius* L.) **16**

3.4. Le gardon (*Rutilus rutilus* L.) **16**

3.5. Le rotengle (*Scardinius erythrophthalmus* L.) **17**

4. Comment domestiquer efficacement une nouvelle espèce ? **17**

4.1. Approche empirique *versus* approche générique : opposition ou complémentarité ? **18**

4.2. Approche générique : état de l'art, convergences et divergences **19**

5. Etat de l'art de la reproduction et du déterminisme environnemental des cycles de reproduction chez les téléostéens d'eau douce **25**

5.1. Principales étapes et contrôle neuroendocrinien du cycle de reproduction **25**

6. Etat de l'art de l'effet de la photopériode sur les téléostéens hors salmonidés **33**

6.1. Effet d'une lumière continue **34**

6.2. Effet d'une photophase constante **35**

6.3. Effet de la variation de la photopériode **37**

7. Etat de l'art sur les cycles de reproduction des espèces étudiées **39**

7.1. La perche européenne **40**

7.2. Le sandre **42**

7.3. Le brochet du nord **44**

7.4. Le gardon **46**

7.5. Le rotengle **48**

PROBLEMATIQUE *50*

ETUDE EXPERIMENTALE *51*

1. Etude expérimentale **51**

1.1. Expérimentation 1 : Effet d'une photophase constante longue (16L:8O ou 24L:0O) sur l'induction du cycle de reproduction chez deux percidés « pondeurs printaniers précoces » : la perche européenne et le sandre **51**

1.2. Expérimentation 2 : Effet d'une photophase constante longue (16L:8O) sur deux pondeurs printaniers précoces : la perche européenne (percidé) et le gardon (cyprinidé) et un pondeur printanier tardif : le rotengle (cyprinidé) **52**

1.3. Expérimentation 3 : Effet d'une photophase constante longue (16L:8O) sur deux pondeurs printaniers précoces : la perche européenne (percidé) et le brochet (ésocidé) **54**

1.4. Qualité de l'eau **55**

2. Paramètres étudiés **55**

2.1. Poids et indicateurs morpho-anatomiques **55**
2.2. Indicateurs histologiques **56**
2.3. Indicateurs physiologiques **57**
2.4. Analyses statistiques **58**

RESULTATS ***59***

1. Effet d'une photophase constante longue (16L:8O ou 24L:0O) sur l'induction du cycle de reproduction chez deux percidés « pondeurs printaniers précoces » : la perche européenne et le sandre **59**
1.1. Indicateurs morpho-anatomiques **59**
1.2. Développement gonadique **60**
1.3. Indicateurs physiologiques **61**

2. Effet d'une photophase constante longue (16L:8O) sur l'induction du cycle de reproduction de deux pondeurs printaniers précoces : la perche européenne (percidé) et le brochet (ésocidé) **65**
2.1. Indicateurs morpho-anatomiques **65**
2.2. Développement gonadique **66**
2.3. Indicateurs physiologiques **67**

3. Effet d'une photophase constante longue (16L:8O) sur deux pondeurs printaniers précoces : la perche européenne (percidé) et le gardon (cyprinidé) et un pondeur printanier tardif : le rotengle (cyprinidé) **70**
3.1. Indicateurs morpho-anatomiques **70**
3.2. Développement gonadique **71**
3.3. Indicateurs physiologiques **73**

DISCUSSION GENERALE ***77***

1. Limites de la présente étude **77**

2. Validation de la perche européenne en tant qu'espèce référence pour l'extrapolation des connaissances au sein des pondeurs printaniers précoces **78**

3. Pertinence de la démarche de biologie comparée **80**
3.1. Extrapolation des connaissances chez les femelles **80**
3.2. Les mâles **85**

CONCLUSION ***90***

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES ***93***

LISTE DES FIGURES ***116***

LISTE DES TABLEAUX ***124***

LISTE DES ESPECES ***126***

Annexe 1 ..... ***129***

Annexe 2 ..... ***130***

Annexe 3 ..... ***131***

Annexe 4 ..... ***140***

Liste des publications ***144***

RESUME

L'aquaculture continentale européenne est appelée à faire face à une augmentation de la demande et des contraintes et à proposer un développement durable de cette production. L'un des moyens d'y parvenir est de diversifier l'offre par la domestication d'espèces locales qui répondent à une demande des consommateurs et des marchés locaux. Afin de maintenir une productivité élevée, il est nécessaire de maîtriser le cycle de la reproduction de ces espèces pour améliorer la disponibilité en œufs, larves et juvéniles tout au long de l'année. Une meilleure compréhension du déterminisme environnemental du cycle de reproduction est nécessaire pour optimiser la mise en élevage d'espèces d'intérêt. Etant donné l'investissement en termes de temps et de ressources pour la domestication d'une seule espèce, une rationalisation des connaissances par l'usage de classifications semble une démarche raisonnable et permettrait d'extrapoler les connaissances acquises chez des espèces déjà domestiquées vers d'autres non domestiquées. Seulement, l'extrapolation des connaissances sur la base de la phylogénie est peu pertinente puisque la reproduction d'une espèce va dépendre de sa stratégie de reproduction et donc de son génome et de sa capacité à ajuster sa tactique de reproduction aux conditions environnementales. Aussi, une méthode générique a été développée basée sur l'analyse de 29 traits reproducteurs et a donné lieu à la définition de dix groupes d'espèces structurés principalement en fonction de la période de ponte et la température d'incubation des œufs. L'objet de cette thèse est de tester la pertinence de ces regroupements en étudiant l'effet d'un traitement photopériodique (photophase constante longue et naturelle) sur l'induction du cycle de reproduction chez des pondeurs printaniers précoces (perche commune, sandre, gardon et brochet) et un pondeur printanier tardif (rotengle). Ce travail est basé sur l'analyse de paramètres morpho-anatomiques (indice gonado-somatique, diamètre ovocytaire), histologiques (stades de développement gonadique), et physiologiques (stéroïdes sexuels) chez les géniteurs des deux sexes à trois temps, pendant et après l'induction du cycle de reproduction. De fortes similarités de réponse au traitement photopériodique entre les « pondeurs printaniers précoces » ont été observées avec une inhibition de l'initiation du cycle de reproduction chez les individus élevés sous photophase constante longue (16L:8O et 24L:0O) et une induction du cycle de reproduction chez ceux élevés sous photophase naturelle. Par contre, aucun effet significatif du traitement photopériodique n'a été mis en évidence chez le rotengle. Si le développement gonadique et les teneurs en œstradiol et vitellogénine chez les femelles semblent être affectés de la même manière par le traitement photopériodique chez les espèces du même groupe, les teneurs plasmatiques en androgènes chez les mâles et les femelles présentent des réponses différentes même chez les espèces appartenant au même groupe et à la même famille (perche commune et sandre). Ceci suggère l'existence de mécanismes de régulation spécifiques qui semblent avoir peu de conséquences sur la réponse globale des géniteurs. Ce travail apporte les premières preuves de l'existence d'un déterminisme photopériodique de l'induction du cycle de reproduction chez le sandre, le gardon et le brochet. Les similarités entre ces espèces et la perche commune apportent des éléments de réponse sur la pertinence des regroupements surtout au niveau des paramètres les plus intégrateurs comme l'indice gonado-somatique et le développement gonadique. Cependant, même si l'extrapolation des connaissances acquises

chez la perche commune vers les autres « pondeurs printaniers précoces » demeure possible surtout pour des finalités aquacoles, les mécanismes de régulation de la gonadogenèse, et surtout de l'androgenèse, semblent différer selon les espèces étudiées.

SUMMARY

A way for the development of a sustainable aquaculture in European inland areas is the diversification of the production by the domestication of new species according to consumers demand and local markets. This production requires the control of the reproductive cycle in order to increase eggs, larvae and juveniles availability and maintain production all year round. A better knowledge of the environmental determinism of the reproductive cycle is of great interest to optimize the domestication of a new species. As species domestication usually results from a long, costly and empirical zootechnical process, the use of classifications in order to extrapolate biological knowledge from a domesticated species to others could be a relevant strategy. However, generalization on a phylogenetic basis only is not always suitable because biological reproductive traits are the result of interaction between genomic and environmental factors. In our laboratory, a generic method was developed based on grouping species sharing similar reproductive traits into different clusters which would be enough homogeneous to allow prediction of biological responses between species. This classification resulted in 10 clusters structured by spawning period and temperature of egg incubation. The aim of this phD thesis is to assess the relevance of this clustering by testing the effect of photoperiodic treatment (constant long and natural) on the onset of the reproductive cycle in "early spring" (Eurasian perch, pikeperch, roach and pike) and "late spring" spawners (rudd). This work is based on a morpho-anatomic (gonadosomatic index, oocyte diameter), histological (developmental stage of gametogenesis) and physiological (estradiol, testosterone and 11-ketotestosterone) analysis of the broodstock sampled at three times during and after the induction of their reproductive cycle. Strong similarities were shown in the response of the "early spring spawners" to the photoperiodic treatment with inhibition of the onset of the reproductive cycle under constant treatment (16L:8D and 24L:0D) and induction of the reproductive cycle under natural conditions. In contrast, there was no photoperiodic effect on the reproductive cycle of the rudd. On the one hand, the gonadal development and the plasma levels of estradiol and vitellogenin showed similar responses to the photoperiodic treatment between "early spring spawners", on the other hand, the plasma levels of androgens showed different responses even in species belonging to the same group and the same family (Eurasian perch and pikeperch). This work is the first assessment of the photoperiodic control of the onset of the reproductive cycle in pikeperch, roach and pike. The observed similarities allow us to provide an evidence about the relevance of clusters especially for the most integrative parameters as gonadosomatic index and developmental stages in both genders. However, even if extrapolation of current knowledge may be possible from Eurasian perch to other "early spring spawners" especially for zootechnical purposes, the mechanisms of gonadogenesis regulation and especially androgenesis may be different between the studied species.

Tableau 1 : Production et utilisation des produits aquatiques issus des pêches et de l'aquaculture dans le monde (plantes aquatiques non comprises, totaux arrondis, données 2012 provisoires ; FAO 2012, 2014).

	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012
	(Millions de tonnes)						
PRODUCTION							
Pêche							
Continentale	9.8	10.1	10.3	10.5	11.3	11.1	11.6
Marine	80.2	80.7	79.9	79.6	77.8	82.6	79.7
Total des pêches	**90.0**	**90.8**	**90.1**	**90.1**	**89.1**	**93.7**	**91.3**
Aquaculture							
Continentale	31.3	29.9	32.4	34.3	36.8	38.7	41.9
Marine	16.0	20.0	20.5	21.4	22.3	23.3	24.7
Total de l'aquaculture	**47.3**	**49.9**	**52.9**	**55.7**	**59.0**	**62.0**	**66.6**
Total de la pêche mondiale	**137.3**	**140.7**	**143.1**	**145.8**	**148.1**	**155.7**	**158.0**
UTILISATION							
Consommation humaine	114.3	117.3	120.9	123.7	128.2	131.2	136.2
Offre par habitant de produits alimentaires halieutiques (kg)	17.4	17.6	17.9	18.1	18.5	18.7	19.2

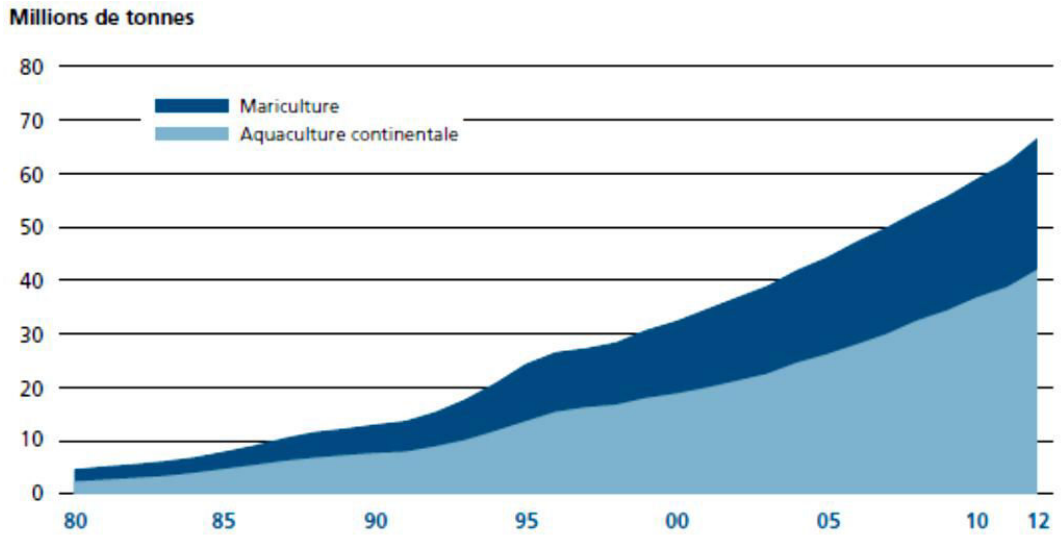


Figure 1 : Production mondiale en Millions de tonnes de l'aquaculture continentale et de la mariculture entre 1980 et 2012.

INTRODUCTION GENERALE

La production mondiale de « poissons de consommation » a atteint approximativement 158 millions de tonnes en 2012 alors qu'elle était de 137 millions de tonnes en 2006 (**Tableau 1** ; FAO 2014). Par « poissons de consommation », la FAO englobe les poissons proprement dit, les crustacés, les mollusques, les amphibiens (grenouilles), les tortues d'eau douce, les reptiles aquatiques (exceptés les crocodiles) et d'autres animaux aquatiques (tels que les holothuries, les oursins, les tuniciers et les méduses) produits à des fins de consommation humaine. Alors que la production issue des captures par la pêche reste globalement stable depuis la fin des années 1980 (environ 90 millions de tonnes) du fait de l'érosion des stocks halieutiques (Myers et Worm 2003), celle de l'aquaculture ne cesse d'augmenter pour représenter aujourd'hui plus de 40% de la production mondiale de produits aquatiques (FAO 2014). La majeure partie de cette production est destinée à la consommation humaine. Cette croissance de la production mondiale de poissons est une réponse à une demande de plus en plus importante. En effet, la consommation apparente annuelle de poisson par personne est passée d'une moyenne de 9.9 kg dans les années 1960 à 19.2 kg en 2012 (estimations préliminaires) à l'échelle mondiale (FAO 2014). Cette évolution de la demande est due à la fois à la croissance de la population, l'amélioration des revenus et l'urbanisation et est facilitée par l'expansion considérable de la production de poisson et une meilleure efficience des circuits de distribution (FAO 2014).

La production aquacole mondiale se répartit entre l'aquaculture continentale et la mariculture. La première se pratique généralement en eau douce, mais certaines productions utilisent de l'eau salée ou de l'eau saline alcaline dans des zones continentales. La mariculture comprend les opérations de production en mer et en zone intertidale ainsi que celles réalisées sur des sites et dans des structures de production à terre (FAO 2014). Depuis 1980, année où les productions mondiales de poisson de consommation des deux secteurs s'établissaient au même niveau (2.35 millions de tonnes), la croissance de l'aquaculture continentale a dépassé celle de la mariculture et contribue en 2012 à 63% de la production totale de poisson de consommation (**Figure 1** ; FAO 2014).

La croissance de l'aquaculture continentale s'explique par le fait qu'il s'agit d'un type d'aquaculture relativement facile à implanter dans les pays en développement mais aussi par des traditions d'élevage dans beaucoup de pays développés. Dans les pays en développement, l'élevage de poisson en eau douce apporte la plus importante contribution directe à l'offre d'aliments protéiques abordables (FAO 2014). Pour les pays développés, ce sous-secteur connait certaines difficultés liées à la concurrence des usages de l'eau douce, aux nombreuses contraintes environnementales et législatives quant à la qualité de l'eau et à la faible surface disponible. Néanmoins, il s'inscrit dans une démarche de développement durable en promouvant le maintien des productions traditionnelles liées à des territoires, l'application d'approches intégrées où l'aquaculture serait un moyen pour valoriser les sous-produits d'autres productions et le développement économique régional. Même si la mariculture est appelée à un développement plus aisé et à décupler sa production du fait des surfaces disponibles, l'aquaculture continentale reste une filière à promouvoir. Concernant la

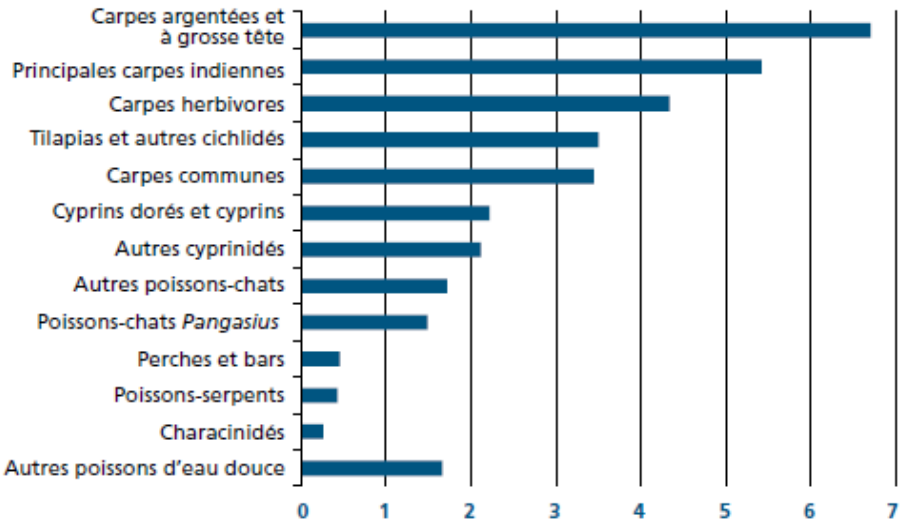


Figure 2 : Production aquacole en millions de tonnes des principales espèces ou groupes d'espèces de poissons d'eau douce en 2010 (FAO 2012).

production halieutique continentale, les pêches de capture ont augmenté ces deux dernières décennies pour atteindre 11.5 millions de tonnes en 2011 (FAO 2012).

La FAO (2012) considère que les ressources halieutiques des eaux intérieures sont surexploitées dans un grand nombre de régions dans le monde. En effet, des masses d'eau douce majeures ont été fortement dégradées à cause des pressions anthropiques et de l'évolution de l'environnement rendant impossible l'augmentation de leur production (FAO 2012). Il est important de noter que dans un grand nombre de pays (la Chine, par exemple), les captures proviennent principalement de masses d'eau repeuplées (FAO 2012). L'aquaculture en eau douce représente, quant à elle, 62.4% de la production aquacole mondiale en 2011 (FAO 2014). Cette production est dominée par les poissons d'eau douce (91.7% ; FAO 2012). En termes de distribution par groupe d'espèces, les carpes dominent la production aquacole continentale en représentant 71.9% des volumes en 2010 alors que les espèces carnivores telles que les perches, les bars et les poissons-serpents ne représentent que 2.6% (**Figure 2** ; FAO 2012).

En conclusion, seule l'aquaculture (continentale et mariculture) peut faire face à la demande croissante en produits aquatiques notamment de poissons. L'aquaculture continentale est donc appelée à augmenter sa production annuelle pour répondre à la demande. Pour accroître la productivité des eaux douces, il ne suffira pas d'augmenter la production des espèces et des systèmes déjà exploités, il faudrait également penser à diversifier les espèces et les modes de production afin de maintenir une productivité élevée et durable (MARM 2010).

SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE

1. Diversifier les espèces produites : une solution possible pour le développement d'une aquaculture continentale durable en Europe

La consommation et la demande croissantes en produits aquacoles (la consommation mondiale apparente est passée de 17.4 kg/capita en 2006 à 19.2 kg/capita en 2012) sont des atouts pour soutenir le développement de l'aquaculture puisque les pêches ne pourront pas répondre à cette demande au niveau mondial. Les pays en développement connaissent des contraintes différentes (normes environnementales moins exigeantes, coûts de production et concurrence avec d'autres activités pour l'accès aux masses d'eau plus faibles, etc.) pouvant affecter le développement de l'aquaculture continentale comme l'atteste l'augmentation de la production aquacole en Asie, en Amérique du Sud et en Afrique (Bostock *et al*. 2010, FAO 2012). Face à cette production de masse et à faible coût, l'aquaculture continentale en Europe a peu de perspectives de croissance. Néanmoins, l'aquaculture devrait être encouragée pour améliorer la durabilité des ressources halieutiques, permettre la création d'emplois et la croissance économique, soutenir des communautés rurales et maintenir des moyens d'existence traditionnels. Cependant, l'aquaculture en Europe se heurte à différentes contraintes dont la compétition pour les ressources, les politiques de protection environnementale, la couverture médiatique orchestrée par des Organisations Non Gouvernementales, la concurrence des pays en voie de développement, l'accès aux marchés, et l'insuffisance de programmes de reproduction d'espèces importantes (Hishamunda *et al.* 2011). L'aquaculture continentale, et plus spécifiquement la pisciculture en eau douce, doit également faire face au déficit d'image dont souffrent ses productions traditionnelles, comme celles de la carpe commune *Cyprinus carpio* et de la truite arc-en-ciel *Oncorhynchus mykiss* (Fontaine 2009). Ce déficit d'image est lié principalement à :

- Une mauvaise image des milieux d'élevage : le milieu dulcicole est souvent associé aux étangs, aux eaux stagnantes et à la vase (mauvais goût),
- Une mauvaise image des espèces fréquentant les eaux douces,
- La contamination avérée des hydrosystèmes continentaux (dioxines, PCB, métaux lourds) (Fontaine 2009).

L'intensification de la production pourrait compenser la faible disponibilité de nouveaux sites et limiter les conflits d'usage. Cette tendance, déjà amorcée, nécessite une diversification à la fois des espèces, des systèmes et des pratiques d'élevage pour contrôler la santé des animaux et la qualité des effluents. Nous nous intéresserons ici uniquement à la diversification de la pisciculture via la domestication de nouvelles espèces d'intérêt aquacole. Cette diversification s'inscrit dans une démarche de productivité élevée et durable intégrée aux territoires (Groupe d'experts de haut niveau 2014). En effet, elle pourrait permettre l'émergence d'un réseau de producteurs locaux à destination de marchés de niche existant où la demande est supérieure à l'offre actuelle. Elle présente également l'intérêt de diminuer le risque d'effondrement du marché piscicole suite à l'avènement d'une épidémie telle que l'anémie infectieuse du

Tableau 2 : Bilan des avantages et des inconvénients de la diversification de la pisciculture continentale via la domestication de nouvelles espèces (d'après Fontaine 2009 et Fontaine *et al.* 2009).

Critères	Avantages	Inconvénients
Existence de marchés de niche	Faible concurrence avec les filières importantes Réponse aux attentes spécifiques des consommateurs Lien fort entre le consommateur et le territoire Création d'activités et d'emplois dans le milieu rural Développement de l'économie locale	Volume limité Débouchés pour un nombre limité de producteurs Peu de moyens d'investissement dans la mise au point de nouvelles techniques
Utilisation d'espèces autochtones	Existence de traditions locales associant une espèce à un territoire comme la consommation de « friture de Moselle » (gardon *Rutilus rutilus*) dans la vallée de la Moselle luxembourgeoise Meilleure intégration aux territoires Pas de risques environnementaux liés aux espèces invasives Pas de problème d'adaptation des espèces au milieu Législation restrictive à l'égard des espèces allochtones (en France)	Interaction sauvages / domestiquées Dérive génétique et perte de la valeur adaptative des populations naturelles suite à l'échappement des poissons d'élevage
Proximité des zones de production et de consommation	Réduction du coût énergétique Réduction de l'impact environnemental	

saumon de l'Atlantique *Salmo salar* qui a touché le Chili en 2007 et provoqué une chute de la production de 400 000 à 250 000 tonnes en 2009 (Naylor et Burke 2005, Le Rouzic 2011). De plus, cette démarche prend en compte les spécificités territoriales puisqu'elle s'appuie sur des espèces autochtones ou locales naturalisées. Une espèce autochtone est définie comme étant présente naturellement dans une aire géographique avec une dispersion indépendante de toute intervention humaine directe ou indirecte, intentionnelle ou involontaire (Copp *et al.* 2005). Une espèce locale naturalisée est définie comme étant une espèce non-autochtone qui, suite à une introduction, s'est établie de manière durable dans le milieu sauvage et est présente depuis suffisamment longtemps pour s'incorporer dans les communautés locales. Les populations de cette espèce s'auto-perpétuent de manière indépendante de toute intervention humaine puisque cette espèce est adaptée à son nouvel environnement et est capable de s'y reproduire naturellement. Dans la suite de ce document, nous regrouperons les deux définitions sous le l'appelation « espèces locales ».

La diversification via la domestication des espèces locales a donc des avantages certains mais aussi des inconvénients (**Tableau 2**). Tout d'abord, la diversification de la production repose sur la mise en élevage d'espèces qui représentent un moindre risque écologique que les espèces allochtones (De Silva *et al.* 2009, Vitule *et al.* 2009). En effet, il existe de réels risques environnementaux dans l'introduction d'espèces allochtones. Le risque d'invasion potentielle des espèces allochtones représente en effet la seconde cause de perte de biodiversité dans le monde, après la destruction des habitats (Fontaine *et al.* 2009). Les espèces allochtones qui deviennent invasives sont plus tolérantes aux conditions environnementales et peuvent se reproduire rapidement et efficacement engendrant ainsi des pressions de compétition et de prédation, des modifications de l'habitat et de l'écosystème et un apport important de pathogènes (Gido *et al.* 2003). A titre d'exemple, l'introduction de quatre espèces allochtones de tilapias dans le lac Victoria en Afrique a induit des compétitions avec les espèces autochtones (Goudswaard *et al.* 2002). Deux espèces de cichlidés *Oreochromis esculentus* et *O. variabilis* auraient été remplacées par le tilapia du Nil *O. niloticus* qui présentait un opportunisme alimentaire, un meilleur succès reproducteur et un comportement plus agressif (Goudswaard *et al.* 2002). Des dispositions législatives de plus en plus restrictives concernant les espèces allochtones sont en place dans de nombreux pays de l'hémisphère nord (Le François *et al.* 2010a). Cependant, la domestication d'espèces locales n'est pas exempte de risques. Si on ne tient pas compte des élevages en circuit fermé où le risque d'échappement des individus est quasi nul, les poissons d'élevage risquent, à la faveur d'un accident par exemple, de se retrouver dans le milieu naturel. Etant donné que le processus de domestication s'accompagne de nombreuses modifications génétiques (Vandeputte et Launey 2004), les poissons d'élevage vont acquérir des caractéristiques favorables à l'élevage et perdre des caractéristiques essentielles à la vie dans le milieu naturel, dont le comportement de recherche de nourriture, la réponse à la présence de prédateurs, les comportements d'agression et de reproduction (Ruzzante 1994, Gross 1998, Huntingford 2004, Millot *et al.* 2010, Lorenzen *et al.* 2012). Cette perte des caractéristiques essentielles à la survie en milieu naturel peut mettre en danger les populations sauvages à cause de l'amoindrissement de leurs capacités adaptatives suite aux croisements avec les individus domestiqués (Lynch et O'Hely 2001, McGinnity *et al.* 2003, Zaporozhets et Zaporozhets

2004). Néanmoins, la résilience que montrent certaines populations sauvages face aux flux des gènes « domestiques » aboutit à recommander l'élevage des espèces locales avec la nécessité d'un suivi des risques d'échappement sur les populations sauvages ou l'utilisation de systèmes d'élevage qui minimisent ces risques tels que l'élevage de poissons stériles ou la production en eau recirculée (Utter et Epifanio 2002, Bostock *et al*. 2010). Ensuite, la production d'espèces locales s'adresse en grande partie à des marchés de niche où l'offre actuelle, issue des pêches de capture, n'arrive pas à satisfaire la demande. Ces marchés de niche présentent l'inconvénient majeur d'être de volume réduit ne pouvant ainsi présenter des débouchés qu'à un nombre restreint de producteurs. Une production de fort volume a très peu de chance de pouvoir être écoulée dans ce type de marché ce qui ne favorise pas l'émergence de grandes filières. La taille réduite des marchés constitue un handicap dans la mise au point des techniques nécessaires à la rationalisation de l'élevage (Fontaine 2009). Par contre, il y a souvent une interaction forte entre l'espèce et le territoire qui protège le marché de la concurrence avec d'autres produits, notamment d'importation, issus d'autres espèces (Fontaine 2009). En effet, ces marchés correspondent à une demande des consommateurs qui recherchent un produit spécifique à un territoire ou un écosystème. Par exemple, les consommateurs recherchent « la perche du lac » qui se réfère à la perche commune *Perca fluviatilus* du lac Léman (Mairesse 2005) ce qui rend le produit « perche du Nil » *Lates niloticus* peu concurrentiel sur ce marché de niche (Fontaine 2009). De plus, ces marchés de niche sont actuellement nombreux en Europe, mais peu connus, ce qui représente une réelle opportunité pour le développement de petites et moyennes entreprises (PMEs), la création d'emplois en milieu rural et le développement de l'économie locale. La proximité entre les structures de production et les zones de consommation présente quant à elle l'avantage de réduire les transports et donc le coût énergétique et l'impact environnemental de ces productions, répondant ainsi aussi aux besoins des consommateurs aujourd'hui de consommer des produits de qualité, issus d'une production équitable et à faible impact environnemental (Ipsos 2014). En conclusion, la domestication d'espèces locales et leur commercialisation localement doivent permettre le développement d'une aquaculture durable et mieux intégrée dans les territoires (Teletchea et Fontaine 2012). Le choix des espèces autochtones qui seront candidates à la diversification de l'aquaculture continentale européenne est primordial. Nous allons dans les paragraphes suivants étudier le potentiel de certains téléostéens d'eau douce tempérée.

2. Critères de choix pour la domestication d'une nouvelle espèce

Quelle que soit la rentabilité d'une espèce, son élevage a peu de possibilité de se développer s'il est trop difficile d'avoir une production en quantité et qualité suffisantes pour répondre aux demandes et aux attentes des consommateurs (Jobling 2010).

Selon le degré d'intensification de la production, une espèce que l'on désire domestiquer devrait idéalement présenter une partie ou toutes les caractéristiques suivantes :

- Se reproduire facilement en captivité,
- Supporter les conditions d'élevage,
- Tolérer les densités élevées pratiquées dans l'élevage intensif,

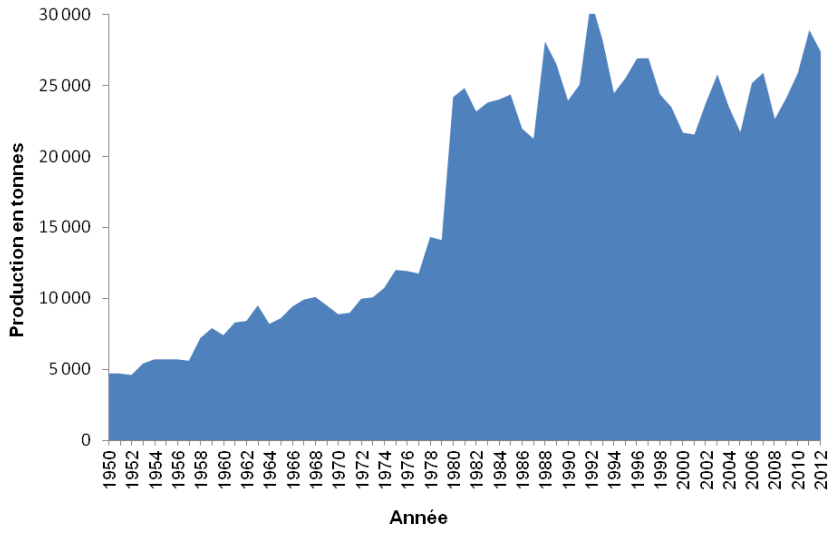


Figure 3 : Production mondiale de la perche commune (en tonnes) par la pêche (source FAO FISHSTAT 2014).

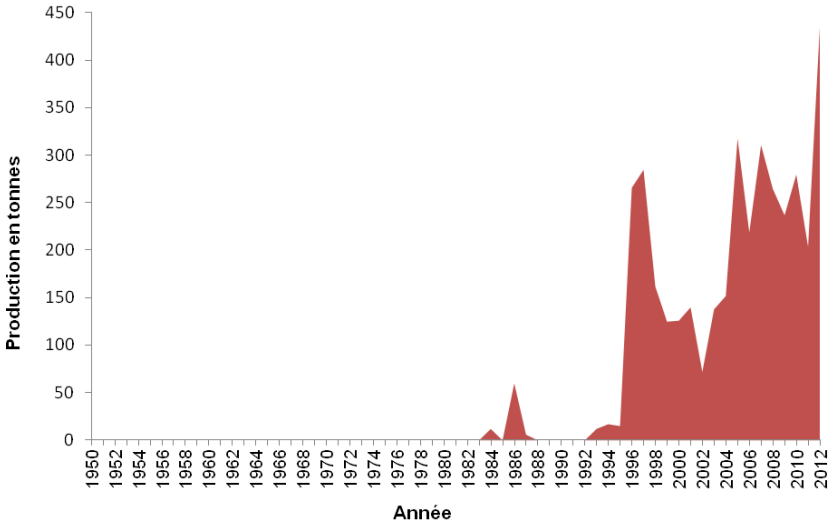


Figure 4 : Production aquacole mondiale (en tonnes) de la perche commune (source FAO FISHSTAT 2014).

- Avoir une croissance rapide pour atteindre la taille marchande en un minimum de temps,
- Accepter et croître en recevant une alimentation formulée peu coûteuse,
- Etre résistante aux maladies, au stress et aux perturbations et
- Etre acceptée par les consommateurs (Jobling 2010).

La croissance rapide des poissons est une caractéristique très avantageuse aussi bien dans les productions extensives qu'intensives. La taille maximale d'un poisson est un indicateur de sa vitesse de croissance, les plus grandes espèces sont généralement celles qui ont le meilleur potentiel de croissance (Legendre et Albaret 1991). Selon le degré d'intensification de la production, une maîtrise plus ou moins complète de la reproduction est requise (Fostier et Jalabert 2004). En effet, un approvisionnement abondant et sûr en œufs et en juvéniles est un pré-requis pour la production intensive d'une espèce. Ceci nécessite donc un contrôle de la reproduction du poisson dans le milieu d'élevage. Une espèce qui atteint le stade de maturité facilement, dont la reproduction est facile et nécessite peu de moyens, représente un avantage majeur (Jobling 2010). Les espèces destinées à la consommation humaine doivent pouvoir atteindre rapidement la taille marchande et ce avant la maturité sexuelle qui souvent ralentit les taux de croissance. D'autres, par contre, atteignent la maturité sexuelle assez tardivement ce qui pose problème pour la constitution et le renouvellement des stocks de géniteurs. Il est donc indispensable de s'appuyer sur des connaissances concernant le contrôle de la maturité sexuelle et la reproduction des espèces mises en élevage.

3. Opportunités de développement

Dans ce paragraphe nous allons étudier le potentiel de développement aquacole des espèces d'eau douce choisies pour notre étude. Ces espèces présentent certaines caractéristiques qui font d'elles des candidats prometteurs au développement de l'aquaculture continentale pour la consommation humaine, la pêche sportive ou le repeuplement. Certaines des espèces choisies pour notre étude servent de bio-indicateurs de la santé des cours d'eau. Ces espèces présentent aussi certains des critères cités ci-dessus (paragraphe 1.1.). À titre d'exemple, toutes les espèces ont une croissance rapide et sont acceptées par les consommateurs en tant que morceau de choix (perche commune, sandre et brochet du Nord) ou dans le cadre de plats traditionnels (friture de gardon et de rotengle). De plus, le brochet possède un excellent taux de conversion des aliments et la perche commune se reproduit facilement en captivité.

3.1. La perche commune (*Perca fluviatilis* L.)

La perche a été et continue d'être appréciée pour la consommation dans plusieurs territoires dont les pays du pourtour alpin, le Benelux et les pays scandinaves à cause de la qualité de sa chair (Tamazouzt *et al.* 1993, Fontaine 2004, Watson 2008). Les captures mondiales de cette espèce sont de 27 357 tonnes en 2012 et les principaux pays producteurs sont la Finlande et la Fédération de Russie (**Figure 3** ; FAO FISHSTAT 2014). La production aquacole de perche est une activité relativement récente puisque les toutes premières productions reportées à la FAO ont eu lieu dans les années 80. La production aquacole de perche dans le monde est de

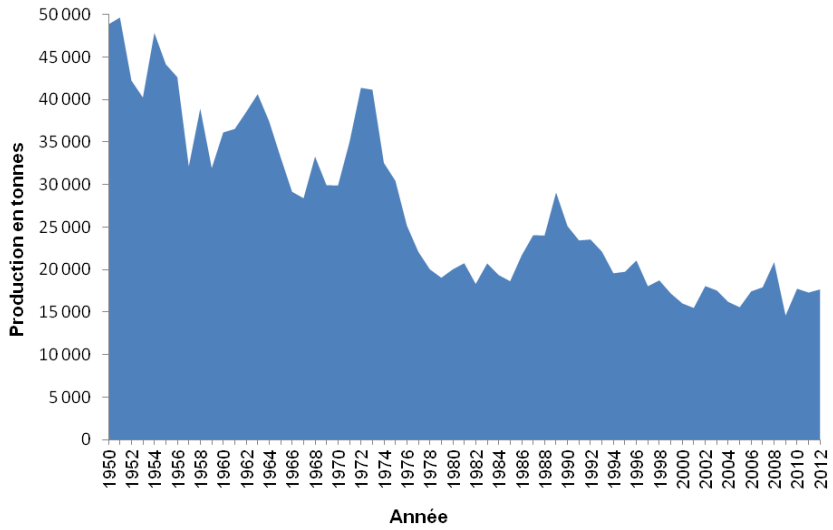


Figure 5 : Production mondiale du sandre (en tonnes) par la pêche (source FAO FISHSTAT 2014).

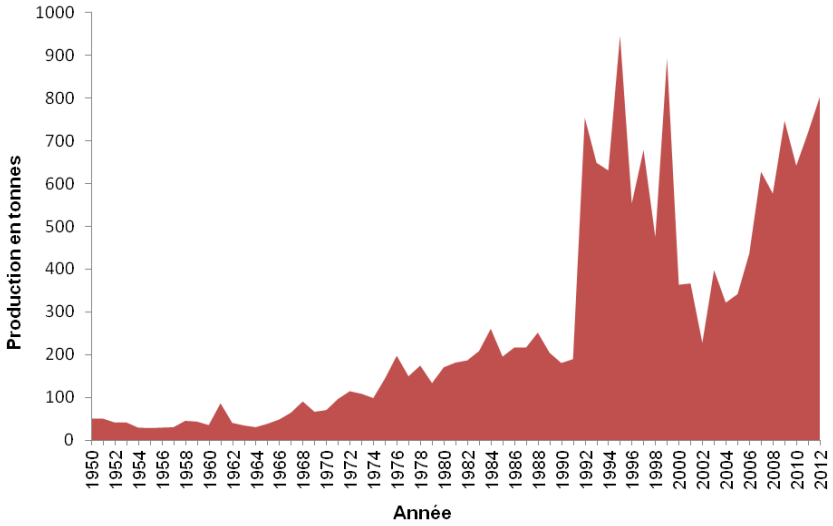


Figure 6 : Production aquacole mondiale (en tonnes) du sandre (source FAO FISHSTAT 2014).

435 tonnes en 2012 (**Figure 4** ; FAO FISHSTAT 2014) et concerne la pisciculture d'étang. Le marché européen de la perche est sous-approvisionné et les principaux pays importateurs sont la Suisse (2000-5000 tonnes de filets par an) et la France (Watson 2008). Ce marché est approvisionné principalement par les pêches qui souffrent d'une productivité variable d'une année à une autre des pêches (exemple lac Léman, Tamazouzt *et al.* 1993) et d'une qualité variable des poissons au cours de l'année qui affecte, entre autres, la taille des filets et ne répond pas aux attentes des consommateurs (Fontaine 2004, 2004a). L'étude du potentiel de cette espèce et de son positionnement sur le marché européen a été réalisée (Watson 2008). Son marché de niche est traditionnel et bien établi dans les pays où cette espèce est consommée. Malgré le faible taux de croissance de cette filière et sa faible participation au marché mondial, la filière perche conserve un grand intérêt dû à son prix de vente assez élevé (Watson 2008). La production traditionnelle de perche commune en polyculture d'étangs est délicate et incontrôlable (problème de nanisme et de cannibalisme), mais le développement de la monoculture intensive hors-sol est possible malgré ces handicaps. En effet, dans ce genre de production intensive, il est possible de mettre en place des protocoles visant à réduire les principaux problèmes rencontrés en perciculture (tri, taux de rationnement adéquat, aliments adéquats). Sur les deux dernières décennies, d'importants travaux de recherche ont été conduits pour la mise au point des techniques d'élevage de la perche (Fontaine 2004a). Ces études se sont focalisées notamment sur l'alimentation des adultes (Fontaine *et al.* 1994), l'élevage larvaire (Kestemont *et al.* 1996, Mélard *et al.* 1996a, 1996b), le grossissement (Fontaine *et al.* 1997, Grignard *et al.* 1996a, 1996b, Kestemont et Mélard 2000) et le contrôle du cycle de reproduction afin d'induire des pontes hors-saison (Migaud *et al.* 2002, 2003, 2004a, Abdulfatah *et al.* 2011). Le transfert de ces connaissances a contribué au développement de plusieurs entreprises comme les SARL Lucas Perches et Asialor en Lorraine (France), PDS Irish Waters Perch Ltd en Irlande, Stannafisk AB en Suède, Percitech et Valperca en Suisse.

3.2. Le sandre (*Sander lucioperca* L.)

Le sandre est aussi un bon candidat pour le développement de l'aquaculture continentale. La valeur commerciale de cette espèce est élevée du fait de la saveur de sa chair, de son taux de croissance élevé et de son intérêt pour la pêche sportive (Szczerbowski 1995, FAO 2014). Cette espèce a été également introduite en Tunisie pour la consommation humaine afin d'exploiter de manière extensive les plans d'eau douce comme les lacs de barrage (M'hetli *et al.* 2011, Missaoui dans FAO 2014). A l'échelle mondiale, les captures de cette espèce ont baissé de 50% depuis 1950 et stagnent actuellement autour de 17 000 tonnes par an à cause d'une surexploitation des stocks sauvages (**Figure 5** ; FAO FISHSTAT 2014). La production aquacole de cette espèce (802 tonnes en 2012) est par contre en hausse mais reste très faible par rapport à la pêche (**Figure 6**, FAO FISHSTAT 2014). La baisse des captures représente une opportunité pour les entreprises désirant produire cette espèce de manière intensive. D'après l'analyse des matrices SWOT (pour Strengths, Weakness, Opportunities et Threats, qui identifie les forces, faiblesses, opportunités et menaces pour un produit donné) et BCG (Boston Consulting Group, qui classe un produit en fonction de sa position concurrentielle et

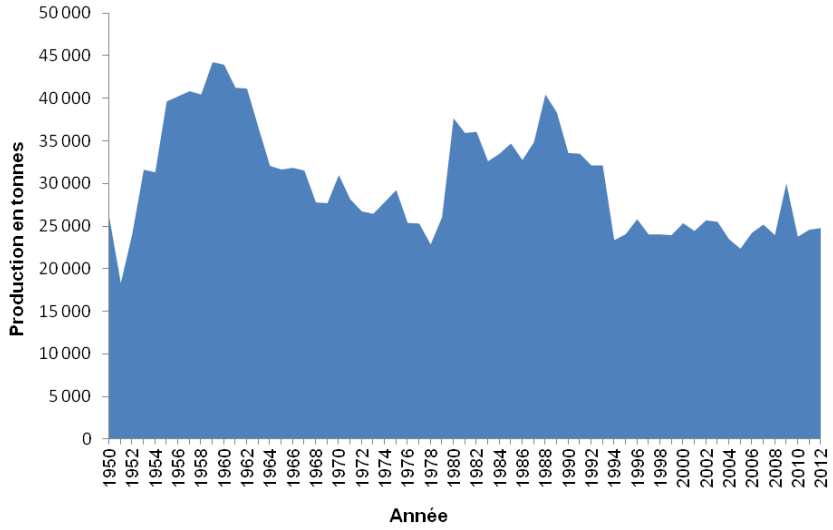


Figure 7 : Production mondiale (en tonnes) du brochet par pêche de capture (source FAO FISHSTAT 2014).

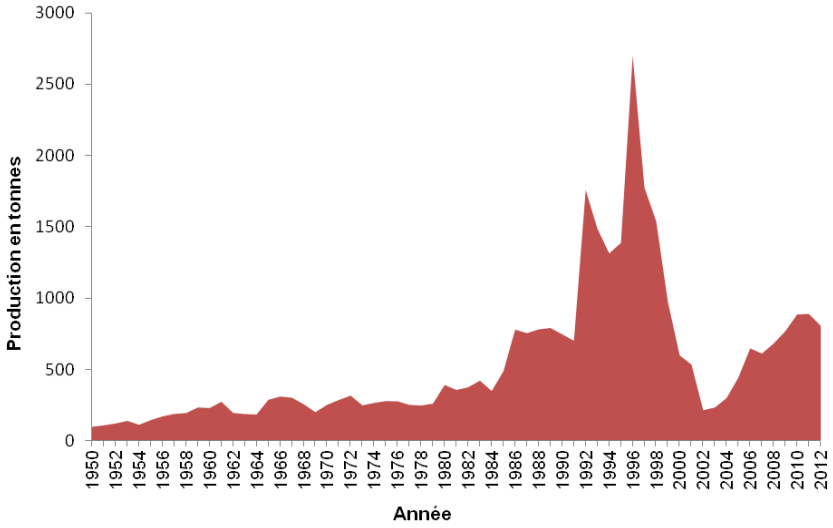


Figure 8 : Production aquacole mondiale (en tonnes) du brochet (source FAO FISHSTAT 2014).

son taux de croissance), le sandre est un produit très rentable car fortement demandé mais qui est encore destiné à des marchés de faible et moyen volume (consommation humaine ou repeuplement pour pêche sportive) (Watson 2008). Une enquête menée chez les principaux grossistes de sandre en 2002-2003 a montré qu'ils sont fortement intéressés par le produit « sandre d'élevage » du fait de sa fraîcheur, de sa disponibilité et de son meilleur rendement de filetage (Dil 2008). Le sandre a fait et continue de faire l'objet d'un effort de recherche destiné à maîtriser son élevage dans de nombreux pays de l'Europe centrale (République Tchèque, Hongrie, Pologne) et de l'ouest (Belgique, France, Finlande, Allemagne). Et cet effort de recherche a principalement porté sur le développement de procédures d'élevage intensif hors-sol (Zakes dans FAO 2012-2014).

3.3. Le brochet du Nord (*Esox lucius* L.)

Le brochet est un poisson carnassier très intéressant pour la pêche sportive à cause de sa combativité (FAO 2014). La chair du brochet est également appréciée et sa consommation fait partie des traditions culinaires dans certaines régions (Billard 1983). Le brochet est également introduit dans les polycultures d'étang et les plans d'eau douce en tant que régulateur des populations des autres espèces (Hubenova *et al.* 2007). Après avoir atteint les 45 000 tonnes dans les années 50 et 60, les captures de brochet par la pêche ont baissé dans les années 70. Elles ont retrouvé des niveaux élevés dans les années 80-90, puis ont de nouveau chuté dans les années 90. Actuellement elles stagnent autour de 25 000 tonnes par an (**Figure 7** ; FAO FISHSTAT 2014). L'aquaculture de cette espèce se fait de manière extensive et vise le marché de la pêche sportive et du repeuplement. Elle a atteint sa production maximale en 1996 (2 700 tonnes), puis est retombée à 800-900 tonnes par an depuis 2010 (**Figure 8** ; FAO FISHSTAT 2014). L'analyse par matrice (SWOT et BCG) montre le même profil pour le brochet que pour la perche et le sandre (Watson 2008). Cette espèce présente donc un intérêt considérable pour des marchés de niche destinés soit à la consommation humaine ou au repeuplement et à la pêche sportive. Elle offre donc des opportunités de développement pour un nombre restreint de PMEs.

3.4. Le gardon (*Rutilus rutilus* L.)

Le gardon est une espèce très répandue en Europe. Elle est présente en Europe centrale et occidentale des Pyrénées à l'Oural. Cette espèce a été introduite en Ecosse (Treasurer 1990) pour la pêche de loisir et en Espagne (Garcia-Berthou 1999). Le gardon est une espèce omnivore qui consomme du plancton et des organismes de la couverture biologique. Les adultes semblent préférer les végétaux. Cette espèce représente un intérêt commercial dans certaines régions d'Europe où il est consommé en friture (friture luxembourgeoise). Parmi les débouchés, nous comptons également la pêche de loisir (pêche à la ligne), le repeuplement ainsi qu'en tant que poisson fourrage pour la polyculture en étang et de vif pour la pêche des carnassiers (Everard 2007, ADAPRA 2009). Après avoir dépassé les 20 000 tonnes entre 1988 et 1992, les captures de gardon par la pêche ont baissé au début des années 90 pour finalement rester en dessous de 10 000 tonnes depuis 2007 (**Figure 9** ; FAO FISHSTAT

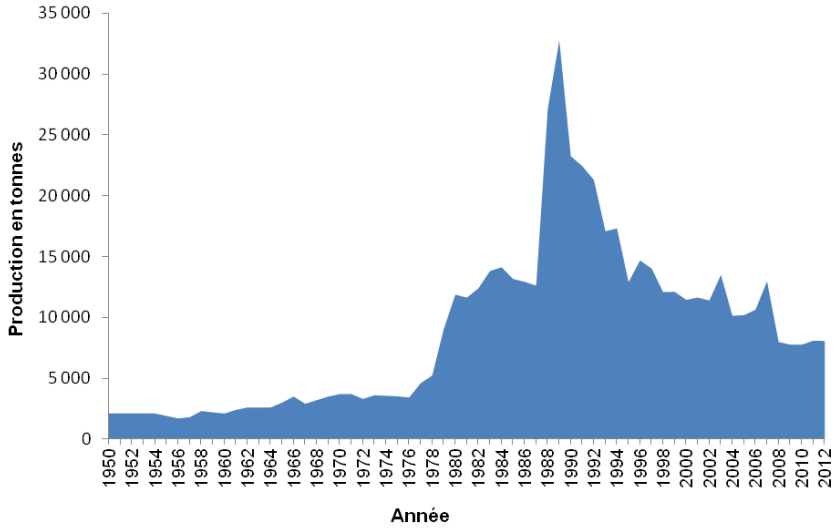


Figure 9 : Production mondiale du gardon (en tonnes) par la pêche (source FAO FISHSTAT 2014).

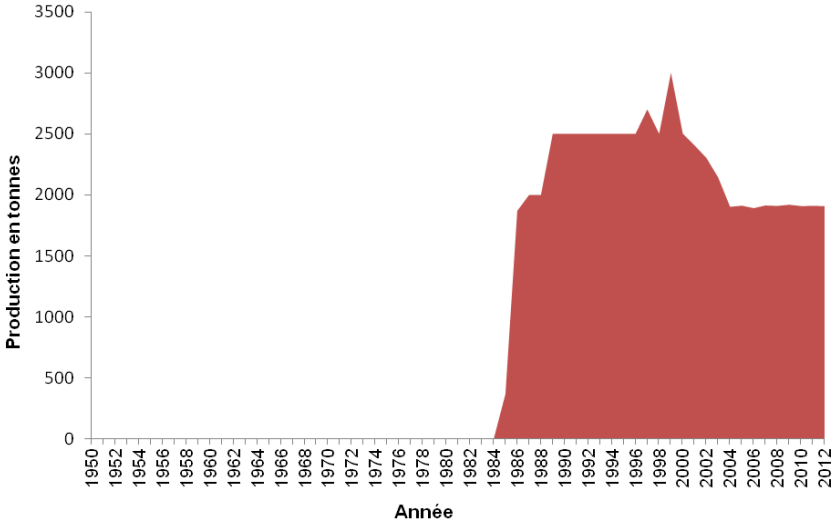


Figure 10 : Production aquacole mondiale (en tonnes) du gardon (source FAO FISHSTAT 2014).

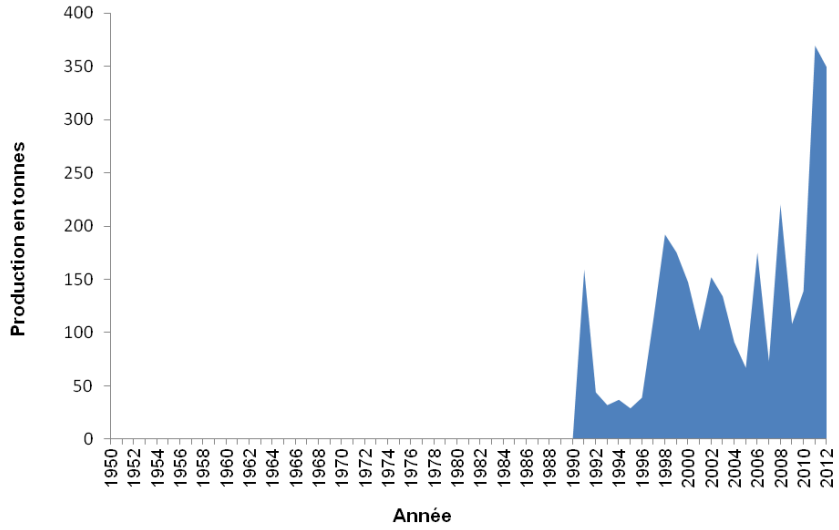


Figure 11 : Production mondiale du rotengle (en tonnes) par la pêche (source FAO FISHSTAT 2014).

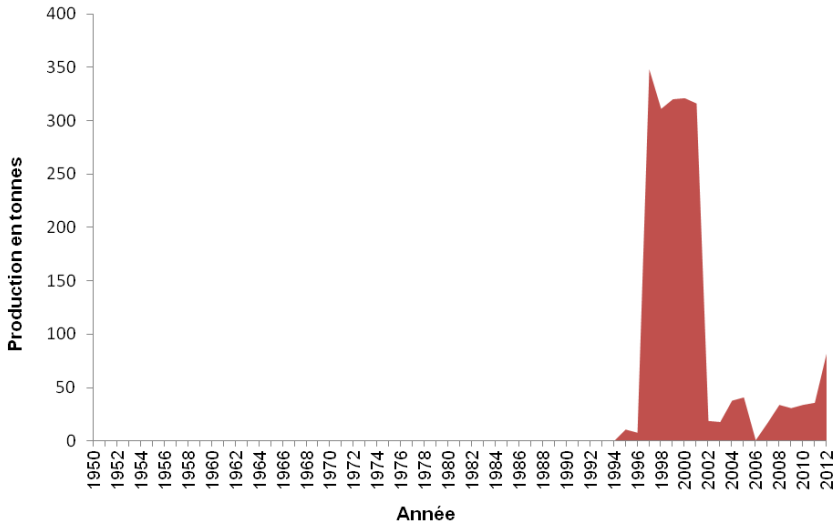


Figure 12 : Production aquacole mondiale (en tonnes) du rotengle (source FAO FISHSTAT 2014).

2014). L'aquaculture de cette espèce a commencé en 1985 et se fait de manière extensive pour le marché de la pêche de loisir, du repeuplement et de du poisson fourrage. La production a dépassé les 2500 tonnes entre 1989 et 2000, puis est retombée à 1900 tonnes par an depuis 2007 (**Figure 10** ; FAO FISHSTAT 2014).

3.5. Le rotengle (*Scardinius erythrophthalmus* L.)

D'après Bruslé et Quignard (2001), le rotengle se trouve dans toute l'Europe des Pyrénées à l'Oural. Il est absent de la péninsule Ibérique, de l'Ecosse, du nord de la Scandinavie et du sud de la Grèce. Le rotengle a été introduit en Tunisie dans le cadre du projet de coopération Tuniso-Allemand de la Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (GTZ) afin de servir de poisson fourrage pour les carnassiers. Le rotengle est omnivore mais suivant les circonstances, son alimentation peut être à prédominance carnée ou végétale (ADAPRA 2009).
A l'égal du gardon, le rotengle est utilisé en pisciculture d'étang comme une espèce d'accompagnement : il sert de poisson fourrage au brochet et autres carnassiers. Il a une certaine valeur marchande comme friture, pour le repeuplement et pour la pêche de loisir. Aucune capture n'a été enregistrée pour le rotengle avant 1991. La production est variable et assez faible (**Figure 11** ; FAO FISHSTAT 2014) et atteint son maximum en 2011 (369 tonnes). Les premières statistiques concernant la production aquacole de rotengle sont enregistrées en 1995 et atteignent rapidement leur maximum entre 1997 et 2001 (production supérieure à 300 tonnes) et baissent pour rester en deçà de 100 tonnes jusqu'en 2012 (**Figure 12** ; FAO FISHSTAT 2014).

4. Comment domestiquer efficacement une nouvelle espèce ?

La domestication a été définie par Price (1999) comme « le processus par lequel une population animale devient adaptée à l'homme et à un environnement de captivité par des changements génétiques intervenant au cours des générations et des étapes de développement renouvelées à chaque génération ». Cela signifie qu'un animal est considéré domestique lorsqu'il est élevé en captivité de manière sélective et ayant subi des modifications par rapport à ses ancêtres qui le rendent plus utile à l'homme qui contrôle son élevage et pourvoit à ses besoins (Balon 2004, Teletchea et Fontaine 2012). La domestication de nouvelles espèces, surtout celles destinées à un marché de niche au volume restreint, se heurte à un problème de taille. D'un côté, les ressources financières mises en jeu sont limitées, d'un autre côté, le processus de domestication est long et coûteux en termes de temps et d'argent. Plusieurs essais de domestication ont été tentés par le passé et abandonnés au bout de quelques années (Jobling 2010). Ces échecs sont souvent liés à un passage prématuré à l'échelle industrielle basé sur une surestimation de la demande du marché et qui ne tient pas compte des connaissances biologiques et techniques nécessaires et de la faisabilité économique du projet (Jobling 2010).

4.1. Approche empirique *versus* approche générique : opposition ou complémentarité ?

La domestication de nouvelles espèces passe par un long processus d'adaptation des organismes aux contraintes du milieu d'élevage. Cette adaptation met en œuvre différents processus et mécanismes généraux qu'il convient de connaître et de maîtriser (Fauconneau 2004). Le processus de domestication présente énormément de risques et doit prendre en compte de nombreuses considérations biologiques, techniques, économiques, marchandes, environnementales, politiques et réglementaires (Le François *et al.* 2010a, Suquet 2010). Seules quelques méthodes génériques visant à rationnaliser l'élevage ont été développées au cours des dernières années, se focalisant sur une partie de ces différents critères (Le François *et al.* 2002, 2010b, Teletchea *et al.* 2007, 2009a, Suquet 2010). Il est donc judicieux de s'appuyer sur les connaissances acquises et de développer des approches génériques afin d'optimiser la domestication des nouvelles espèces.

Il est important de noter qu'en l'absence de connaissances sur la biologie (traits de vie) d'une espèce intéressante, l'approche générique ne peut pas avoir lieu. Seule l'étude des espèces dans leur milieu naturel ou en captivité permet l'acquisition de connaissances qui vont servir de base pour le regroupement des espèces et l'extrapolation des connaissances. De plus, l'un des critères de choix d'une espèce à domestiquer est justement les connaissances scientifiques et techniques dont on dispose afin de minimiser l'investissement de départ et éviter certains pièges dans le processus de domestication. D'un autre côté, la démarche empirique est très onéreuse en termes d'investissement et de temps. A titre d'exemple, la domestication de deux percidés, la perche et le sandre, a nécessité pas moins de quinze années de recherche avant que l'on puisse constater les prémices d'un développement économique de cette filière (Fontaine *et al.* 2007). L'approche générique est conçue et réfléchie comme étant un moyen de réduire les coûts de la démarche empirique. Elle s'appuie sur les connaissances acquises en milieu naturel et sur l'hypothèse que des similarités biologiques peuvent conduire à l'extrapolation des connaissances d'une espèce à une autre.

Les apports récents de la génétique, de la génomique et de la bioinformatique appliquée aux analyses phylogénétiques peuvent constituer la base de ces approches génériques (Fostier et Jalabert 2004). Les classifications phylogénétiques associées à des distances génétiques peuvent aider à prévoir les similarités entre espèces et par conséquent constituer une piste pour extrapoler les connaissances d'une espèce à une autre (Fontaine *et al.* 2009). En même temps, l'établissement de classifications qui se basent sur les traits d'histoire de vie permettra d'appréhender les interactions génotype-milieu et les spécialisations écologiques en définissant les limites d'extrapolation effectuées à partir des bases génétiques (Fontaine *et al.* 2009). En effet, la définition de groupes basés sur les convergences biologiques pour une fonction donnée ou pour l'intégralité du cycle de vie permettrait de définir des espèces références pour chaque groupe, de modéliser les performances de ces espèces et d'extrapoler les connaissances acquises chez ces espèces vers les autres membres du groupe afin de conduire une démarche de domestication universelle pour chaque système d'élevage (Fontaine *et al.* 2009).

4.2. Approche générique : état de l'art, convergences et divergences

La maîtrise de la production des poissons dans les filières émergeantes ou la diversification de l'aquaculture par la domestication de nouvelles espèces nécessite un meilleur contrôle de la reproduction (Fostier et Jalabert 2004). Les questions qui se posent sont : Peut-on extrapoler les connaissances acquises chez une espèce à d'autres ? Sur la base de quels critères cette extrapolation serait-elle pertinente ?

Il existe différentes pistes rationnelles pouvant permettre d'extrapoler les connaissances acquises sur le cycle de reproduction d'une espèce à d'autres. Ces pistes sont discutées ci-dessous.

4.2.1. Classification phylogénétique

L'hypothèse est que la similarité des stratégies et cycles de reproduction est fortement liée à la proximité des espèces dans les arbres phylogénétiques. En d'autres termes, les espèces appartenant aux mêmes genres ou aux mêmes familles présenteraient une similarité plus forte que des espèces classées dans des familles différentes. Les phylogénies sont basées sur des caractères phénotypiques, surtout morphologiques, ou moléculaires (évaluation des distances génétiques). Seulement une question se pose concernant le lien entre les caractères retenus pour la classification phylogénique et la fonction d'intérêt. Par exemple, il existe au sein de la famille des sparidés (ordre des perciformes) une grande diversité dans la sexualité. Une nouvelle espèce de sparidé peut être hermaphrodite, protandre, protogyne ou gonochorique (Devlin et Nagahama 2002). L'extrapolation des connaissances concernant la sexualité des espèces est impossible dans cette famille étant donnée la grande diversité au sein de ce taxon (Fostier et Jalabert 2004). De plus, la notion de famille en elle-même peut poser problème. En effet, si on ne compte que 2 genres regroupant 22 espèces dans la famille des anguillidés, la famille des percidés comprend 235 espèces réparties en 11 genres alors que celle des cyprinidés compte 2 963 espèces réparties en 361 genres (Froese et Pauly dans Fishbase 2014). En tenant compte de ces éléments, la classification phylogénétique semble peu fiable pour extrapoler les connaissances d'une espèce à une autre même si elle permet de poser des hypothèses concernant le cycle de reproduction chez des espèces nouvellement étudiées.

4.2.2. Regroupement des espèces basé sur les connaissances zootechniques acquises

Ces regroupements sont basés sur les connaissances zootechniques préalablement acquises sur certains aspects de la biologie des espèces, comme leurs modalités de reproduction.

4.2.2.1. Regroupement des espèces en fonction des relations entre facteurs externes et cycle de reproduction

L'une des premières possibilités consiste à établir des relations entre des facteurs abiotiques et les cycles de reproduction des téléostéens d'eau douce tempérée. Thibault (1969) et Billard (1980) ont proposé un regroupement des poissons en fonction de leur période de reproduction et des variations saisonnières des facteurs environnementaux. Il s'agit d'une approche descriptive basée sur des observations dans le milieu naturel et qui donne lieu à la définition de trois groupes :

Tableau 3 : Typologie du déterminisme environnemental des cycles de reproduction chez les femelles des espèces d'eaux douces basées sur un analyse de la littérature zootechnique (adapté d'après Wang *et al.* 2010).

	Groupe 1 : Salmonidés	**Groupe 2 : Percidés, Moronidés, Gadidés**	**Groupe 3 : Cyprinidés**
Initiation	Augmentation de la photophase (Maisse et Breton 1996, Randall et Bromage 1998, Taranger *et al.* 1998)	Baisse de la photophase **ET** de la température (Migaud *et al.* 2002)	Baisse de la température **OU** de la photophase (Wang *et al.* 2010)
Gamétogenèse	Pas de contrôle environnemental Baisse de la photophase nécessaire pour synchroniser et réguler le développement des gonades (Bromage *et al.* 2001, Davies et Bromage 2002, Frantzen *et al.* 2004)	Période de vernalisation obligatoire (maintien à des températures hivernales basses) (Migaud *et al.* 2002, Abdulfatah 2010)	Le développement est fortement réduit ou bloqué jusqu'au prochain changement (Poncin *et al.* 1987, 1989, Kestemont 1990) La température est un régulateur de la vitesse de développement (Billard et Breton 1981)
Stades finaux	Ovulation spontanée (Wang *et al.* 2010)	Ovulation spontanée Augmentation de la température obligatoire (Wang *et al.* 2010) et la durée de la photophase pendant la vernalisation joue un rôle (Abdulfatah 2010) Augmentation de la photophase ?	Ovulation spontanée (Wang *et al.* 2010) Augmentation de la température (Poncin *et al.* 1987, Kaminski *et al.* 2012) Photophase longue requise ? (Poncin *et al.* 1987, Sarkar et Upadhyay 2011b)
Exemples	Truite arc-en-ciel, Saumon Atlantique	Perche commune, Sandre, Perchaude *Perca flavescens*	Gardon, Rotengle, Carpe commune

- 1er groupe : la gamétogenèse a lieu pendant l'accroissement de la température et de la photophase. Les gonades sont au repos pendant l'hiver et la spermiation et l'ovulation ont lieu à la fin du printemps. C'est le cas, par exemple, de la brème d'eau douce *Abramis brama* (Papadodol 1962), du merlan *Merlangius merlangus* (Gokhale 1957) et de la tanche *Tinca tinca* (Billard 1980).
- 2ème groupe : la gamétogenèse démarre au début de l'automne, s'arrête à la fin de l'automne et est bloquée ou ralentie pendant tout l'hiver. Le recrutement et la multiplication des spermatogonies B commencent dès le mois de septembre augmentant ainsi l'indice gonado-somatique IGS. Puis une stagnation de l'IGS est observée (Escaffre et Billard 1976). La spermiation et l'ovulation ont lieu au printemps. C'est le cas du gardon, du rotengle et de manière plus générale de nombreux cyprinidés, percidés (dont la perche commune et le sandre) et pleuronectidés (Billard 1980).
- 3ème groupe : la gamétogenèse se déroule en photophase et température décroissantes. La gamétogenèse se développe de manière intense en juillet alors que les spermatogonies B, les spermatocytes, voire même les spermatides, apparaissent presque simultanément à la même période. En novembre-décembre, la spermatogenèse est achevée. Chez la femelle, la situation est identique mais ne préjuge pas de la date du début du recrutement puisque le cycle ne décrit que les changements macroscopiquement décelables (Billard 1980). Dans ce groupe nous retrouvons les autres salmonidés.

Selon cette classification, toutes nos espèces d'intérêt sauf le brochet se retrouvent au sein du deuxième groupe. Néanmoins, cette classification a certaines limites. En effet, l'effet des variations saisonnières sur les périodes de reproduction est connu chez un nombre limité d'espèces. De plus, il peut exister dans le milieu naturel des variations notables entre les deux sexes d'une même espèce : par exemple, chez le brochet, la croissance des testicules est achevée à la fin de l'été tandis que la croissance ovarienne continue jusqu'à la ponte au printemps (Medford et Mackay 1978, Diana et Mackay 1979). Enfin, d'autres facteurs (facteurs nutritionnels ou populationnels) peuvent intervenir dans le cycle de reproduction dans le milieu naturel mais n'avoir aucun effet en captivité à cause des pratiques piscicoles.

4.2.2.2. Regroupement des espèces en fonction du déterminisme environnemental du cycle de reproduction

Sur la base d'une analyse de la littérature, Wang *et al.* (2010) ont proposé de classer les espèces d'eau douce selon le déterminisme environnemental de leur cycle de reproduction grâce à des données recueillies d'après des approches expérimentales (données zootechniques). Cette réflexion a permis de proposer une répartition des espèces en trois groupes ayant des déterminismes environnementaux bien distincts et un quatrième qui englobe toutes les espèces n'entrant pas dans l'un des trois groupes précédents. Cette typologie est relativement congruente avec les familles de poisson et distingue les salmonidés des autres téléostéens (**Tableau 3**).

Dans cette analyse le cycle de reproduction a été découpé en trois parties, (1) l'initiation (début du cycle) qui correspond au recrutement des ovogonies et au début de la croissance primaire, (2) la gamétogenèse avec la vitellogenèse endogène et exogène et (3) les stades

finaux qui commencent par la migration de la vésicule germinale et finissent par l'ovulation et l'oviposition des ovules. L'influence des facteurs environnementaux sur chacune de ces parties a été décrite en se basant sur les connaissances déjà acquises dans le domaine de l'aquaculture (contrôle environnemental des cycles de reproduction). Selon cette classification, les deux percidés (perche commune et sandre) se retrouvent dans le second groupe, les deux cyprinidés (gardon et rotengle) dans le troisième alors qu'il nous est impossible de classer le brochet vu le manque d'information sur les ésocidés.
Cette classification repose sur un traitement qualitatif des données de la littérature ne permettant donc aucune modélisation. En effet, elle ne s'appuie ni sur des données numériques ni sur un traitement statistique, mais uniquement sur l'analyse des ressemblances entre les espèces en termes de réponse vis-à-vis de la photopériode et de la température, les deux principaux facteurs contrôlant les cycles de reproduction en milieu tempéré. Pour de nombreuses espèces, classées dans l'un des groupes, l'effet potentiel des variations est suggéré par les études retenues. C'est le cas notamment de l'initiation du cycle de reproduction par l'augmentation de la photopériode ou de la synchronisation de la vitellogenèse et des stades finaux par la baisse de la photopériode chez le saumon royal *Oncorhynchus tshawytscha* et de la nécessité d'une période de vernalisation chez le bar blanc *Morone chrysops* ou le cardeau de Floride *Paralichthys lethostigma*. Une troisième critique concernant ce travail est le nombre d'espèces retenues pour l'étude (28 espèces en tout) et la disparité de leur origine géographique. En effet, il a été démontré que les traits de vie des téléostéens varient en fonction de leur distribution géographique (Winemiller et Rose 1992, Vila-Gispert et Moreno-Amich 2002). Néanmoins, cette étude est le reflet de l'état actuel très fragmentaire des connaissances concernant le déterminisme environnemental des cycles de reproduction et fait un état des lieux exhaustif de toutes les connaissances acquises dans ce domaine. En conclusion, une généralisation à l'échelle de la famille en se basant uniquement sur les quelques espèces comprises dans cette étude présente les mêmes failles qu'une approche phylogénétique mais peut néanmoins servir de base en l'absence de données concrètes sur une espèce d'intérêt.

4.2.3. Regroupement des espèces basé sur l'analyse des traits biologiques

L'hypothèse est que les convergences biologiques ont des liens avec les déterminismes et les régulations des performances des fonctions biologiques étudiées. Différents auteurs se sont intéressés à cette approche en se basant sur des caractéristiques liées à la reproduction comme les modalités de la ponte, les relations entre les facteurs abiotiques et le cycle de reproduction et le déterminisme environnemental du cycle.

4.2.3.1. Regroupement des espèces basé sur les stratégies r et K

Les regroupements d'espèces se sont basés de prime abord sur les caractéristiques phylogénétiques, seulement ces dernières n'avaient pas de finalité prédictive quant à la réponse d'une espèce à son milieu. En effet, les propriétés écologiques et génétiques d'une espèce sont intimement liées. Les caractéristiques morphologiques et reproductives, la taille de la population et les fréquences génétiques des espèces sont régulées par la sélection

Tableau 4 : Exemples de classifications basées sur la stratégie *r* et *K*.

Espèces étudiées	Variables	Regroupements	Référence
216 espèces d'Amérique du nord	Seize variables étudiées : Age à la maturité Longueur à la maturité Longueur maximale Longévité Fécondité maximale par ponte Fécondité moyenne par ponte Diamètre des œufs Durée de la saison de ponte Nombre de pontes par an Soins parentaux Période d'incubation des œufs Taux de croissance larvaire Taux de croissance des juvéniles de l'année Taux de croissance des adultes Taux de croissance fractionné des adultes	Stratégie d'équilibre Les soins parentaux permettent d'entretenir un nombre restreint d'œufs jusqu'à l'obtention d'individus plus grands et plus développés au moment où ils acquièrent leur autonomie. Cette stratégie est liée à des environnements stables mais limités en ressources. Stratégie opportuniste La maturité sexuelle est précoce avec des reproductions fréquentes sur une saison étalée, un taux de croissance larvaire important, une taille réduite et une mortalité assez importante des adultes. Cette stratégie est liée à des environnements très instables avec une forte prédation. Stratégie périodique La maturité sexuelle est retardée jusqu'à la réunion des conditions optimales de taille de réserves et d'environnement. Les pontes sont synchronisées à l'échelle de la population, ont souvent lieu aux périodes et aux lieux (flux migratoires) potentiellement favorables au développement. La fécondité est élevée, la taille des œufs assez réduite et le taux de croissance assez importants. Cette stratégie a souvent lieu dans des milieux exprimant des variations spatio-temporelles importantes et récurrentes des conditions de vie.	Winemiller et Rose (1992)
34 espèces d'eau douce française	Cinq variables étudiées : Fécondité relative Diamètre des œufs Soins parentaux Nombre de reproduction Age relatif à la maturité	Trois pôles et 2 gradients : Type 1 : optimisation de la survie des produits de la reproduction (salmonidés) Type 2 : pas de protection de la descendance, grande taille et longévité (sandre, brochet, brème d'eau douce) Type 3 : pas de protection de la descendance, fécondité relative forte, ponte fractionnée (vairon *Phoxinus phoxinus*, goujon *Gobio gobio*) Gradient Type1-Type3 : chabot commun *Cottus gobio* Gradient Type2-Type3 : cyprinidés de taille moyenne, lotte de rivière *Lota lota* et la perche commune	Pont *et al.* (1995)

Tableau 5 : Guildes reproductives des téléostéens (Balon 1975).

A. Espèces ne protégeant pas leurs œufs		
Espèces dispersant leurs œufs	En pleine eau : Pélagophiles	Anguille d'Europe *Anguilla anguilla*
	Sur le fond et en pleine eau : Lithopélagophiles	Éperlan européen *Osmerus eperlanus*, corégone blanc C*oregonus albula*
	Sur graviers et pierres : Lithophiles	Sandre américain *Sander vitreus*, aspe *Leuciscus aspius*, vimbe *Vimba vimba*
	Sur graviers et végétaux : Phytolithophiles	Perche commune, perchaude, gardon, brème d'eau douce
	Sur végétaux : Phytophiles	brochet, rotengle, tanche
	Sur sable : Psammophiles	Goujon
	Sur terre (hors eau) : Aérophiles	*Neochanna apoda*
Espèces dissimulant leurs œufs	Sur graviers et pierres : Lithophiles	Saumon de l'Atlantique
	Dans des mollusques : Ostracophiles	Bouvière *Rhodeus amarus*
	Sur les plages temporairement asséchées : Aéro-psammophiles	Capucette californienne *Leuresthes tenuis*
	En ruisseau et marais (temporairement asséchés) : Xérophiles	*Cynolebias bellottii*
B. Espèces protégeant leurs œufs		
Espèces choisissant leurs substrats de ponte	Sur graviers et pierres : Lithophiles	Gobie à tâches noires *Neogobius melanostomus*
	Sur végétaux : Phytophiles	Silure glane *Silurus glanis*
	Sur substrat aérien : Aérophiles	Pacoucine *Myloplus rubripinnis*
	En pleine eau : Pélagophiles	*Anabas spp.*
Espèces frayant dans des nids	Sur graviers et pierres : Lithophiles	Perche noire *Micropterus dolomieu*
	Sur végétaux : Phytophiles	Sandre, achigan à grande bouche *Micropterus salmoides*
	Sur sable : Psammophiles	*Abbottina rivularis*

	Dans des nids d'écumes : Aphrophiles	*Hepsetus odoe*
	Dans des cavités : Spéléophiles	Chabot commun
	Sur substrats variés : Polyphiles	Crapet-soleil *Lepomis gibbosus*
	Dans des nids élaborés : Ariadnophiles	Épinoche à trois épines *Gasterosteus aculeatus*
	Dans des anémones de mer : Actinariophiles	*Amphiprion spp.*
C. Espèces portant leurs œufs		
Incubation externe	Temporaire : Incubateurs de transfert	*Corydoras spp.*
	Dans la bouche : Incubateurs buccaux	Coq *Apogon imberbis*
	Dans la cavité branchiale : Incubateurs branchiaux	*Amblyopsis rosae*
	Sur le corps : Incubateurs auxiliaires	*Kurtus gulliveri*
	Dans des diverticules variés : Incubateurs avec poches	Syngnathe *Syngnathus abaster*
Incubation interne avec fécondation interne	Fécondation et incubation intra-oviducte : Incubateur seulement au début du développement	*Oryzias latipes*
	Fécondation et incubation intra-folliculaire : Incubateurs lécithotrophes	Gambusie *Gambusia affinis*, guppy *Poecilia reticulata*
	Fécondation et incubation intra-oviducte ou intra-ovarienne : Oophagie et Adelhophagie	Coelacanthe *Latimeria chalumnae*, Requin-taupe commun *Lamna nasus*
	Fécondation et incubation intrafolliculaire, intraovarienne ou intraoviducte : vivipares / trophodermes vivipares	Sélaciens, loquette d'Europe *Zoarces viviparus*

naturelle dans un environnement donné (Adams 1980). Les espèces qui habitent des environnements différents vont montrer des stratégies de vie différentes et cette relation entre habitat, stratégies écologiques et caractéristiques des populations a été définie comme le modèle évolutif *r*/*K* (MacArthur et Wilson 1967). Cette théorie est basée sur l'idée que la sélection naturelle agit sur les caractéristiques des espèces afin de maximiser la survie de la descendance (Adams 1980). Lorsque les conditions de vie sont prévisibles avec des risques faibles et un approvisionnement fiable et régulier en ressources, les animaux vont allouer une grande partie de leurs ressources à la survie de la descendance (stratégie *K*). Par contre, lorsque ces conditions sont imprévisibles avec un habitat variable ou perturbé, des risques élevés et un approvisionnement irrégulier, les animaux vont miser sur le nombre en allouant leurs ressources à la reproduction (stratégie *r*). Bien sûr, une espèce « n'adopte » pas soit la stratégie *r* ou *K*, elle va occuper une position relative dans le continuum *r* et *K* (Adams 1980).

Plusieurs études ont identifié une relation entre les caractéristiques d'une communauté et son habitat (Adams 1980, Winemiller et Rose 1992, Pont *et al.* 1995, Blanck *et al.* 2007). Les variables retenues pour rendre compte des stratégies de reproduction et de développement des espèces sont différentes selon l'étude (exemples présentés dans le **tableau 4**). En fonction de la classification retenue, les espèces retenues pour cette étude pourraient appartenir au même groupe (stratégie périodique, Winemiller et Rose 1992) ou à des groupes différents (Type 2 pour sandre et brochet et gradient Type 2 – Type 3 pour la perche commune, le gardon et le rotengle, Pont *et al*. 1995). Si ces classifications nous apportent une idée sur l'investissement des géniteurs, elles ne nous apportent cependant pas d'information sur les facteurs régissant le cycle de reproduction et le déroulement de ce dernier.

4.2.3.2. Regroupement des espèces en guildes reproductives

Balon (1975) a proposé une classification écologique des espèces basée sur l'analyse des stratégies de reproduction en considérant les paramètres suivant : la morphologie des premiers stades de développement, les sites et les comportements de reproduction. Cette classification vise à regrouper les espèces présentant une similarité au niveau de leur adaptation aux écosystèmes sans tenir compte de leurs origines phylogénétiques. Le concept se base sur la théorie de Kryzhanovsky (1949, dans Balon 1975) qui stipule que « les adaptations des poissons pour la reproduction et le développement reflètent non seulement les facteurs écologiques essentiels de la période embryonnaire, mais aussi les facteurs essentiels de tous les autres intervalles de la vie. Ces adaptations marquent la biologie des adultes et définissent le type de migration, les capacités d'invasion et les limites de la distribution » (Balon, 1975).
La classification de Balon (1975) propose trente-deux guildes, englobant les 30 000 taxons de téléostéens vivants, regroupées en trois sections majeures possédant chacune deux sous-sections (**Tableau 5**). Les espèces de notre étude se répartissent dans deux des trois sections majeures avec dans la section, A la perche commune et le gardon dans la même guilde (phytolithophiles dispersant leurs œufs) et le brochet et le rotengle dans une autre (phytophiles dispersant leurs œufs) et dans la section B, le sandre qui est classé parmi les espèces phitophiles frayant dans un nid.

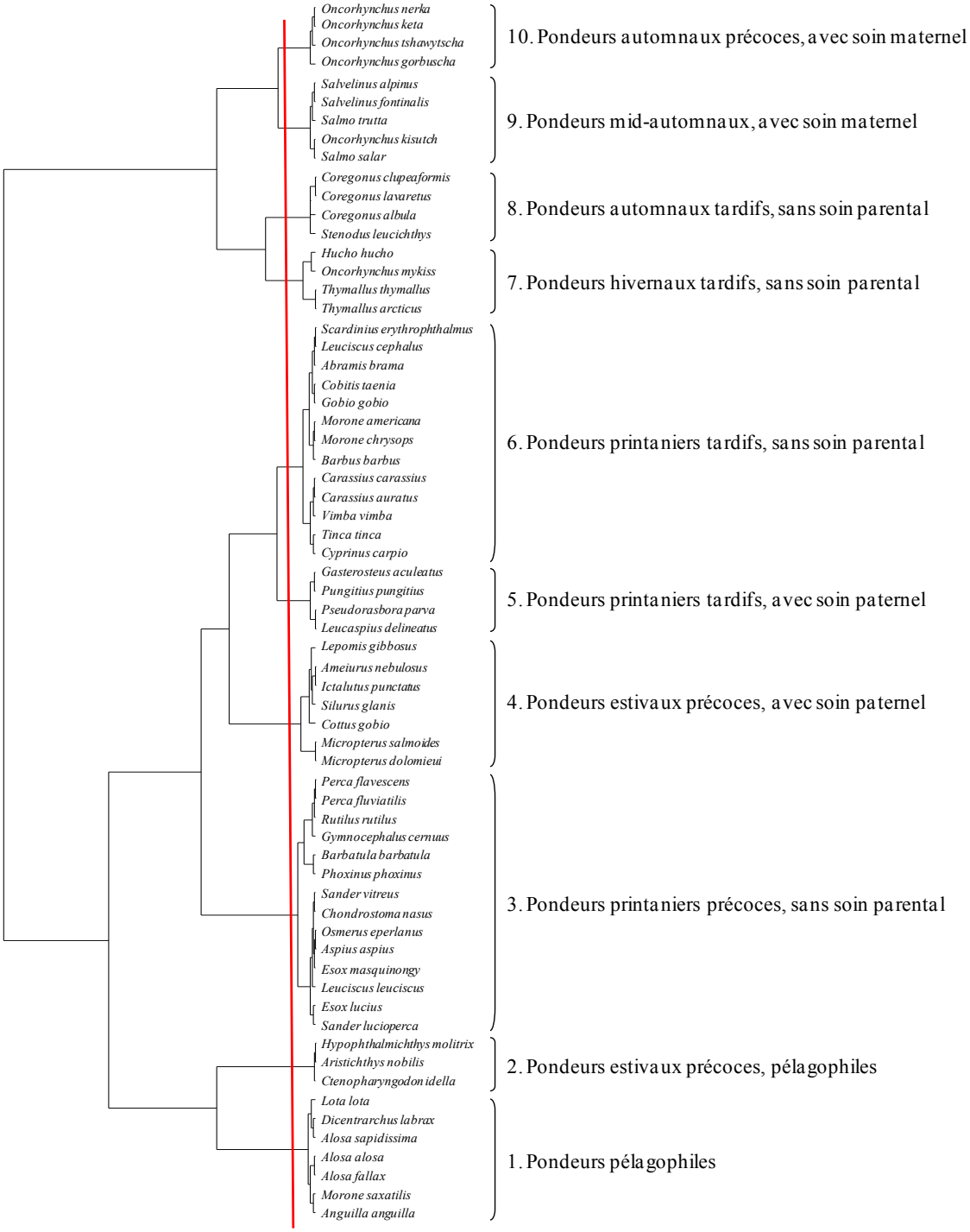


Figure 13 : Dendrogramme issu de la classification hiérarchique ascendante de 65 espèces de poissons d'eau douce tempérée basée sur l'analyse de 29 traits reproducteurs. 10 principaux groupes ont été déterminés (Teletchea *et al.* 2009a).

Les limites de cette classification sont liées au manque de connaissances sur les stratégies reproductives des téléostéens. En effet, Balon (1975) estime que les modes de reproduction sont bien connus uniquement pour 300 espèces et plus ou moins connus pour une centaine d'autres espèces. Les trente-deux guildes englobent toutes les stratégies de reproduction connues au moment de l'étude. Une meilleure connaissance ou la découverte de nouveaux écosystèmes pourraient modifier les groupements actuels. De plus, ces regroupements se basent sur les connaissances acquises sur les premiers stades de vie et non sur celles concernant les géniteurs et leurs réponses aux différents *stimuli* pilotant les cycles reproducteurs. Cette classification rend l'extrapolation des connaissances possible lorsqu'on veut s'intéresser aux premiers stades de vie mais moins pertinente quand on s'intéresse au cycle de reproduction proprement dit dans le but de contrôler la reproduction d'une espèce donnée. Enfin, cette classification est qualitative et limitée en termes de variables concernant les derniers stades du cycle de reproduction.

4.2.3.3. Typologie basée sur les traits reproductifs

En se basant sur les données numériques présentes dans la littérature, Teletchea *et al.* (2009a) ont étudié les potentielles convergences biologiques de 65 espèces de poissons d'eau douce tempérée. Les traits étudiés sont directement liés à la fonction de reproduction et l'analyse statistique sur la base des 29 traits retenus (parmi 135) a permis de classer les espèces en 10 groupes fortement caractérisés par la température pendant l'incubation des œufs, les soins apportés aux larves et la ponte (**Figure 13** ; Teletchea *et al.* 2009a). Deux de ces critères (température pendant l'incubation des œufs et la période de ponte) sont eux-mêmes reliés à la période de reproduction, elle-même liée au déterminisme environnemental du cycle de reproduction (Migaud *et al.* 2010). Alors que certains groupes comme celui des « pondeurs estivaux précoces aux œufs pélagiques (groupe 2) » contiennent des espèces phylogénétiquement proches, d'autres comme celui des « pondeurs printaniers précoces sans soins parentaux (groupe 3) » englobent des espèces appartenant à cinq familles différentes. Ceci illustre que les extrapolations des connaissances biologiques d'une espèce à d'autres ne peuvent être menées sur la seule base de la phylogénie (Balon 1975) et que des taxons phylogénétiquement éloignés peuvent présenter des convergences biologiques et *vice-versa* (Balon 1975, Winemiller 1989).

La pertinence de cette étude réside dans le fait d'avoir restreint son champ d'étude à une même fraction de téléostéens : les poissons d'eau douce tempérée (Teletchea *et al*. 2009a). D'après la littérature, le cycle de reproduction de ces espèces est contrôlé par l'action conjointe ou individuelle de la température et de la photopériode (Bromage *et al.* 2001). De plus, cette étude a inclus des données concernant un grand nombre d'espèces (65 en tout) en tenant compte de critères s'apparentant aux géniteurs, aux pontes, aux œufs et aux larves ce qui a permis de déceler de nouvelles convergences et divergences. Dans la base de données (STOREFISH), Teletchea *et al.* (2009a) ont tenu compte du biais de la distribution spatiale et pris en compte en priorité les données issues du centre de la distribution spatiale des espèces quand elles étaient disponibles, sinon un recoupement des données a été réalisé. L'inconvénient majeur de cette étude est qu'elle s'intéresse uniquement aux traits biologiques et non aux variations de ces traits en fonction des conditions environnementales. Le lien entre

Tableau 6 : Tableau de synthèse de la répartition des espèces d'étude en fonction des différentes classifications présentées ci-dessus.

	Phylogénie	Relations entre facteurs externes et cycle de reproduction	Déterminisme environnemental du cycle de reproduction	Stratégies r et K	Guildes reproductives	Traits reproductifs
Perche commune	Perciformes, percidés	Groupe 2 : gamétogenèse initiée début de l'automne	Groupe 2 : gamétogenèse initiée sous photopériode ET température décroissantes	Type 2 – Type 3 (pas de protection de la descendance, fécondité relative forte, ponte fractionnée)	Phytolithophiles non-protecteurs dispersant leurs œufs	Pondeurs printaniers précoces
Sandre				Type 2 : pas de protection de la descendance, grande taille et longévité	Phytophiles frayant dans des nids	
Gardon	Cypriniformes, cyprinidés		Groupe 3 : gamétogenèse initiée sous photopériode OU température décroissante	Type 2 – Type 3	Phytolithophiles non-protecteurs dispersant leurs œufs	
Rotengle					Phytophiles non-protecteurs dispersant leurs œufs	Pondeurs printaniers tardifs
Brochet	Esociformes, ésocidés	?	?	Type 2		Pondeurs printaniers précoces
	Betancur *et al*. (2013)	Thibault (1969) et Billard (1980)	Wang *et al*. (2010)	Pont *et al*. (1995)	Balon (1975)	Teletchea *et al*. (2009)

les traits biologiques utilisés dans l'étude et le déterminisme environnemental du cycle de reproduction n'étant pas établi, l'extrapolation des connaissances concernant le cycle de reproduction d'une espèce à une autre paraît peu évidente. Seulement, comme mentionné précédemment, la période de reproduction est très probablement liée au moment du déclenchement du cycle et donc à son déterminisme environnemental et à la vitesse du déroulement du cycle de reproduction et donc aux facteurs qui modulent cette vitesse. En effet, plusieurs auteurs pensent que le mécanisme déterminant le moment d'enclenchement d'un cycle de reproduction est probablement l'effet de la conjoncture de deux composants : un cycle endogène de développement de gonades et un mécanisme de synchronisation de ce cycle piloté par les variations environnementales (Wotton 1998, Migaud *et al.* 2010). L'initiation du cycle de reproduction est définie par une « fenêtre d'opportunité » (windows of opportunity) spécifique à l'espèce (Bromage *et al.* 2001). Cette « fenêtre d'opportunité » permet une synchronisation précise du développement des gonades et des pontes avec les réserves disponibles dans l'organisme (géniteurs) et aussi la nourriture disponible dans le milieu pour la future descendance (Thorpe *et al.* 1989, Campbell *et al.* 2003). Des expérimentations sont nécessaires pour valider les résultats et mettre à jour les mécanismes communs entre les espèces appartenant au même groupe.
Les limites de cette classification, comme toutes les autres, sont directement liées à la relation entre les variables étudiées et le questionnement scientifique que l'on se pose initialement. En effet, cette classification ne sera pas pertinente si le questionnement concernait la croissance. Nous nous intéressons dans cette démarche à deux groupes « les pondeurs printaniers précoces sans soins parentaux (groupe 3) » et « les pondeurs printaniers tardifs sans soins parentaux (groupe 6) » pour diverses raisons. Tout d'abord, le groupe des « pondeurs printaniers précoces » comporte 14 espèces représentant cinq familles différentes dont la famille des cyprinidés représentée par dix espèces dans le groupe des « pondeurs printaniers tardifs ». Attester de l'homogénéité au sein du groupe des « pondeurs printaniers précoces » malgré la grande diversité phylogénétique qui y est présente montrerait que l'extrapolation des connaissances d'une espèce à une autre pour une fonction biologique donnée devrait avoir d'autres bases que la simple appartenance à une même famille. De plus, le groupe des « pondeurs printaniers précoces » présente plusieurs espèces d'intérêt aquacole en Europe et en Tunisie dont le sandre, la perche, le gardon et le brochet.

Il faut noter que les classifications susmentionnées ont pour but de répondre chacune à un questionnement précis qui concerne soit le rapprochement génétique, soit le contrôle environnemental du cycle de reproduction, soit les premiers stades de vie, soit la reproduction des espèces. Il est donc logique que des espèces telles que la perche, le sandre et le gardon qu'on retrouve dans le même groupe « pondeurs printaniers précoces sans soins parentaux » dans la classification de Teletchea *et al*. (2009a) se retrouvent réparties dans des groupes différents dans les regroupements de Thibault (1969), la classification de Pont *et al*. (1995) et les regroupements de Balon (1975) (**Tableau 6**). La démarche scientifique serait d'adapter le choix d'une classification en vue d'une extrapolation des connaissances à la question scientifique posée et à la fonction biologique étudiée.

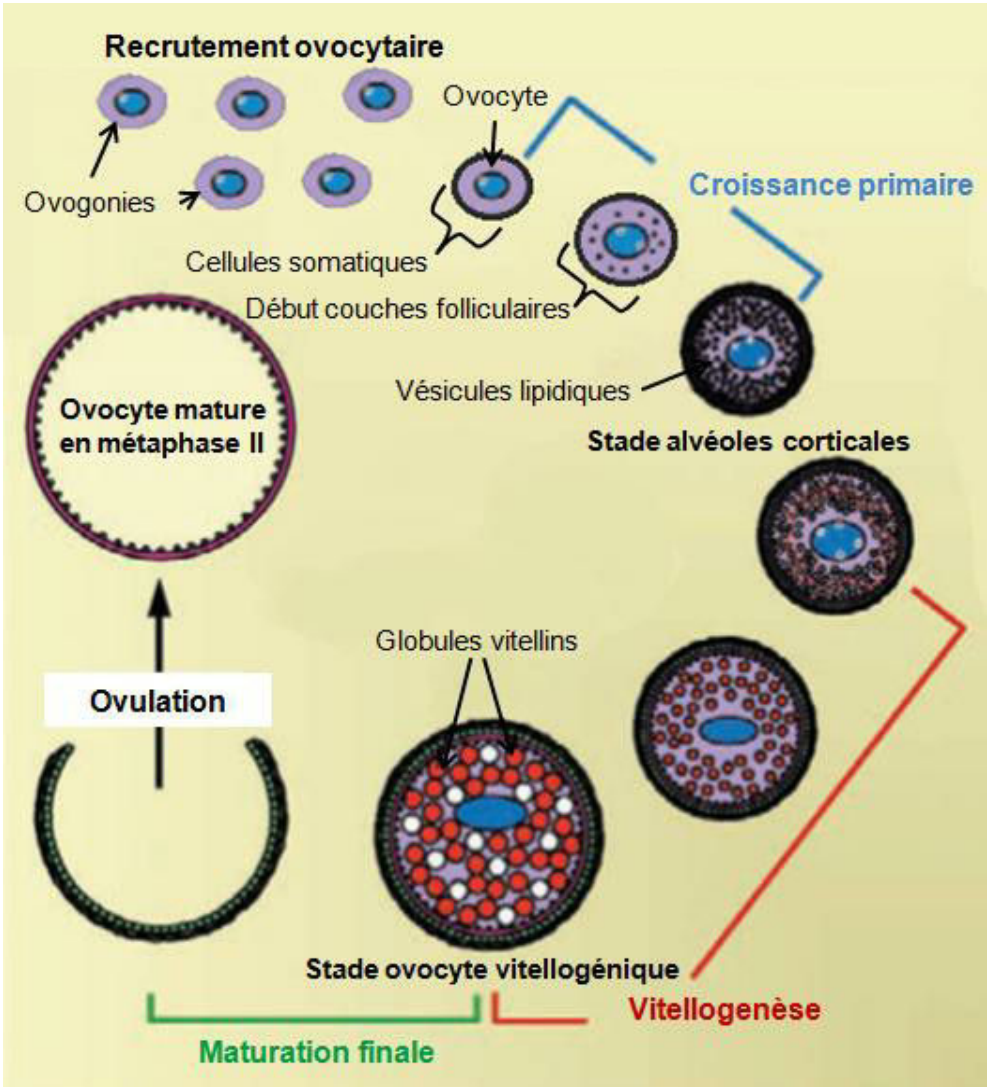


Figure 14 : Description schématique des stades de l'ovogenèse chez le bar blanc d'Amérique *Morone americana*. Les ovogonies se multiplient par mitose pour donner des ovocytes primaires qui initient la première division méiotique. La phase de croissance primaire a lieu avec une incorporation de vésicules vitellines et une différenciation des couches folliculaires. La vitellogenèse a lieu ensuite avec une incorporation des globules vitellins, puis la maturation méiotique finale avec la rupture de la vésicule germinale et l'émission du premier globule polaire (adapté d'après Reading et Sullivan 2011).

5. Etat de l'art de la reproduction et du déterminisme environnemental des cycles de reproduction chez les téléostéens d'eau douce

L'un des critères précédemment décrits pour le choix d'une espèce candidate à la domestication est sa capacité à se reproduire facilement dans les conditions d'élevage (se référer au paragraphe 1.1.). En effet, un approvisionnement stable, facile et indépendant des populations sauvages en œufs, larves et juvéniles destinés au grossissement est important pour la durabilité de la filière (Teletchea et Fontaine 2012). La compréhension et le contrôle des conditions permettant l'acquisition de la puberté sexuelle, l'initiation du cycle de reproduction, le déroulement de ce dernier et le déclenchement des pontes de bonne qualité sont essentiels (Liao et Huang 2000, Bilio 2007a, Williams 2008, Mylonas *et al.* 2010). La possibilité de simplifier les procédures de contrôle des étapes du cycle de reproduction et d'induction de pontes hors-saison en qualité et quantité suffisante est un enjeu majeur pour le maintien d'une production toute l'année (Jobling 2010, Abdulfatah *et al.* 2011). Il faut noter que le contrôle de la reproduction peut se faire dans le but d'induire les cycles comme dans le but de les inhiber. En effet, la maturité sexuelle peut affecter négativement la production d'une espèce étant donné qu'elle favorise des comportements agressifs, une diminution de la croissance et une sensibilité accrue aux maladies (Bostock *et al.* 2010). Le contrôle des cycles de reproduction peut se faire de diverses manières notamment grâce aux traitements hormonaux et aux manipulations photopériodiques et/ou thermiques (Bromage *et al.* 2001, Devlin et Nagahama 2002).

5.1. Principales étapes et contrôle neuroendocrinien du cycle de reproduction

5.1.1. Principales étapes du cycle de reproduction

Dans cette partie, nous allons présenter de manière très succincte les cycles de reproduction chez les femelles et les mâles pour une meilleure compréhension des paragraphes suivants.

5.1.1.1. Cycle de reproduction chez les femelles des téléostéens

Chez les femelles, un cycle de reproduction peut être décomposé en trois grandes parties qui correspondent à des stades physiologiques et de développement des ovocytes distincts : l'initiation, la gamétogenèse et les stades finaux (**Figure 14** ; Wang *et al.* 2010).

L'initiation du cycle de reproduction s'accompagne de la transition du stade de cellules germinales primordiales en ovocytes primaires (Lubzens *et al.* 2010). Les ovogonies subissent de multiples mitoses et sont entourées par des cellules somatiques qui donneront par la suite les couches folliculaires. L'initiation de la première division méiotique achève la transition en ovocytes primaires (Wallace et Selman 1981, Selman *et al.* 1993).

On regroupe sous la phase de l'ovogenèse la phase de croissance primaire et la vitellogenèse. Pendant cette phase, la masse des gonades augmente considérablement. La phase de croissance primaire précède le passage au stade d'alvéoles corticales. Ce passage est antérieur ou concomitant avec le commencement de l'endocytose des lipides et du vitellus sous forme de vésicules de nature mucopolysaccharidique ou glycoprotéique et le début de la

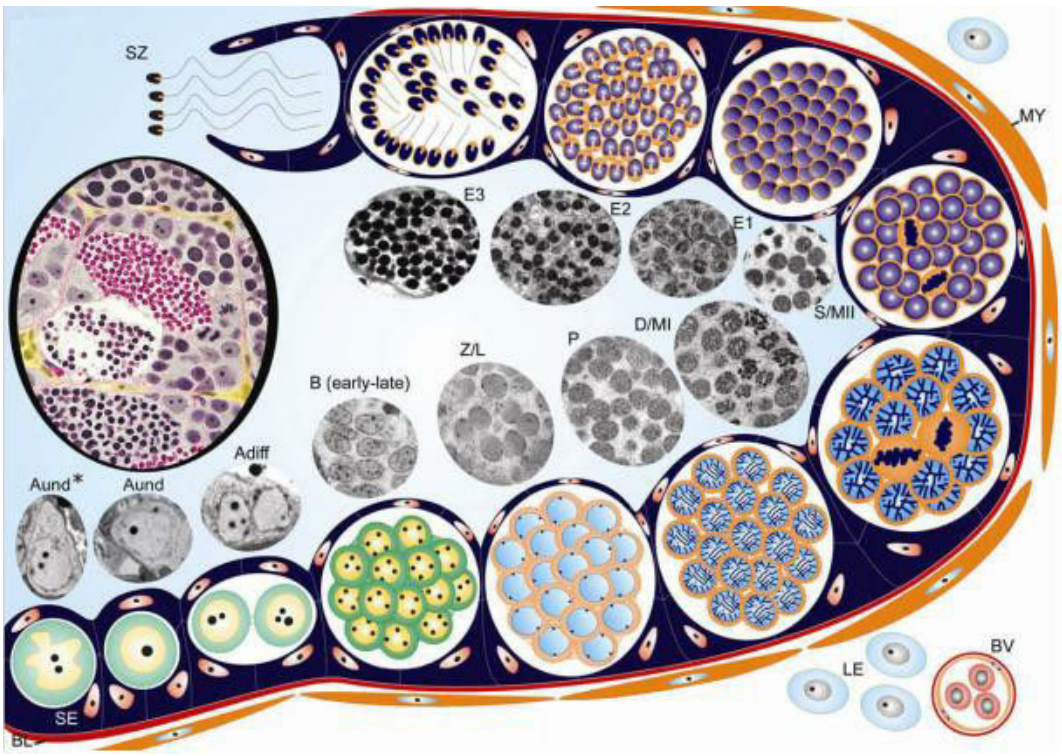


Figure 15 : Les différents stades cellulaires observés lors de la spermatogenèse chez le poisson zèbre *Danio rerio*. Les segments des tubules spermatogéniques illustrent les différents stades. L'épithélium germinal comporte les cellules de sertoli (SE) et les cellules germinales. Il est délimité par la lame basale (BL) et les cellules myoïdes péritubulaires (MY). On observe aussi sur le schéma les cellules de Leydig (LE), les vaisseaux sanguins (BV), les spermatogonies A indifférenciées (Aund*/Aund), les spermatogonies A différenciées (Adiff), les spermatogonies B (B), les spermatocytes primaires au stade leptotène/zygotène (Z/L), les spermatocytes primaires au stade pachytène (P), les spermatocytes au stade diplotène/en métaphase I (D/MI), les spermatocytes secondaires en métaphase II (S/MII), les spermatides précoces (E1), intermédiaires (E2) et finaux (E3) et les spermatozoïdes (SZ) (Schulz *et al.* 2010).

différenciation des couches folliculaires (Lubzens *et al.* 2010). Les alvéoles corticales apparaissent et remplissent la périphérie des ovocytes (Selman *et al.* 1993), puis envahissent peu à peu le cytoplasme au fur et à mesure que l'ovocyte croît. La vitellogenèse correspond à l'incorporation des globules vitellins (Le Menn *et al.* 2007). Le vitellus est composé à ce stade de protéines vitellines résultant du clivage de la vitellogénine produite par le foie. La croissance des follicules ovariens est massive grâce à l'intégration de lipides et de protéines vitellines. Parallèlement, la différenciation des enveloppes a lieu et s'achève à la fin de cette phase (Wallace et Selman 1981, 1990, Brooks *et al.* 1997, Le Menn *et al.* 2007).
La maturation méiotique finale a lieu une fois que l'ovocyte a terminé sa croissance. A ce moment, son noyau migre du centre vers le pôle animal à proximité du micropyle, lieu de pénétration du spermatozoïde (Nagahama 1983). L'endocytose est arrêtée, la méiose reprend et est suivie de la rupture de la vésicule germinale, de l'émission du premier globule polaire et de l'ovulation (Le Menn *et al.* 2007, Cerdà *et al.* 2008).

5.1.1.2. Cycle de reproduction chez les mâles des téléostéens

Chez les mâles, la spermatogenèse est un processus hautement organisé au cours duquel les spermatogonies diploïdes prolifèrent et se différencient en spermatozoïdes haploïdes matures (**Figure 15**). Ce processus peut être divisé en trois parties : la phase mitotique ou spermatogoniale avec toutes les générations de spermatogonies ; la phase méiotique avec les spermatocytes primaires et secondaires et la spermiogenèse avec la différentiation des spermatides haploïdes en spermatozoïdes mobiles et flagellés (Schulz *et al.* 2010).
Au cours de la phase mitotique, les spermatogonies A vont se diviser en spermatogonies indifférenciées et différenciées. Ces dernières ont un potentiel réduit de divisions cellulaires et sont destinées à former les futurs spermatozoïdes. Les cellules issues d'une même cellule souche restent interconnectées par des ponts cytoplasmiques ce qui synchronise leur développement en un cyste (Loir *et al.* 1995). Les spermatogonies A différenciées vont donner des spermatogonies B qui vont se diviser plus rapidement (Schulz *et al.* 2005). Après la mitose finale, les spermatogonies B entrent dans le processus de méiose ce qui donne les spermatocytes aux stades leptotène, zygotène, pachytène et diplotène (Cobb et Handel 1998). Enfin, à la fin de la méiose, les spermatides entrent en spermiogenèse (phase de différenciation) durant laquelle le flagelle est développé. L'ADN est compacté à son maximum dans un noyau minuscule et le matériel cellulaire superflu est expulsé dans le corps résiduel (Mattei 1970, Quagio-Grassiotto et Oliveira 2008).
En plus des cellules sexuelles, il existe des cellules somatiques dans les testicules qui sont impliquées dans la spermatogenèse : les cellules de Leydig et de Sertoli. Les cellules de Leydig se retrouvent dans les tissus conjonctifs et sont impliquées dans la production des stéroïdes sexuels. Les cellules de Sertoli sont étroitement associées aux cellules sexuelles et interviennent dans le soutien, la nutrition et dans la phagocytose des cellules germinales en cas de dégénérescence (Billard *et al.* 1972, Luksiène et Svedang 1997, Schulz et Nóbrega 2011). Elles jouent aussi un rôle dans l'accumulation et l'excrétion des lipides formant le liquide séminal (Billard *et al.* 1972, Schulz et Nóbrega 2011). Il faut noter que durant la spermatogenèse la taille des cellules diminue, les spermatogonies étant les cellules les plus

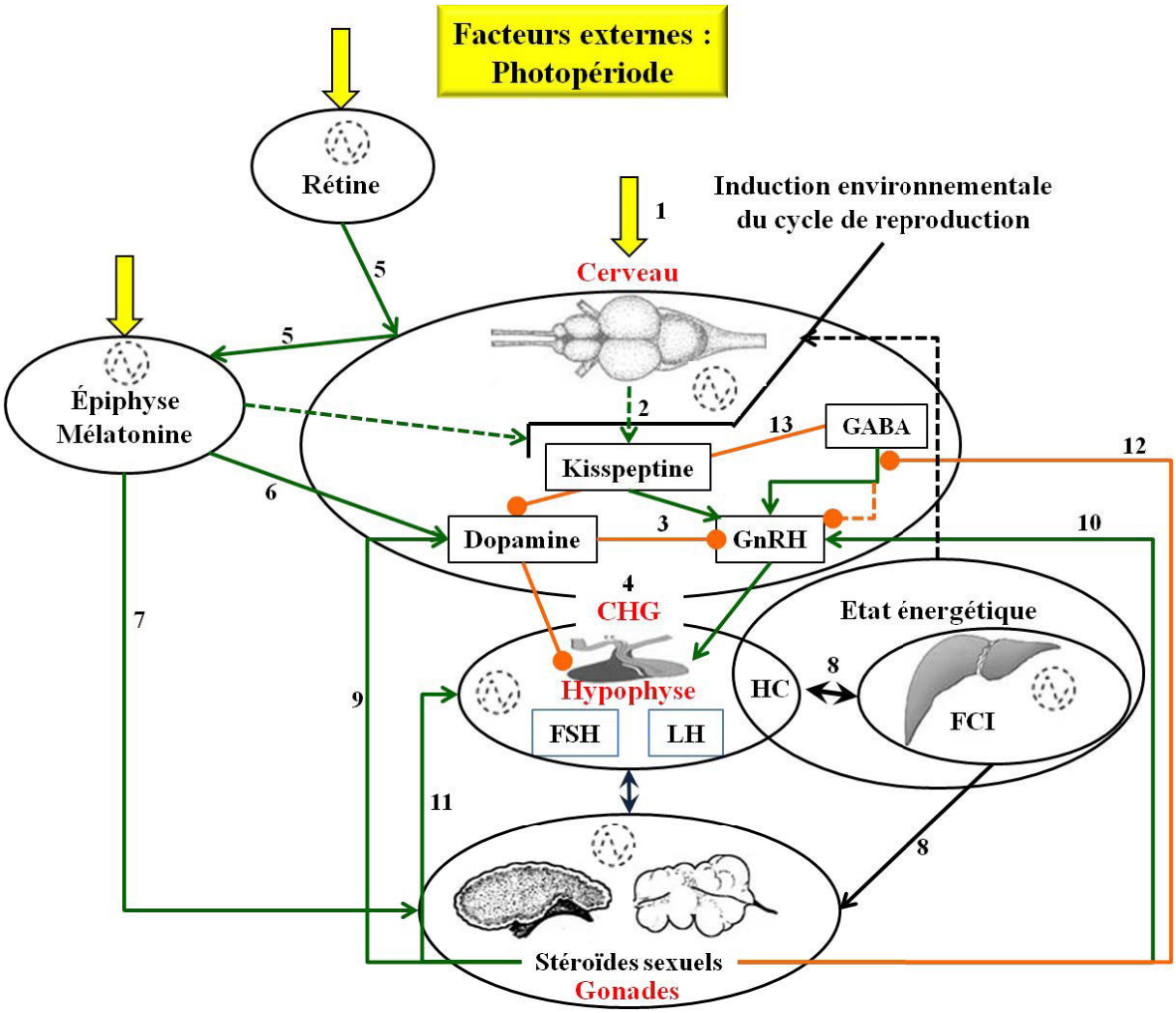


Figure 16 : Modèle de contrôle photopériodique du cycle de reproduction chez les poissons d'eau douce tempérée adapté de Van Der Kraak *et al.* (1998) et Migaud *et al.* (2010). Les flèches jaunes représentent les informations lumineuses, les flèches vertes représentent un effet stimulateur alors que les flèches oranges représentent un effet inhibiteur. Les flèches en pointillé représentent les voies encore méconnues. Les vagues en ligne brisées représentent les horloges endogènes.

imposantes et les spermatozoïdes les plus petites, ce qui a une conséquence directe sur le poids des gonades et l'IGS chez les mâles (Luksiène et Svedang 1997).

5.1.2. Contrôle neuroendocrinien du cycle de reproduction

Les deux fonctions des gonades, la synthèse des hormones et la production des gamètes, sont régies par un contrôle neuroendocrinien qui associe des stimulations environnementales exogènes aux activités glandulaires endogènes par l'intermédiaire de l'axe hypothalamus-hypophyse-gonade (Devlin et Nagahama 2002). Plusieurs molécules sont en jeu, dont la mélatonine (hormone libérée la nuit par la glande pinéale), la dopamine, les gonadolibérines (GnRH), les hormones hypophysaires, et les stéroïdes sexuels. Néanmoins, les modes d'action demeurent relativement peu connus (Leder *et al.* 2006, Filby *et al.* 2008). Les recherches menées suggèrent que les informations lumineuses (**Figure 16**) perçues via des photorécepteurs nichés dans le cerveau et probablement localisés au niveau de l'hypothalamus initient la cascade reproductive (**1** : Masuda *et al*. 2003) via une voie encore méconnue. Ceci stimule (**2** : suggéré à la lumière des résultats de Martinez-Chavez *et al*. 2008b) la régulation de la synthèse de la GnRH par la kisspeptine (**3** : Filby *et al*. 2008, Elizur 2009) et l'axe reproducteur cerveau-hypophyse-gonade (**4** : Nagahama 1994, Weltzien *et al*. 2003). La GnRH est également inhibée par la dopamine (Van Der Kraak *et al*. 1998). La mélatonine semble jouer un rôle modulateur et non déterminant dans la régulation de l'axe CHG chez les espèces tempérées. La lumière est perçue par la rétine et par l'épiphyse (ou glande pinéale) selon l'espèce (**5** : Migaud *et al*. 2007). La mélatonine est alors synthétisée dans l'épiphyse et interagit avec la cascade reproductive au niveau d'un certain nombre d'étapes clés comme l'inhibition de la FSH, la LH et par conséquent des stéroïdes sexuels via le système dopaminergique (**6** : Sébert *et al*. 2008) et la synchronisation de la maturation ovocytaire finale (**7** : Chattoraj *et al*. 2005, 2008, Maitra *et al*. 2005). Les interactions avec le système kisspeptine n'ont pas encore été mises en évidence chez les poissons mais existent chez les mammifères (Migaud *et al*. 2010). L'initiation du cycle de reproduction dépend également de l'état physiologique des poissons et cette information est portée par des messagers clés comme le facteur de croissance insuline-like (FCI) et l'hormone de croissance (HC) (**8** : Weil *et al*. 2003, Yu et Ge 2007, Kaiya *et al*. 2008). Ces messagers interagissent avec la cascade reproductive via des voies encore méconnues. Il ne faut pas ignorer la présence d'horloges endogènes dont les rôles et les interactions demeurent non éclaircis (Migaud *et al*. 2010). Les stéroïdes sexuels, et plus précisément le 17β-œstradiol et la testostérone, sont connus pour exercer des rétrocontrôles positifs (**10** et **11**) ou négatifs (**9** et **12**) sur la sécrétion de la LH. Les rétrocontrôles négatifs des stéroïdes sexuels sur la LH semblent passer par une régulation indirecte de la sécrétion de la GnRH. Ils peuvent s'effectuer via une diminution de l'activité stimulatrice du système GABA (**12**) ou une augmentation de l'activité inhibitrice du système dopaminergique (**9**). En plus, de ces rétrocontrôles négatifs, il existe des rétrocontrôles positifs exercés par les stéroïdes sexuels sur les teneurs en LH qui passent soit par une stimulation de la sécrétion de la GnRH et donc de la LH (**10**) soit par une stimulation directe de la synthèse de la LH (**11**) (Van Der Kraak *et al*. 1998). Tous ces mécanismes détaillés ci-dessous conduisent à un contrôle très fin de la cascade reproductive.

5.1.2.1. Les hormones et les neuromédiateurs

Plusieurs hormones et neuromédiateurs sont impliqués dans le contrôle du cycle de reproduction. Les études menées ont souligné le rôle de la mélatonine et de la dopamine. La mélatonine est une hormone secrétée principalement par la glande pinéale pendant la nuit. Elle agit comme transmetteur des signaux environnementaux, principalement les informations lumineuses, et joue un rôle dans la synchronisation de divers comportements et processus physiologiques (Zachmann *et al.* 1992, Pandi-Perumal *et al.* 2006). Il existe deux mélatonines, une synthétisée au niveau des cellules photo-réceptrices de la glande pinéale, l'autre par certains types cellulaires des couches « nucléaire interne » et « ganglionnaire » de la rétine. La mélatonine pinéale est libérée dans la circulation sanguine et constitue le signal photopériodique hormonal alors que la mélatonine rétinienne est secrétée et métabolisée au niveau de la rétine et joue un rôle auto/paracrine (Besseau 2007). Les études ont démontré que le contrôle photopériodique de la sécrétion de mélatonine est lié à celui de l'enzyme arylalkylamine *N*-acétyltransférase AANAT2 qui catalyse la première étape de sa production (Klein *et al.* 2007). Néanmoins, la sécrétion de la mélatonine ne dépend pas uniquement de la photopériode puisque la température régit également l'activité enzymatique de l'AANAT2 (Thibault *et al.* 1993). En effet, il existe une corrélation entre le maximum de la réponse et le préférendum thermique de l'espèce considérée (18-25°C chez le brochet et 27°C chez la dorade royale, *Sparus aurata*). Ainsi, l'organe pinéal intègre les données environnementales à partir de deux paramètres : la photopériode et la température (Zachmann *et al.* 1992, Falcón *et al.* 1994).

La dualité du contrôle neuroendocrinien du cycle de reproduction par le couple GnRH/dopamine a été mise en évidence chez de nombreux téléostéens. La dopamine joue un rôle inhibiteur principalement dans les dernières phases de la gamétogenèse (maturation finale et ovulation chez les femelles, spermiation chez les mâles), mais peut aussi être impliquée dans les premières phases de la gamétogenèse et interagir avec la GnRH dans le contrôle de la puberté (Dufour *et al.* 2010). En effet, certaines lésions du cerveau engendreraient une libération massive de LH permettant d'induire l'ovulation chez les femelles gravides de poisson rouge *Carassius auratus* même lorsque les conditions environnementales l'inhibent (Peter et Crim 1978). Peter *et al.* (1986, 1991) ont également montré que l'inhibition de la synthèse de la LH peut être mimée par les agonistes de la dopamine et bloquée par les antagonistes de cette dernière. Le rôle inhibiteur de la dopamine a été confirmé chez d'autres espèces dont la carpe commune et *Paramisgurnus dabryanus* (Lin *et al.* 1988), la tanche (Podhorec *et al.* 2012), la truite arc-en-ciel (Linard *et al*. 1995, Saligaut *et al*. 1999, Vacher *et al*. 2000) et le mulet à grosse tête *Mugil cephalus* (Aizen *et al*. 2005). Néanmoins, il n'existe pas de contrôle dopaminergique chez certaines espèces comme le tambour brésilien *Micropogonias undulatus* (Copeland et Thomas 1989) et la dorade royale (Zohar *et al*. 1995). Une relation entre la mélatonine et la dopamine pour la régulation du cycle de reproduction a été mise en évidence chez l'anguille d'Europe. En effet, l'administration de mélatonine augmente l'expression de la tyrosine hydroxylase et par conséquent celle de la dopamine, et l'activation du système dopaminergique inhibe l'expression des sous-unités β de la FSH et la LH et diminue drastiquement les teneurs plasmatiques de 11-kétotestostérone (Sébert *et al.* 2008).

5.1.2.2. Les hormones du cerveau et de l'hypophyse

Les gonadolibérines GnRH (Gonadotropin-Releasing Hormone)

Le rôle des GnRHs dans la régulation hormonale du cycle de reproduction est attesté. Les gonadolibérines font partie de la cascade d'événements coordonnant la reproduction chez les vertébrés (Parhar 2002). La GnRH est un décapeptide couplé à un peptide signal par son extrémité NH_2 et par une séquence Gly-Lys-Arg suivie par le GnRH-associated peptid GAP du côté de son extrémité COOH-terminale (Fernald et White 1999). Le segment codant de la GnRH présente une très forte similarité inter-espèces (Sherwood *et al.* 1983, Nabissi *et al.* 2000, Morgan *et al*. 2006). En général, tous les poissons téléostéens présentent soit deux formes de GnRH comme chez l'anguille d'Europe, le poisson rouge, le poisson zèbre, le poisson-chat nord-africain *Clarias gariepinus* et le saumon de l'Atlantique soit trois formes de GnRH comme chez *Oryzias latipes*, la dorade royale et le tilapia du Mozambique *Oreochromis mossambicus* (Kah *et al.* 2004). Quelques exceptions existent, ainsi trois formes de GnRH ont été isolées chez le corégone de lac *Coregonus clupeaformis* et le hareng de l'Atlantique *Clupea harengus* (Carolsfeld *et al.* 2000).

En tenant compte des sites d'origine, de la migration et de la localisation finale des cellules productrices de GnRH dans le mésencéphale et le prosencéphale, trois types de GnRH ont été classés :

- Une forme hypothalamique principalement localisée dans l'aire septo-préoptique (GnRH-I ou mammalian-GnRH) qui est dépendante de l'espèce (Sherwood et Wu 2005). Les axones des neurones GnRH-I se projettent dans l'hypophyse (Yamamoto *et al.* 1998) et la GnRH-I a une activité pulsatile épisodique, régulière et spontanée (Kanda *et al.* 2010). La GnRH-I peut être cruciale pour la synthèse et la libération de l'hormone folliculo-stimulante FSH (follicle-stimulating hormone) et l'hormone lutéinisante LH (luteinizing hormone), la fonction olfactive et la métamorphose chez les vertébrés (Parhar 2002).
- Une forme mésencéphalique dans le *tegmentum* mésencéphalique (GnRH-II ou chicken-GnRH) qui a une activité régulière de type pacemaker (Kanda *et al.* 2010). La distribution large des neurones à GnRH-II suggère un rôle neuromodulateur et stimulateur des comportements reproductifs, ainsi qu'une probable implication dans la régulation fine de certains processus reproductifs (Parhar 2002, Limonta *et al.* 2003).
- Et une forme télencéphalique le long du nerf terminal (GnRH-III ou Salmo- GnRH) (Fernald et White 1999, Parhar 2002) possédant une activité régulière pulsatile de type pacemaker (Kanda *et al.* 2010). Les neurones synthétisant la GnRH-III sont distribués le long des bulbes olfactifs antérieurs avec un ganglion distinct (nucleus olfactoretinalis NOR). Ce dernier peut agir en tant que neuro-modulateur, excréteur d'hormones hypophysiotropes et régulateur des comportements reproductifs associés à la vision (Parhar 2002).

  Chez les espèces présentant uniquement deux formes de GnRH, la GnRH-III correspond au même peptide que celui exprimé dans l'hypothalamus, mais une troisième variante différente du point de vue moléculaire est exprimée chez les espèces qui en présentent trois (Palevitch *et al.* 2007).

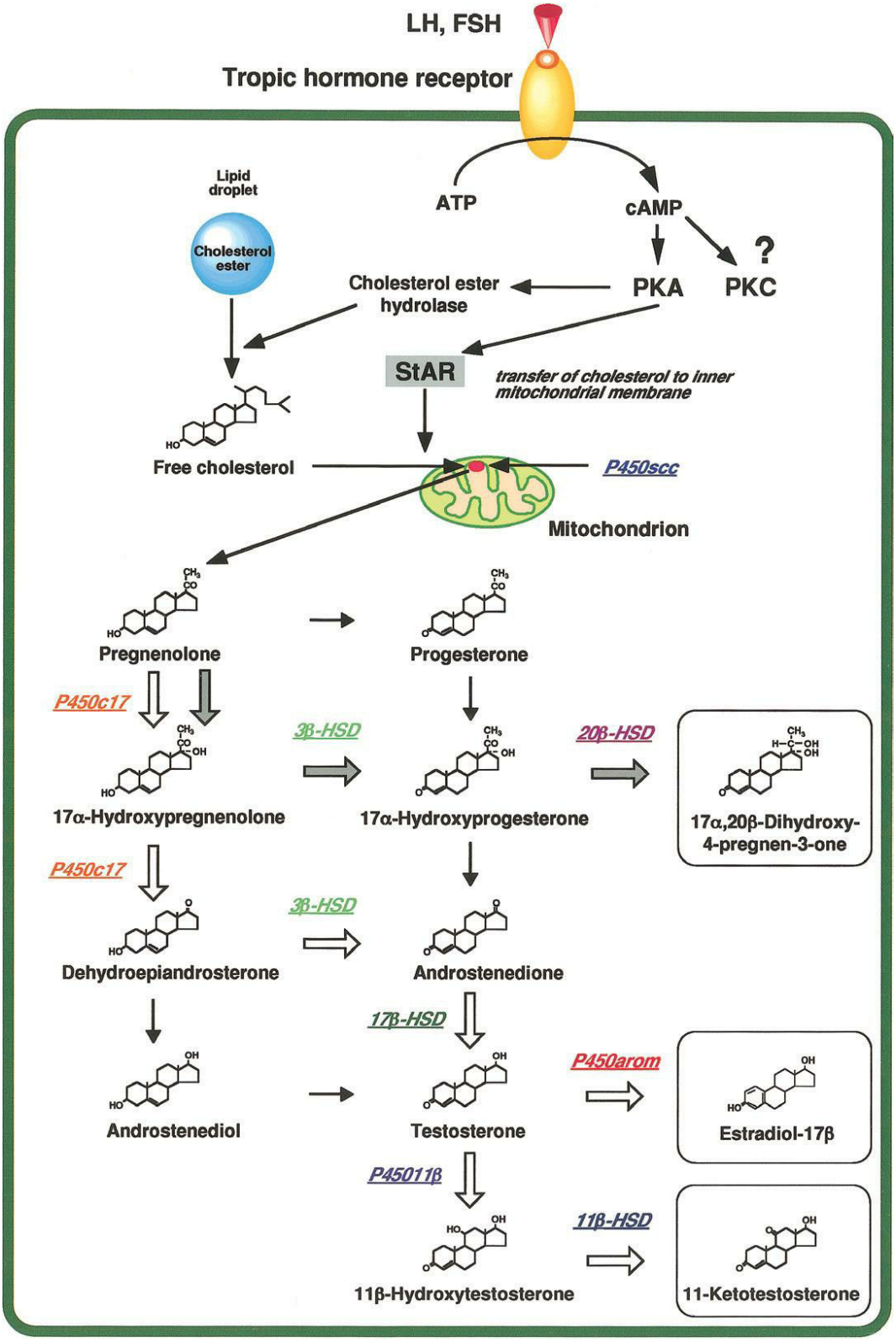


Figure 17 : le métabolisme des stéroïdes dans les gonades des téléostéens. Suite à l'interaction entre les gonadotrophines (FSH et LH) avec leurs récepteurs, la protéine StAR est rapidement synthétisée dans le cytoplasme. Elle s'associe au cholestérol et facilite son transfert à l'intérieur des mitochondries pour entrer en contact avec le cytochrome P450, enzyme de clivage de chaine latérale (P450scc). D'autres enzymes stéroïdogéniques entrent en jeu par la suite pour synthétiser les stéroïdes sexuels. Les flèches blanches indiquent les voies possibles de synthèse d'androgènes et les flèches grises, celles des progestènes (Melamed et Sherwood 2005).

Hormones gonadotropes hypophysaires

Chez les téléostéens comme chez les autres vertébrés, la reproduction est contrôlée par les hormones gonadotropes hypophysaires (GTHs). En effet, une hypophysectomie chez des femelles matures de guppy (Pandey 1969 dans Kopiejewska 2003) et de *Heteropneustes fossilis* (Sundararaj *et al.* 1972) engendre une absence des ovocytes vitellogéniques. En conséquence le processus de gamétogenèse ne peut pas exister en l'absence des gonadotropines (Kopiejewska 2003). L'hypophyse des téléostéens produit deux hormones gonadotropes : la FSH et la LH. A ce jour, ces deux GTHs distinctes ont été identifiées et caractérisées chez certains salmonidés (Suzuki *et al.* 1988, Swanson *et al.* 1991), perciformes (Koide *et al.* 1993, Okada *et al.* 1994, García-Hernández *et al.* 1997), cypriniformes (Van der Kraak *et al.* 1992) et pleuronectiformes (Weltzien *et al.* 2003).
Chez les téléostéens, les gonadotrophines sont produites par deux populations cellulaires distinctes : les cellules productrices de la FSH sont à proximité des cellules somatotropes hypophysaires alors que les cellules productrices de LH sont situées à la périphérie (Melamed *et al.* 1998). Leur sécrétion est sous un contrôle hypothalamique double : elle est stimulée par la GnRH et inhibée par la dopamine (Luksiène et Svedang 1997). D'autres neuro-hormones peuvent affecter la sécrétion des GTHs. De plus, ces dernières sont sous rétrocontrôles positifs ou négatifs des stéroïdes sexuels en fonction des stades d'avancement du cycle de reproduction (Breton *et al.* 1972), ce qui implique une régulation très fine de leur sécrétion. A titre d'exemple, les cellules productrices de LH chez les téléostéens sont directement innervées par des neurones produisant la GnRH, la dopamine, l'acide gamma-aminobutyrique, le neuropeptide Y et d'autres neurohormones connues pour leur action saisonnière stimulatrice ou inhibitrice de la synthèse de la LH (Trudeau 1997). Chez de nombreuses espèces, les GTHs sont synthétisées à différents taux durant la vie et le cycle de reproduction. L'activité transcriptionnelle de la FSH atteint son maximum au début de la différenciation sexuelle et est maintenue jusqu'à la fin du processus (Moles *et al.* 2007). La synthèse de la FSH augmente au moment du déclenchement de la vitellogenèse, se maintient tout au long de cette phase du cycle puis diminue avant la maturation finale de l'ovocyte. Elle est donc associée au déclenchement de la croissance ovarienne, au déroulement de la vitellogenèse et à la synchronisation des stades finaux du cycle. Sa synthèse, ainsi que celle de la LH, stimule la synthèse des différents stéroïdes sexuels comme la testostérone (T), la 11-kétotestostérone (11-KT), le 17β-œstradiol (E2) et des progestagènes. Le profil d'expression de la LH montre que cette gonadotrophine est le régulateur clé des événements liés à la maturation péri-ovulatoire (Kumar *et al.* 2001a, b). En effet, elle est synthétisée à la fin de la vitellogenèse et sa synthèse devient importante pendant les stades finaux (Goetz 1983, Peter *et al.* 1991, Weil *et al.* 1995, Bon *et al.* 1999).

5.1.2.3. Les stéroïdes sexuels

Les stéroïdes sexuels sont synthétisés par la conversion dans les cellules de Leydig du cholestérol en prégnénolone puis en divers androgènes, estrogènes, progestogènes et corticostéroïdes via plusieurs étapes enzymatiques (**Figure 17** ; Norris 2007). Chez les femelles, les enzymes impliquées dans la stéroïdogenèse sont présentes dans les cellules de la

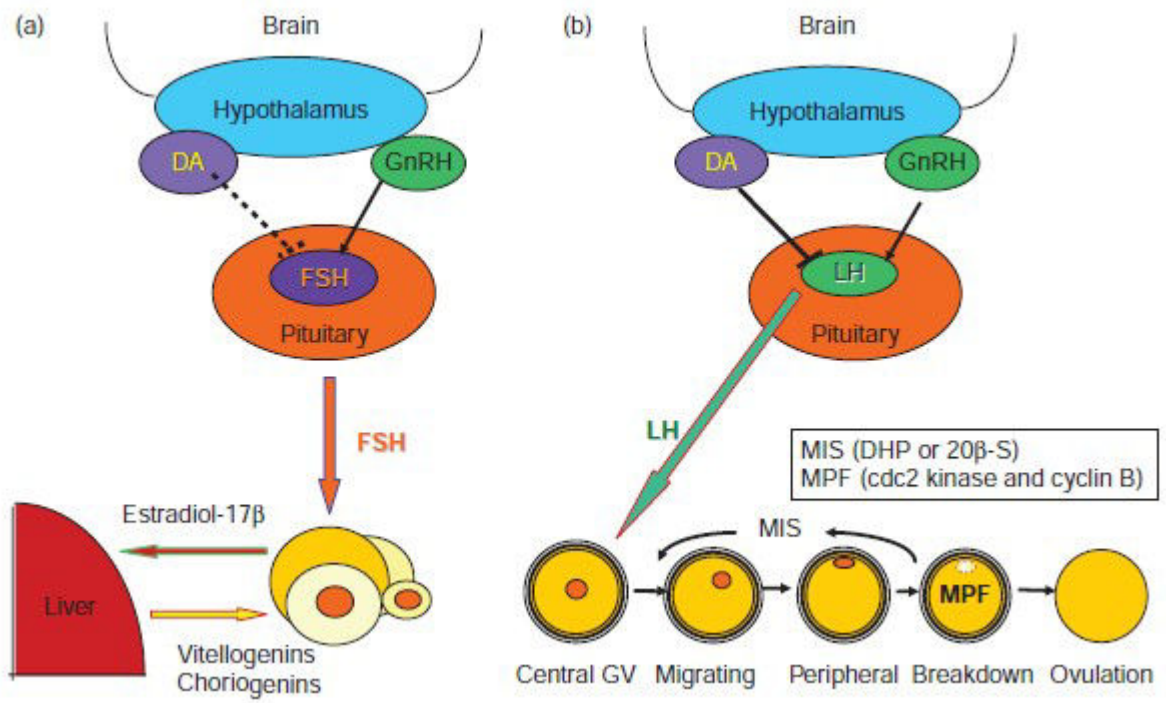


Figure 18 : le contrôle endocrinien de la gonadogenèse chez les femelles des téléostéens lors de la vitellogenèse (a) et la maturation ovocytaire finale (b). DA : dopamine, FSH : hormone folliculo-stimulante, LH : hormone lutéinisante, MIS : stéroïde inducteur de la maturation, DHP : 17α,20β-dihydroxy-4-pregnen-3-one ; 20β-S : 17α,20β-trihydroxy-4-pregnen-3-one, MPF : facteur promoteur de la maturation (Yaron et Levavi-Sivan 2011).

thèque et de la *granulosa* alors que chez les mâles, elles sont présentes dans les cellules de Leydig (Piferrer 2011).

Chez les femelles, peu de connaissances sont disponibles concernant les facteurs régulant la phase de croissance ovocytaire primaire et la phase prévitellogénique et ce malgré l'importance de ces deux phases dans le contrôle du recrutement ovocytaire (**Figure 18** ; Tyler *et al*. 2000, Patiño et Sullivan 2002, Campbell *et al*. 2006, Lubzens *et al*. 2010). Des études suggèrent que le pic de FSH lors de l'ovulation serait impliqué dans la stimulation d'un nouveau lot d'ovocytes pour le cycle de reproduction suivant chez la truite arc-en-ciel (Santos *et al*. 2001) et que la FSH joue un rôle important pendant les stades précoces de l'ovogenèse chez le saumon argenté *Oncorhynchus kisutch* (Campbell *et al*. 2006). Les cultures des tissus ovariens du *Parahucho perryi* et de la carpe commune sous E2 ont montré que la prolifération des ovogonies est induite par le 17β-œstradiol endogène (Higashino *et al*. 2003, Miura *et al*. 2007). Le 17α,20β-dihydroxy-4-pregnen-3-one (17,20βP), hormone induisant la maturation serait impliqué également dans la première division méiotique dans les tissus ovariens cultivés (Higashino *et al*. 2003, Miura *et al*. 2007). Quand l'ovocyte commence sa croissance (bloqué au stade leptotène de la première division méiotique), les *nucleoli* de la vésicule germinale produisent de l'ARNm qui code pour les protéines nécessaires pour la croissance comme les récepteurs de la vitellogénine. Les alvéoles corticales contenant les glycoprotéines synthétisées par l'ovocyte apparaissent par la suite (Prat *et al*. 1998). La formation des alvéoles corticales serait stimulée par les stéroïdes sexuels et plus spécifiquement par les estrogènes (Khoo 1979). Un traitement *in vivo* prolongé d'E2 accroît le diamètre des ovocytes pré-vitellogéniques chez l'anguille d'Europe (Oliverau et Olivereau 1979). Chez l'anguille d'Australie *Anguilla australis australis*, un traitement *in vivo* avec la 11KT augmente la taille des ovocytes prévitellogéniques mais les mécanismes d'action (directs ou indirects) demeurent méconnus (Rohr *et al*. 2001). De plus, la 11KT stimule l'accumulation des triglycérides dans les ovaires suggérant une implication de ce stéroïde dans la régulation de la croissance des ovocytes prévitellogéniques (Lokman *et al*. 2007). D'un autre côté, la proportion d'ovocytes prévitellogéniques et la durée de vie des ovocytes vitellogéniques sont supérieures à celles des contrôles sous l'effet d'un traitement *in vivo* prolongé de testostérone chez le poisson rouge (Remacle *et al*. 1976). Par la suite, lors de la vitellogenèse, le dépôt de vitellogénine (VTG) exogène est responsable de la croissance des ovocytes. Ce mécanisme est sous contrôle endocrinien. Pendant la vitellogenèse, la FSH interagit avec des récepteurs spécifiques situés sur les cellules de la thèque et de la *granulosa*. Cette interaction conduit à la formation de l'adénosine mono-phosphate cyclique AMPc qui stimule la synthèse de testostérone dans les cellules thécales. Ce stéroïde diffuse dans les cellules de la *granulosa* où il subit une aromatisation pour former le 17β-œstradiol (Kagawa *et al*. 1982, 1984, Young *et al*. 1983, Hyllner et Haux 1995). E2 agit sur les hépatocytes pour stimuler la production de vitellogénince qui sera transportée dans le sang puis incorporée dans les ovocytes (Wallace et Selman 1981, Scott *et al*. 1982, Mommsen et Walsh 1988, Bruslé et Quignard 2004). Lors de ce processus, l'hormone de croissance agit directement sur les hépatocytes pour potentialiser la synthèse de la VTG induite par E2 (Peyon *et al*. 1996). Les androgènes peuvent également montrer des effets synergiques avec la stimulation oestrogénique (Asanuma *et al*. 2003). E2 serait impliqué également dans le maintien de la viabilité des ovocytes, une fois la

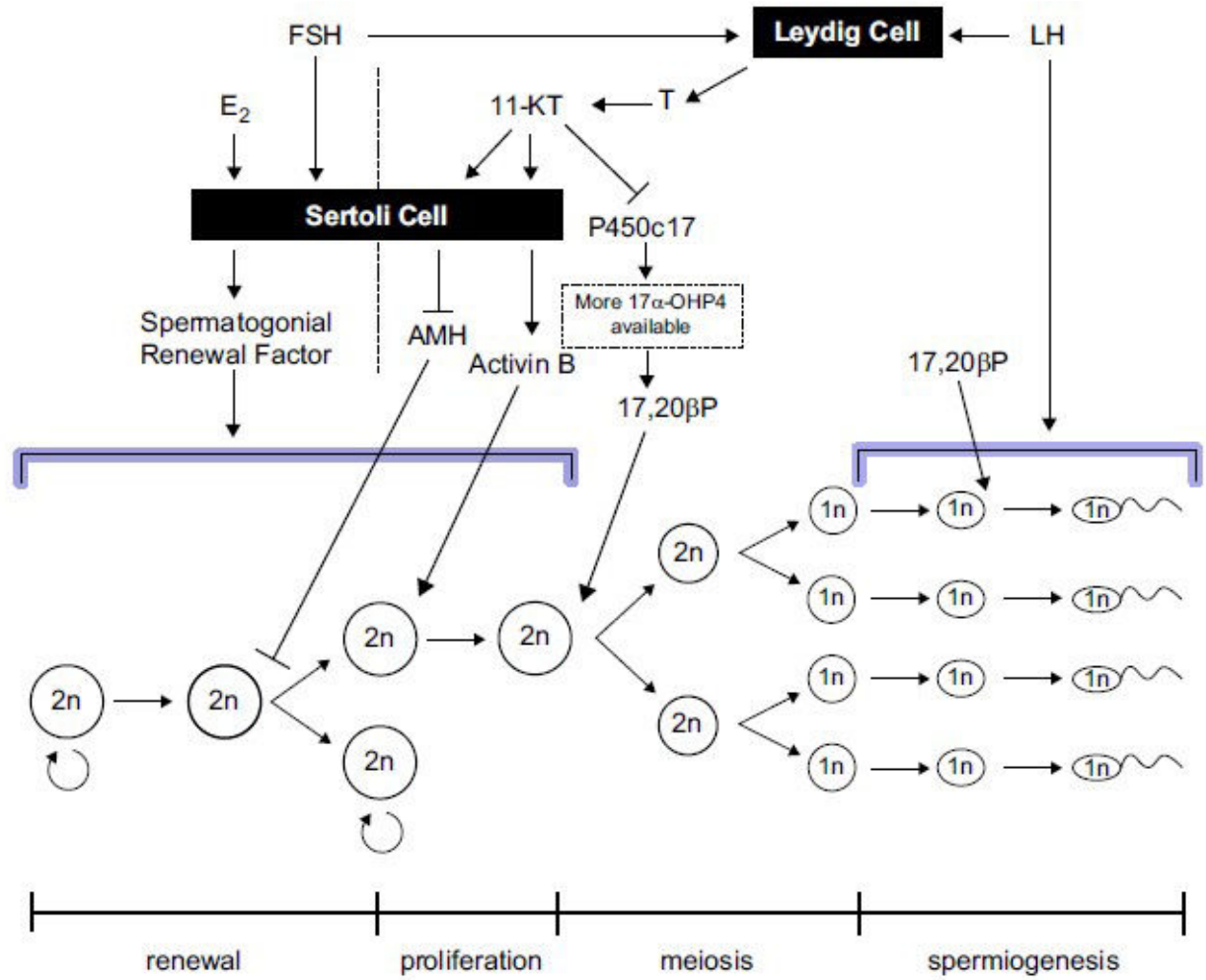


Figure 19 : Schéma illustrant les principales influences hormonales sur la spermatogenèse chez les téléostéens. Le niveau de ploïdie des cellules germinales est indiqué par 2n ou 1n. Les flèches circulaires indiquent les phases de prolifération cellulaire (cellule souche spermatogoniale et spermatogonie B). La ligne verticale brisée à travers les cellules de Sertoli sépare le contrôle hormonal du renouvellement cellulaire et de la prolifération. La 11KT est représentée en dehors des cellules de Leydig pour refléter les autres sites de synthèse (hors testicules). 17α-OHP4 : 17α-hydroxyprogesterone, 17,20βP : 17,20β-dihydroxypregn-4-en-3-one, AMH : hormone anti-Müllerienne, E2 : 17β-œstradiol, 11-KT : 11-kétotestostérone, T : testostérone, FSH : hormone folliculo-stimulante, LH : hormone lutéinisante, P450c17 : 17α-hydroxylase (Knapp et Carlisle 2011).

vitellogenèse terminée (Kime 1993). Chez la perche commune, les teneurs plasmatiques d'E2 augmentent et forment un pic péri-ovulatoire sous l'effet de l'augmentation de la température (Migaud *et al*. 2003). Des rétrocontrôles négatifs par les stéroïdes sexuels sur la sécrétion des gonadotrophines ont été mis en évidence chez plusieurs espèces (Kah *et al*. 1993, Trudeau 1997). Le rétrocontrôle négatif des estrogènes sur les gonadotropines semble passer par l'inhibition de la GnRH *via* le système dopaminergique (Linard *et al*. 1995, 1996).

Chez les mâles, les teneurs plasmatiques des stéroïdes sexuels changent beaucoup pendant la puberté ou les cycles de reproduction chez les adultes et ont des rôles différents selon le stade de développement (**Figure 19**). Les stéroïdes plasmatiques majeurs chez les mâles sont la testostérone (T), la 11-kétotestostérone (11-KT), la 11β-hydroxytestostérone (OHT) et la 11β-hydroxyandrostenedione (OHA) (Kime 1993, Borg 1994). D'autres stéroïdes sont produits chez les téléostéens et excrétés vers le plasma chez divers espèces (Kime 1993). La voie de synthèse d'un stéroïde sexuel est liée à la disponibilité du substrat qui peut varier pendant la spermatogenèse et/ou la saison de reproduction (Abdullah et Kime 1994). D'autres stéroïdes, autres que les androgènes, produits par les testicules et présents dans le liquide séminal peuvent être impliqués dans la spermatogenèse. Néanmoins, le rôle de chacun de ces différents stéroïdes dans le processus de spermatogenèse demeure assez difficile à appréhender. Plusieurs études concernant le contrôle endocrinien de la spermatogenèse ont été menées *in vitro* avec des fragments de testicules incubés dans différentes solutions de molécules d'intérêt. Une autre approche consiste à corréler les teneurs plasmatiques des différentes hormones avec l'histologie des testicules spécialement chez les pondeurs annuels. Néanmoins, les teneurs plasmatiques ne reflètent pas forcément les teneurs testiculaires de ces hormones (Knapp et Carlisle 2011). Cavaco *et al*. (1998) ont montré l'existence d'un décalage entre les teneurs plasmatiques et testiculaires de 11KT et d'OHA chez le poisson-chat nord-africain. Ces résultats montrent la complexité du processus de stéroïdogenèse et des mécanismes d'interaction avec la spermatogenèse. Un autre facteur rend également la compréhension du rôle des différents stéroïdes dans la spermatogenèse difficile. Il s'agit des barrières sang-testicules qui semblent plus ou moins perméables au cours de la spermatogenèse chez les téléostéens (Bergmann *et al.* 1984, Batlouni *et al*. 2009). En effet, seuls les cystes contenant les cellules haploïdes sont protégés par les cellules de Sertoli des molécules circulant dans le sang. Les cellules méiotiques (spermatogonies A et B) sont plus exposées aux perturbations induites par les changements hormonaux (Knapp et Carlisle 2011). Les œstrogènes, considérés comme hormones femelles, sont synthétisés en faibles quantités chez les mâles. Chez la truite arc-en-ciel, les teneurs plasmatiques d'E2 augmentent de manière transitoire au début de la croissance testiculaire. Les récepteurs oestrogéniques sont exprimés dans les cellules de Sertoli et les spermatides (Schulz et Nóbrega 2011). De plus, l'expression de plusieurs gènes dans les testicules de la dorade royale est modulée par les traitements oestrogéniques. Certains de ces gènes régulés par les œstrogènes sont impliqués dans le métabolisme des lipides et des protéines, la communication cellulaire et la prolifération. Au début de la spermatogenèse, il y a deux modes de prolifération cellulaire observés : la prolifération lente des cellules souches germinales pour produire de nouvelles cellules germinales souches et la prolifération rapide et clonale des spermatogonies différenciées avant la méiose. Dans les testicules de l'anguille du Japon *Anguilla japonica*

immature, E2 induit l'expression du facteur de croissance dérivé des plaquettes des cellules endothéliales (PD-ECGF) qui stimule l'auto-renouvellement des cellules souches germinales (Miura et Miura 2001, Schulz et Nóbrega 2011). Cette action stimulatrice se fait à très faibles doses. Les teneurs plasmatiques d'E2 sont corrélées avec la fin de la spermatogenèse, le frai et la période post-ponte (Kadmon *et al*. 1985), induisent les étapes finales de la spermatogenèse (Chavez-Pozo *et al*. 2007) chez la dorade royale et affectent de manière directe ou indirecte l'expression des gènes importants pour la régulation de la stéroïdogenèse, de la prolifération des cellules germinales et la différenciation chez la truite arc-en-ciel (LeGac *et al*. 2008).

Selon l'espèce, il existe un ou deux types de récepteurs androgéniques (RA). Ces récepteurs sont principalement exprimés dans les testicules au niveau des cellules de Sertoli et les autres cellules somatiques mais pas au niveau des cellules germinales (Schulz et Nóbrega 2011). Les androgènes régulent la spermatogenèse en interagissant avec ces récepteurs. L'existence de deux récepteurs androgéniques (RA) différents a été mise en évidence pour la première fois chez le tambour brésilien (Sperry et Thomas 1999) et la truite arc-en-ciel (Takeo et Yamashita 1999). Elle pourrait expliquer les différences dans les activités physiologiques de la testostérone et de la 11KT. Les effets de la 11KT pourraient être le fruit de son interaction avec un seul type de récepteur androgénique alors que la testostérone interagirait avec les deux types. Les enzymes stéroïdogéniques pourraient également jouer un rôle dans la détermination de quel récepteur androgénique sera activé en fonction des teneurs des deux ligands (Knapp et Carlisle 2011). Les androgènes régulent négativement l'hormone anti-müllerienne (AMH). Cette dernière a deux fonctions biologiques connues : stimuler l'auto-renouvellement des cellules souches germinales (mis en évidence chez *Oryzias latipes*) et prévenir la différenciation des cellules souches germinales en spermatogonies (mis en évidence chez l'anguille du Japon). Puis, l'expression du gène AMH est régulée par les androgènes permettant la levée de l'inhibition de la différenciation des cellules souches (Schulz et Nóbrega 2011). La spermatogenèse se poursuit sous le contrôle de l'activine B, elle-même régulée par les androgènes. La 11KT contrôle les voies de maturation et la 17,20β-dihydroxypregn-4-en-3-one (17,20βP) est indispensable pour initier la méiose et la spermiation (Miura *et al*. 1992, 2006, Schulz et Miura 2002, Miura *et al.* 2003, Scott *et al*. 2010, Schulz *et al*. 2010). La testostérone par contre peut interférer avec la spermatogenèse (Schulz et Miura 2002). La relation entre les teneurs testiculaires et plasmatiques des androgènes et le déroulement de la spermatogenèse est complexe et plusieurs facteurs tels que la sensibilité aux androgènes et la conversion métabolique de ces hormones peuvent affecter la spermatogenèse (Schulz et Nóbrega 2011).

6. Etat de l'art de l'effet de la photopériode sur les téléostéens hors salmonidés

La photopériode fournit un signal stable, fiable et reproductible qui détermine l'entrée dans un cycle de reproduction de nombreuses espèces d'eau tempérée (Migaud *et al.* 2010). En effet, les manipulations photopériodiques permettent de contrôler la croissance et le cycle de reproduction en captivité de plusieurs espèces d'intérêt commercial. Elles sont aussi utilisées pour obtenir des pontes hors-saison permettant le maintien d'une production tout au long de

l'année (Abdulfatah 2010 ; Migaud *et al*. 2010). Les études montrent que les périodes d'opportunité pour l'induction du cycle peuvent être bloquées, avancées ou retardées par des manipulations photopériodiques sans tenir compte du régime thermique pour de nombreuses espèces d'eau tempérée (Migaud *et al.* 2010). Néanmoins, il faut noter que chez certaines espèces, la température seule est suffisante pour contrôler le cycle de reproduction. De plus, au cours de l'année, la variation de la température est couplée à celle de la photopériode et les effets des deux facteurs ne peuvent être discernés que via des expérimentations (Billard *et al.* 1981).

Généralement, le déterminisme environnemental du cycle de reproduction est étudié dans sa globalité sans distinguer les différentes phases du cycle ni dissocier le couple photopériode - température. De plus, la majorité des travaux menés dans ce domaine sont centrés sur les salmonidés du fait de leur grand intérêt économique (Breton 1976, Billard 1980, Billard *et al.* 1981, Bromage *et al.* 2001, Migaud *et al.* 2010). Dans les paragraphes suivants, nous allons présenter un état de l'art concernant les effets de la photopériode sur l'intégralité ou les différentes phases du cycle de reproduction en se focalisant sur les téléostéens, hors salmonidés, en considérant notamment les « pondeurs printaniers précoces » et « tardifs » (Teletchea *et al.* 2009a).

6.1. Effet d'une lumière continue

L'effet de l'application d'une lumière continue (24h de lumière, 0h d'obscurité, 24L:0O) sur le cycle de reproduction dépend du moment et de la durée de ce traitement. Il a été avancé dans différentes études que l'entrée en reproduction dépend d'une « fenêtre d'opportunité » et que l'application d'une photopériode de type 24L:0O permet d'avancer cette fenêtre, ce qui empêche certains individus d'entrer dans un cycle de reproduction faute d'un état physiologique adéquat et de réserves énergétiques permissives ce qui retarde ou reporte la reproduction (Taranger *et al.* 1998, Endal *et al.* 2000, Bromage *et al.* 2001). Cette fenêtre varie en fonction des espèces ce qui explique les réponses différentes observées. L'application d'une lumière continue sur de longues périodes ou le premier cycle de reproduction inhibe l'entrée en reproduction de plusieurs espèces et constitue un moyen efficace pour éviter la maturation précoce des géniteurs avant la taille commerciale. Chez la morue de l'Atlantique *Gadus morhua* (gadiforme, gadidé, 83°N-35°N), l'application d'une lumière continue après le solstice d'été jusqu'en décembre/janvier bloque l'entrée en reproduction (Hansen *et al.* 2001, Davie *et al.* 2007a, Almeida *et al.* 2009, Hildahl *et al.* 2013). La baisse de la photophase ou la présence d'une alternance jour/nuit pendant cette période est donc indispensable pour l'initiation du cycle de reproduction chez cette espèce et peut même induire le cycle après une longue période sous 24L:0O (Davie *et al.* 2007a). Ce même effet inhibiteur a été observé chez l'églefin *Melanogrammus aeglefinus* (gadiforme, gadidé, 79°N-35°N, Davie *et al.* 2007b), la perche commune (perciforme, percidé, 74°N-38°N, Migaud *et al.* 2003, 2004a, 2006), le tilapia du Nil (perciforme, cichlidé, 32°N-10°N, Rad *et al.* 2006) et le turbot *Scophthalmus maximus* (pleuronectiforme, scophthalmidé, 70°N-30°N). Chez ce dernier, l'effet inhibiteur se maintient même lorsque les poissons sont remis en photopériode naturelle (moins de mâles matures que dans les groupes soumis uniquement à la photopériode naturelle, Imsland *et al.* 1997). Par contre, chez *Heteropneustes fossilis* (siluriforme, hétéropneustidé, 33°N-5°N),

l'application d'une lumière continue n'a aucun effet lorsqu'elle a lieu en décembre et permet l'augmentation de l'IGS lorsqu'elle a lieu en février (après la période de repos sexuel) quand la température est assez élevée (25° et 17°C respectivement) (Garg 1988, Senthilkumaran et Joy 1994).

6.2. Effet d'une photophase constante

Selon les espèces, l'application d'une photophase constante et longue peut avoir un effet inhibiteur ou inducteur du cycle de reproduction. De plus, cet effet est dépendant des conditions expérimentales (l'historique des géniteurs, la durée de la photophase). Chez le bar européen *Dicentrarchus labrax* (perciforme, moronidé, 72°N-11°N), l'entrée dans un premier cycle de reproduction est inhibée à 93% chez les mâles âgés de 11 mois lorsqu'une photopériode constante (18L:6O) et des conditions naturelles de température sont appliquées (Bayarri *et al.* 2004). Une photopériode de type 15L:7O appliquée en mai et pendant quatre ans sur des individus âgés de deux ans retarde l'initiation de la vitellogenèse, la saison de ponte et affecte négativement le développement gonadique (apparition d'ovocytes atrétiques), les stéroïdes sexuels (17β-œstradiol, testostérone et 11-kétotestostérone) et les performances reproductives par rapport à une photopériode naturelle (Prat *et al.* 1999). Mais l'application d'une photophase constante et longue (15h) pendant un mois (mars) ou deux mois (mars et avril) provoque un avancement des pontes d'au moins trois mois chez cette espèce (Mañanós *et al.* 1997). Appliquée pendant deux mois en septembre et octobre, cette photophase constante longue retarde d'un mois la saison de ponte (Mañanós *et al.* 1997). Chez le tilapia du Nil, un effet délétère sur le cycle de reproduction d'une photophase longue constante (au moins 18h de lumière) appliquée sur de longues périodes a été observé (Rad *et al.* 2006). Chez des espèces comme la perche comuune et la perchaude, l'application de photophases constantes longues avant un programme inducteur inhibe l'initiation du cycle de reproduction même sous des conditions thermiques adéquates (Migaud *et al.* 2004a, Shewmon *et al.* 2007, Abdulfatah *et al.* 2011). Chez le turbot, l'application d'une photophase longue (16h) avant la première maturité sexuelle a le même effet inhibiteur que l'application d'une lumière continue (Imsland *et al.* 1997). Cependant, une photophase constante longue (14-16h) permet d'une part l'accélération du développement ovarien et la synthèse de la vitellogénine lorsqu'elle est appliquée en décembre et d'autre part l'augmentation de l'IGS lorsqu'elle est appliquée en février chez *Heteropneustes fossilis* (Garg 1988, Senthilkumaran et Joy 1994). Chez la tanche (cypriniforme, cyprinidé, 64°N-36°N, pondeur printanier tardif), l'application d'une photophase constante longue en superposition à la photopériode naturelle (16.5h de lumière) à partir du solstice d'été permet l'avancement de la saison de ponte. Le pourcentage d'individus mâles et femelles matures se maintient sous cette photophase constante alors qu'il diminue lorsqu'elle décroît (conditions naturelles, Poncin *et al.* 1987). De même chez le poisson rouge (cyprinidé, 53°N-22°N, pondeur printanier tardif), l'application d'une photophase constante longue (19h de lumière en décembre-février ou 16h en février-mars), couplée à une température élevée (20°C ou 23°C) stimule et maintient le développement gonadique (De Vlaming et Vodicnik 1978, Sarkar et Upadhyay 2011b). Chez *Catla catla* (cyprinidé, 34°N-19°S), l'application d'une photophase constante longue (16h) stimule soit la stéroïdogenèse seule (janvier-mars) soit la stéroïdogenèse et la gamétogenèse (avril-juin) à condition que les

femelles aient déjà atteint le stade de croissance ovocytaire (Day *et al.* 2004, 2005 dans Maitra et Chattoraj 2007). Chez l'épinoche à trois épines (gastérosteiforme, gastérostéidé, 71°N-26°N, pondeur printanier tardif avec soins parentaux), l'application d'une photophase constante longue (16h de lumière) en novembre-décembre (fin automne) ou en janvier (hiver) a également un effet stimulateur de la gonadogenèse (Borg et Ekström 1981, Bornestaf *et al.* 1997). De même, Pseudorasbora *Pseudorasbora parva* (Cypriniforme, cyprinidé, 54°N-22°N, pondeur printanier tardif avec soins parentaux), soumis à une photophase constante longue (au moins 16h de lumière), présente un développement ovocytaire avancé d'environ deux mois (Zhu *et al.* 2014). De plus, chez le chevaine *Squalius cephalus* (cyprinidé, 64°N-35°N, pondeur printanier tardif), l'application sur des individus immatures d'une photopériode constante en superposition à la photopériode naturelle (16.5L:7.5O) permet l'obtention de deux pontes annuelles lorsque les conditions thermiques et alimentaires sont favorables (Poncin *et al.* 1987).
Les effets observés après l'application d'une photopériode de type 12L:12O semblent différents de ceux relevés après l'application d'une photophase constante longue. A titre d'exemple, chez la perche commune, la baisse de la température est suffisante pour initier le cycle de reproduction chez les géniteurs placés à 12L:12O, mais pas chez ceux élevés avec une photophase constante longue (Migaud *et al.* 2002, Abdulfatah *et al*. 2011). De même, le cycle de reproduction est induit suite à l'application d'une baisse de température aussi bien chez les mâles que chez les femelles de sandre au repos sexuel soumis à 12L:12O avec des performances différentes selon la température appliquée (Hermelink *et al.* 2011). Chez *Heteropneustes fossilis*, cette photopériode permet le déroulement du cycle (Garg 1988).

L'application d'une photophase constante courte a également des effets divergents selon les espèces. Chez le bar européen, l'application pendant quatre années consécutives d'une photophase constante courte (9h) dès le mois de mai sur des individus de deux ans avance la saison de ponte sans avancer la vitellogenèse ni affecter les variations des teneurs plasmatiques en *17β-œstradiol* chez les femelles ou raccourcir la période de repos (Prat *et al.* 1999). Une autre étude montre que de telles conditions provoquent des pontes précoces (quatre semaines), un étalement de la saison de ponte et affecte négativement le taux d'éclosion des œufs (Mañanós *et al.* 1997). L'application d'une photophase constante courte peut avoir des effets délétères sur le développement ovocytaire. A titre d'exemple, une telle photophase courte (8h) retarde le pic saisonnier de croissance ovarienne et a un effet inhibiteur sur la stéroïdogenèse et la vitellogenèse lorsqu'elle est appliquée en avril-juin chez *Catla catla* (Day *et al.* 2004, 2005 dans Maitra et Chattoraj 2007). Chez le choquemort *Fundulus heteroclitus* (cyprinodontiforme, fundulidé, 52°N-28°N), le recrutement ovocytaire et le début de la spermatogenèse sont induits par la baisse automnale de la température, mais la gamétogenèse ne peut pas avoir lieu sous photophase constante courte (11h, Shimizu 2003). De même chez l'épinoche à trois épines, les poissons n'atteignent pas la maturité lorsqu'ils sont exposés à une photophase constante courte inférieure ou égale à 11h de lumière même avec des conditions thermiques adéquates (Bornestaf *et al.* 1997, Shao *et al.* 2013). Chez *Heteropneustes fossilis*, l'application d'une photophase constante courte de 4L:20O, 6L:18O ou 9L:15O en décembre-février a un effet inhibiteur sur le cycle de reproduction (Senthilkumaran et Joy 1994).

6.3. Effet de la variation de la photopériode

L'initiation du cycle de reproduction est généralement déclenchée par un changement spécifique de l'orientation de la photophase et/ou de la variation de température (Bromage *et al.* 2001, Wang *et al*. 2010). Les études ont montré que c'est l'orientation de la variation qui impacte le cycle de reproduction plus que le niveau initial de la photophase (Bromage *et al.* 2001, Migaud *et al.* 2010). D'autres aspects doivent être pris en considération comme le niveau initial du ou des facteurs déterminants, l'amplitude et la cinétique de la variation, les modalités d'application de la variation de la photopériode et de la température, le niveau final ainsi que le moment d'application (Wang *et al.* 2010). La baisse de la photopériode est impliquée dans l'initiation de la gamétogenèse chez de nombreuses espèces telles que le sandre américain (perciforme, percidé, 55°N- 35°N, pondeur printanier précoce, Malison *et al.* 1998) et la perche commune (Abdulfatah *et al.* 2011). La réponse aux variations du couple photopériode / température est dépendante des espèces. Néanmoins, ces variations doivent présenter un seuil minimal d'amplitude pour être effectives. A titre d'exemple, les femelles de perche sont sensibles à une baisse de la photopériode d'une à deux heures (Fontaine *et al.* 2006, Wang 2006, Abdulfatah *et al*. 2011), mais une réponse maximale est obtenue lorsque l'amplitude de la baisse est plus élevée, de l'ordre de quatre heures (Abdulfatah *et al*. 2011). De plus, un décalage temporel entre la baisse de la température et de la photopériode est crucial pour cette espèce (Wang 2006, Abdulfatah *et al.* 2011). Le passage d'une lumière continue vers une photopériode naturelle lors du solstice d'hiver (décembre, 6-7h de lumière), voire même en janvier (6-7h), induit un gain rapide de l'IGS chez les mâles et les femelles de la morue atlantique, un raccourcissement de la prolifération spermatogoniale et de la période post-ponte. Les individus commencent à se reproduire plus tardivement (juin) par rapport aux animaux soumis à des conditions photopériodiques naturelles (janvier) (Hansen *et al.* 2001, Davie *et al.* 2007a, Almeida *et al.* 2009, Hildahl *et al.* 2013).

Après l'initiation, le cycle peut-être régulé soit uniquement par des mécanismes endogènes soit par la combinaison de mécanismes endogènes et d'éléments inducteurs exogènes (Bromage *et al.* 2001). Des auteurs ont montré que la phase de vitellogenèse est pilotée par des mécanismes endogènes qui peuvent nécessiter des variations clés adéquates pendant la croissance ovocytaire. En effet, la qualité des œufs est supérieure quand les variations de photopériode sont progressives pendant la gamétogenèse (Mañanós *et al.* 1997, Abdulfatah *et al.* 2008). De plus, pour plusieurs espèces d'eau tempérée, une période de photopériode/température constante est indispensable. Certains percidés et moronidés nécessitent une période froide minimale pour accomplir la gamétogenèse (Schlumberger et Proteau 1996, Hokanson 1977, Ciereszko *et al.* 1997, Migaud *et al.* 2002, Clark *et al*. 2005, Shewmon *et al.* 2007, Abdulfatah 2010). Chez le fanfre noir *Centropristis striata* (perciforme, serranidé, 45°N-25°N), l'application d'un cycle accéléré de photophase constante longue en décembre après l'initiation du cycle de reproduction (vitesse de variation de la photophase doublée, photopériode 15L:9O maintenue une fois atteinte en fin février au lieu de mai et température mimant les variations saisonnières) avance de deux mois la croissance ovocytaire, la stéroïdogenèse et la saison de ponte sans changement des performances reproductives des femelles (Howell *et al.* 2003). Le même effet a été observé chez le sandre

(perciforme, percidé, 67°N-36°N, pondeur printanier précoce) lorsqu'on applique un programme photo-thermique à base de photophase constante longue (16L:8O) et de température élevée 15°C à la fin du mois de décembre. La période minimale de vernalisation chez cette espèce semble être de l'ordre de 43 jours sous 6°C (Müller-Belecke et Zienert 2008). Cependant, l'application d'un programme photo-thermique à base de photophase constante courte (9L:15O) et de température basse (9°C) donne des pontes retardées sans aucun développement embryonnaire ultérieur (Müller-Belecke et Zienert 2008).

Chez le bar européen, l'application avant la première maturation sexuelle d'un cycle photopériodique étendu (18 mois) ou compressé (6 mois) avec une température constante de 26°C a des effets notables sur le développement gonadique des mâles. Le cycle photopériodique compressé permet l'apparition de deux vagues successives (distribution bimodale) de mâles spermiants ce qui laisse présager la possibilité d'induire deux cycles de reproduction en une seule année, alors que le cycle étendu permet d'obtenir un avancement de l'apparition des mâles spermiants d'environ quatre mois par rapport à l'application d'un cycle photopériodique naturel (Rodriguez *et al.* 2001). Chez la perchaude (perciforme, percidé, 64°N-36°N, pondeur printanier précoce), l'application d'un régime photo-thermique condensé (5 mois) permet l'avancement des pontes d'un mois par rapport aux conditions naturelles avec des performances reproductives inférieures (Ciereszko *et al.* 1997). Quant au turbot, l'application d'un cycle photo-thermique condensé (10 mois) sur trois années consécutives permet de décaler progressivement les pontes (Girin et Devauchelle 1979). Chez *Latris lineata* (perciforme, latridé, 40°S-43°S), le développement ovocytaire est précoce sous un cycle photo-thermique compressé (9 mois) par rapport à un cycle naturel avec l'apparition de la recrudescence ovocytaire sous photophase minimale (9h) et température décroissante de 18° à 9°C (Morehead *et al.* 2000). De même, chez l'hybride bar blanc (perciforme, moronidé, 60°N-22°N, pondeur printanier tardif) X bar d'Amérique *Morone saxatilis* (perciforme, moronidé, 46°N-24°N, pondeur pélagique), des cycles photothermiques compressés (6 et 9 mois) appliqués lors de la première maturité sexuelle permettent d'avancer et raccourcir la gamétogenèse sans altération notable des performances reproductives chez les femelles (Tate et Helfrich 1998). Chez l'églefin, l'application d'un cycle photopériodique avancé de six semaines induit l'avancement des pontes d'une durée équivalente (5 semaines), un avancement plus important (8 semaines) permet l'obtention de pontes précoces (9 semaines), mais avec un étalement de la saison de ponte (Martin-Robichaud et Berlinsky 2004). Chez le poisson rouge, un programme photopériodique basé sur une augmentation de la durée de la photophase de 14h (mai à juin) à 19h (juillet à janvier) a permis l'obtention de pontes précoces (deux mois et demi plus tôt) par rapport à l'application d'une photopériode naturelle (Sarkar et Upadhyay 2011a). Néanmoins, il faut noter que le rôle inducteur ou inhibiteur d'un tel changement sur le cycle de reproduction de cette espèce dépend fortement du niveau de température appliquée (Gillet *et al.* 1978). Chez un autre cyprinidé, le goujon (67°N-36°N, pondeur printanier tardif), l'application d'un cycle photopériodique compressé (6 moins) sans changement de température (20°C) ou avec un cycle thermique compressé permet le déroulement du cycle de reproduction avec une accélération du développement gonadique. De même, faire varier la température dans le cadre d'un cycle compressé avec une photopériode de type 12L:12O permet le développement gonadique. Mais ce dernier est lent et hétérogène

Tableau 7 : Classification taxonomique des espèces d'étude (ITIS 2014).

	Perche européenne	Sandre	Gardon	Rotengle	Brochet du nord
Règne	Animalia				
Sous-règne	Bilateria				
Embranchement	Chordata				
Sous-enbranchement	Vertebrata				
Infra-embranchement	Gnathostomata				
Super-classe	Osteichthyes				
Classe	Actinopterygii				
Sous-classe	Neopterygii				
Infra-classe	Teleostei				
Super-ordre	Acanthopterygii		Ostariophysi		Protacanthopterygii
Ordre	Perciformes		Cypriniformes		Esociformes
Sous-ordre	Percoidei		Cyprinoidea		
Famille	Percidae		Cyprinidae		Esocidae
Genre	*Perca*	*Sander*	*Rutilus*	*Scardinius*	*Esox*
Espèce	*Perca fluviatilis*	*Sander lucioperca*	*Rutilus rutilus*	*Scardinius erythrophthalmus*	*Esox lucius*

avec l'apparition d'une régression ovocytaire au stade « alvéoles corticales » (Kestemont 1990). En conclusion, la variation de la photophase permet l'initiation du cycle de reproduction du goujon surtout quand la température est élevée et l'association de cette dernière avec une photophase courte ou décroissante bloque la vitellogenèse (Kestemont 1990).

7. Etat de l'art sur les cycles de reproduction des espèces étudiées

Les espèces étudiées dans ce travail appartiennent à des ordres et des familles différentes (**Tableau 7**). La perche fait partie du genre *Perca* qui comporte trois espèces très similaires : la perche commune *Perca fluviatilis* (Linnaeus 1758), la perchaude *P. flavescens* (Mitchill 1814) et *P. schrenkii* (Kessler 1874). Cette espèce appartient à la famille des percidés de l'ordre des perciformes (FAO Fishbase 2014).

Le sandre appartient au genre *Sander* qui compte cinq espèces : le sandre *Sander lucioperca* (Linnaeus 1758), *S. volgensis* (Gmelin 1789), *S. marinus* (Cuvier 1828), le sandre américain *S. vitreus* (Mitchill 1818) et le sandre canadien *S. canadensis* (Griffith et Smith 1834). Il appartient à la famille des percidés de l'ordre des perciformes comme la perche (FAO Fishbase 2014).

Le brochet du Nord fait partie de la famille des ésocidés qui ne comporte qu'un seul genre *Esox* comptant deux espèces en Europe : *Esox lucius* (Linnaeus 1758) et *E. cisalpinus* (Bianco et Delmastro 2011 dans Bianco 2014). Ce genre compte également le brochet du Pacifique *Esox reicherti* (Dybowski 1869) présent en Mongolie et une partie de la Sibérie et quatre membres en Amérique du Nord : le brochet d'Amérique *E. americanus americanus* (Gmelin 1789), le brochet vermiculé *E. americanus vermiculatus* (Lesueur 1846), le maskinongé *E. masquinongy* (Mitchill 1824) et le brochet maillé *E. niger* (Lesueur 1818) (FAO Fishbase 2014).

Le genre *Rutilus* appartient à la famille des cyprinidés et comporte 17 espèces : *R. albus* (Maric 2010), *R. aula* (Bonaparte 1841), *R. basak* (Heckel 1843), *R. caspicus* (Yakovlev 1870), *R. frisii* (Nordmann 1840), *R. heckelii* (Nordmann 1840), *R. karamani* (Fowler 1977), *R. kutum* (Kamensky 1901), *R. meidingeri* (Heckel 1851), *R. ohridanus* (Karaman 1924), *R. panosi* (Bogutskaya et Iliadou 2006), le gardon galant *R. pigus* (Lacepède 1803), *R. prespensis* (Karaman 1924), *R. rubilio* (Bonaparte 1837), le gardon *R. rutilus* (Linnaeus 1758), *R. virgo* (Heckel 1852) et *R. ylikiensis* (Economidis 1991) (FAO Fishbase 2014).

Le rotengle *Scardinius erythrophthalmus* (Linnaeus 1758) fait partie de la famille des cyprinidés et du genre Scardinius qui compte dix espèces : *S. acarnanicus* (Economidis 1991), *S. dergle* (Heckel et Kner 1858), *S. elmaliensis* (Bogutskaya 1997), *S. graecus* (Stephanidis 1937), *S. hesperidicus* (Bonaparte 1845), *S. knezevici* (Bianco et Kottelat 2005), *S. plotizza* (Heckel et Kner 1858), *S. racovitzai* (Müller 1958) et *S. scardafa* (Bonaparte 1837) (FAO Fishbase 2014).

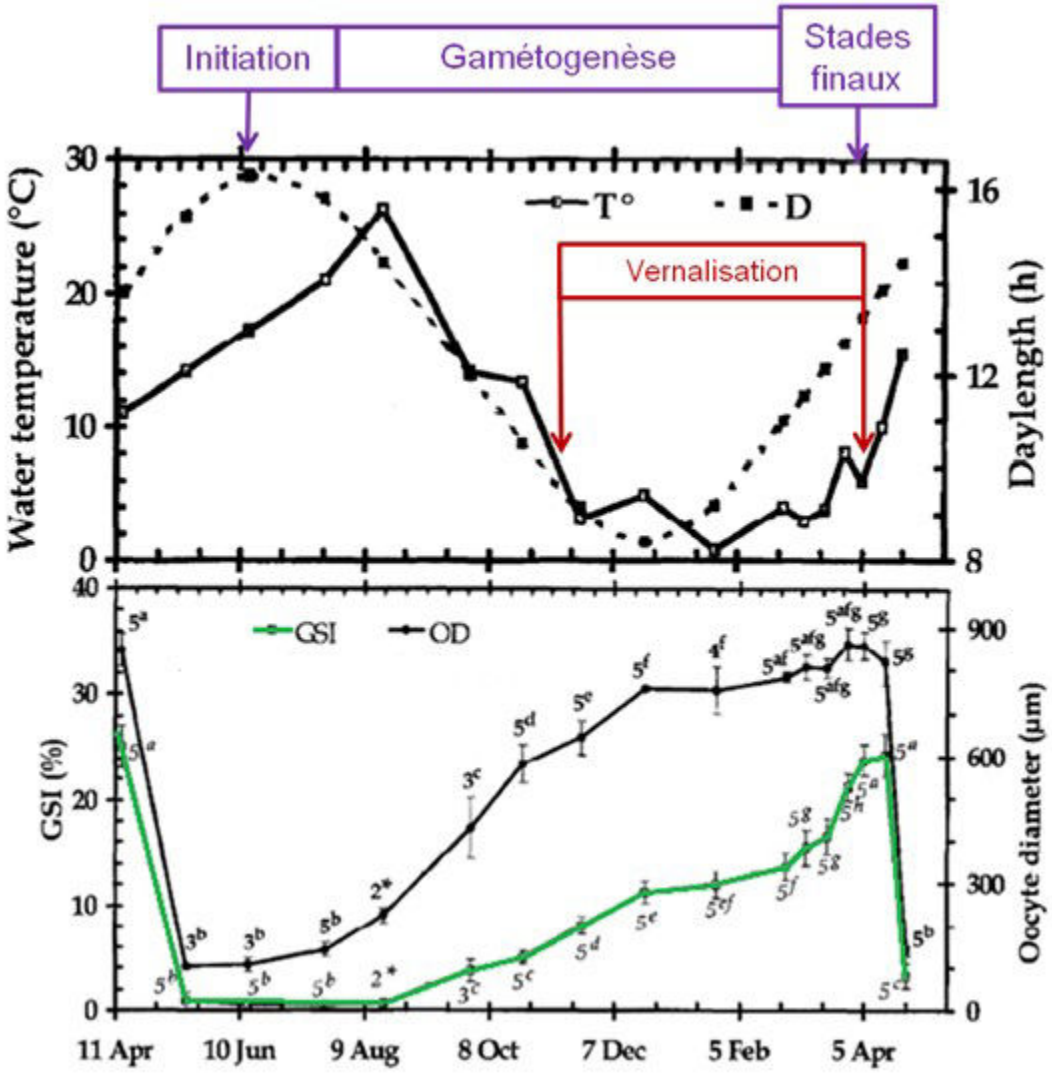


Figure 20 : Variations de la température de l'eau et de la durée de la photophase (a), et de l'indice gonado-somatique (GSI) et du diamètre ovocytaire (OD) (b) chez les femelles de perche au cours d'un cycle de reproduction (1995-1996) dans l'étang de Lindre, Moselle, France (adapté d'après Sulistyo *et al.* 1998).

7.1. La perche commune

La perche commune est largement distribuée dans le nord de l'Eurasie. Sa répartition géographique est limitée par la température de l'eau (préférendum thermique 4-31°C, Fontaine et *al*. 2008).

7.1.1. Cycle de reproduction en milieu naturel

En Europe, la perche se reproduit une seule fois par an, il s'agit d'un pondeur annuel ayant une ovogenèse de type groupe-synchrone. Le frai a lieu au printemps entre mars et juin selon la distribution géographique. Nous allons décrire dans les paragraphes suivants le déroulement se son cycle de reproduction en Lorraine (France).

7.1.1.1. Perche femelle : ovogenèse et stéroïdogenèse

Le cycle de reproduction de la perche suit un rythme annuel avec le début de l'accroissement ovocytaire en juillet quand la température de l'eau est croissante et la photopériode décroissante (**Figure 20** ; Sulistyo *et al.* 1998, Fontaine *et al*. 2008). L'augmentation de l'IGS n'a lieu qu'à partir de la période août-septembre quand la température de l'eau commence à baisser (Le Cren 1951, Sulistyo *et al.* 1998, Fontaine *et al*. 2008). S'ensuit une accumulation précoce des vésicules vitellines, l'avancement du stade « alvéoles corticales » est lié à une chute marquée de température (Sulistyo *et al.* 1998). L'IGS augmente progressivement d'août à mars avec une période de ralentissement de décembre à février qui correspond à une période de températures basses (vernalisation). Cette période de températures hivernales basses est indispensable pour le déroulement de la vitellogenèse (Sandström *et al.* 1997). En effet, exposées à des températures plus chaudes, les perches pondent plus précocement et la saison de ponte s'étale sur une plus longue durée (perte de synchronisme au niveau de la population ; Luksiené et Sandström 1994). De plus, la capacité à produire la membrane gélifiée dans laquelle les œufs sont inclus est affectée avec la production de rubans qui se désagrègent à un stade précoce de développement (Sandström *et al.* 1997). Au début du printemps (avril), l'IGS atteint rapidement sa valeur maximale (autour de 25%) ce qui coïncide avec l'augmentation de la photopériode et de la température de l'eau (Sulistyo *et al.* 1998). Les pontes ont alors lieu, puis s'ensuit une période de repos sexuel jusqu'au prochain cycle.

La production des différents stéroïdes sexuels suit également un rythme annuel. Pendant la phase de repos sexuel, les taux plasmatiques d'E2 sont à leur minimum (inférieurs à 0.2 ng/mL). Quand l'IGS commence à augmenter, les concentrations en *17β-œstradiol* augmentent et se maintiennent à des valeurs élevées pendant la vitellogenèse (2-3 ng/mL). Une dernière augmentation (5 ng/mL, non significative) est observée durant la période pré-ovulatoire (Sulistyo *et al.* 1998). Noaksson *et al.* (2004) attestent qu'il n'existe pas de second pic d'E2 juste avant la ponte. La production de testostérone est élevée pendant le début de la vitellogenèse (14 ng/mL) et un autre pic important (26 ng/mL) a lieu juste avant la ponte ce qui suggère une implication de ce stéroïde dans la synchronisation de la maturation ovocytaire finale, l'ovulation, le comportement et/ou la modulation de la production de GnRH et des

gonadotropines (Sulistyo *et al.* 1998, Noaksson *et al.* 2004). La progestérone (P) et la 17α-hydroxyprogestérone (17α-OHP) présentent un important pic au moment des pontes. Ces deux hormones présentent également un pic en fin de période de repos sexuel qui suggère un rôle dans le recrutement ovocytaire et l'initiation de l'ovogenèse (Sulistyo *et al.* 1998, Noaksson *et al.* 2004). La 17α,20β-dihydroxy-4-pregnen-3-one (17α,20β-P), quant à elle, présente une augmentation abrupte juste avant la ponte suivie d'une très rapide chute du taux plasmatique confirmant son rôle d'hormone induisant la maturation ovocytaire (MIH) (Noaksson *et al.* 2004).

7.1.1.2. Perche mâle : spermatogenèse et stéroïdogenèse

L'IGS augmente pendant la période de baisse de la photopériode et de la température et atteint une valeur élevée en automne lors de la transformation des spermatogonies en spermatocytes (Sulistyo *et al.* 2000). L'IGS diminue légèrement pendant la période hivernale lorsque les spermatocytes laissent place aux spermatides et spermatozoïdes (cellules plus petites) et atteint un pic un mois avant la ponte avec la production du liquide séminal (Jamet et Desmolles 1994). Les concentrations en testostérone et en 11-kétotestostérone (11-KT) suivent un rythme annuel. Les concentrations sont faibles, puis augmentent pendant la période hivernale. La testostérone présente un pic avant la 11-KT ce qui suggère son implication dans la spermiogenèse alors que la 11-KT serait impliquée dans l'initiation de la spermiation et le maintien de la viabilité des spermatozoïdes (Sulistyo *et al.* 2000).

Le rythme et le moment de certaines étapes du cycle de reproduction de la perche varient évidemment en fonction de sa distribution géographique. Mais, les connaissances acquises dans le milieu naturel ont permis de poser les bases pour la compréhension du déterminisme environnemental du cycle de reproduction.

7.1.2. Rôle des facteurs d'éclairement dans l'induction et l'inhibition des cycles de reproduction

Le cycle de reproduction de la perche est piloté par les variations saisonnières de la température et de la photopériode. Il a été démontré que l'initiation du cycle de reproduction est déclenchée chez cette espèce par la baisse de la photopériode et de la température. Une baisse de la photophase de huit heures peut induire le cycle de reproduction indépendamment de la température à laquelle les femelles de perche sont maintenues (6, 14, 18 et 22°C), mais à 18-22°C le processus d'ovogenèse est bloqué au stade « alvéoles corticales » alors que les ovocytes atteignent le stade vitellogénique à des températures plus faibles. La photopériode est donc le facteur environnemental le plus important pour l'initiation du cycle de reproduction, mais la température module fortement le déroulement de ce dernier (Abdulfatah *et al.* 2013).

Un décalage temporel entre ces deux variations est important pour la perche (Wang 2006, Abdulfatah *et al.* 2013). L'amplitude de la variation de la photopériode joue aussi un rôle important, la perche est sensible même à une ou deux heures de baisse de la photophase, même si une amplitude plus élevée (quatre à huit heures) est requise pour une induction

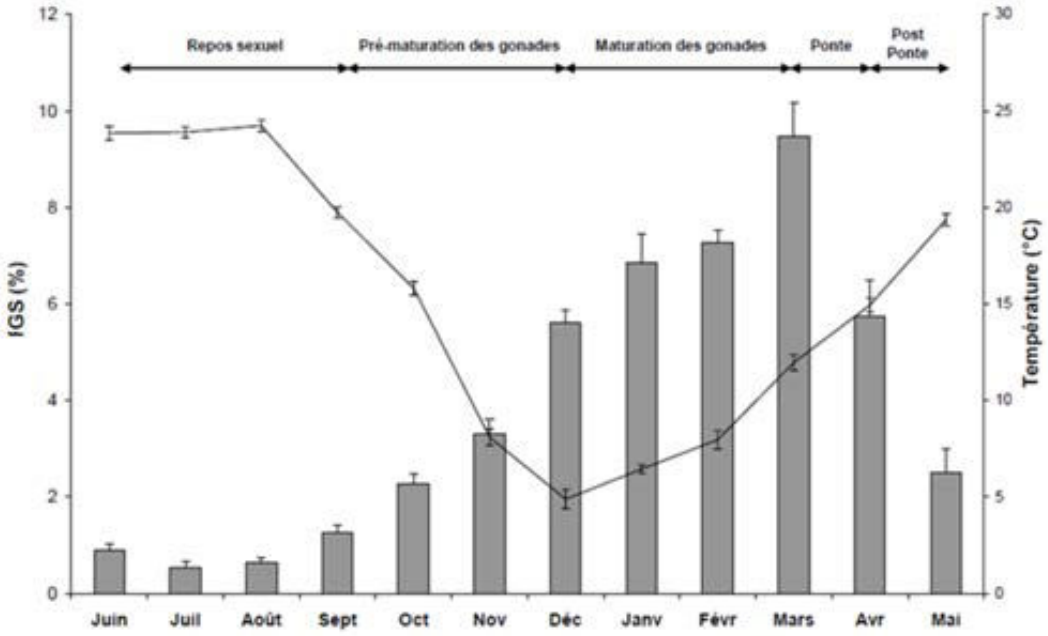


Figure 21 : Cycle de reproduction des femelles de sandre en Camargue. Les moyennes mensuelles de l'IGS (barres) et de la température de l'eau (courbe) sont représentées. Les différentes phases du cycle sexuel sont indiquées (Poulet 2004).

efficace du cycle (Fontaine *et al.* 2006, Wang 2006, Abdulfatah *et al.* 2011). L'initiation du cycle de reproduction dépend de l'interaction photopériode – température et du niveau initial de chacun des deux facteurs déterminants. La baisse de la température seule peut induire le cycle de reproduction chez des perches élevées à une photophase constante de 12L:12O, mais est incapable de l'induire chez des perches élevées à une photophase constante longue de 17L:7O (Migaud *et al.* 2004b). La cinétique de variation lors de l'initiation est aussi primordiale puisque une baisse rapide de la température diminue voire même bloque la croissance des ovocytes chez les femelles (Migaud *et al.* 2002, Wang 2006, Abdulfatah *et al.* 2013). La cinétique de variation de la photopériode et de la température est également importante pendant la phase de gamétogenèse puisque la qualité des œufs est supérieure quand les variations de la photopériode sont progressives et qu'une baisse abrupte de la température est un facteur de stress qui pourrait affecter le métabolisme (Abdulfatah *et al.* 2008, Wang *et al.* 2010). De plus, la perche nécessite une période froide (vernalisation) où la température de l'eau est basse et constante (5 mois à 6°C ; Migaud *et al.* 2002). De même, les variations de photopériode durant la période pré-inductive sont très importantes : une augmentation de la photophase (+ trois heures) ou l'application d'une photophase constante longue (17L:7O) à quinze jours de l'application d'un programme inducteur inhibent complètement la réponse des géniteurs (Fontaine *et al.* 2006, 2008).

7.2. Le sandre

L'aire de répartition du sandre s'étend de la péninsule ibérique à la mer d'Aral et de la Scandinavie aux pays de Maghreb (Deelder et Willemsen 1964, M'hetli *et al.* 2001, Sonesten 1991, Poulet 2004). Il a été introduit dans beaucoup de pays dont la Tunisie pour valoriser la production des plans d'eau douce (M'hetli *et al.* 2001).

7.2.1. Cycle de reproduction en milieu naturel

En Europe, le sandre est un pondeur annuel groupe-synchrone. Le frai a lieu au printemps entre mars et juin selon la distribution géographique. Dans le paragraphe suivant, nous allons reporter les connaissances concernant le déroulement du cycle de reproduction du sandre dans le milieu naturel. D'après Poulet (2004), la période de juin à septembre correspond au repos sexuel et l'initiation du cycle se déroule sous température décroissante. La croissance primaire et le stade « alvéoles corticales » des gonades se déroulent de septembre à décembre ce qui correspond au ralentissement de la croissance (Poulet 2004). La vitellogenèse se déroule de décembre à mars (**Figure 21** ; Poulet 2004). Une période de vernalisation avec une température inférieure à 8°C est favorable pour la reproduction (Collette *et al.* 1977, Lind 1977 dans Schlumberger et Elie 2008, Schlumberger et Proteau 1996). Wang *et al.* (2010) suggèrent que le cycle de reproduction est initié au cours de la période août-septembre lors de la baisse de la température et de la photopériode et que les gamètes sont produits durant l'automne, l'hiver et le printemps. Les pontes se déroulent lorsque la température de l'eau atteint 10-14°C en Finlande (Schlumberger et Elie 2008) et 14-15°C en Tunisie (M'hetli *et al.* 2001), mais elles peuvent avoir lieu dans une plus large gamme de température de 4.5 à 26°C

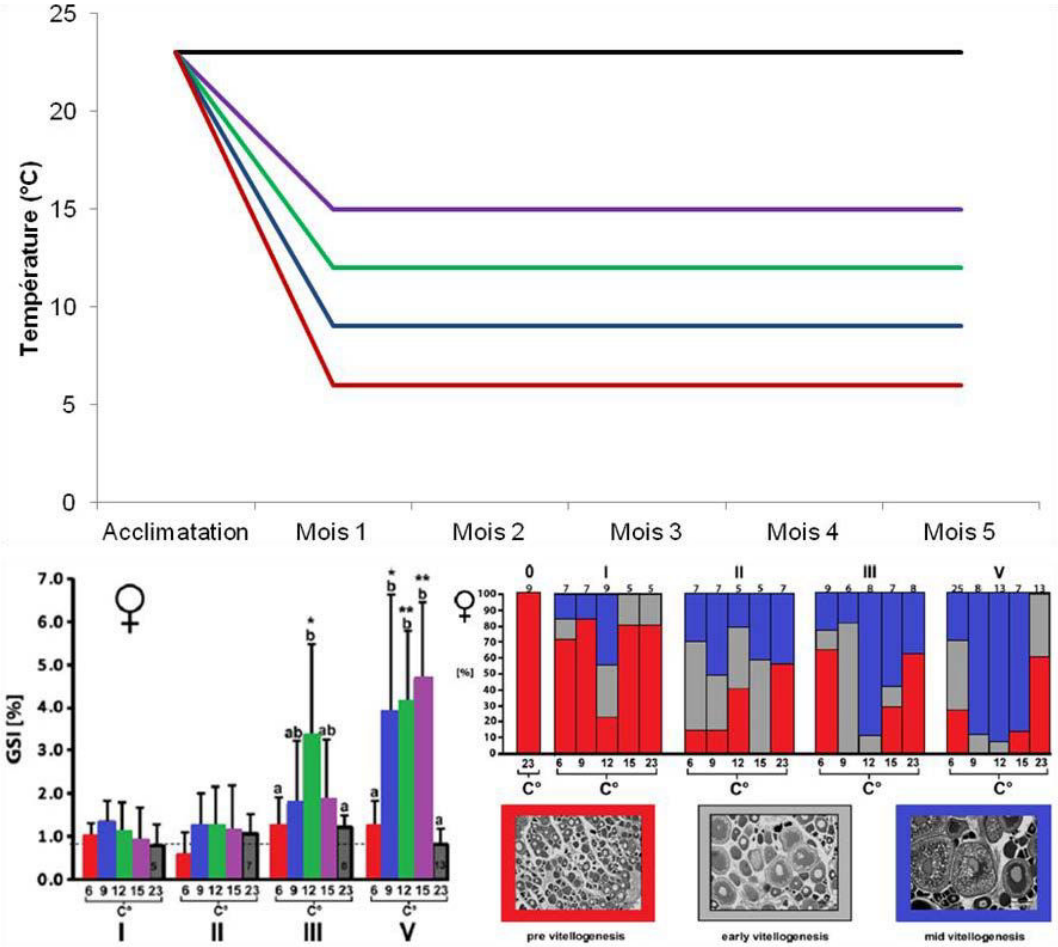


Figure 22 : Synthèse des résultats obtenus par Hermelink *et al.* (2011). En haut, les différents protocoles thermiques appliqués qui ont conduit à des variations différentes d'IGS (graphique en bas à gauche) avec des IGS plus importants au temps III et V chez les femelles ayant subi une baisse de la température de 24° à 9°C (en bleu), de 24° à 12°C (vert) et de 24° à 15°C (en violet). En bas à droite sont présentées les répartitions des différents stades ovocytaires chez les femelles avec une présence plus importante d'ovocytes en mi-vitellogenèse au temps V chez les femelles ayant subi une baisse de 24° à 9, 12 et 15°C.

(Hokanson 1977). Elles se déroulent la nuit, en période de basse pression atmosphérique (Bruslé et Quignard 2001). La durée de la saison de ponte dépend à la fois de la température de l'eau (une baisse de cette dernière est responsable de l'étalement de la saison ; Demeska-Zakęś et Zakęś 2002) et du nombre de classes d'âges des géniteurs (Erm 1961 dans Lappaleinen *et al*. 2003). La période de résorption des gonades se déroule de mai à juin (Poulet 2004).

L'IGS maximal des femelles est variable selon la distribution géographique : il peut atteindre 5% en Tunisie (M'hetli *et al.* 2011) 7-9% en moyenne en Camargue (Zainuri 1989 dans Schlumberger et Elie 2008, Poulet 2004) et 15-22% chez des géniteurs en polyculture d'étangs (Schlumberger et Proteau 1996). Chez les mâles, l'IGS maximal est de 1% (Schlumberger et Proteau 1991, Becer et Ikiz 1999).

7.2.2. Rôle des facteurs d'éclairement dans l'induction et l'inhibition des cycles de reproduction

La majeure partie des travaux menés sur le sandre porte sur l'obtention de pontes et leur synchronisation. Zakęś et Szczepkowski (2004) ont utilisé des stimulations photothermiques dans l'objectif de diminuer la durée de la vitellogenèse et d'obtenir des pontes hors-saison. Ils ont appliqué un protocole similaire à celui de Migaud *et al.* (2002) chez la perche avec une période de refroidissement de six semaines, une période de vernalisation de six semaines et une période de réchauffement de quatre semaines.

Le protocole de stimulation photo-thermique mentionné plus haut est nécessairement couplé à des injections hormonales pour obtenir des pontes. Les injections permettent de synchroniser (Demska-Zakęś et Zakęś 2002) et d'avancer la ponte de 3 mois (Zakęś et Szczepkowski 2004, Rónyai 2007). Seulement, le stress lié à la manipulation des géniteurs lors des injections provoque d'importantes pertes d'où l'intérêt de minimiser ces manipulations et d'étudier l'induction des pontes hors-saison par le biais de stimulations photo-thermiques seules (Zakęś et Demeska-Zakęś 2009). A titre d'exemple, Müller-Belecke et Zienert (2008) ont réussi à obtenir des pontes hors-saison uniquement par le biais de manipulations photothermiques. Les géniteurs ont été élevés en milieu confiné avec une température de 22-24°C puis transférés dans des cages dans un lac. Ils y subissent une période de vernalisation (température inférieure à 10°C), puis une période de réchauffement en captivité (température 15°C et photopériode 16L:8O). Ce protocole a permis d'obtenir des pontes en avance de deux mois et de diminuer la mortalité (Müller-Belecke et Zienert 2008). Aucune des études précédemment citées ne s'est intéressée à l'étude de l'initiation du cycle de reproduction. Elles ont toutes porté sur des géniteurs ayant déjà amorcé leur cycle de reproduction.

Récemment, deux études ont été réalisées sur l'influence de la température sur la puberté et la première maturité sexuelle du sandre et ont conclu à un contrôle thermique de l'initiation du cycle de reproduction chez ce percidé (Hermelink *et al.* 2011, 2013). En effet, le cycle de reproduction a été induit chez des géniteurs immatures de sandre maintenus sous photopériode 12L:12O par la baisse de la température de 23 à 9-15°C sur une période d'un mois (**Figure 22** ; Hermelink *et al.* 2011). Il a été montré également, qu'après avoir baissé la

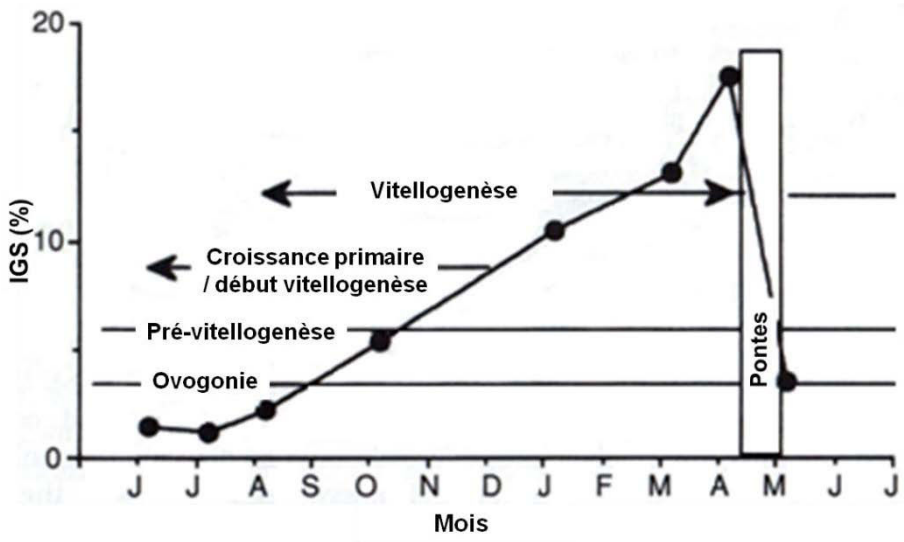


Figure 23 : Les variations de l'IGS et des stades ovocytaires durant un cycle reproductif annuel chez les femelles du brochet du Nord âgées de trois ans (Lac Ste Anne ; Billard *et al*. 1983a).

température de 23 à 12°C en 14 jours pour induire le cycle de reproduction, il est nécessaire de maintenir la température finale à 14°C pour le bon déroulement de la vitellogenèse (Hermelink *et al.* 2013). Néanmoins, conclure que seule la température contrôle le cycle de reproduction chez le sandre en travaillant sur une photophase constante de 12L:12O est sujet à caution. A titre d'exemple, la baisse de la température seule peut induire le cycle de reproduction chez des perches élevées sous une photophase constante de 12L:12O (Migaud *et al.* 2004b).

7.3. Le brochet du nord

La répartition du brochet du nord est circumpolaire avec une présence en Amérique du Nord, en Europe, en Asie et en Sibérie. Il est historiquement absent de la péninsule ibérique, du sud de la France, du centre de l'Italie, du sud et de l'ouest de la Grèce, du bassin adriatique de l'est, de l'Islande, de l'ouest de Norvège et du nord de l'Ecosse (FISHBASE 2014).

7.3.1. Cycle de reproduction en milieu naturel

7.3.1.1. Femelles : ovogenèse et stéroïdogenèse

Chez les femelles, l'ovogenèse démarre sous photophase décroissante et température élevée (juillet-août). Aucune donnée ne permet de connaître le rôle de la température et de la photopériode dans l'initiation du cycle de reproduction mais la vitellogenèse peut avoir lieu à des températures basses allant jusqu'à 2-4°C (**Figure 23** ; Lac Sainte Anne, Billard *et al.* 1983a dans Billard 1996).

Les ovogonies peuvent être observées toute l'année. La vitellogenèse commence en septembre et se poursuit jusqu'à la ponte à la mi-mai. L'accumulation des réserves vitellines est liée à une augmentation régulière de l'IGS qui atteint un maximum de 20% juste avant la ponte. Durant la vitellogenèse, une augmentation du *17β-œstradiol* circulant est observée. Le taux plasmatique de ce stéroïde atteint un pic à la fin de la vitellogenèse au moment où le taux plasmatique de testostérone commence à augmenter (Billard *et al.* 1983a dans Billard 1996). Lors de la maturation ovocytaire, les taux plasmatiques d'E2 et de testostérone baissent alors que ceux des progestagènes dont le 17α,20βP augmentent (Jalabert 1976, Simontacchi *et al.* 1983). Les principaux *stimuli* environnementaux qui déclenchent la ponte sont une augmentation de la température combinée à une photopériode croissante et la présence obligatoire d'une végétation abondante et spécifique (Bruslé et Quignard 2001). La ponte a lieu en février-mars dans la partie méridionale de la distribution du brochet (température de l'eau de 8-12°C) et en mai-juin dans sa partie septentrionale (Casselman et Lewis 1996, Toner et Lawler 1969, Souchon 1983) lorsque l'eau atteint 6-14°C (Frost et Kipling 1967). La ponte est fractionnée, la femelle dépose quelques dizaines d'œufs sur la végétation en les disséminant (Bruslé et Quignard 2001). Chez une autre population de brochet (Dagestan, Russie), les ovocytes prévitellogéniques sont observés de juin à août, le stade « alvéoles corticales » est observé en septembre-octobre et la vitellogenèse a lieu de novembre à la fin du mois de mars (Shikhasbekov 1978 dans Hubenova *et al*. 2007).

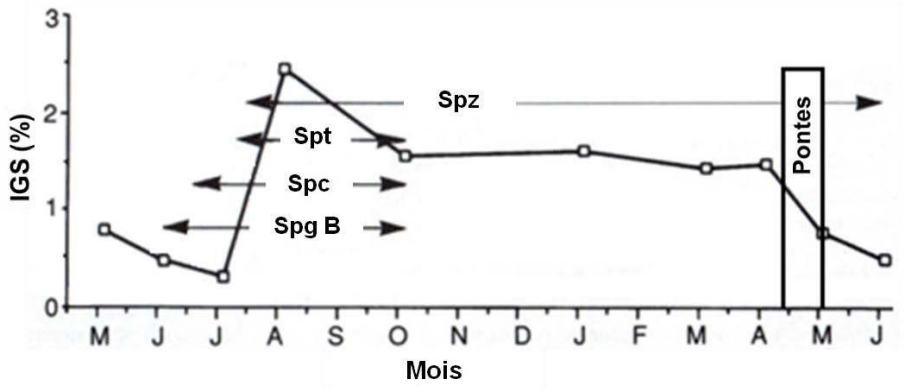


Figure 24 : Les variations de l'IGS et des stades spermatogoniques durant un cycle reproductif annuel chez les mâles du brochet du Nord. Spg B : spermatogonie B, Spc : spermatocyte, Spt : spermatide, Spz : spermatozoïde (Lac Ste Anne ; Billard *et al.* 1983a).

7.3.1.2. Mâles : spermatogenèse et stéroïdogenèse

Chez les mâles, le processus de spermatogenèse dure environ deux mois (**Figure 24** ; Billard *et al*. 1983a dans Billard 1996). La spermatogenèse a lieu sous une photophase décroissante avec une température de 10-14°C. Les testicules sont en repos sexuel en juillet-août (Billard *et al.* 1983a dans Billard 1996). L'activité spermatique démarre en août et tous les stades peuvent être observés : spermatogonies B, spermatocytes et spermatides. C'est aussi entre août et septembre que l'IGS maximal (autour de 1.5-3%) est atteint. En novembre-décembre, les testicules sont complètement remplis de spermatozoïdes et une baisse de l'IGS est observée. Les spermatozoïdes restent dans les lobules jusqu'en avril-mai, période à laquelle la spermiation commence. Les spermatozoïdes peuvent être observés après la saison de ponte, mais sont résorbés et éliminés avant le début d'un nouveau cycle (Billard *et al.* 1983a dans Billard 1996).

7.3.2. Rôle des facteurs d'éclairement dans l'induction et l'inhibition des cycles de reproduction

La reproduction naturelle aménagée a été longuement utilisée afin d'obtenir des pontes pour le marché du repeuplement. Elle consiste à introduire avant la ponte dans un milieu « aménagé » (étang de 200 à 2000 m², peu profond, enherbé, doté de poissons fourrages, sans prédateur et dont le niveau d'eau est stable) des géniteurs femelles et mâles (Bry *et al.* 1983, 1984). Ensuite, des traitements hormonaux ont été mis au point pour induire les femelles déjà matures capturées à l'époque de la reproduction et maintenues dans des structures de confinement. Ces méthodes présentent un succès très variable dû à l'imprécision de la détermination du meilleur stade de maturation lors de l'injection et une mortalité élevée liée à l'utilisation de géniteurs sauvages (Craig 1996). Les injections hormonales d'extraits hypophysaires de saumon en fin de vitellogenèse et avant la fin de la migration de la vésicule germinative ont un bon succès puisqu'elles permettent l'induction de la ponte chez 83% des femelles (Bry *et al.* 1978). Par contre, les injections d'analogues de la GnRH avec ou sans antagonistes de la dopamine ont des résultats très mitigés (Szabó 2003). Chez cette espèce, quelques études se sont intéressées à l'effet de la température sur l'induction de pontes hors-saison. L'application d'une température constante et inférieure à 10°C en l'absence de substrat de ponte retarde les pontes de 1 à 2 mois par rapport au milieu naturel et permet un meilleur recrutement en brochetons. Ce qui laisse penser que plus que la photopériode, un seuil minimum de température est requis pour permettre les pontes chez cette espèce (Goubier et Souchon 1982). D'un autre côté, l'application dès le mois d'octobre d'une vernalisation à 10°C et d'une injection hormonale d'Ovopel (analogue de la GnRH) tout en gardant une photopériode naturelle permet d'obtenir des pontes en janvier soit 3-4 mois plus tôt que la saison de ponte naturelle avec un développement larvaire jugé normal (Muscalu-Nagy *et al.* 2011). Il a été démontré chez le brochet que l'épiphyse, impliquée dans les rythmes biologiques, les processus physiologiques et comportementaux, agit comme un transducteur

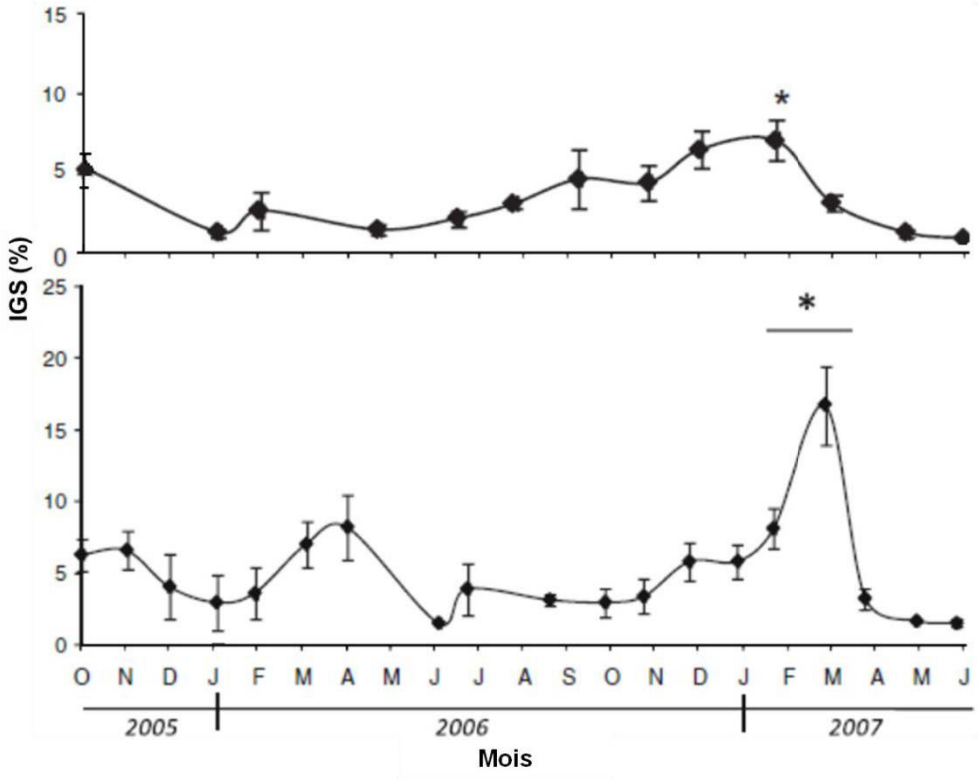


Figure 25 : Variations annuelles de l'IGS chez les mâles (en haut) et les femelles (en bas) du gardon en haute Normandie (Geraudie *et al*. 2010a, Geraudie *et al.* 2010b).

du signal thermo- et photopériodique. La photopériode et la thermopériode interagissent avec l'épiphyse pour déterminer l'amplitude, la phase et la durée des oscillations de la mélatonine (Falcón *et al.* 1994).

7.4. Le gardon

7.4.1. Cycle de reproduction en milieu naturel

Les variations annuelles de l'IGS chez les gardons mâles et femelles sont présentées dans la figure suivante (**Figure 25**) et traduisent le déroulement du cycle de reproduction.

7.4.1.1. Femelles : ovogenèse et stéroïdogenèse

En haute Normandie, l'IGS des femelles augmente de 3-5% en septembre pour atteindre 15-25% en mars. Le développement des gonades débute à partir de juillet (Tomson *et al.* 2010). Pendant la période hivernale, la baisse de la température engendre une réduction du métabolisme (Tomson *et al.* 2010). L'IGS stagne et la maturation des gonades est soit arrêtée soit ralentie au cours de l'hiver. Les pontes se déroulent d'avril à juin (Bruslé et Quignard 2001, Gillet 1989), à une température de l'eau comprise entre 14°C et 16°C (Huet 1983 dans Tomson *et al.* 2010) ou entre 10 et 14°C (Gillet 1989, Maitland et Campbell 1992 dans Tomson *et al.* 2010). La photophase stimule la production de l'hormone gonadotrope liée à la reproduction (Tomson *et al.* 2010). La température régule l'intensité et la durée du frai (Worthington *et al.* 1982, Jafri 1990, Nõges et Järvet 2005). D'autres facteurs comme la pluviométrie, le changement du débit, le comportement social peuvent affecter le frai (Everard 2006 dans Tomson *et al.* 2010). La ponte est totale et ne dure que quelques jours sur l'ensemble d'une population (Lappalainen et Tarkan 2007). Pendant l'été, les gardons entrent dans une phase de repos sexuel car les températures chaudes et les jours longs bloquent le développement des gonades jusqu'à la fin du mois d'août (Jafri 1990, Gillet 2001 dans Gillet et Quétin 2006). Les ovocytes primaires sont présents tout au long de l'année mais les stades plus avancés ne se développent qu'à des périodes bien précises. Les ovocytes au stade d'alvéoles corticales apparaissent à la fin de l'été et se développent rapidement. Ce développement s'interrompt au début de l'hiver puis reprend à sa fin (février). L'arrêt de la vitellogenèse chez les gardons femelles a déjà été signalé (Luksienè et Svedang 1997, Rinchard et Kestemont 1996) et semble être lié au manque de réserves énergétiques (Geraudie *et al.* 2010a). Les taux plasmatiques d'E2 varient fortement au cours du cycle de reproduction chez les femelles. Les valeurs sont faibles d'octobre à février (en hiver) et augmentent jusqu'à atteindre un pic en mars juste avant la saison de ponte. Ses valeurs diminuent à nouveau pendant la période de repos sexuel (avril-juillet) avant de montrer un second pic en septembre coïncidant avec l'apparition des ovocytes pré-vitellogéniques. Les taux plasmatiques de vitellogénine sont faibles en hiver puis augmentent fortement à partir de février pour atteindre leur valeur maximale en mars. Les niveaux les plus élevés sont rencontrés chez les femelles dont les ovocytes ont atteint le stade vitellogénique. Ils baissent ensuite pendant la période de repos sexuel. Ces variations suivent un profil similaire aux fluctuations de l'E2. Il est donc évident que le *17β-œstradiol* régule l'ovogenèse et la synthèse de la vitellogénine (Geraudie *et al.* 2010a). Les taux plasmatiques de 11-KT augmentent progressivement en fonction du stade de maturation et présentent un pic lors de la ponte. Ils diminuent et restent faibles lors de la

phase de repos sexuel (avril-juin), ce qui indique que cet androgène est impliqué dans la maturation ovocytaire finale (Minier *et al.* 2009, Geraudie *et al.* 2010a).

La température a un effet important sur le déroulement de la gamétogenèse en régulant la vitesse de la maturation des gonades (Bromage *et al*. 2001). En effet, des températures plus chaudes pendant l'hiver engendrent des pontes précoces d'un (Luksienè *et al.* 2000) ou de deux mois (Bray 1971 dans Minier *et al*. 2009, Geraudie *et al.* 2010a). De plus, le déroulement de la vitellogenèse exige un seuil minimal de température en dessous duquel la vitellogenèse est interrompue. Ce seuil est estimé à 6°C pour le gardon, considérant les études menées sur la rivière Stour, Angleterre (Mann 1973), la rivère Meuse, Belgique (Mattheeuws *et al.* 1981) ou le lac Léman, Suisse (Gillet et Quétin 2006).

Chez les gardons femelles, les pontes ont lieu presque aux mêmes dates avec des températures variables dans le Vollebekken, affluent du Lac Årungen (Norvège). La photopériode semble être le facteur principal qui synchronise le début des pontes (Worthington *et al.* 1982, Rinchard et Kestemont 1996), même si la température a un important effet modulateur sur leur intensité et leur durée. Cependant, il faut noter qu'il existe un seuil minimal de température (6°C dans le Vollebekken) en dessous duquel les pontes n'ont pas lieu même si les conditions photopériodiques sont favorables (Vøllestad et L'Abbé-Lund 1987).

7.4.1.2. Mâles : spermatogenèse et stéroïdogenèse

La croissance des testicules commence en septembre après la période de repos sexuel (Venables, Haute-Normandie ; Geraudie *et al.* 2010b). L'IGS (1.5% en septembre) augmente progressivement jusqu'en décembre, où le développement gonadique marque un arrêt (Geraudie *et al.* 2010b). La spermatogenèse reprend en février et la maturation des gonades a lieu en mars avec un IGS de 7.2% (Geraudie *et al.* 2010a). Dans les testicules, les spermatogonies A et B sont présentes tout au long de l'année contrairement aux autres cellules. Le nombre de spermatogonies A est globalement faible mais varie au cours du temps. En effet, il augmente en septembre puis diminue en décembre avant de remonter légèrement au printemps (Escaffre et Billard 1976). Le nombre de spermatogonies B augmente fortement entre septembre et novembre puis amorce une diminution progressive (Escaffre et Billard 1976). Les spermatocytes apparaissent de septembre à novembre, puis en janvier ils se différencient en spermatides et spermatozoïdes. Les spermatozoïdes sont majoritaires en mars et sont rapidement éliminés à la fin de la saison de ponte (2 mois ; Escaffre et Billard 1976). En hiver, la spermatogenèse est stoppée puis redémarre en février (Escaffre et Billard 1976).

L'hypophyse sécrète une quantité importante de gonadotropine trois fois au cours du cycle : une première fois en automne lorsque les divisions spermatogoniales sont importantes et lorsque la photopériode et la température diminuent ; une deuxième fois en février lorsque la température de l'eau est minimale et que la photopériode augmente avec une légère reprise des divisions spermatogoniales et l'apparition des spermatocytes et une troisième fois en juin à l'époque de la reproduction lorsque la photopériode est maximale et l'augmentation de la

température forte. Ces observations ont également été faites chez la tanche (Breton *et al.* 1976) et le poisson rouge (Gillet *et al.* 1976 dans Escaffre et Billard 1976).

Les teneurs plasmatiques en 11-KT baissent fortement après la ponte. Elles augmentent à nouveau en juillet, oscillent durant l'automne et l'hiver avant de présenter un pic important en mars-avril pendant la saison de ponte (Geraudie *et al.* 2010b). Généralement, les taux les plus faibles sont rencontrés chez les mâles aux premiers stades de la spermatogenèse et les taux les plus importants chez les mâles en spermiogenèse. La 11-KT est donc impliquée dans l'initiation et le maintien du développement testiculaire (Chavez-Pozo *et al.* 2008 dans Minier *et al*. 2009) et dans le processus de la gamétogenèse (Billard *et al.* 1982). Les taux plasmatiques d'E2 fluctuent puis augmentent pour atteindre un pic pendant la saison de ponte (avril-juin) avant de diminuer pendant le repos sexuel (Geraudie *et al.* 2010b). Ceci confirme que l'E2 joue un rôle important dans la reproduction des mâles en régulant la spermatogenèse et la physiologie des cellules de Sertoli (Amer *et al.* 2001, Miura *et al.* 1999).

7.4.2. Rôle des facteurs d'éclairement dans l'induction et l'inhibition des cycles de reproduction

Des observations dans le milieu naturel donnent des indices sur l'effet potentiel des facteurs environnementaux sur la reproduction du gardon en captivité. Jafri (1989 dans Gillet et Quétin 2006) a observé que l'application d'une photophase courte pendant la saison de ponte inhibe les pontes et conduit à une régression ovarienne alors que le même traitement durant l'été stimule la vitellogenèse. D'un autre côté, l'exposition à des eaux chaudes pendant la période de pré-ponte réduit l'IGS chez les mâles et les femelles et cause une atrésie des ovaires (Lukšienė et Svedäng 1997). Ceci laisse supposer que le cycle de reproduction chez le gardon est gouverné par la photopériode et la température.

7.5. Le rotengle

7.5.1. Cycle de reproduction en milieu naturel

L'initiation du cycle de reproduction chez le rotengle semble contrôlée par la température (Audige 1921 dans Hicks 2003). Les femelles rotengle pondent vers la fin du printemps et l'été quand la température de l'eau dépasse 18°C (McDowall 1990 dans Hicks 2003). Dans le lac Hamilton (Nouvelle-Zélande) l'IGS est maximal en octobre (Wise 1990 dans Hicks 2003).

La stratégie de ponte et la température déclenchant le frai sont dépendantes des populations. Par exemple, chez des femelles de rotengle du lac Banyoles (Espagne), les ovaires ont montré un seul lot d'ovocytes vitellogéniques prêts à être pondus dans les jours à venir. En tenant compte de la courte période de présence des larves (Vila-Gispert 1996 dans Vila-Gispert et Moreno-Amich 2000), ceci suggère que les femelles de rotengle pondent en une fois durant les deux premières semaines de mai et montrent un développement ovarien de type groupe-synchrone caractéristique des pondeurs totaux (Vila-Gispert et Moreno-Amich 2000). Par contre, dans le bassin de la rivière Vaga (Russie), la ponte est fractionnée et a lieu de début juin à début juillet à une température de 11°C. La saison de ponte se finit à la mi-juillet et les rotengles capturés à cette période présentent des gonades au stade pré-vitellogénique (Boznak

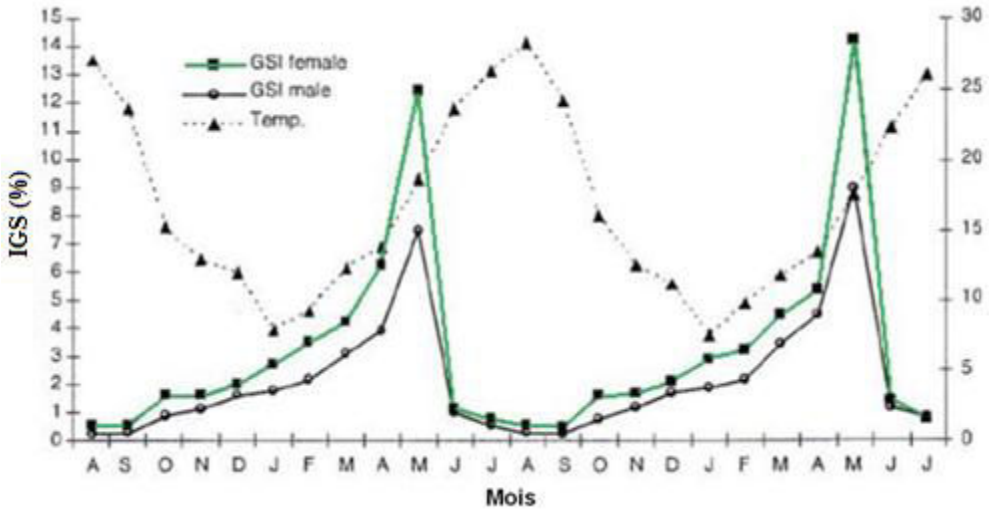


Figure 26 : Les variations annuelles de température (trait discontinu) et d'IGS chez les femelles (trait continu vert) et les mâles (trait continu noir) de rotengle dans le Lac Spanca, Turquie (Tarkan 2006).

Tableau 8 : Récapitulatif des connaissances concernant le rôle des facteurs d'éclairement dans l'inhibition et l'induction des cycles de reproduction des espèces étudiées.

	Perche commune	Sandre	Gardon	Rotengle	Brochet du nord
Induction du cycle de reproduction	Décroissance de la photophase suivie d'une décroissance de la température nécessaire. Un programme photothermique a été développé (Abdulfatah *et al.* 2010)	La baisse de la température est capable d'induire le cycle de reproduction sous une photopériode de type 12L:12O (Hermelink *et al.* 2011)	Aucune donnée concernant le contrôle environnemental du cycle de reproduction. La température semble être impliquée (suggéré Tarkan 2006)	Aucune donnée concernant le contrôle environnemental du cycle de reproduction. La température semble être impliquée (suggéré Tarkan 2006)	La gonadogenèse démarre sous photophase décroissante (suggéré par Billard *et al.* 1983a dans Craig 1996)
Inhibition du cycle de reproduction	Une photophase constante longue (16h de lumière) est suffisante pour inhiber le cycle même avec une température décroissante. La température élevée (20°C) seule est insuffisante pour l'inhibition du cycle de reproduction (Abdulfatah 2010)	Une température élevée (23°C) est suffisante pour inhiber le cycle de reproduction (Hermelink *et al.* 2011)			

2008). D'autres auteurs ont également montré que le rotengle est un pondeur continu avec un développement asynchrone, les œufs sont pondus sur plusieurs mois (Klicava, République Tchèque ; Holcík 1967a, b dans Tarkan 2006, l'Ourthe, Belgique ; Kestemont et Philippart 1991 dans Rinchard et Kestemont 1996). Certains auteurs font état d'une ponte en deux fois de juin à la mi-juillet avec 80% des ovocytes déjà développés dans le premier lot (Stehlik 1968 dans Korzelecka et Winnicki 1998). Le changement de stratégie de reproduction pourrait être dû à la faible disponibilité de la nourriture ainsi qu'à l'absence de conditions environnementales optimales particulièrement la température (Shikhshabekov 1979 dans Tarkan 2006, Vila-Gispert et Moreno-Amich 2000).

En Turquie, l'IGS maximal (13% pour les femelles, 7% pour les mâles) est observé en mai puis chute en juin une fois que les pontes ont eu lieu (**Figure 26**). Après la ponte, une période de repos sexuel de quatre mois a lieu. Les ovaires commencent à se développer en décembre avec une phase de croissance rapide et importante de mars à mai, les ovocytes étant matures en mai avec un diamètre ovocytaire le plus important (Lac Sapanca, Turquie, température de l'eau entre 6.5 et 29.5°C ; Tarkan 2006).

7.5.2. Rôle des facteurs d'éclairement dans l'induction et l'inhibition des cycles de reproduction

Des méthodes d'induction des pontes ont été utilisées chez les femelles rotengles. L'efficacité des pontes a été améliorée soit avec des injections d'une combinaison d'hormone chorionique gonadotrope HCG et d'extrait hypophysaire de carpe commune soit avec des injections d'une combinaison de LH, de FSH et d'un antagoniste de la dopamine, le pimozide. Les conditions environnementales sont une augmentation de la température de 17 à 20°C et une photopériode naturelle simulée 18L:6O (Kucharczyk *et al.* 1997). Concernant le rôle des facteurs d'éclairement dans l'induction et l'inhibition des cycles de reproduction, nous avons très peu de connaissances sauf chez la perche commune. Le tableau suivant (**Tableau 8**) récapitule les connaissances acquises chez nos espèces d'intérêt. Ces données bibliographiques semblent plaider en faveur d'une convergence des réponses aux facteurs d'éclairement en fonction des familles tel que suggéré par Wang *et al.* (2010).

PROBLEMATIQUE

Les objectifs de ce travail s'inscrivent dans un contexte de diversification de l'aquaculture continentale et de mise en place d'une production durable, s'appuyant sur la domestication de nouvelles espèces et le développement d'une aquaculture intégrée aux territoires. Dans ce contexte, l'utilisation d'une approche comparée permettant l'extrapolation des connaissances acquises chez des espèces déjà domestiquées vers d'autres espèces d'intérêt semble une méthode pertinente (économie du temps et d'argent par la rationalisation des connaissances). Dans ce travail, nous cherchons à évaluer la pertinence de la classification basée sur l'analyse des traits reproducteurs (Teletchea *et al*. 2009a) pour l'extrapolation des connaissances acquises sur le contrôle du cycle de reproduction d'un percidé, la perche commune, à d'autres pondeurs printaniers précoces. Pour cela, nous nous proposons de déterminer :

L'effet d'un traitement photopériodique sur l'induction du cycle de reproduction chez quatre espèces appartenant au groupe des « pondeurs printaniers précoces » phylogénétiquement éloignées et une espèce appartenant au groupe des « pondeurs printaniers tardifs ». L'induction est la phase de reprise de l'activité gonadique après la période de repos sexuel, elle est contrôlée par les facteurs environnementaux telles que la photopériode et la température (Bromage *et al*. 2001, Wang *et al*. 2010). L'effet du traitement photopériodique est évalué par le biais de modifications morpho-anatomiques, histologiques et physiologiques.

L'hypothèse forte de ce travail est que la perche commune, le sandre (percidé), le gardon (cyprinidé) et le brochet du Nord (ésocidé) qui appartiennent au groupe des « pondeurs printaniers précoces » vont réagir de la même manière face à un *stimulus* photopériodique (photophase constante longue 16L:8O ou 24L:0O). Le cycle de reproduction de ces espèces serait donc inhibé sous l'effet d'une photophase constante longue tel qu'observé chez la perche commune (Migaud *et al*. 2004b) alors qu'il serait induit sous photophase décroissante (Fontaine *et al*. 2006, Wang 2006, Abdulfatah *et al*. 2011). Par contre, le traitement photopériodique appliqué ne conduirait pas à une réponse similaire chez le rotengle (cyprinidé) appartenant au groupe des « pondeurs printaniers tardifs » malgré sa proximité phylogénétique avec le gardon.

ETUDE EXPERIMENTALE

1. Etude expérimentale

Le principe de cette étude expérimentale est d'imposer deux modalités de photopériode : une photophase longue constante (16L:8O pour les perches, les gardons, les rotengles et les brochets ; 24L:0O pour les sandres) et une photopériode naturelle. L'effet du traitement photopériodique est étudié sur des individus prélevés trois fois pendant l'étude expérimentale: (1) prélèvement initial avant le début de l'induction correspondant au solstice d'été et ayant lieu avant la baisse de la photophase, (2) prélèvement intermédiaire avant la baisse de la température (variations naturelles ou naturelles simulées) et un prélèvement final cinq mois après le début de l'expérimentation. Pour chaque expérimentation, la réponse des espèces étudiées est comparée à celle de la perche commune qui représente l'espèce « référence » du fait des nombreuses connaissances acquises sur le contrôle environnemental de son cycle de reproduction. Toutes les expérimentations ont lieu dans des structures expérimentales ayant l'agrément sanitaire (N°C54-547-18) et en respectant le décret 87-848 du 19 octobre 1987 modifié par le décret 2001-464 du 29 mai 2001 relatif aux expériences sur les animaux, le décret 2013-188 et les cinq arrêtés datés du 1er février 2014 qui sont la mise en application de la directive européenne 2010/63/UE.

1.1. Expérimentation 1 : Effet d'une photophase constante longue (16L:8O ou 24L:0O) sur l'induction du cycle de reproduction chez deux percidés « pondeurs printaniers précoces » : la perche commune et le sandre

1.1.1. Matériel biologique

Les perches et les sandres utilisés dans le cadre de cette étude sont issus d'élevages en circuit fermé. Les perches (poids moyen 111 ± 31 g ; âge = 1 an ; origine : Léman sauvage) ont été élevées au sein du laboratoire (URAFPA, Université de Lorraine, France). Les larves ont éclos au laboratoire le 01/05/2010 et ont été élevées sous une photopériode (12L:12O) et une température (21±1°C) constantes jusqu'au 14/03/2011. A cette date, une photopériode avec une photophase constante longue 16L:8O a été appliquée jusqu'au transfert dans les bacs expérimentaux le 16/06/2011 (photophase 16h08, température d'eau 21°C). Les sandres sont issus d'un élevage commercial (Excellence Fish b.v., Pays bas). Ils ont été élevés sous un éclairement continu (24L:0O) et une température constante (21°C). L'âge des géniteurs est de deux ans et leur poids moyen de 949 ± 126 g. Ils ont été réceptionnés dans les structures expérimentales le 10/06/2011 à 22h00 (photophase 16h03, température de l'eau à la réception : 17°C). Pendant toute la durée de l'expérimentation, les poissons ont été nourris manuellement une fois par jour à un taux de rationnement de 1% pour les perches et de 0,23% pour les sandres. Le nourrissage dépendait également de leur appétit et de la qualité d'eau (pH, teneurs en O_2 dissous, NO_2^- et NH_4^+). Un aliment complet extrudé conçu pour grossissement des salmonidés (Performance LR, société LeGouessant, Lamballe, France) a

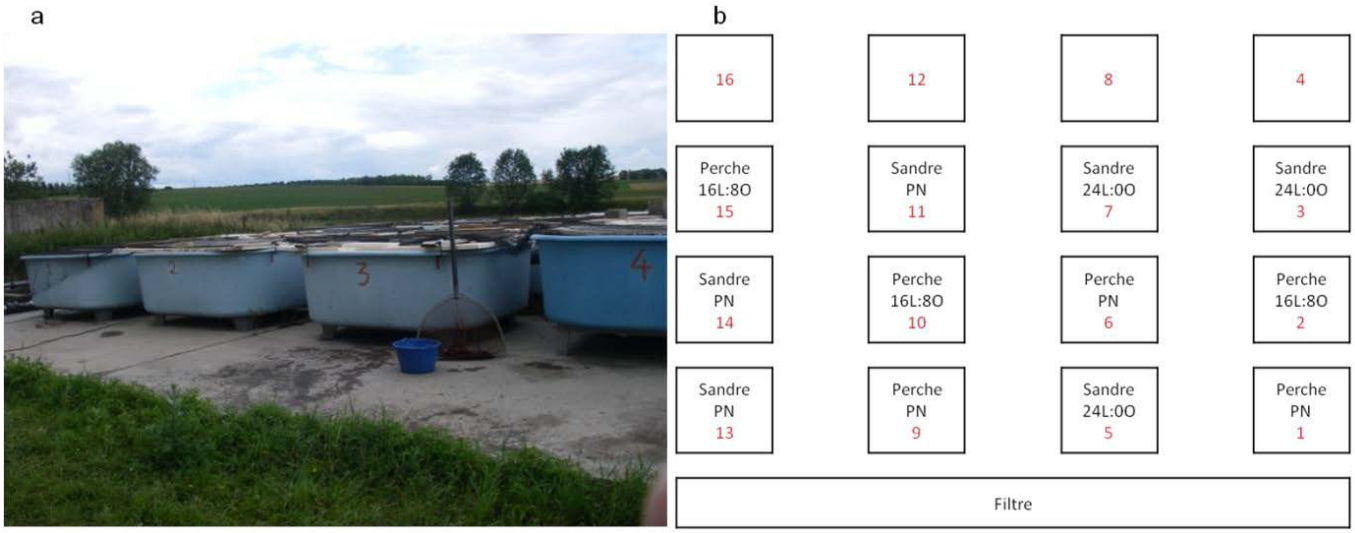


Figure 27 : Structures expérimentales présentes sur le site de la Bouzule (a) et plan de répartition des espèces et des traitements photopériodiques sur les 12 bacs utilisés (b).

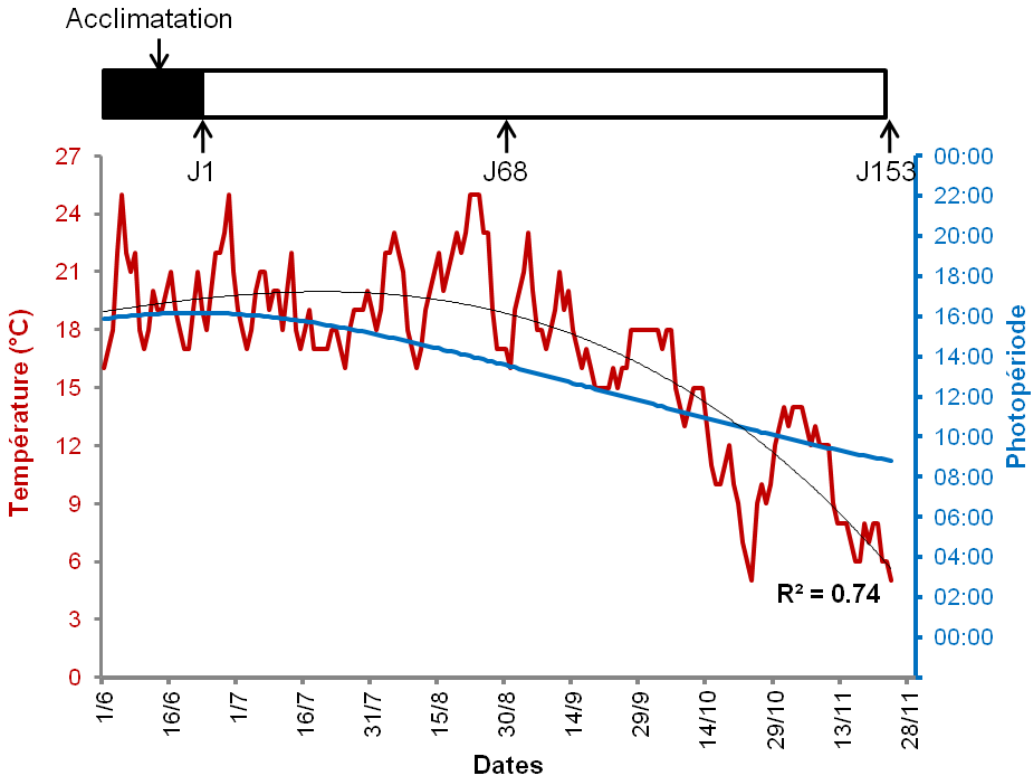


Figure 28 : Variations naturelles de la température de l'eau des bassins (en rouge, courbe de tendance en noir avec R^2=0.74) et de la photophase (en bleu) durant l'expérimentation et les dates des prélèvements.

été distribué (N°7 pour le sandre et N°5 pour la perche). Cet aliment est composé de 47% de protéines, 14% de lipides, 10.5% de cendres et 1.5% de fibres (**Annexe 1**).

1.1.2. Structures expérimentales

Les poissons ont été maintenus dans un circuit fermé fonctionnant en eau recirculée et disposé en milieu extérieur sur le domaine expérimental de la Bouzule (Laneuvelotte, Meurthe et Moselle, France). Le circuit fermé, composé de seize bacs en polyester de $3m^3$ chacun, assure une même qualité d'eau et un même régime thermique dans tous les bacs. Les poissons de chaque espèce ont été distribués au hasard dans six bacs différents (**Figure 27**) : trois bacs totalement couverts et éclairés avec des néons (Osram luminux daylight, L18W/860) et trois bacs sous lumière naturelle, mais couverts aux deux-tiers de sorte à aménager une zone d'ombre respectant les préférences des espèces (Lappaleinen *et al*. 2003, Poulet 2004). Les poissons ont été distribués à raison de 30 à 35 poissons par bac. Pour le traitement photopériodique, différentes conditions ont été appliquées selon l'espèce (24L:0O chez le sandre et 16L:8O chez la perche *vs* un contrôle sous photophase naturelle ; intensité lumineuse de 20 lx pour le sandre *vs* 200 lx pour la perche). Cela s'explique premièrement par la nécessité de considérer les conditions photopériodiques antérieures à l'expérimentation différentes chez les deux espèces. En effet, Fontaine *et al*. (2006) ont démontré que l'augmentation de la photopériode avant l'application d'un programme inducteur peut avoir des effets délétères sur l'initiation du cycle de reproduction. A l'inverse, une baisse de la photophase de 24L:0O à 16L:8O chez le sandre pourrait conduire à une induction prématurée du cycle reproducteur. Deuxièmement, il est nécessaire de prendre en considération les préférendums écologiques variables selon l'espèce (intensité lumineuse).

1.1.3. Calendrier des prélèvements

L'expérimentation a commencé le 23 juin 2011, date du premier prélèvement, après une période d'acclimatation aux conditions expérimentales de 13 jours. L'expérimentation a duré 153 jours. À chaque prélèvement, sept à dix sandres et huit à treize perches ont été capturés par bac, l'objectif étant d'obtenir au minimum 2 individus par sexe par bac et par temps de prélèvement. Cette stratégie d'échantillonnage s'explique par l'absence de dimorphisme sexuel permettant d'identifier les mâles et les femelles. Les prélèvements ont eu lieu le 23 juin 2011 (J1), le 30 août 2011 (J68) et le 22 novembre 2011 (J153) (**Figure 28**).

1.2. Expérimentation 2 : Effet d'une photophase constante longue (16L:8O) sur deux pondeurs printaniers précoces : la perche commune (percidé) et le gardon (cyprinidé) et un pondeur printanier tardif : le rotengle (cyprinidé)

1.2.1. Matériel biologique

Les perches utilisées dans cette expérimentation sont issues d'un élevage en circuit fermé. Les gardons et les rotengles sont par contre issus d'un élevage en polyculture d'étang. Les perches (poids moyen 204 ± 49 g, âge = 1 an, origine : Léman sauvage) ont été élevées au sein de la

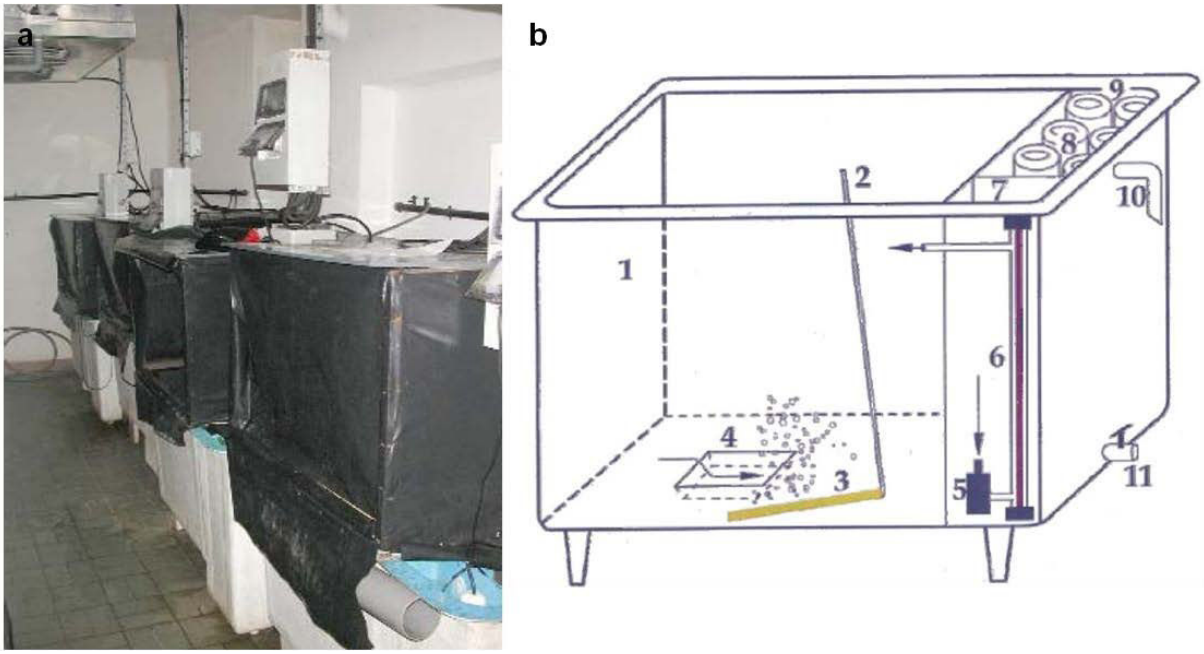


Figure 29 : Photographie d'une salle climatisée équipée de bacs de 500L couverts par une bâche de polyéthylène (a), schéma d'un bassin de 500L fonctionnant en circuit fermé. 1 : volume utile, 2 : arrivée d'air sous pression, 3 : diffuseur d'air, 4 : évacuation d'eau équipée d'une crépine, 5 : pompe immergée (750L/h), 6 : stérilisateur équipée d'une lampe UV, 7 : compartiment d'eau filtrée, 8 : mousses de filtration, 9 : compartiment de décantation et de filtration, 10 : évacuation du trop plein, 11 : vanne de vidange. Les flèches indiquent le sens de la circulation de l'eau.

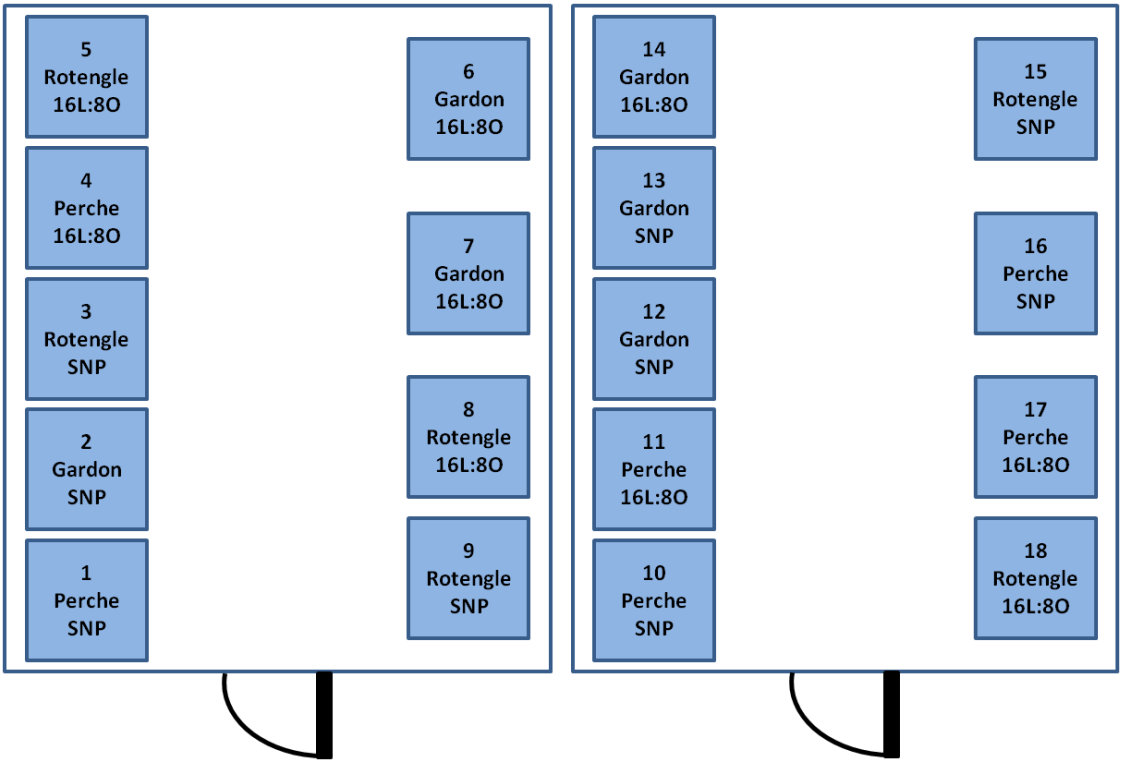


Figure 30 : Répartition des différentes espèces et des modalités de traitement photopériodique au sein des deux salles climatisées.

société LUCAS PERCHES SARL (Hampont, Moselle, France) sous des conditions constantes de photopériode et de température (16L:8O, 21°C). Elles ont été réceptionnées le 21 juin 2012 (photophase 16h09, température de l'eau des bassins : 21°C) dans les structures expérimentales du laboratoire (URAFPA, Museum-Aquarium de Nancy, Lorraine, France). Les gardons et les rotengles sont issus d'une polyculture d'étang (Alain l'Huillier, GAEC piscicole du Saulnois, Moselle, France) et ont été élevés sous des conditions naturelles de température et de photopériode. Ils ont été pêchés les 13 et 14 mars 2012 et triés en fonction de leur taille afin de sélectionner les individus aptes à entrer en reproduction : 17-29 cm pour les mâles et les femelles de rotengle (Shikhshabekov 1979), 8-11 cm pour les mâles de gardon (Noges et Järvet 2005) et 10-12 cm pour les femelles de gardon (Vøllestad et L'Abbé-Lund 1987).

Les gardons (poids moyen 61 ± 8 g) et les rotengles (poids moyen 52 ± 14 g) sont réceptionnés dans les structures expérimentales de la Bouzule le 14 mars 2012 (photophase 11h49, température de l'eau des bassins : 8°C) (voir la description des structures dans le paragraphe 1.1.2). Ils ont été répartis dans deux bacs de $3m^3$ couverts au deux-tiers pour favoriser leur acclimatation aux conditions d'élevage en captivité (conditions naturelles de photopériode et de température). Pendant la période d'acclimatation et toute la durée de l'expérimentation, les poissons ont été nourris avec un aliment commercial extrudé destiné au grossissement de l'ombrine fourni par la société LeGouessant (Lamballe, France). Des aliments du type Ombrine N°4 et N°5 ont été utilisés pour les gardons et rotengles d'une part et les perches l d'autre part. Cet aliment est composé de 47% de protéines, 13% de lipides, 10% de cendres et 1.45% de fibres (**Annexe 2**). Après cette phase d'acclimatation, 270 gardons et 264 rotengles ont été transférés dans les structures expérimentales du laboratoire lors du solstice d'été le 21 juin 2012 (URAFPA, Museum-Aquarium de Nancy, Lorraine, France). Pendant toute la durée de l'expérimentation, les poissons ont été nourris manuellement à un taux de rationnement de 1% une fois par jour. Le nourrissage dépend également de leur appétit et de la qualité d'eau (pH, NO_2^-, NH_4^+ et O_2 dissous).

1.2.2. Structures expérimentales

Deux salles climatisées ont été affectées à cette étude expérimentale. Chaque salle était équipée de neufs bacs de 500L fonctionnant en circuit fermé (**Figure 29**). Les poissons ont été distribués dans six bacs par espèce à raison de 49-50 perches, 45 gardons et 43-44 rotengles par bac. Leur répartition a été faite au hasard (**Figure 30**). Les bacs sont totalement couverts et la lumière est fournie par des tubes néons (Osram luminux daylight, L18W/860). Trois bacs par espèce, soit neuf bacs en tout ont été maintenus sous une photopériode naturelle simulée (PNS) basée sur les variations photopériodiques naturelles observées à Nancy (48.42°N, 06.12°E). Les variations de la durée de la photophase ont été contrôlées par un dispositif d'éclairage/régulateur de lumière (Enviroscene Flutronix, Marolles en Brie, France) pilotant l'allumage et l'extinction de la lumière aux heures voulues, alors que les bacs restants ont été maintenus à une photopériode constante de 16L:8O (allumage à 5h35, extinction à 21h35).

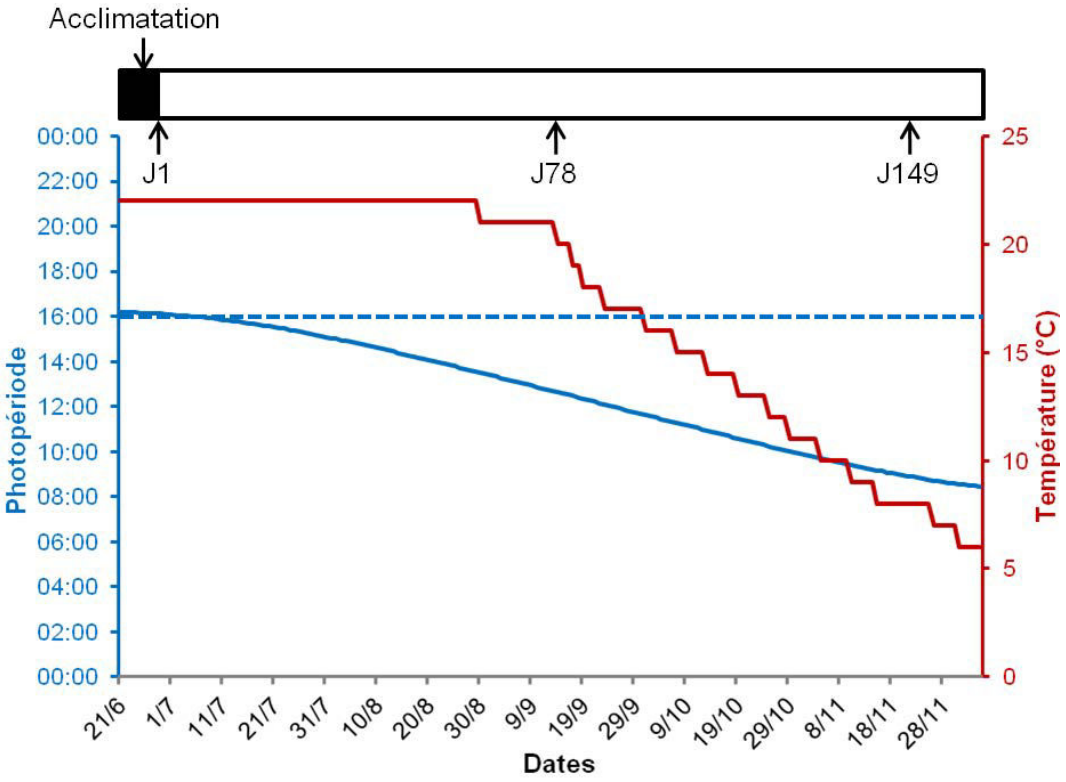


Figure 31 : Représentations graphiques de la photophase naturelle (courbe bleue en continu), de la photophase constante (courbe bleue en pointillé) et de la température de l'eau souhaitée (courbe rouge) appliquées au cours de l'expérimentation et positionnement des dates des prélèvements.

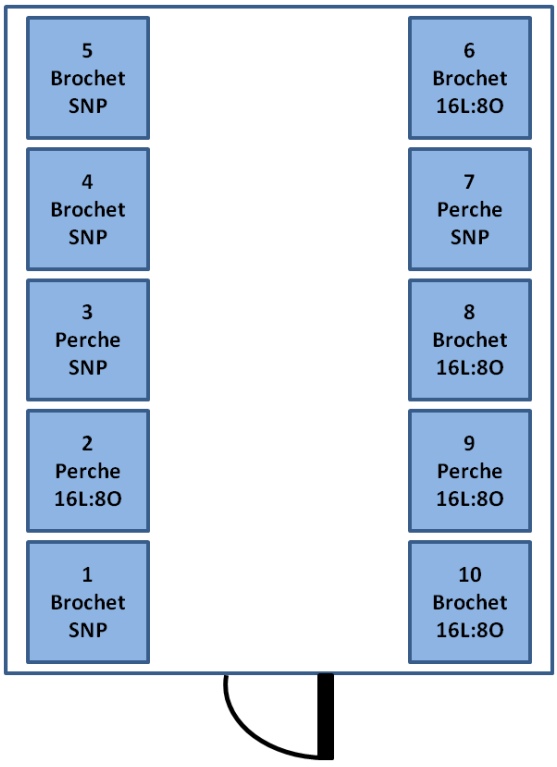


Figure 32 : Répartition des différentes espèces et modalités de traitement photopériodique dans la salle expérimentale.

1.2.3. Calendrier des prélèvements

L'expérimentation a commencé le 29 juin 2012, date du premier prélèvement, et a duré 149 jours. À chaque prélèvement, six à huit poissons par espèce et par bac ont été capturés avec l'intention de prélever au moins 2 individus par sexe (absence de dimorphisme sexuel) par bac et par date de prélèvement. Les prélèvements ont eu lieu le 29 juin 2012, le 13 septembre 2012 et le 26 novembre 2012 (**Figure 31**).

1.3. Expérimentation 3 : Effet d'une photophase constante longue (16L:8O) sur deux pondeurs printaniers précoces : la perche commune (percidé) et le brochet (ésocidé)

1.3.1. Matériel biologique

Les poissons utilisés dans cette expérimentation sont tous issus d'élevages en circuit fermé. Les perches (poids moyen 75 ± 12 g, âge = 1 an) sont issues d'une ponte décalée réalisée en novembre 2012 et ont été élevées au sein de la société LUCAS PERCHES SARL (Hampont, Moselle, France) sous des conditions de photopériode et de température constantes (16L:8O, 21±1°C). Elles ont été réceptionnées le 03 octobre 2013 (température de l'eau des bassins : 21°C) dans les structures expérimentales du laboratoire (URAFPA, Museum-Aquarium de Nancy, Lorraine, France). Les brochets (poids moyen 288 ± 87 g) ont été élevés dans les structures expérimentales du laboratoire. Les œufs sont issus de la reproduction artificielle d'une femelle de 4.5 kg et de deux mâles, réalisée au Domaine de Lindre (Dieuze, Moselle, France) le 19 mars 2012. Les larves ont éclos le 28 mars 2012 et ont été élevées sous une photopériode constante 12L:12O et température ambiante. Le 28 juin 2012, les juvéniles ont été transférés dans des bacs de 1700L et élevés à une photopériode constante 16L:8O et une température constante de 21±1°C. Ils ont été maintenus dans ces conditions jusqu'au début de l'expérimentation. Le 10 septembre 2013, les brochets ont été transférés dans les structures expérimentales (URAFPA, Museum-Aquarium de Nancy, Lorraine, France). Pendant la période d'acclimatation et toute la durée de l'expérimentation, les poissons ont été nourris avec un aliment commercial extrudé destiné au grossissement de l'ombrine fourni par la société LeGouessant (Lamballe, France) (N°5 pour les perches et N°7 pour les brochets) comme décrit dans le paragraphe 1.2.1.

1.3.2. Structures expérimentales

Une salle climatisée a été affectée à cette étude expérimentale. Cette salle était équipée de dix bacs de 500L fonctionnant en circuit fermé. Les brochets ont été distribués dans six bacs à raison de 30-31 brochets par bac. Les perches ont, par contre, été distribuées dans quatre bacs à raison de 45 perches par bac. Leur répartition a été faite au hasard (**Figure 32**). Les bacs sont totalement couverts et la lumière est fournie par des néons (Osram luminux daylight, L18W/860, 200 lx à la surface de l'eau). En tout, sept bacs (trois pour les brochets et deux pour les perches) ont été maintenus sous une photopériode naturelle simulée (PNS) basée sur les variations naturelles observées à Nancy (48.42°N, 06.12°E) dont le contrôle était piloté par un dispositif d'éclairage/régulateur de lumière (Enviroscene Flutronix, Marolles en Brie, France) comme décrit dans le paragraphe 1.2.2.

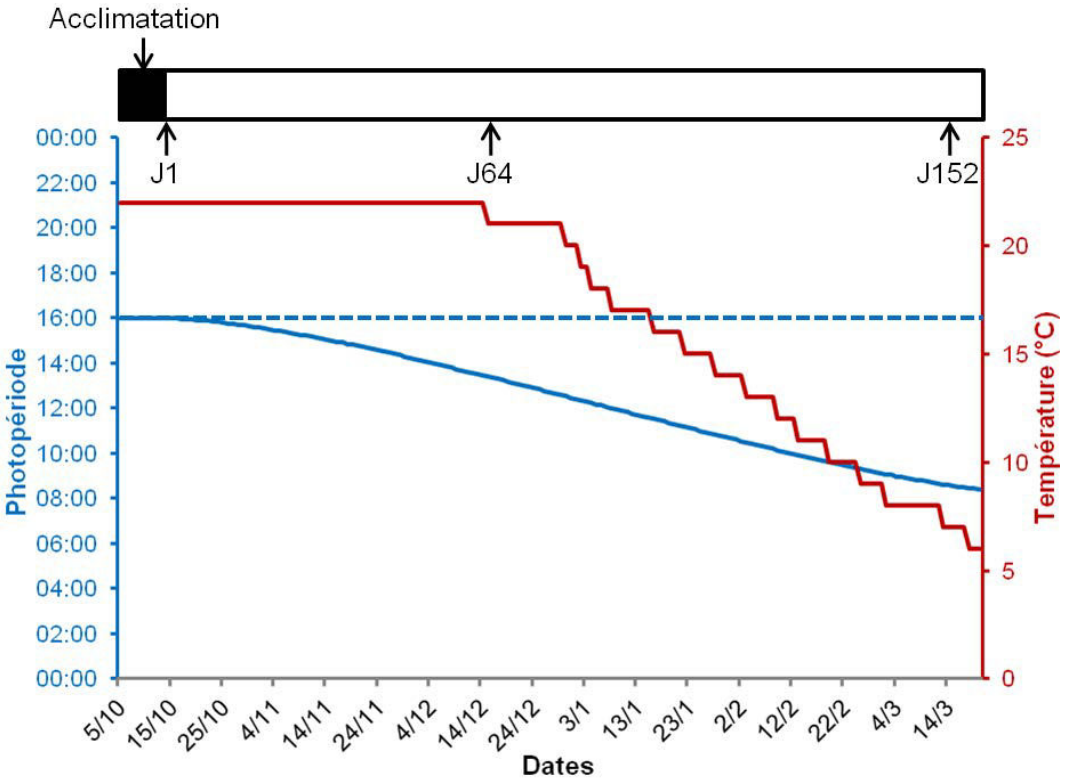


Figure 33 : Représentations graphiques de la photophase naturelle (courbe bleue en continu), de la photophase constante (courbe bleue en pointillé) et de la température de l'eau souhaitée (courbe rouge) appliquées au cours de l'expérimentation et positionnement des dates des prélèvements

1.3.3. Calendrier des prélèvements

L'expérimentation a commencé le 14 octobre 2013, date du premier prélèvement, et a duré 152 jours. À chaque prélèvement, six à neuf poissons par espèce et par bac ont été capturés afin d'obtenir au minimum 2 individus par sexe et par bac. Les prélèvements ont eu lieu le 14 octobre 2013, le 16 décembre 2013 et le 14 mars 2014 (**Figure 33**).

1.4. Qualité de l'eau

Pendant l'étude expérimentale, la qualité d'eau a été mesurée de manière hebdomadaire, le pH a été mesuré grâce à un pH-mètre (WTW pH/Oxi 340I) et maintenu entre 7,0 et 7,5 par des ajouts de bicarbonate de soude NaHCO3. La teneur en oxygène dissous a été mesurée grâce à un oxymètre (WTW pH/Oxi 340I) et maintenue supérieure à 5 mg/L grâce à un système d'aération. Les concentrations en nitrites et en ammonium ont été déterminées respectivement par des méthodes colorimétriques à la sulfanilamide (AFPA-INS-MOP-001) et au bleu d'indophénol (AFPA-INS-MOP-002) en utilisant un spectrophotomètre UV-visible (CARY IE, VARIAN). La température, quant à elle, a été relevée quotidiennement à l'aide d'un thermomètre et les valeurs obtenues lors de la première expérimentation (courbe en pointillé, **Figure 28**) ont constitué un référentiel pour les expérimentations suivantes réalisées dans les structures expérimentales localisées au Museum-Aquarium de Nancy.

2. Paramètres étudiés

2.1. Poids et indicateurs morpho-anatomiques

A chaque prélèvement, les individus ont été anesthésiés par immersion pendant 2-3 minutes dans une solution de 2-phénoxyéthanol (0.4 mL/L, d=1.11 g/mL, Sigma, AFPA-INS-ANI-7), puis un prélèvement sanguin est effectué (AFPA-INS-MOP-76). Enfin, les poissons sont mis à mort par une overdose d'anesthésiant dans une solution de 2-phénoxyéthanol à 4 mL/L (AFPA-INS-ANI-6). Les poissons sont mesurés à l'aide d'une règle (longueur totale, cm), pesés (g) à l'aide d'une balance (SARTORIUS, 0.2g) afin de calculer le facteur de condition K1 :

$$\left(K1 = \frac{100 \times masse\ du\ corps}{Longueur\ totale^3}\right)$$

Ils sont par la suite disséqués et les gonades, les viscères et le foie sont séparés et pesés à l'aide d'une balance (DENVER INSTRUMENT APX-323, 0.0001 g) pour déterminer respectivement le facteur de condition K2 :

$$\left(K2 = \frac{100 \times (masse\ du\ corps - masse\ des\ gonades)}{Longueur\ totale^3}\right)$$

L'indice gonado-somatique IGS :

$$\left(IGS = \frac{100 \times masse\ des\ gonades}{Masse\ du\ corps}, \%\right)$$

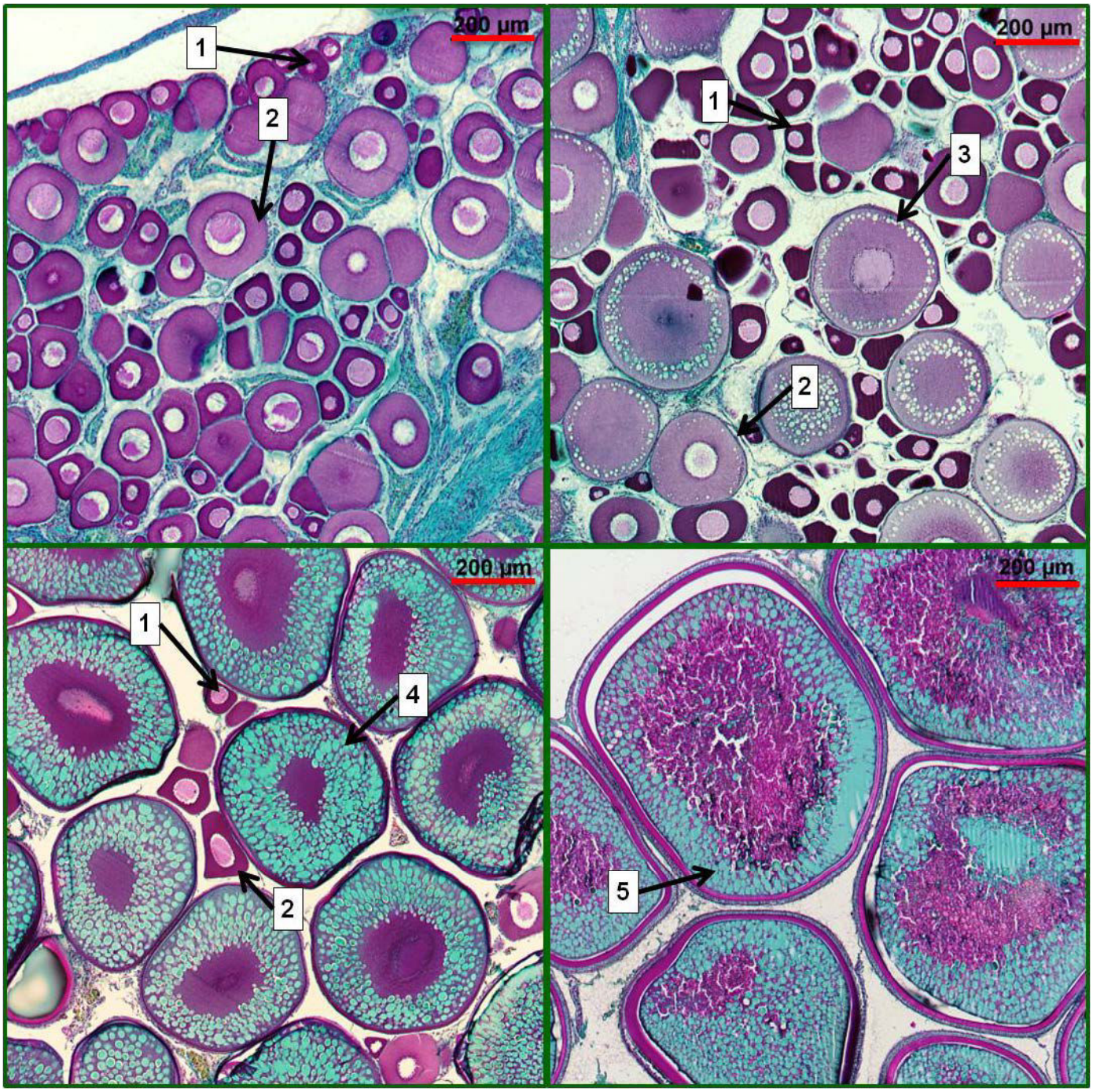


Figure 34 : les différents stades de développement observés dans les ovaires de gardon (Grossissement : 10x, échelle (barre rouge) : 200µm). 1 : ovogonie, 2 : ovocyte protoplasmique, 3 : ovocyte au stade alvéole corticale précoce, 4 : ovocyte au stade alvéole cortical tardif, 5 : ovocyte vitellogénique (précoce).

L'indice viscéro-somatique IVS

$$(IVS = \frac{100 \times masse\ des\ viscères\ (foie\ compris)}{Masse\ du\ corps}, \%)$$

Et enfin l'indice hépato-somatique IHS

$$(IHS = \frac{100 \times masse\ du\ foie}{Masse\ du\ corps}, \%)$$

2.2. Indicateurs histologiques

Des fragments (10-15 mm) d'ovaires et de testicules des poissons sont prélevés et fixés dans une solution de Bouin-Hollande pendant une semaine. Ils sont ensuite rincés une fois avec de l'eau et deux fois avec de l'éthanol à 70%, puis conservés dans de l'éthanol à 70% (Abdulfatah *et al*. 2011). Le traitement histologique des gonades a été effectué dans la plateforme technique Xylosciences (INRA, Champenoux, France). Une procédure de déshydration à l'aide d'un substitut de toluène l'OTTIX (DIAPATH SpA, Italie / MM France) et d'enrobage à l'aide d'un substitut de la paraffine le Diawax ((DIAPATH SpA, Italie / MM France) à 58°C a été appliquée sur des tranches fines de 5 mm d'épaisseur (AFPA-INS-MOP-82, adapté de Langeron 1942, **Annexe 3**).
Pour les femelles, des sections de 5-6 µm sont coupées du bloc de diawax à l'aide d'un microtome rotatif automatique HM 355 S (Microm Microtech, France) et ensuite déparaffinées, hydratées, colorées avec du trichrome à froid (hématoxyline de Gill III, phloxine B 0,5% et vert lumière à 0,5%), déshydratées et montées au DPX (Rinchard et Kestemont 1996).
Pour chaque coupe histologique, les stades de développement ovocytaire ont été déterminés selon Rinchard et Kestemont (1996). Six stades ont été pris en compte (**Figure 34**) :

- Croissance primaire (S1) : Ovocytes protoplasmiques avec absence de vacuoles dans le cytoplasme.
- Alvéoles corticales précoces (S2) : apparition des vésicules de glycoprotéines qui se colorent en vert et occupent deux ou trois rangs à la périphérie du cytoplasme.
- Alvéoles corticales tardives (S3) : Les ovocytes sont remplis de vésicules de glycoprotéines et les couches folliculaires et cellulaires sont bien différenciées.
- Vitellogenèse précoce (S4) : apparition des globules vitellins qui occupent le centre de l'ovocyte autour du noyau.
- Vitellogenèse avancée (S5) : accumulation des globules vitellins qui repoussent en périphérie les vésicules de glycoprotéines.
- Atrésie (S6) : prolifération et hypertrophie des cellules de la *granulosa*, les cellules folliculaires deviennent irrégulières et les ovocytes perdent leur forme sphérique (Abdulfatah 2010).

Les observations sont effectuées sur trois coupes histologiques par individu. La distribution des stades ovocytaires a été déterminée sur une centaine d'ovocytes (grossissements 4 et 10). Le diamètre ovocytaire a été déterminé sur 30 ovocytes présentant le stade de développement

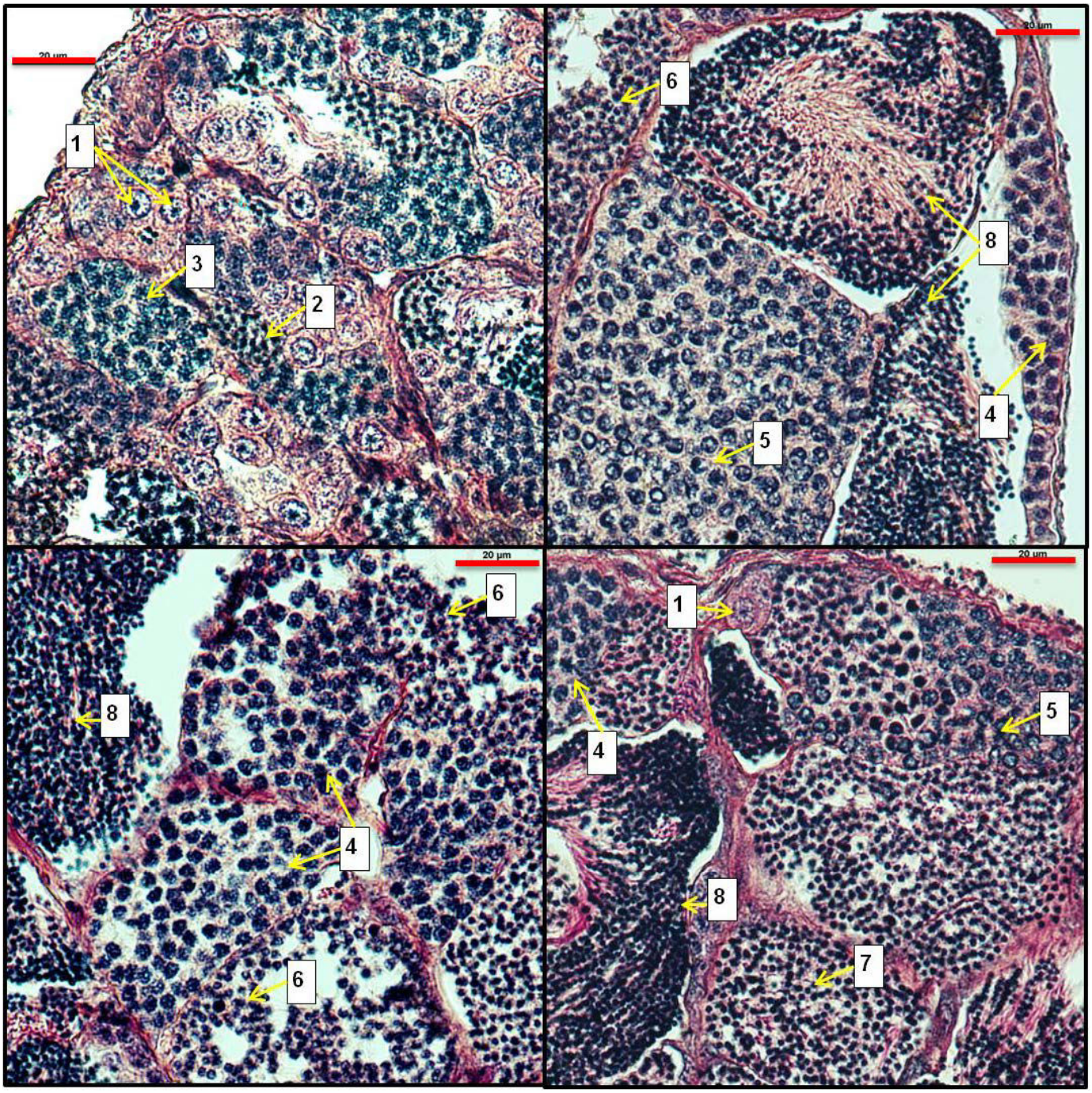


Figure 35 : Les différents stades de développement asynchrone observés dans les testicules des brochets (Grossissement : 40x, échelle (barre rouge) : 20µm). 1 : spermatogonie A, 2 : spermatogonie B (précoce-tardive), 3 : spermatocyte au stade pachytène, 4 : spermatocyte au stade diplotène/méiose 1, 5 : spermatide E1, 6 : spermatide E2, 7 spermatide E3, 8 : spermatozoïde.

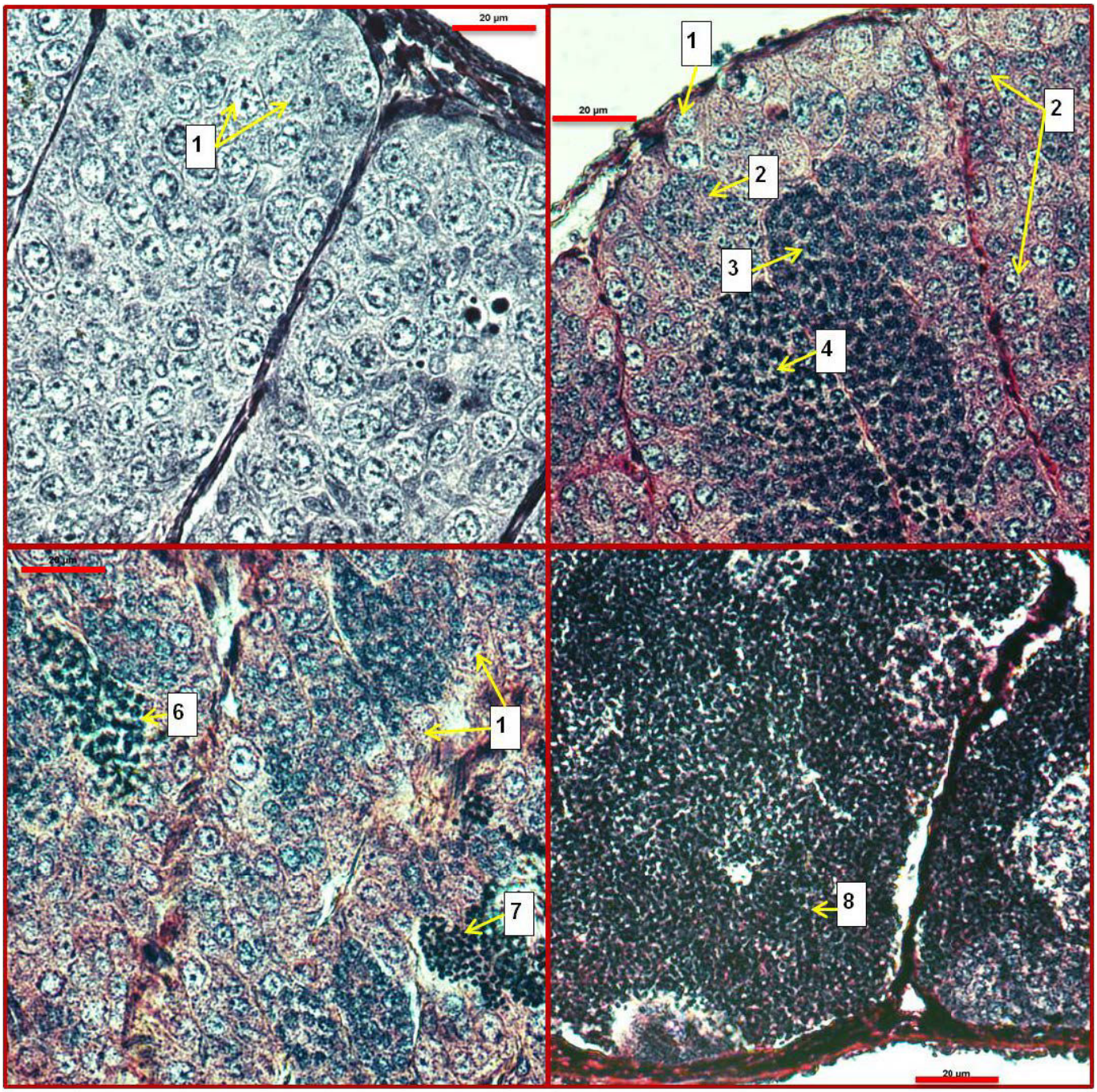


Figure 36 : Les différents stades de développement synchrone observés dans les testicules des perches (Grossissement : 40x, échelle (barre rouge) : 20µm). 1 : spermatogonie A, 2 : spermatogonie B, 3 : spermatocyte au stade pachytène, 4 : spermatocyte au stade diplotène/méiose 1, 6 : spermatide E2, 7 : spermatide E3, 8 : spermatozoïde.

le plus représenté en utilisant un microscope optique (Nikon Eclipse Ni) équipé d'une caméra oculaire (Nikon DS-Fi2) et le logiciel libre ImageJ®.

Pour les mâles, des sections de 4 µm ont été réalisées à partir du bloc de diawax, puis déparaffinées, hydratées et colorées avec un trichrome à chaud (hématoxyline de Régaud, ponceau-fushine de Masson 1% et vert lumière 0,1%). Le développement testiculaire a été déterminé aux grossissements 10 et 40 selon la présence des différents types cellulaires (**Figures 35, 36** ; Turner 1919) :

- Spermatogonie A (SPGA) : les cellules les plus grandes de la lignée germinale avec un noyau volumineux et irrégulier entouré d'un cytoplasme étendu.
- Spermatogonie B (SPGB) : les spermatogonies B ont la même apparence que les spermatogonies A, mais sont plus petites et sont souvent regroupées en cyste.
- Spermatocyte (SPC) : ce type cellulaire est plus petit que les spermatogonies et a différentes apparences en fonction de l'avancement, mais est caractérisé par un noyau comportant de la chromatine très dense et très colorée.
- Spermatide (SPD) : plus grandes que les spermatozoïdes, les spermatides présentent des noyaux denses et sphériques.
- Spermatozoïde (SPZ) : reconnaissable grâce à leur apparence réniforme et leur queue semblable à des cheveux de couleur claire.

2.3. Indicateurs physiologiques

Sur chaque individu capturé et anesthésié, une prise de sang est réalisée (0.7-1 mL pour les perches, gardons et rotengles et 1.5-2 mL pour les sandres et brochets). Le sang est prélevé au niveau du pédoncule caudal sous la ligne latérale de l'animal à l'aide d'une seringue, et stocké dans des micro-tubes héparinés maintenus dans de la glace. Le sang collecté est ensuite centrifugé à 4000 rpm pendant 25 minutes (Centrifugeuse Jouan C-412), le plasma est soigneusement récupéré et stocké dans un congélateur -20°C jusqu'à la fin du prélèvement, puis transféré dans un congélateur -80°C (SANYO) jusqu'au dosage des teneurs plasmatiques en 17β-œstradiol (E2), testostérone (T), 11-kétotestostérone (11-KT) et des phosphates labiles en milieu alcalin (ALP), indicateurs indirects de la teneur en vitellogénine.

2.3.1. Dosages des stéroïdes sexuels

Les dosages des stéroïdes sexuels se font par la technique ELISA (Enzyme Linked Immuno Sorbent Assay) sur le plasma. Le principe du dosage repose sur la compétition entre la molécule à doser libre présente dans le plasma et un complexe de la même molécule couplée à une enzyme pour la fixation sur un nombre limité d'anticorps libres spécifiques (antisérum). Les anticorps de l'antisérum sont par la suite captés par des anticorps spécifiques anti-antisérum qui tapissent le support (plaque). Ensuite, le substrat chromogène de l'enzyme est ajouté et sa dégradation libère un métabolite coloré dont l'absorbance est déterminée avec un spectrophotomètre à plaque (SYNERGY H4 Bio Tek®) à la longueur d'onde spécifique.
L'analyse des teneurs plasmatiques de 17β-œstradiol se fait grâce au kit ELISA Diasource® (KAP0621, gamme 0-880 pg/mL, sensibilité 5 ± 2 pg/mL) et celle de la testostérone se fait grâce au kit du même fournisseur (KAPD1559, gamme 0-16 ng/mL, sensibilité 0.083 ng/mL).

Tableau 9 : Coefficients de variation intra- et inter-plaque pour les trois stéroïdes sexuels dosés par la technique ELISA.

11-KT			
Echantillon	Concentration (pg/mL)	CV intra plaque (%)	CV inter plaque (%)
1	100	8.44	12.07
2	6.25	1.88	9.64
3	0.78	2.63	9.40
E2			
Echantillon	Concentration (pg/mL)	CV intra plaque (%)	CV inter plaque (%)
1	37	3.04	4.67
2	118	2.29	4.16
3	880	2.63	2.43
T			
Echantillon	Concentration (ng/mL)	CV intra plaque (%)	CV inter plaque (%)
1	0.2	1.53	7.56
2	2	7.88	13.88
3	16	9.49	8.65

L'analyse des teneurs plasmatiques de la 11-kétotestostérone se fait grâce au kit ELISA Cayman® (582751, gamme 0.78-100 pg/mL, sensibilité 1.3 pg/mL). Les coefficients de variation intra- et inter-plaque ont été déterminés pour chaque stéroïde sexuel (**Tableau 9**). Ces coefficients de variation sont inférieurs à 15% ce qui montre une bonne reproductibilité des analyses et des résultats (Milla *et al.* 2009, Abdulfatah 2010).

2.3.2. Dosage des phosphates labiles en milieu alcalin (ALP)

La vitellogénine étant fortement phosphorylée (Byrne *et al.* 1989), le dosage de cette molécule se fait par la méthode indirecte des phosphates labiles en milieu alcalin (ALP) basée sur un dosage colorimétrique du phosphomolybdenum de Stanton (1968) (**Annexe 4)**. Pour cela, une étape préliminaire d'extraction et de purification à l'aide de solvants organiques des protéines de haut poids moléculaire, dont la vitellogénine, est nécessaire. En milieu alcalin, la vitellogénine libère son phosphore sous forme de phosphate dosé par colorimétrie (chez la plupart des vertébrés, la vitellogénine contient environ 1.4% de phosphate). Le protocole utilisé est basé sur une méthodologie appliquée en routine à l'Université de Namur, Belgique (Gagné et Blaise 2000). Un échantillon de 80 µL de plasma subit une précipitation des protéines de haut poids moléculaire avec de l'acide trichloacétique à 20%. Le culot est ensuite lavé avec de l'éthanol absolu, une solution de chloroforme – di-éthyl éther – éthanol absolu (1 :2 :2), de l'acétone et enfin du di-éthyl éther. Le culot séché est ensuite solubilisé dans une solution de NaOH (2N), porté à 100°C pendant 15 minutes puis la réaction de libération des phosphates est neutralisée par l'ajout de HCl (2N) à froid. Les phosphates sont dosés ensuite par la méthode phosphomolybdenum de Stanton.

2.4. Analyses statistiques

Les résultats numériques sont exprimés par les moyennes ± erreur standard avec les poissons en tant qu'unités expérimentales. La normalité et l'homoscédasticité (homogénéité des variances) sont testées en utilisant respectivement les tests de Shapiro-Wilk et de Levene. Quand les données ne suivent pas une loi normale, une transformation logarithmique ou arc-sinus de la racine carrée (pour les données exprimées en pourcentages) est réalisée et la normalité et l'homoscédasticité sont à nouveau testées sur les données transformées. Quand les conditions de normalité sont respectées, l'analyse des résultats se fait par une analyse de variance (ANOVA) avec deux facteurs indépendants : le traitement photopériodique et le temps avec un risque α égal à 5%. Quand l'effet est significatif ($P < 5\%$), les moyennes sont comparées par un test post-hoc (Bonferroni) pour identifier les différents groupes statistiquement différents et attribuer les lettres de signification. Lorsque les données n'obéissent pas à la loi normale, les tests non-paramétriques de Kruskall-Wallis et Mann Whitney sont appliqués afin d'identifier les différences significatives avec un risque α égal à 5%. Tous les tests statistiques sont réalisés à l'aide du logiciel SPSS (Statistical Package for the Social Sciences, Chicago, IL, USA).

Tableau 10 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur les indicateurs morpho-anatomiques (moyennes ± erreur standard) chez les femelles de perche (rouge) et de sandre (bleu) : les facteurs de conditions K1 et K2, les indices hépato-somatique IHS (%) et viscéro-somatique IVS (%). Les lettres en majuscules indiquent les différences significatives (p<0.05). Pour la perche, N= 15 et 19 pour PC et 18 et 21 pour PN à J68 et J153 respectivement. Pour le sandre, N= 10 et 14 pour LC et 15 et 19 pour PN à J68 et J153 respectivement.

	Traitement photopériodique	Perche		Sandre	
		Temps (jours)		Temps (jours)	
		68	153	68	153
K1	PN	1.46±0.02	1.55±0.04	0.74±0.01 $^{(A)}$	0.76±0.02 $^{(A)}$
	PC	1.45±0.02	1.52±0.04	0.83±0.03 $^{(B)}$	0.79±0.03 $^{(AB)}$
K2	PN	1.45±0.02	1.46±0.03	0.74±0.01 $^{(A)}$	0.73±0.02 $^{(A)}$
	PC	1.44±0.02	1.50±0.03	0.83±0.03 $^{(B)}$	0.78±0.03 $^{(AB)}$
IHS	PN	2.54±0.12 $^{(A)}$	4.37±0.24 $^{(B)}$	0.55±0.05 $^{(A)}$	1.18±0.13 $^{(B)}$
	PC	2.49±0.16 $^{(A)}$	2.79±0.19 $^{(A)}$	0.58±0.07 $^{(A)}$	0.78±0.10 $^{(A)}$
IVS	PN	12.26±0.36	11.68±0.38	3.23±0.30 $^{(A)}$	3.87±0.41 $^{(AB)}$
	PC	12.67±0.34	12.10±0.37	4.91±0.77 $^{(B)}$	4.71±0.68 $^{(AB)}$

Tableau 11 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur les indicateurs morpho-anatomiques (moyennes ± erreur standard) chez les mâles de perche (rouge) et de sandre (bleu) : les facteurs de conditions K1 et K2, les indices hépato-somatique IHS (%) et viscéro-somatique IVS (%). Les lettres en majuscules indiquent les différences significatives (p<0.05). Pour la perche, N= 9 et 14 pour PC et 6 et 13 pour PN à J68 et J153 respectivement. Pour le sandre, N= 11 et 17 pour LC et 6 et 10 pour PN à J68 et J153 respectivement.

	Traitement photopériodique	Perche		Sandre	
		Temps (jours)		Temps (jours)	
		68	153	68	153
K1	PN	1.51±0.04 $^{(B)}$	1.41±0.03 $^{(ABC)}$	0.81±0.03	0.76±0.03
	PC	1.37±0.04 $^{(A)}$	1.66±0.13 $^{(C)}$	0.84±0.03	0.80±0.02
K2	PN	1.51±0.04 $^{(B)}$	1.33±0.02 $^{(A)}$	0.81±0.03	0.76±0.03
	PC	1.37±0.04 $^{(A)}$	1.65±0.13 $^{(B)}$	0.84±0.03	0.80±0.02
IHS	PN	2.59±0.09 $^{(A)}$	3.55±0.20 $^{(B)}$	0.67±0.16	0.76±0.08
	PC	2.43±0.19 $^{(A)}$	2.61±0.25 $^{(A)}$	0.69±0.09	0.88±0.10
IVS	PN	13.14±0.64 $^{(B)}$	9.94±0.44 $^{(A)}$	3.39±0.78 $^{(A)}$	3.34±0.08 $^{(A)}$
	PC	11.69±0.44 $^{(B)}$	11.66±0.88 $^{(B)}$	5.26±0.63 $^{(B)}$	4.92±0.51 $^{(AB)}$

RESULTATS

1. Effet d'une photophase constante longue (16L:8O ou 24L:0O) sur l'induction du cycle de reproduction chez deux percidés « pondeurs printaniers précoces » : la perche commune et le sandre

1.1. Indicateurs morpho-anatomiques

1.1.1. Femelles

Les femelles de sandre montrent des différences significatives en fonction du traitement photopériodique et du temps pour les facteurs de conditions K1 et K2. Les valeurs les plus importantes de ces deux paramètres sont observées chez les femelles élevées sous 24L:0O à J68, mais aucune différence n'est constatée à J153 ($p<0.05$). Ces deux paramètres ne varient pas de manière significative chez les femelles de perche. Chez les femelles des deux espèces, l'indice hépato-somatique augmente de manière significative au cours du temps pour les femelles élevées sous photophase naturelle ($p<0.001$) alors qu'il reste constant pour celles élevées sous photophase constante (16L:8O ou 24L:0O). L'indice viscéro-somatique ne présente aucune variation significative chez les femelles de perche, alors qu'il varie en fonction du temps et du traitement photopériodique chez les femelles de sandre. À J68, les femelles de sandre élevées sous 24L:0O présentent un IVS significativement plus important que celles élevées sous photophase naturelle ($p<0.05$) (**Tableau 10**).

1.1.2. Mâles

Seuls les mâles de perche présentent des variations significatives pour les facteurs de conditions K1, K2 et l'IHS en fonction du traitement photopériodique et du temps. À J68, les valeurs les plus importantes de K1 et de K2 sont observées chez les mâles élevés sous photophase naturelle ($p<0.05$). Chez les mâles élevés sous photophase constante, K1 augmente entre J68 et J153 ($p<0.05$). À J153, il n'y a pas de différence significative entre les deux traitements photopériodiques pour K1 alors que K2 est significativement plus important chez les mâles élevés sous 16L:8O ($p<0.05$). Chez les mâles de perche, l'IHS augmente significativement ($p<0.005$) au cours du temps et est plus important chez les géniteurs élevés sous photophase naturelle à J153 alors qu'il reste stable chez les géniteurs élevés sous 16L:8O. Chez les deux espèces, l'IVS présente des différences significatives en fonction du temps et du traitement photopériodique. L'IVS diminue au cours du temps chez les mâles de perche élevés sous photophase naturelle, alors qu'il reste stable chez ceux élevés sous 16L:8O ($p<0.05$). Chez les mâles de sandre, l'IVS reste stable au cours du temps chez ceux élevés sous photophase naturelle ($p<0.001$) et à J68 ce sont les mâles sous 24L:0O qui ont les valeurs les plus importantes (**Tableau 11**).

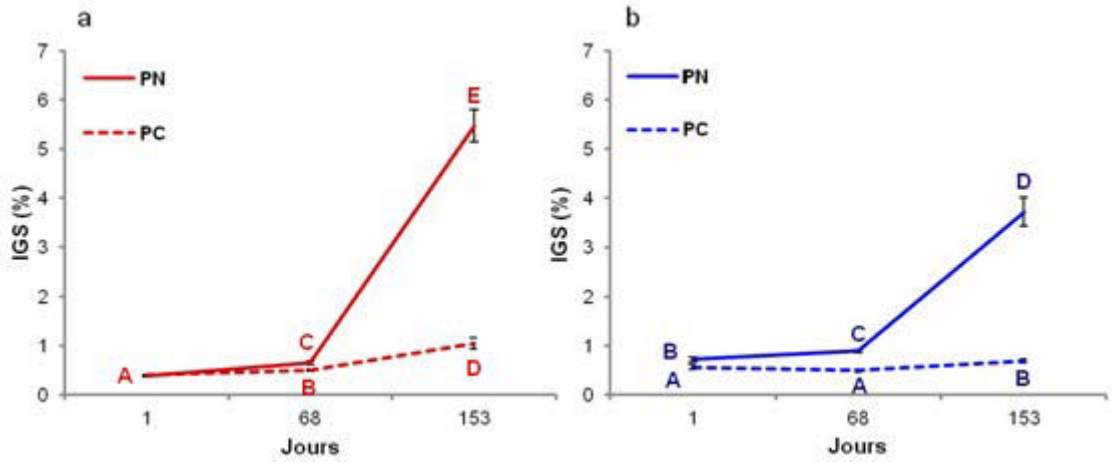


Figure 37 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur l'indice gonado-somatique IGS chez les femelles de perche (a) et de sandre (b) (moyennes ± erreur standard). Les différentes lettres indiquent des différences statistiquement significatives (p<0.05). Pour la perche, N= 11, 15 et 19 pour PC et 13, 18 et 21 pour PN à J1, J68 et J153 respectivement. Pour le sandre, N= 9, 10 et 14 pour LC et 14, 15 et 19 pour PN à J1, J68 et J153 respectivement.

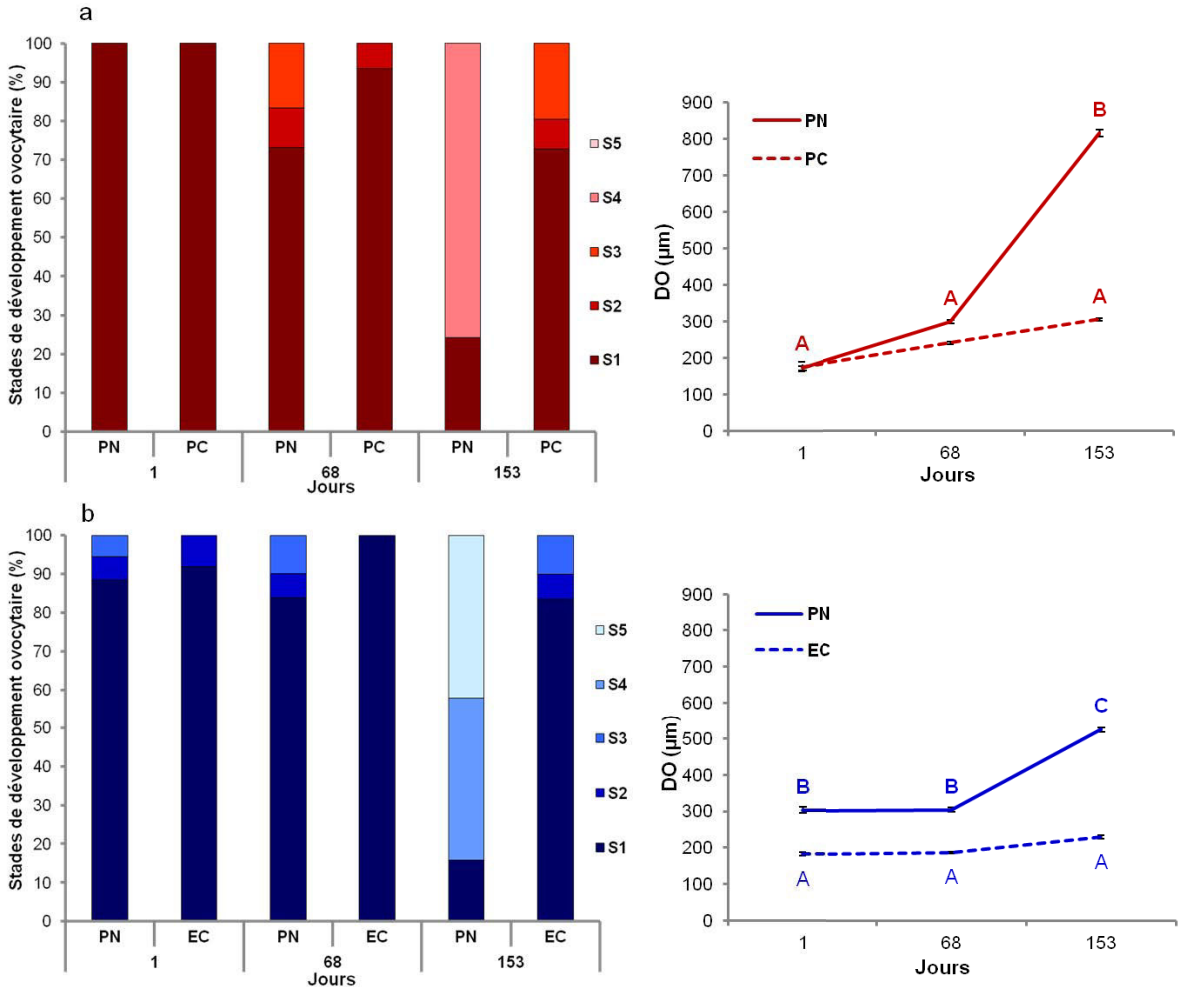


Figure 38 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur les taux d'abondance des stades de développement ovocytaire observés dans les ovaires des femelles de perche (a) et de sandre (b) et sur le diamètre ovocytaire (moyennes ± erreur standard). S1 : ovocyte protoplasmique, S2 : alvéole corticale précoce, S3 : alvéole corticale tardif, S4 : vitellogenèse précoce, S5 : vitellogenèse tardive. Les différentes lettres indiquent des différences statistiquement significatives (p<0.05). Pour chaque espèce, N=3 pour chaque modalité et chaque temps de prélèvement.

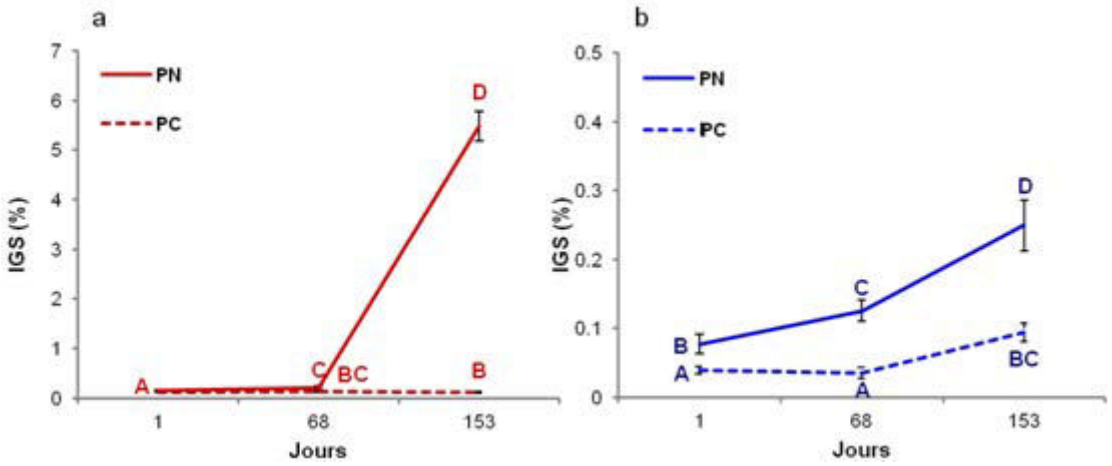


Figure 39 : Effet du traitement photopériodique (PN : photopériode naturelle, PC : photopériode constante, EC : éclairement continu) sur l'indice gonado-somatique IGS chez les mâles de perche (a) et de sandre (b) (moyennes ± erreur standard). Les différentes lettres indiquent des différences statistiquement significatives ($p<0.05$). Pour la perche, N=13, 9 et 14 pour PC et 11, 6 et 13 pour PN à J1, J68 et J153 respectivement. Pour le sandre, N= 11, 11 et 17 pour LC et 7, 6 et 10 pour PN à J1, J68 et J153 respectivement.

1.2. Développement gonadique

1.2.1. Femelles

Au début de l'expérimentation, les valeurs de l'IGS étaient les plus faibles (inférieures à 1%) pour les deux espèces quel que soit le traitement photopériodique ce qui atteste de leur état de repos sexuel. Sous la photophase naturelle, l'IGS a augmenté lentement de J1 à J68, puis plus rapidement de J68 à J153 pour atteindre une moyenne de 5.4% chez les femelles de perche et de 3.7% chez celles du sandre. Ces valeurs sont significativement plus élevées que celles obtenues sous photophase constante ($p<0.001$ chez les perches et les sandres) qui sont restées relativement faibles au cours du temps (inférieures à 1%). Il faut noter qu'il existe un effet significatif du traitement photopériodique à partir de J68 chez les femelles de perche ($p<0.001$) et dès J1 chez les femelles de sandre ($p<0.01$) (**Figure 37a, b**). L'effet du traitement à J1 chez les femelles de sandre est dû aux conditions appliquées lors de l'acclimatation pendant dix jours.

Les ovaires montrent des stades de développement différents au cours du temps en fonction du traitement photopériodique quelle que soit l'espèce (**Figure 38a, b**). À la fin de l'expérimentation, la majorité des ovocytes des femelles élevées sous photophase naturelle atteignent le stade de vitellogenèse précoce chez la perche (75.8%) ou les stades de vitellogenèse précoce et tardive chez le sandre (respectivement 42.2 et 43.1%). Chez les femelles élevées sous photophase constante (16L:8O ou 24L:0O), une minorité d'ovocytes (19.6% chez la perche, 10.1% chez le sandre) évolue pour atteindre le stade d'alvéole corticale à J153, la majorité des ovocytes (72.9% chez la perche, 83.5% chez le sandre) reste bloquée au stade d'ovocyte protoplasmique.

Chez les deux espèces, le diamètre ovocytaire augmente de manière significative au cours du temps chez les femelles élevées sous photophase naturelle (816µm chez la perche, 526µm chez le sandre, $p<0.001$) alors qu'il reste stable chez celles élevées sous photophase constante (**Figure 38a, b**). Un effet du traitement photopériodique existe à partir de J1 chez les femelles de sandre acclimatées sous photopériode naturelle ($p<0.05$) tandis que cet effet n'est constaté qu'à partir de J68 pour les femelles de perche. L'effet du traitement à J1 chez les femelles de sandre est dû aux conditions appliquées lors de l'acclimatation pendant dix jours.

1.2.2. Mâles

Chez les mâles de perche et de sandre, on observe la même réponse de l'IGS au traitement photopériodique et au temps que celle relevée chez les femelles de ces deux espèces **(Figure 39a, b**). En effet, l'IGS est plus faible au début de l'expérimentation chez les deux espèces quel que soit le traitement photopériodique (<1% pour les mâles de perche et <0.1% pour les mâles de sandre). L'IGS augmente de manière significative pour les mâles élevés sous photophase naturelle pour les deux espèces ($p<0.001$) avec une augmentation plus rapide et prononcée entre J68 et J153. Par contre, l'IGS augmente très peu au cours du temps chez les mâles élevés sous photophase constante (entre J1 et J152 pour la perche et entre J68 et J152 pour le sandre). Notons que chez les mâles de sandre, l'IGS est significativement plus élevé à J1 chez les mâles acclimatés sous photopériode naturelle que chez ceux acclimatés sous 24L:0O ($p<0.05$).

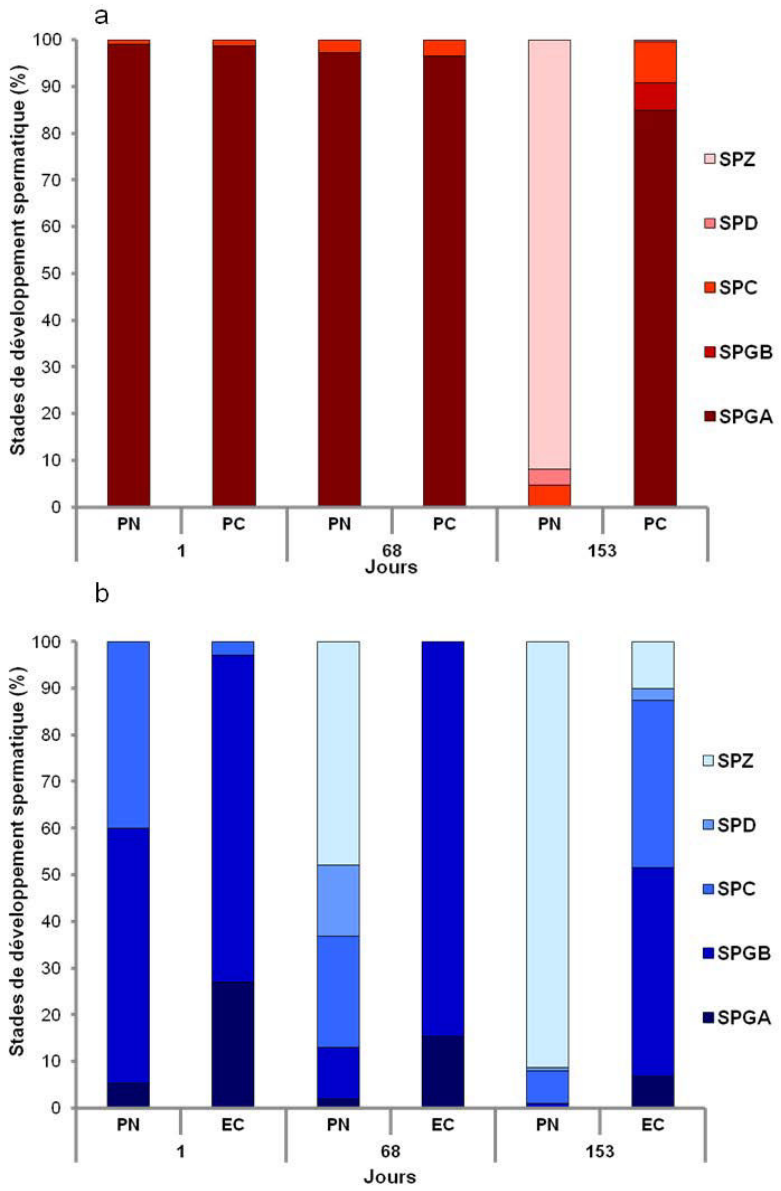


Figure 40 : Effet du traitement photopériodique (PN : photopériode naturelle, PC : photopériode constante) sur les taux d'abondance des stades de développement spermatique observés dans les testicules de perche (a) et de sandre (b). SPGA : spermatogonie A, SPGB : spermatogonie B, SPC : spermatocyte, SPD : spermatide, SPZ : spermatozoïde. Pour chaque espèce, N=3 pour chaque modalité et chaque temps de prélèvement.

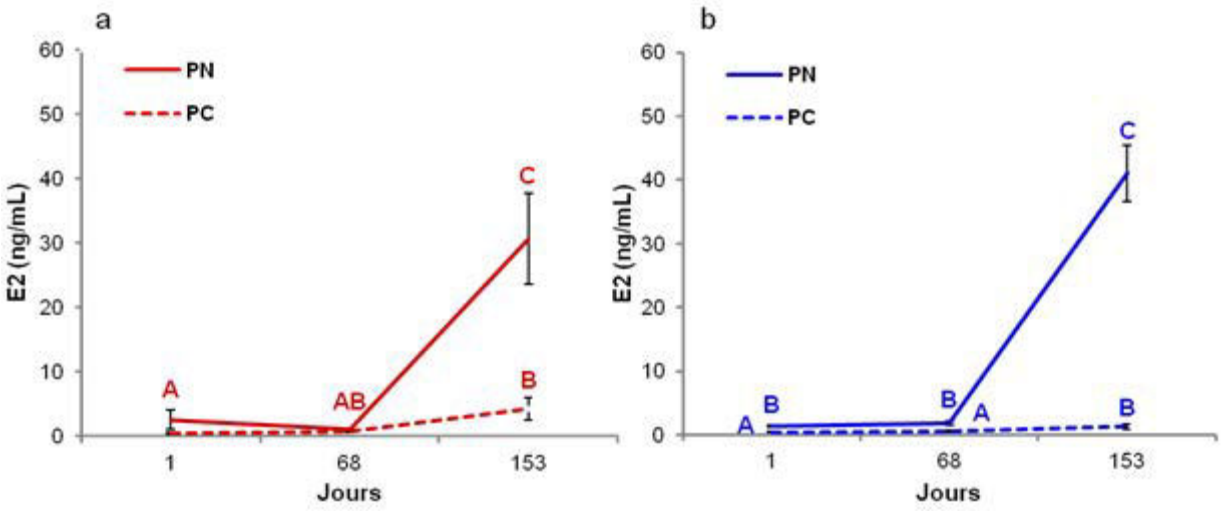


Figure 41 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur les teneurs plasmatiques en E2 chez les femelles de perche (a) et de sandre (b) (moyennes ± erreur standard). Les différentes lettres indiquent des différences statistiquement significatives (p<0.05). Pour la perche, N= 11, 15 et 19 pour PC et 13, 18 et 21 pour PN à J1, J68 et J153 respectivement. Pour le sandre, N= 9, 10 et 14 pour LC et 14, 15 et 19 pour PN à J1, J68 et J153 respectivement.

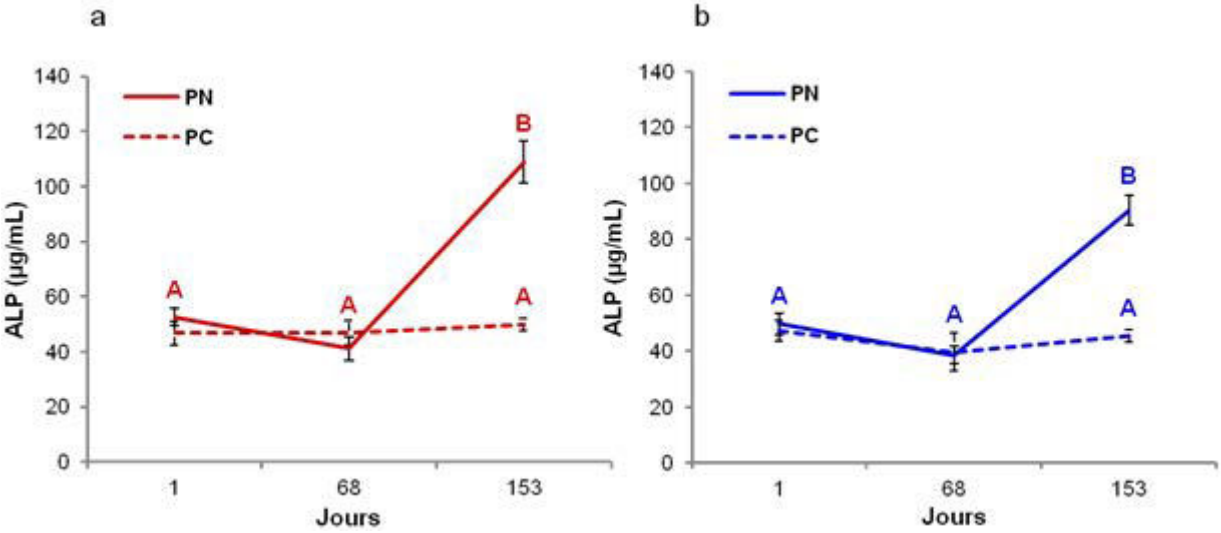


Figure 42 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur les teneurs plasmatiques en ALP chez les femelles de perche (a) et de sandre (b) (moyennes ± erreur standard). Les différentes lettres indiquent des différences statistiquement significatives (p<0.05). Pour la perche, N= 11, 15 et 19 pour PC et 13, 18 et 21 pour PN à J1, J68 et J153 respectivement. Pour le sandre, N= 9, 10 et 14 pour LC et 14, 15 et 19 pour PN à J1, J68 et J153 respectivement.

Comme chez les femelles, une différence notable en fonction du traitement photopériodique et du temps existe chez les mâles des deux espèces (**Figure 40a, b**). À J1, il n'existe aucune différence dans le profil des stades de spermatogenèse chez les mâles de perche (99% de spermatogonies dans les deux traitements photopériodiques). Chez les mâles de sandre, par contre, il existe une légère différence en fonction du traitement photopériodique. Les mâles acclimatés sous photophase naturelle présentent des stades de développement plus avancés de la spermatogenèse avec 5.3% de spermatogonies A, 54.6% de spermatogonies B et 40.1% de spermatocytes alors que ceux acclimatés sous lumière continue présentent 27% de spermatogonies A, 70.1% de spermatogonies B et 2.9% de spermatocytes. Le traitement photopériodique a un effet sur les taux d'abondance des stades de développement à J153. En effet, alors que les testicules des mâles élevés sous photophase naturelle montrent un pourcentage élevé de spermatozoïdes (91.9% pour la perche et 91.3% pour le sandre) à J153, ceux des mâles élevés sous photophase constante contiennent 0% et 10.1% de spermatozoïdes respectivement chez la perche et le sandre. Chez la perche, le stade de spermatogenèse le plus avancé chez les mâles élevés sous photophase constante est le stade spermatocyte (8.7%).

1.3. Indicateurs physiologiques

1.3.1. Femelles

Les taux plasmatiques en E2 varient significativement en fonction du traitement photopériodique et du temps chez les deux espèces (**Figure 41a, b**). Ces taux varient très peu (de 0.5 à 4.3 ng/mL pour la perche et de 0.4 à 1.3 ng/mL chez le sandre) chez les femelles élevées sous photophase constante mais ils passent de 2.5 à 30.6 ng/mL pour la perche et de 1.4 à 40 ng/mL pour le sandre chez les femelles élevées sous photophase naturelle ($p<0.001$). L'augmentation des taux plasmatiques en E2 est faible entre J1 et J68 et beaucoup plus prononcée entre J68 et J153. L'effet du traitement photopériodique est significatif à J153 pour la perche et à partir de J68 pour le sandre. Les teneurs plasmatiques en E2 augmentent également mais en de moindres proportions entre J1 et J153 chez les femelles des deux espèces élevées sous photophase constante ($p<0.05$). Notons également l'existence d'une différence significative en fonction du traitement photopériodique à J1 chez les femelles de sandre, différence due à l'acclimatation.

Les taux plasmatiques en phosphates labiles en milieu alcalin (ALP) suivent une cinétique assez similaire avec une augmentation au cours du temps qui dépend du traitement photopériodique appliqué chez les deux espèces (**Figure 42a, b**). Les taux initiaux en ALP sont similaires à J1 chez les deux espèces et pour les deux traitements photopériodiques (53 et 47 µg/mL chez la perche et 50 et 47 µg/mL chez le sandre sous photophase naturelle et constante respectivement). La concentration en ALP augmente significativement entre J68 et J153 chez les femelles élevées sous photophase naturelle pour atteindre 109 et 90 µg/mL chez la perche et le sandre respectivement alors qu'elles restent stables au cours du temps chez les femelles élevées sous photopériode constante ($p<0.01$).

Les teneurs plasmatiques en testostérone montrent des différences significatives en fonction de l'interaction entre le traitement photopériodique et le temps chez les femelles de perche et des différences significatives en fonction uniquement du traitement photopériodique chez les

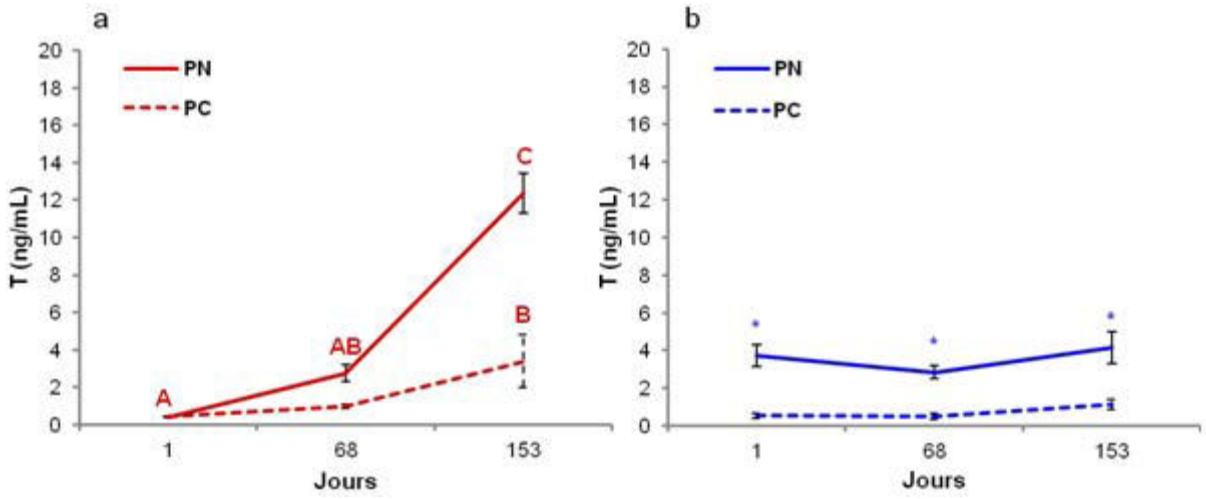


Figure 43 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur les teneurs plasmatiques en T chez les femelles de perche (a) et de sandre (b) (moyennes ± erreur standard). Les différentes lettres indiquent les différences statistiquement significatives (p<0.05) dues à l'effet de l'interaction, les astérisques indiquent les différences significatives (p<0.05) dues à l'effet du traitement photopériodique seul. Pour la perche, N= 11, 15 et 19 pour PC et 13, 18 et 21 pour PN à J1, J68 et J153 respectivement. Pour le sandre, N= 9, 10 et 14 pour LC et 14, 15 et 19 pour PN à J1, J68 et J153 respectivement.

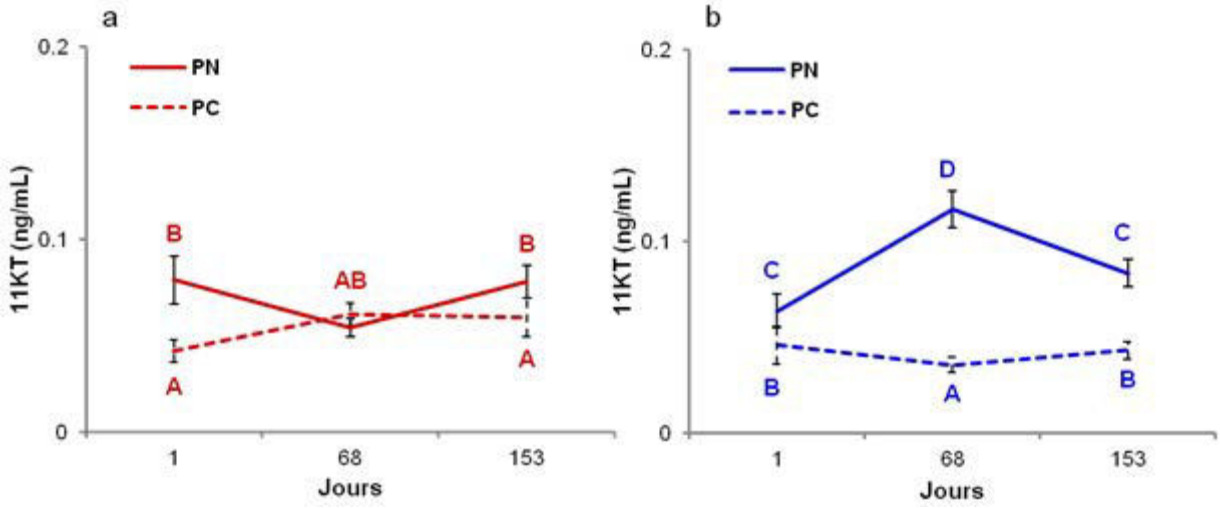


Figure 44 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur les teneurs plasmatiques en 11KT chez les femelles de perche (a) et de sandre (b) (moyennes ± erreur standard). Les différentes lettres indiquent des différences statistiquement significatives (p<0.05). Pour la perche, N= 11, 15 et 19 pour PC et 13, 18 et 21 pour PN à J1, J68 et J153 respectivement. Pour le sandre, N= 9, 10 et 14 pour LC et 14, 15 et 19 pour PN à J1, J68 et J153 respectivement.

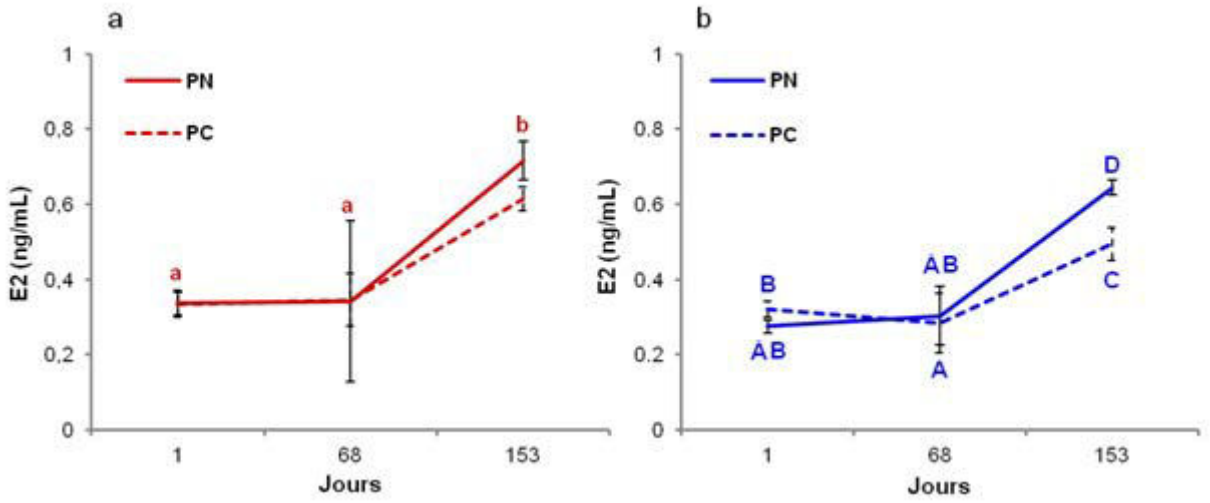


Figure 45 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur les teneurs plasmatiques en E2 chez les mâles de perche (a) et de sandre (b) (moyennes ± erreur standard). Les lettres en majuscules indiquent les différences statistiquement significatives (p<0.05) dues à l'interaction, les lettres en minuscules indiquent les différences significations (p<0.05) dues à l'effet du temps seul. Pour la perche, N=13, 9 et 14 pour PC et 11, 6 et 13 pour PN à J1, J68 et J153 respectivement. Pour le sandre, N= 11, 11 et 17 pour LC et 7, 6 et 10 pour PN à J1, J68 et J153 respectivement.

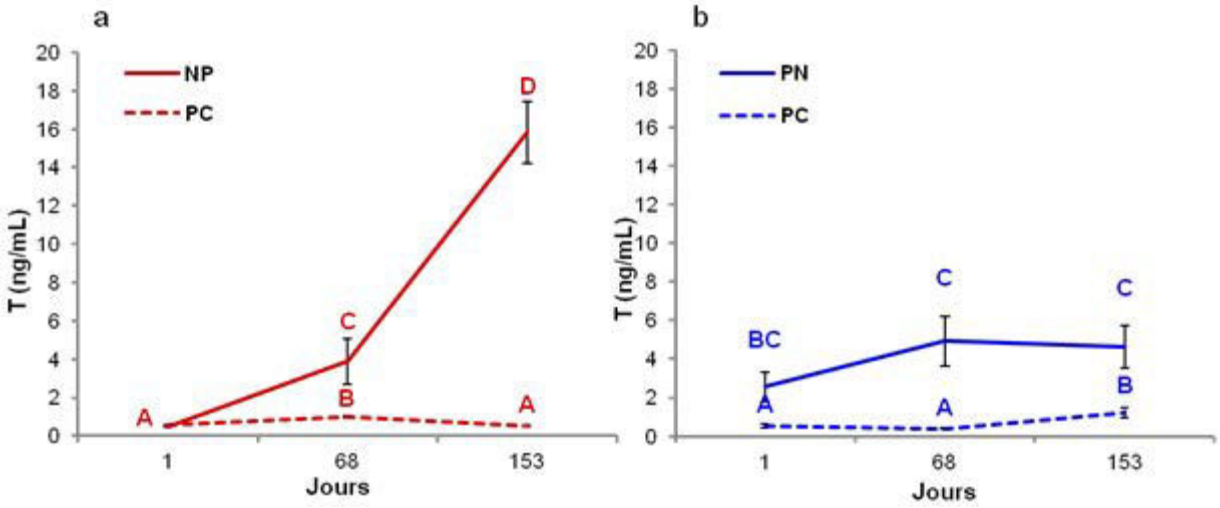


Figure 46: Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur les teneurs plasmatiques en T chez les mâles de perche (a) et de sandre (b) (moyennes ± erreur standard). Les différentes lettres indiquent des différences statistiquement significatives (p<0.05). Pour la perche, N=13, 9 et 14 pour PC et 11, 6 et 13 pour PN à J1, J68 et J153 respectivement. Pour le sandre, N= 11, 11 et 17 pour LC et 7, 6 et 10 pour PN à J1, J68 et J153 respectivement.

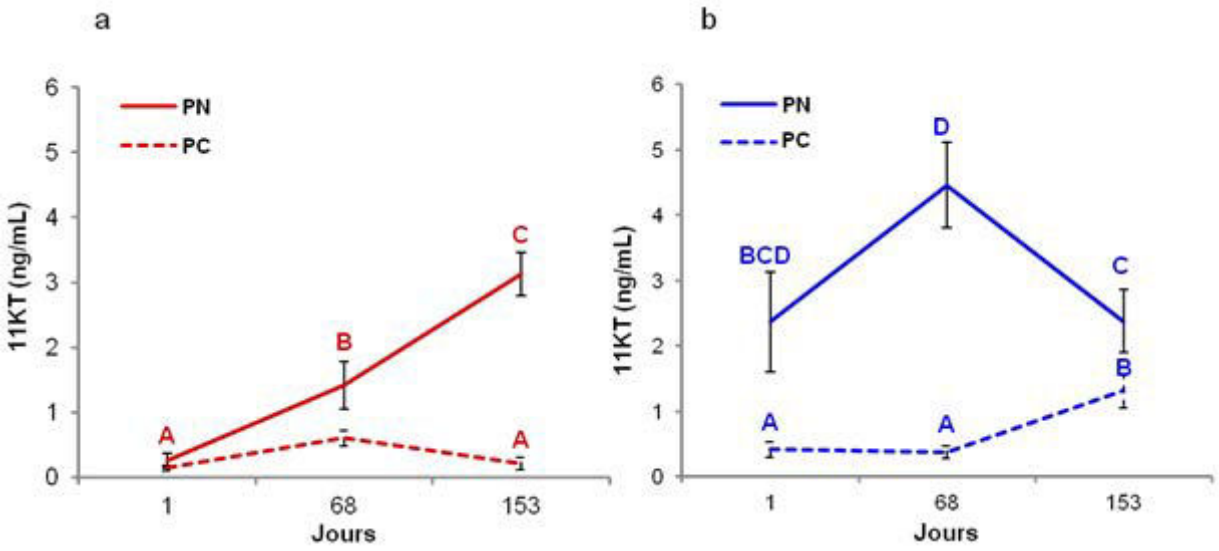


Figure 47 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur les teneurs plasmatiques en 11KT chez les mâles de perche (a) et de sandre (b) (moyennes ± erreur standard). Les différentes lettres indiquent des différences statistiquement significatives ($p<0.05$). Pour la perche, N=13, 9 et 14 pour PC et 11, 6 et 13 pour PN à J1, J68 et J153 respectivement. Pour le sandre, N= 11, 11 et 17 pour LC et 7, 6 et 10 pour PN à J1, J68 et J153 respectivement.

femelles de sandre (**Figure 43a, b**). Alors que chez la perche, les teneurs plasmatiques augmentent au cours du temps avec des valeurs significativement plus importantes à J153 chez les femelles élevées sous photophase naturelle ($p<0.001$), elles restent stables au cours du temps chez les femelles de sandre avec également des valeurs significativement plus importantes chez les femelles élevées sous photophase naturelle ($p<0.001$).

De même, les teneurs plasmatiques en 11KT suivent des cinétiques différentes selon l'espèce en fonction du traitement photopériodique et du temps (**Figure 44a, b**). Ces teneurs sont beaucoup plus faibles de l'ordre de 0.1ng/mL que les teneurs plasmatiques en testostérone qui varient de 0.4 à 12.4 ng/mL pour la perche et de 0.6 à 4.2 ng/mL pour le sandre. Chez la perche, les teneurs plasmatiques en 11KT restent relativement stables au cours du temps avec des valeurs significativement plus importantes chez les femelles élevées sous photophase naturelle à J1 et J153 ($p<0.05$). Chez le sandre, ces teneurs présentent un pic à J68 chez les femelles élevées sous photophase naturelle ($p<0.01$) puis retrouvent leur valeur initiale à J153. Elles restent significativement plus élevées au cours du temps chez ces femelles. Chez les femelles de sandre élevées sous éclairement continu, ces teneurs plasmatiques baissent à J68 ($p<0.05$) et retrouvent leurs valeurs initiales à J153.

1.3.2. Mâles

Les teneurs plasmatiques en E2 varient en fonction du temps chez les mâles de perche alors qu'elles varient en fonction de l'interaction entre le traitement photopériodique et le temps chez les mâles de sandre (**Figure 45a, b**). Chez les mâles de perche, ces teneurs augmentent entre J68 et J153 de 0.34 à 0.71 ng/mL ($p<0.001$). Chez les mâles de sandre, ces teneurs varient au cours du temps : elles augmentent de 0.28 (J1 et J68) à 0.64 ng/mL (J153) chez les mâles élevés sous photophase naturelle ($p<0.05$) et elles diminuent de 0.33 (J1) à 0.28 ng/mL (J68) puis augmentent pour atteindre 0.49 ng/mL chez les mâles élevés sous photophase constante ($p<0.05$). A J153, ces teneurs sont significativement plus élevées chez les mâles élevés sous photophase naturelle ($p<0.05$).

D'une façon comparable aux femelles, les teneurs plasmatiques de testostérone présentent des cinétiques différentes en fonction de l'espèce (**Figure 46a, b**). Elles augmentent de manière significative au cours du temps chez les mâles de perche élevés sous photophase naturelle ($p<0.001$) avec une augmentation plus marquée entre J68 et J153 alors qu'elles augmentent peu entre J1 et J68 chez les mâles élevés sous 16L:8O ($p<0.05$) puis retrouvent leur valeur initiale à J153. Chez le sandre, les teneurs plasmatiques en testostérone restent stables chez les mâles élevés sous photophase naturelle alors qu'elles augmentent peu entre J68 et J153 chez les mâles élevés sous lumière continue. Il faut noter que les teneurs plasmatiques en testostérone sont significativement plus importantes chez les mâles élevés sous photophase naturelle ($p<0.05$) quel que soit le temps.

De même, les teneurs plasmatiques en 11KT présentent une cinétique différente selon l'espèce (**Figure 47a, b**). Chez la perche, ces teneurs plasmatiques augmentent au cours du temps pour les mâles élevés sous photophase naturelle ($p<0.001$) avec une augmentation plus marquée entre J68 et J153 mais varient dans une moindre mesure chez ceux élevés sous 16L:8O à J68 ($p<0.05$). En effet, sous photophase constante, les teneurs en 11KT augmentent

entre J1 et J68 ($p<0.05$) puis retrouvent leurs valeurs initiales à J153. Chez le sandre, ces teneurs importantes à J1 et J68, diminuent entre J68 et J153 pour retrouver leur valeur initiale chez les mâles élevés sous photopériode naturelle ($p<0.001$). Elles restent significativement plus élevées au cours du temps chez ces mâles. Chez les mâles de sandre élevés sous éclairement continu, ces teneurs plasmatiques sont beaucoup plus basses et augmentent entre J68 et J153 ($p<0.05$). Notons qu'il existe une différence significative à J1 entre les deux traitements photopériodiques due à l'effet de l'acclimatation aux conditions expérimentales.

L'application d'une photophase constante longue (16L:8O ou 24L:0O chez la perche et le sandre respectivement) affecte de manière similaire les deux espèces :

- L'IGS et le développement gonadique chez les femelles et les mâles. L'augmentation de l'IGS est inhibée et les valeurs observées correspondent à un état de repos sexuel chez les deux sexes quelle que soit l'espèce. Chez les femelles élevées sous photophase constante, le stade de développement gonadique le plus avancé est le stade alvéole cortical atteint par moins de 20% des ovocytes observés à J153 avec un diamètre ovocytaire de l'ordre de 200-300 µm. Chez les mâles élevés sous photophase constante, nous observons 0 et 10.1% de spermatozoïdes chez la perche et le sandre respectivement. Alors que le stade le plus avancé est le stade spermatocyte chez la perche, un faible pourcentage de spermatozoïde est observé chez le sandre.
- Les teneurs plasmatiques en E2 et en ALP chez les femelles des deux espèces. Pour les deux espèces, la concentration d'E2 augmente très peu entre J68 et J153 chez les femelles élevées sous photophase constante avec des teneurs beaucoup plus faibles que celles observées chez les femelles élevées sous photophase naturelle. Les teneurs plasmatiques en ALP restent stables au cours du temps pour les femelles des deux espèces élevées sous photophase constante.

Les androgènes chez les femelles et les mâles présentent des réponses spécifiques au traitement photopériodique. Chez les femelles, la production d'androgènes est inhibée par la photophase constante mais ne varie pas de manière similaire sous photophase naturelle :

- Les teneurs plasmatiques en T augmentent en fonction de l'interaction chez la perche, alors qu'elles restent stables au cours du temps mais significativement plus importantes sous photophase naturelle chez le sandre.
- Les teneurs plasmatiques en 11KT ne varient pas en fonction du temps et sont plus importantes à J1 et J153 chez les femelles de perche élevées sous photophase naturelle, alors qu'elles présentent un pic à J68 chez les femelles de sandre élevées sous photophase naturelle. Elles sont significativement plus importantes sous ce traitement quel que soit le temps.

Chez les mâles, les teneurs plasmatiques en androgènes est affectée par la photophase constante longue avec des teneurs significativement plus faibles chez les deux espèces. Sous photophase naturelle, ces teneurs ne varient pas de manière similaire entre les deux espèces :

- Les teneurs plasmatiques en T augmentent en fonction de l'interaction chez la perche, alors qu'elles restent stables au cours du temps mais significativement plus importantes sous photophase naturelle chez le sandre.
- Les teneurs plasmatiques en 11KT augmentent en fonction de l'interaction chez la perche, alors qu'elles sont plus importantes sous photophase naturelle entre J1 et J68 et diminuent à J153 chez le sandre.

Tableau 12 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur les indicateurs morpho-anatomiques (moyennes ± erreur standard) chez les femelles de perche (rouge) : les facteurs de conditions K1 et K2, les indices hépato-somatique IHS (%) et viscéro-somatique IVS (%). Les lettres en minuscules et les astérisques indiquent les différences significatives ($p<0.05$) dues à l'effet du temps ou du traitement photopériodique respectivement. N=17, 10 et 9 pour PC et 15, 10 et 12 pour PN à J1, J64 et J152 respectivement.

		Perche		
	Traitement photopériodique	Temps (jours)		
		1	64	152
K1	PN	1.21±0.01 $^{(b)}$	1.09±0.01 $^{(a)}$	1.17±0.02 $^{(b)}$
	PC	1.21±0.01 $^{(b)}$	1.14±0.02 $^{(a)}$	1.20±0.03 $^{(b)}$
K2	PN	1.20±0.01 $^{(b)}$	1.08±0.01 $^{(*,a)}$	1.09±0.02 $^{(*,b)}$
	PC	1.20±0.01 $^{(b)}$	1.13±0.02 $^{(*,a)}$	1.19±0.03 $^{(*,b)}$
IHS	PN	1.28±0.05 $^{(a)}$	1.73±0.18 $^{(b)}$	2.57±0.16 $^{(c)}$
	PC	1.28±0.05 $^{(a)}$	1.80±0.13 $^{(b)}$	2.38±0.38 $^{(bc)}$
IVS	PN	9.61±0.22 $^{(b)}$	7.18±0.34 $^{(*a)}$	6.22±0.33 $^{(*a)}$
	PC	9.61±0.22 $^{(b)}$	7.98±0.43 $^{(*a)}$	7.88±0.68 $^{(*a)}$

Tableau 13 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur les indicateurs morpho-anatomiques (moyennes ± erreur standard) chez les mâles de perche (rouge) et de brochet (noir) : les facteurs de condition K1 et K2, les indices hépato-somatique IHS (%) et viscéro-somatique IVS (%). Les lettres en majuscules indiquent les différences significatives ($p<0.05$) dues à l'effet de l'interaction entre le temps et le traitement photopériodique, les lettres en minuscules et les astérisques indiquent les différences significatives ($p<0.05$) dues à l'effet du temps ou du traitement photopériodique respectivement. Pour la perche, N=17, 10 et 9 pour PC et 15, 10 et 12 pour PN à J1, J64 et J152 respectivement. Pour le brochet, N= 17, 12 et 15 pour PC et 18, 12 et 15 pour PN à J1, J64 et J152 respectivement.

	Traitement photopériodique	Perche			Brochet		
		Temps (jours)			Temps (jours)		
		1	64	152	1	64	152
K1	PN	1.13±0.05	1.16±0.02	1.12±0.02	0.66±0.01 (A)	0.76±0.02 (B)	0.72±0.01 (B)
	PC	1.13±0.05	1.15±0.03	1.19±0.03	0.66±0.01 (A)	0.75±0.02 (B)	0.74±0.01 (B)
K2	PN	1.13±0.05 (AB)	1.15±0.02 (AB)	1.07±0.02 (A)	0.66±0.01 (A)	0.73±0.02 (B)	0.70±0.01 (B)
	PC	1.13±0.05 (AB)	1.14±0.03 (AB)	1.19±0.03 (B)	0.66±0.01 (A)	0.75±0.02 (B)	0.73±0.01 (B)
IHS	PN	1.23±0.08 (A)	1.80±0.09 (B)	1.67±0.18 (B)	1.59±0.07 (A)	1.94±0.13 (C)	1.66±0.12 (AB)
	PC	1.23±0.08 (A)	1.64±0.18 (B)	2.38±0.26 (C)	1.59±0.07 (A)	2.44±0.15 (C)	2.28±0.19 (BC)
IVS	PN	10.55±0.65 (C)	6.75±0.23 (B)	5.14±0.31 (A)	4.85±0.17 (a)	5.53±0.23 (*b)	4.71±0.24 (*a)
	PC	10.55±0.65 (C)	7.03±0.49 (B)	8.18±0.34 (B)	4.85±0.17 (a)	6.60±0.37 (*b)	4.06±0.25 (*a)

2. Effet d'une photophase constante longue (16L:8O) sur l'induction du cycle de reproduction de deux pondeurs printaniers précoces : la perche commune (percidé) et le brochet (ésocidé)

Le traitement photopériodique ayant été appliqué à partir de J1, les données de ce temps de prélèvement ne sont pas analysées statistiquement en fonction du traitement photopériodique, par contre, elles sont comparées aux données des autres temps de prélèvement.

Au cours de cette expérimentation, nous n'avons obtenu que deux femelles de brochet pour une centaine d'individus prélevés. Dans le cadre de notre travail, nous ne pouvons comparer que l'effet de la photophase constante longue sur l'induction du cycle de reproduction chez les mâles. Néanmoins, nous avons choisi de présenter les données obtenues chez les perches femelles dans la perspectice d'une discussion sur la reproductibilité des résultats chez la perche et la validation du choix de cette espèce en tant qu'espèce « référence » pour l'étude des effets des facteurs environnementaux sur le cycle de reproduction au sein du groupe des pondeurs printaniers précoces.

2.1. Indicateurs morpho-anatomiques

2.1.1. Femelles

Chez les femelles de perche, tous les paramètres morpho-anatomiques étudiés varient séparément en fonction du temps et du traitement photopériodique (**Tableau 12**). Le coefficient de condition K1 baisse à J64, puis augmente au cours du temps pour retrouver sa valeur initiale pour les deux traitements photopériodiques testés ($p<0.001$). Le facteur de condition K2 diminue entre J1 et J64 puis retrouve sa valeur initiale à J153 ($p<0.001$) quel que soit le traitement photopériodique. Il est également significativement plus important chez les femelles élevées sous photopériode constante ($p<0.001$) quel que soit le temps. L'IHS augmente au cours du temps quel que soit le traitement photopériodique et atteint ses valeurs maximales à J152 ($p<0.001$). L'IVS diminue au cours du temps quel que soit le traitement photopériodique ($p<0.001$), mais présente des valeurs significativement plus faibles chez les femelles élevées sous photopériode naturelle ($p<0.01$).

2.1.2. Mâles

Le facteur de condition K1 ne présente aucune variation significative alors que K2 présente une différence significative chez les mâles de perche avec des valeurs supérieures à J153 chez les mâles élevés sous photophase constante ($p<0.05$) (**Tableau 13**). Pour les mâles de brochet, ces facteurs de condition augmentent entre J1 et J64 quel que soit le traitement photopériodique ($p<0.001$). L'IHS augmente entre J1 et J64 puis reste stable chez les mâles de perche élevés sous photophase naturelle et augmente au cours du temps pour présenter sa valeur maximale à J152 chez les mâles élevés sous photophase constante ($p<0.05$). À J152, l'IHS est plus important chez les mâles élevés sous photophase constante. Chez les mâles de brochet, l'IHS augmente entre J1 et J64 quel que soit le traitement photopériodique ($p<0.01$). À J152, il retrouve sa valeur initiale chez les mâles élevés sous photophase naturelle alors qu'il reste stable sous ceux élevés sous photophase constante. Chez les mâles de perche, l'IVS

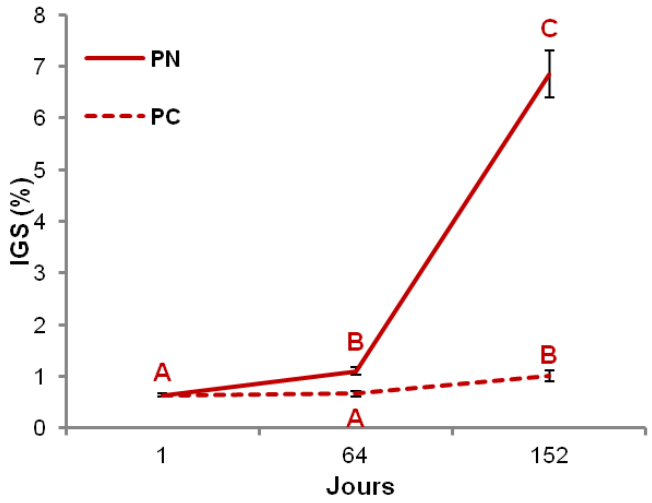


Figure 48 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur l'indice gonado-somatique IGS chez les femelles de perche (moyennes ± erreur standard). Les différentes lettres indiquent des différences statistiquement significatives (p<0.05). N=17, 10 et 9 pour PC et 15, 10 et 12 pour PN à J1, J64 et J152 respectivement.

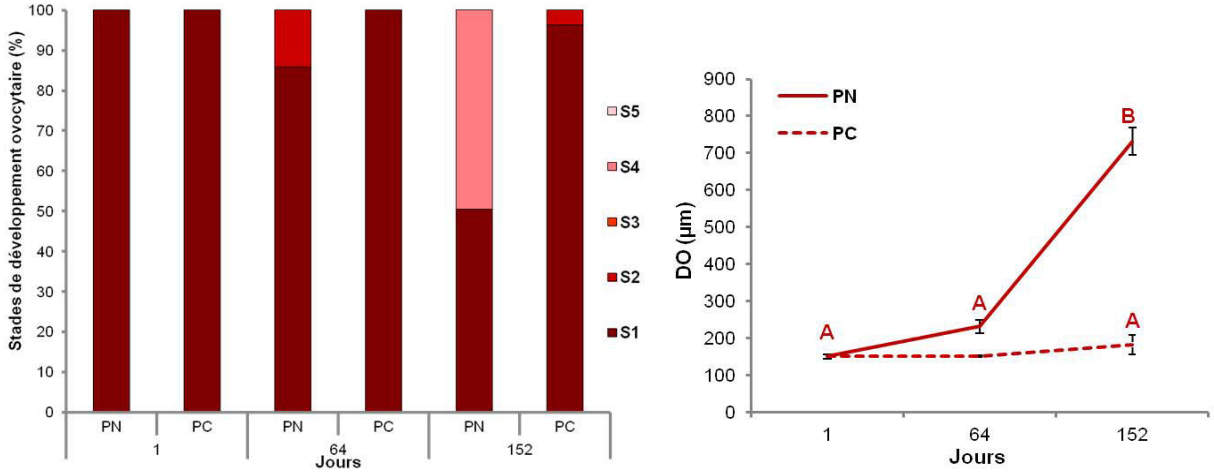


Figure 49 : Effet du traitement photopériodique (PN : photopériode naturelle, PC : photopériode constante) sur les taux d'abondance des stades de développement ovocytaire observés dans les ovaires des femelles de perche et sur le diamètre ovocytaire (moyennes ± erreur standard). S1 : ovocyte protoplasmique, S2 : alvéole corticale précoce, S3 : alvéole corticale tardif, S4 : vitellogenèse précoce, S5 : vitellogenèse tardive. Les différentes lettres indiquent des différences statistiquement significatives (p<0.05). N=3 pour chaque modalité et chaque temps de prélèvement.

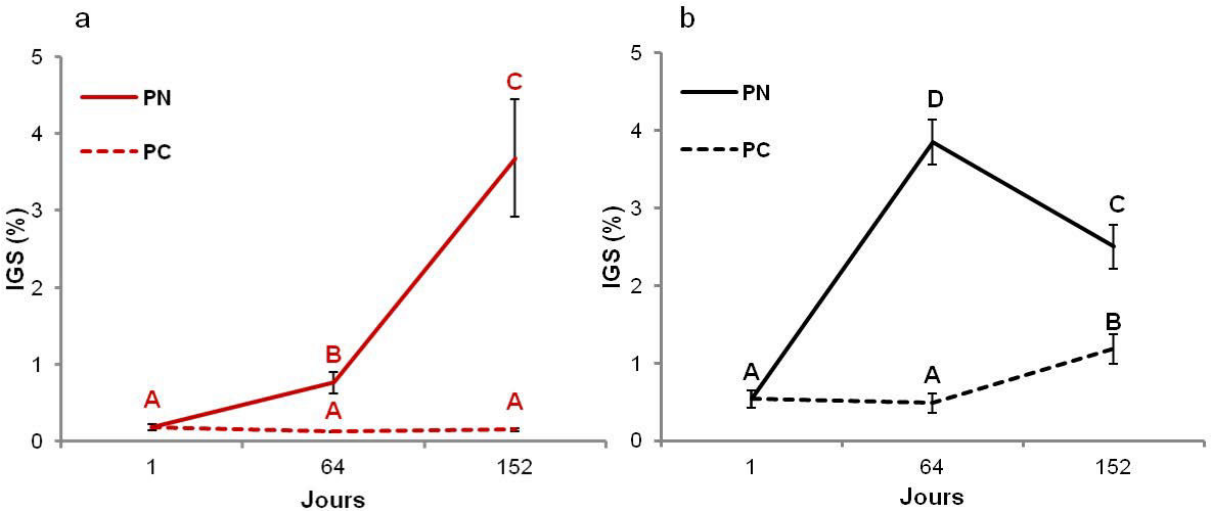


Figure 50 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur l'indice gonado-somatique IGS chez les mâles de perche (a) et de brochet (b) (moyennes ± erreur standard). Les différentes lettres indiquent des différences statistiquement significatives ($p<0.05$). Pour la perche, N=17, 10 et 9 pour PC et 15, 10 et 12 pour PN à J1, J64 et J152 respectivement. Pour le brochet, N= 17, 12 et 15 pour PC et 18, 12 et 15 pour PN à J1, J64 et J152 respectivement.

varie au cours du temps en fonction du traitement photopériodique ($p<0.001$). Il diminue au cours du temps avec une diminution plus marquée et continue chez les mâles élevés sous photophase naturelle. Chez les mâles de brochet, l'IVS présente un pic à J64 avec des valeurs significativement plus importantes chez les mâles élevés sous photophase constante ($p<0.01$). À J153, les valeurs de IVS sont significativement plus importantes chez les mâles élevés sous photophase naturelle ($p<0.01$).

2.2. Développement gonadique

2.2.1. Femelles

A J1, les valeurs de l'IGS sont les plus faibles (inférieures à 1%) et caractéristiques d'un état de repos sexuel. Sous la photophase naturelle, l'IGS a augmenté significativement de J1 à J68 ($p<0.001$) puis encore plus fortement de J64 à J152 pour atteindre une moyenne de 6.9% ($p<0.001$) (**Figure 48**). Cette valeur est significativement plus élevée que celle obtenue chez les femelles élevées sous photophase constante ($p<0.001$) qui a peu augmenté entre J64 et J152 mais est restée autour de 1% ($p<0.05$).

Les ovaires montrent des stades de développement différents au cours du temps en fonction du traitement photopériodique (**Figure 49**). À la fin de l'expérimentation, 49.5% des ovocytes observés chez les femelles élevées sous photophase naturelle atteignent le stade de vitellogenèse précoce alors que chez les femelles élevées sous photophase constante seule une minorité d'ovocytes (3.7%) évolue pour atteindre le stade d'alvéole corticale, la majorité des ovocytes (96.3%) étant encore au stade d'ovocyte protoplasmique.

En parallèle à cette évolution des stades de développement ovocytaire, le diamètre des ovocytes augmente significativement au cours du temps chez les femelles élevées sous photophase naturelle pour atteindre 731.7µm à J152 alors qu'il reste relativement stable et bas (entre 150.8 et 183.1µm) chez les femelles élevées sous photophase constante ($p<0.05$).

2.2.2. Mâles

Au début de l'expérimentation, les valeurs d'IGS sont faibles et inférieures à 1% chez tous les individus (**Figure 50**). Chez les mâles de perche élevés sous photophase naturelle, l'IGS augmente au cours du temps de manière significative et présente des valeurs significativement plus importantes à J64 et J152 par comparaison aux valeurs relevées chez les mâles élevés sous photophase constante ($p<0.001$). Chez les mâles de brochet, un effet de l'interaction entre le traitement photopériodique et le temps de prélèvement est également observé. Chez les mâles élevés sous photophase naturelle, l'IGS atteint sa valeur maximale à J64 (3.8%, $p<0.001$), puis diminue pour atteindre une valeur de 2.5%. L'IGS augmente entre J64 et J152 chez les mâles élevés sous photophase constante mais ses valeurs restent significativement plus faibles par comparaison à celles observées chez les mâles élevés sous photophase naturelle ($p<0.001$).

À J1, il existe une différence en fonction de l'espèce dans la répartition des stades spermatiques. Chez les mâles de perche, nous observons 18.9% de spermatogonies A, 80.1% de spermatogonies B et 1% de spermatocytes alors que chez les mâles de brochet, nous

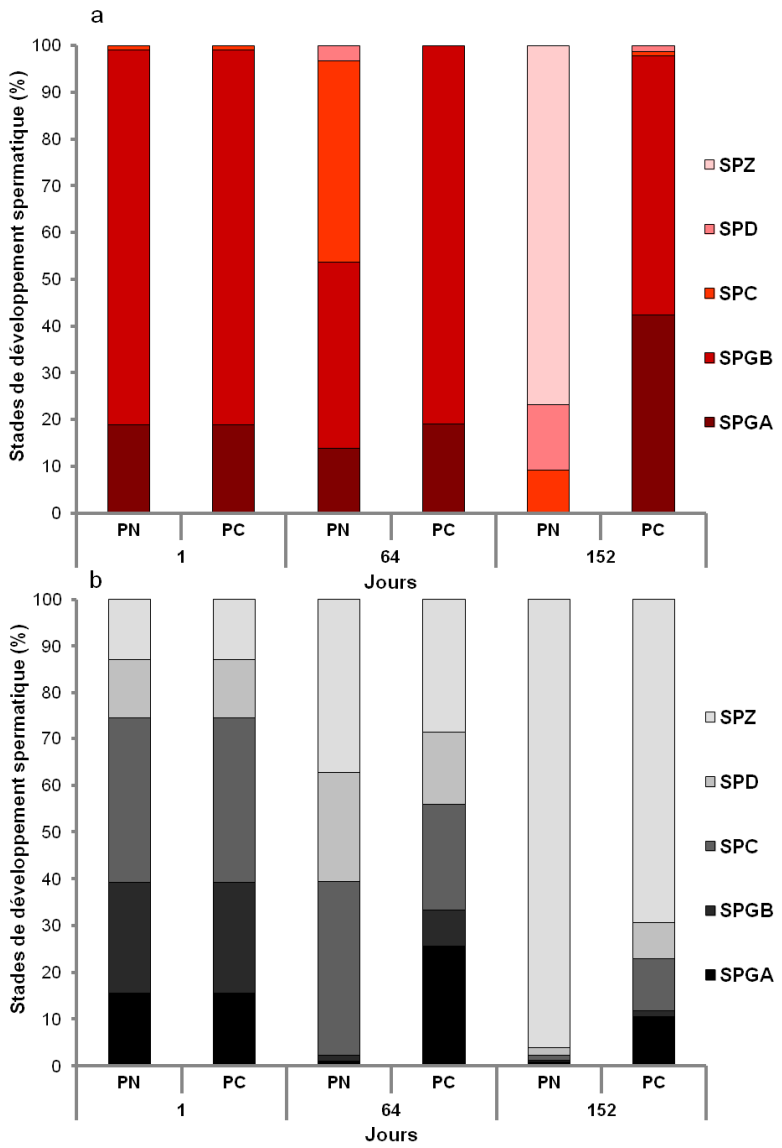


Figure 51 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur les taux d'abondance des stades spermatiques observés dans les testicules de perches (a) et de brochet (b). SPGA : spermatogonie A, SPGB : spermatogonie B, SPC : spermatocyte, SPD : spermatide, SPZ : spermatozoïde. Pour chaque espèce, N=3 pour chaque modalité et chaque temps de prélèvement.

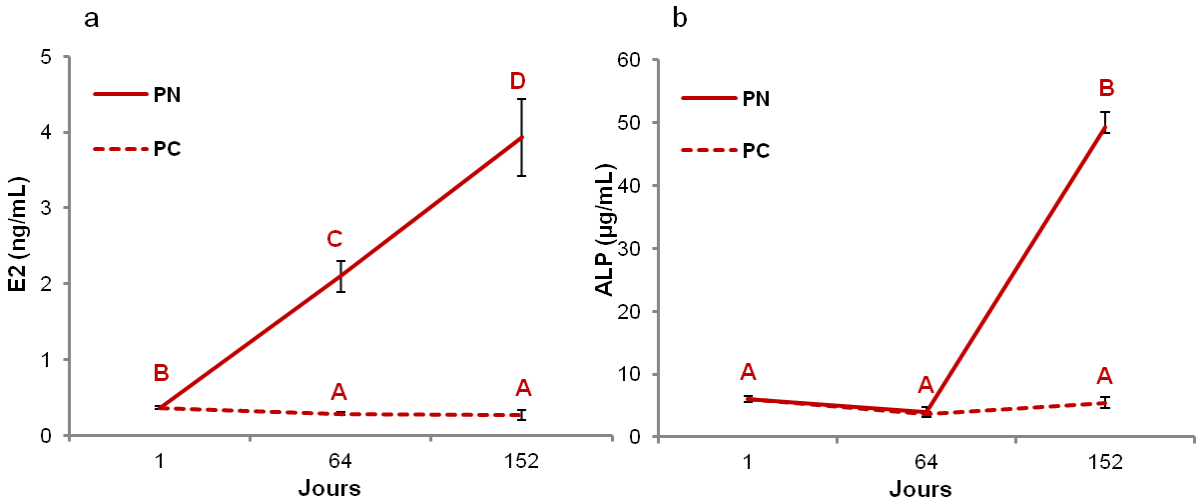


Figure 52 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur les teneurs plasmatiques en E2 (a) et en ALP (b) des femelles de perche (moyennes ± erreur standard). Les différentes lettres indiquent des différences statistiquement significatives (p<0.05). N=17, 10 et 9 pour PC et 15, 10 et 12 pour PN à J1, J64 et J152 respectivement.

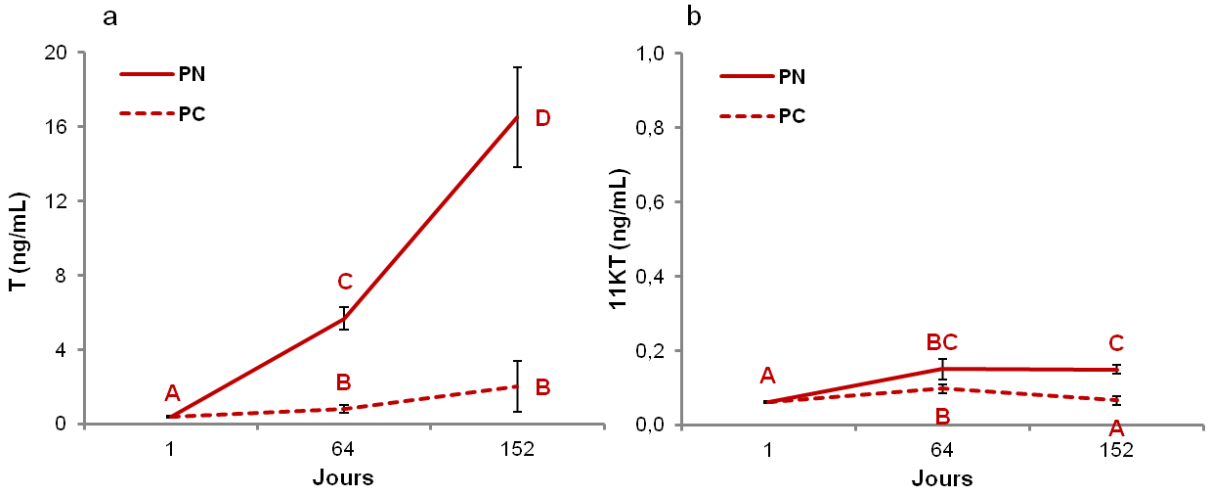


Figure 53 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur les teneurs plasmatiques en T (a) et en 11KT (b) des femelles de perche (moyennes ± erreur standard). Les différentes lettres indiquent des différences statistiquement significatives (p<0.05). N=17, 10 et 9 pour PC et 15, 10 et 12 pour PN à J1, J64 et J152 respectivement.

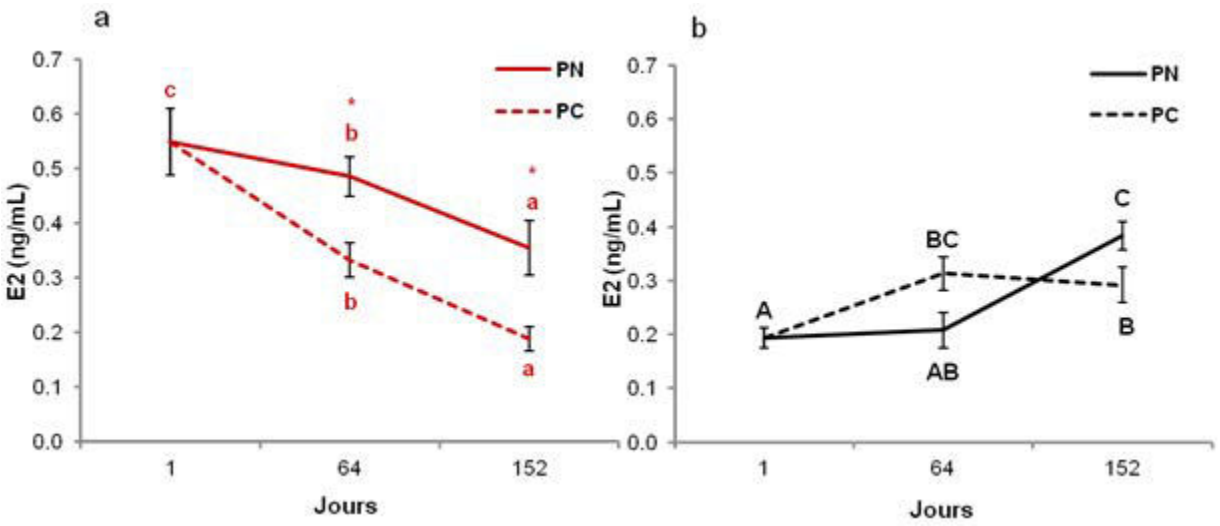


Figure 54 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur les teneurs plasmatiques en E2 chez les mâles de perche (a) et de brochet (b) (moyennes ± erreur standard). Les lettres en majuscules indiquent les différences significatives ($p<0.05$) dues à l'effet de l'interaction entre le temps et le traitement photopériodique. Les lettres en minuscules et les astérisques indiquent les différences significatives ($p<0.05$) dues à l'effet du temps ou du traitement photopériodique respectivement. Pour la perche, N=17, 10 et 9 pour PC et 15, 10 et 12 pour PN à J1, J64 et J152 respectivement. Pour le brochet, N= 17, 12 et 15 pour PC et 18, 12 et 15 pour PN à J1, J64 et J152 respectivement.

observons 15.5% de spermatogonies A, 23.8% de spermatogonies B, 35.1% de spermatocytes, 12.7% de spermatides et 12.8% de spermatozoïdes (**Figure 51a, b**). Les taux d'abondance des stades de développement spermatique sont affectés par le temps et le traitement photopériodique. Chez les mâles de perche élevés sous photophase naturelle, on observe une grande majorité de spermatozoïdes à J152 (76.9%) comparés aux mâles de perche élevés sous photophase constante dont les testicules présentent une majorité de spermatogonies A et B (42.2% et 55.4% respectivement). A J152, les testicules des mâles de brochet élevés sous photophase naturelle présentent une grande majorité de spermatozoïdes (96.2%). Ceux des mâles élevés sous photophase constante présentent également des spermatozoïdes en moindre proportion (69.3%).

2.3. Indicateurs physiologiques

2.3.1. Femelles

Les teneurs plasmatiques en E2 et en ALP varient en fonction de l'interaction entre le traitement photopériodique et le temps de prélèvement (**Figure 52a, b**). Ces teneurs augmentent de manière significative chez les femelles élevées sous photophase naturelle alors qu'elles restent stables chez celles élevées sous photophase constante ($p<0.01$). Pour E2, l'augmentation est significative entre J1 et J64 ($p<0.001$) et entre J64 et J152 ($p<0.001$). Pour les teneurs plasmatiques en ALP, l'augmentation est significative entre J64 et J152 ($p<0.01$) avec des teneurs significativement plus importantes chez les femelles élevées sous photophase naturelle ($p<0.01$).

Les teneurs plasmatiques en testostérone et en 11KT varient significativement au cours du temps en fonction du traitement photopériodique (**Figure 53a, b**). Chez les femelles élevées sous photophase naturelle, les teneurs plasmatiques en testostérone augmentent au cours du temps ($p<0.001$) et atteignent des valeurs significativement plus élevées à J64 ($p<0.001$) et J152 ($p<0.001$). Elles augmentent également mais en moindre proportion entre J1 et J64 ($p<0.05$) puis restent stables chez les femelles élevées sous photophase constante. Les teneurs plasmatiques en 11KT augmentent entre J1 et J64 chez les femelles de perche quel que soit le traitement photopériodique ($p<0.001$). Elles restent stables et plus importantes à J152 chez les femelles élevées sous photophase naturelle alors qu'elles baissent chez celles élevées sous photophase constante ($p<0.01$).

2.3.2. Mâles

Les teneurs plasmatiques en E2 varient de manière significative en fonction du temps et du traitement photopériodique séparément chez la perche et en fonction de l'interaction entre ces deux facteurs chez le brochet (**Figure 54a, b**). Chez les perches mâles, ces teneurs diminuent de manière significative en fonction du temps ($p<0.001$) avec des teneurs significativement plus importantes chez les mâles élevés sous photophase naturelle ($p<0.001$). À l'inverse, elles augmentent de manière significative entre J64 et J152 chez les mâles de brochet élevés sous photophase naturelle et entre J1 et J64 chez ceux élevés sous photophase constante ($p<0.05$). À J152, les teneurs plasmatiques en E2 sont significativement plus importantes chez les mâles

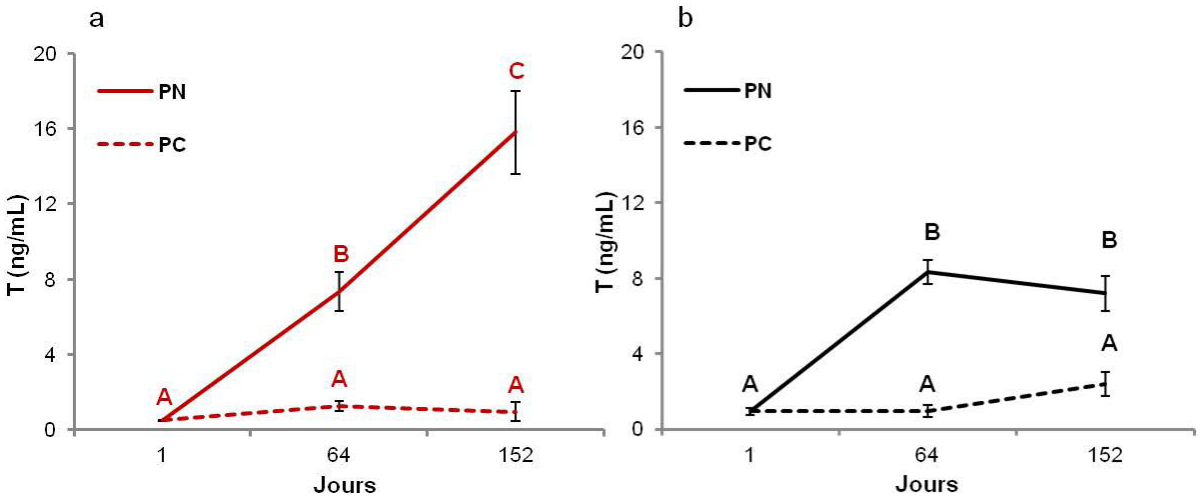


Figure 55 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur les teneurs plasmatiques en T chez les mâles de perche (a) et de brochet (b) (moyennes ± erreur standard). Les différentes lettres indiquent des différences statistiquement significatives (p<0.05). Pour la perche, N=17, 10 et 9 pour PC et 15, 10 et 12 pour PN à J1, J64 et J152 respectivement. Pour le brochet, N= 17, 12 et 15 pour PC et 18, 12 et 15 pour PN à J1, J64 et J152 respectivement.

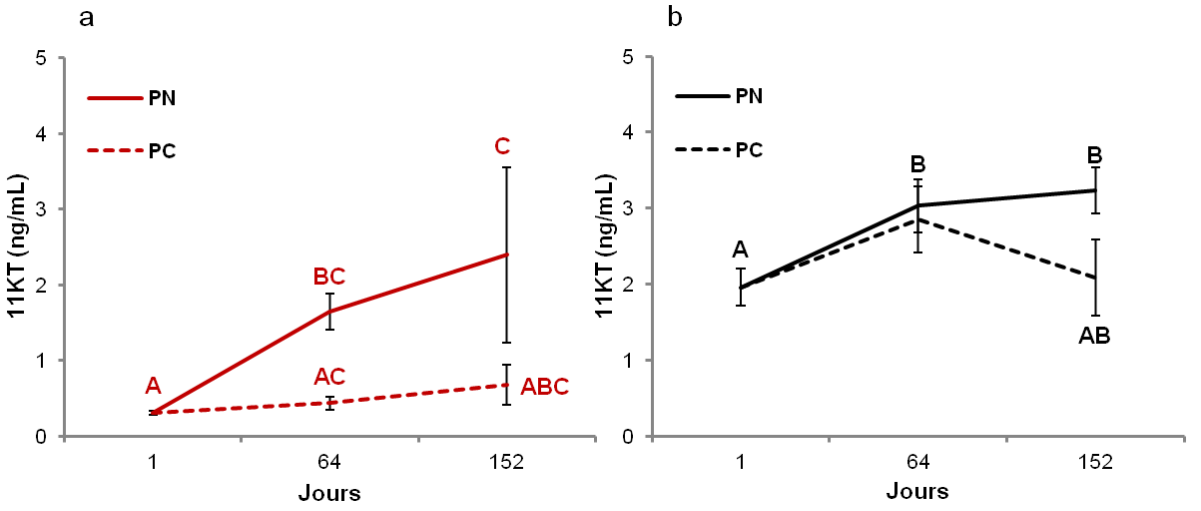


Figure 56 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur les teneurs plasmatiques en 11KT chez les mâles de perche (a) et de brochet (b) (moyennes ± erreur standard). Les différentes lettres indiquent des différences statistiquement significatives (p<0.05). Pour la perche, N=17, 10 et 9 pour PC et 15, 10 et 12 pour PN à J1, J64 et J152 respectivement. Pour le brochet, N= 17, 12 et 15 pour PC et 18, 12 et 15 pour PN à J1, J64 et J152 respectivement.

élevés sous photophase naturelle par comparaison à ceux élevés sous photophase constante ($p<0.05$).

Concernant les teneurs plasmatiques en testostérone, elles varient au cours du temps en fonction du traitement photopériodique chez les mâles des deux espèces (**Figure 55a, b**). Chez les mâles de perche élevés sous photopériode naturelle, les teneurs plasmatiques en testostérone augmentent au cours du temps de manière significative ($p<0.05$) alors qu'elles restent stables chez ceux élevés sous photophase constante. Chez les mâles de brochet, les teneurs plasmatiques augmentent entre J1 et J64 chez les mâles élevés sous photophase naturelle puis restent stables à J152. Elles sont néanmoins significativement plus importantes que les teneurs relevées chez les mâles élevés sous photophase constante qui, de leur côté, ne présentent aucune variation au cours du temps.

Concernant les teneurs plasmatiques en 11KT, elles varient au cours du temps chez les mâles des deux espèces (**Figure 56a, b**). Chez les mâles de perche, cette augmentation significative au cours du temps dépend du traitement photopériodique ($p<0.05$). Chez les mâles élevés sous photophase naturelle, les teneurs plasmatiques en 11KT augmentent entre J1 et J64 ($p<0.05$) puis restent stables alors qu'elles ne présentent aucune variation chez ceux élevés sous photophase constante. Il faut noter qu'il existe une forte variabilité observée à J152 chez les mâles élevés sous photopériode naturelle. Chez les mâles de brochet, les teneurs plasmatiques en 11KT augmentent entre J1 et J68 ($p<0.05$) dans les deux traitements et restent stables entre J68 et J152.

La réponse à l'application d'une photophase constante longue chez les mâles de perche et de brochet présente certaines similarités :

- L'augmentation d'IGS est inhibée sous photophase constante chez les deux espèces. Les mâles de brochet présentent une légère augmentation entre J64 et J152 mais elle reste faible par comparaison à celle observée chez les mâles élevés sous photopériode naturelle. Sous photophase naturelle, l'IGS augmente entre J1 et J64 puis diminue entre J64 et J152 chez le brochet comme observé dans le milieu naturel (Billard *et al.* 1983a).
- L'augmentation des teneurs plasmatiques en testostérone est inhibée sous photophase constante pour les deux espèces. Chez les mâles de brochet élevés sous photophase naturelle, les concentrations en T augmentent entre J1 et J64 puis restent stables entre J64 et J152.

Certaines divergences sont également observées :

- La répartition des stades de développement spermatique observés est différente en fonction de l'espèce à J1. Chez le brochet, le développement semble asynchrone avec la présence de tous les stades dès J1. Néanmoins, les taux d'abondance des stades de développement spermatique sont affectés par l'application d'une photophase constante.
- La photophase constante affecte de manière différente les teneurs plasmatiques en E2 selon les espèces. Elle n'a aucun effet sur les teneurs en 11KT chez le brochet.

Tableau 14 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur les indicateurs morpho-anatomiques (moyennes ± erreur standard) chez les femelles de perche (rouge), du gardon (vert) et du rotengle (violet) : les facteurs de condition K1 et K2, les indices hépato-somatique IHS (%) et viscéro-somatique IVS (%). Les lettres en majuscules indiquent les différences significatives ($p<0.05$) dues à l'effet de l'interaction entre le temps et le traitement photopériodique. Les lettres en minuscules et les astérisques indiquent les différences significatives ($p<0.05$) dues à l'effet du temps ou du traitement photopériodique respectivement. Pour la perche, N=17, 16 et 17 pour PC et 21, 13 et 10 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement. Pour le gardon, N= 8, 11 et 11 pour PC et 8, 9 et 12 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement. Pour le rotengle, N= 12, 8 et 11 pour PC et 9, 11 et 10 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement.

	Traitement photopériodique	Perche			Gardon			Rotengle		
		Temps (jours)			Temps (jours)			Temps (jours)		
		1	78	149	1	78	149	1	78	149
K1	PN	1.34±0.03	1.24±0.02	1.29±0.03	1.14±0.02$^{(b)}$	1.06±0.03$^{(a)}$	1.17±0.03$^{(b)}$	1.24±0.04$^{(a)}$	1.28±0.04$^{(a)}$	1.43±0.02$^{(b)}$
	PC	1.34±0.03	1.25±0.04	1.30±0.05	1.14±0.02$^{(b)}$	1.07±0.02$^{(a)}$	1.19±0.02$^{(b)}$	1.24±0.04$^{(a)}$	1.21±0.03$^{(a)}$	1.41±0.03$^{(b)}$
K2	PN	1.33±0.03$^{(b)}$	1.22±0.02$^{(a)}$	1.20±0.03$^{(a)}$	1.13±0.02$^{(C)}$	1.00±0.02$^{(A)}$	1.07±0.02$^{(B)}$	1.14±0.03$^{(a)}$	1.24±0.04 $^{(a)}$	1.36±0.02$^{(b)}$
	PC	1.33±0.03$^{(b)}$	1.24±0.04$^{(a)}$	1.29±0.05$^{(a)}$	1.13±0.02$^{(C)}$	1.05±0.02$^{(AB)}$	1.14±0.01$^{(C)}$	1.14±0.03$^{(a)}$	1.18±0.03$^{(a)}$	1.35±0.03$^{(b)}$
IHS	PN	1.04±0.03$^{(a)}$	1.05±0.10$^{(a)}$	1.81±0.10$^{(b)}$	1.10±0.04$^{(a)}$	1.01±0.06$^{(a)}$	1.71±0.11$^{(b)}$	1.22±0.05$^{(a)}$	1.09±0.09$^{(a)}$	2.19±0.18$^{(b)}$
	PC	1.04±0.03$^{(a)}$	1.03±0.07$^{(a)}$	1.37±0.08$^{(b)}$	1.10±0.04$^{(a)}$	0.99±0.09$^{(a)}$	1.97±0.12$^{(b)}$	1.22±0.05$^{(a)}$	1.03±0.14$^{(a)}$	2.87±0.23$^{(b)}$
IVS	PN	6.46±0.21$^{(c)}$	4.42±0.19$^{(a)}$	5.19±0.29$^{(b)}$	5.31±0.21$^{(A)}$	5.77±0.18$^{(A)}$	5.54±0.27$^{(A)}$	5.36±0.18$^{(a)}$	6.33±0.33$^{(b)}$	6.99±0.42$^{(*,c)}$
	PC	6.46±0.21$^{(c)}$	4.44±0.15 $^{(a)}$	5.14±0.34$^{(b)}$	5.31±0.21$^{(A)}$	6.12±0.29$^{(A)}$	8.38±0.34$^{(B)}$	5.36±0.18$^{(a)}$	6.84±0.70$^{(b)}$	8.57±0.45$^{(*,c)}$

Tableau 15 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur les indicateurs morpho-anatomiques (moyennes ± erreur standard) chez les mâles de perche (rouge), du gardon (vert) et du rotengle (violet) : les facteurs de condition K1 et K2, les indices hépato-somatique IHS (%) et viscéro-somatique IVS (%). Les lettres en majuscules indiquent les différences significatives (p<0.05) dues à l'effet de l'interaction entre le temps et le traitement photopériodique. Les lettres en minuscules et les astérisques indiquent les différences significatives (p<0.05) dues à l'effet du temps ou du traitement photopériodique respectivement. Pour la perche, N=17, 16 et 17 pour PC et 21, 13 et 10 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement. Pour le gardon, N= 8, 11 et 11 pour PC et 8, 9 et 12 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement. Pour le rotengle, N= 12, 8 et 11 pour PC et 9, 11 et 10 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement.

	Traitement photopériodique	Perche			Gardon			Rotengle		
		Temps (jours)			Temps (jours)			Temps (jours)		
		1	78	149	1	78	149	1	78	149
K1	PN	1.29±0.05	1.27±0.03	1.33±0.07	1.07±0.03$^{(a)}$	1.07±0.02$^{(a)}$	1.14±0.04$^{(b)}$	1.23±0.04$^{(a)}$	1.21±0.03$^{(a)}$	1.22±0.02$^{(b)}$
	PC	1.29±0.05	1.21±0.03	1.24±0.03	1.07±0.03$^{(a)}$	1.01±0.03$^{(a)}$	1.16±0.02$^{(b)}$	1.23±0.04$^{(a)}$	1.24±0.03$^{(a)}$	1.31±0.05$^{(b)}$
K2	PN	1.29±0.05	1.26±0.03	1.26±0.06	1.06±0.03$^{(ab)}$	1.05±0.02$^{(a)}$	1.09±0.04$^{(b)}$	1.19±0.03$^{(a)}$	1.20±0.03$^{(a)}$	1.20±0.02$^{(b)}$
	PC	1.29±0.05	1.21±0.03	1.24±0.03	1.06±0.03$^{(ab)}$	1.00±0.03$^{(a)}$	1.14±0.03$^{(b)}$	1.19±0.03$^{(a)}$	1.23±0.03$^{(a)}$	1.29±0.05$^{(b)}$
IHS	PN	1.11±0.11$^{(a)}$	1.29±0.19$^{(ab)}$	1.31±0.06$^{(b)}$	1.14±0.06$^{(a)}$	0.95±0.07$^{(a)}$	1.59±0.19$^{(b)}$	1.32±0.07$^{(b)}$	0.95±0.09$^{(a)}$	1.24±0.07$^{(c)}$
	PC	1.11±0.11$^{(a)}$	1.14±0.10$^{(ab)}$	1.54±0.10$^{(b)}$	1.14±0.06$^{(a)}$	1.05±0.08$^{(a)}$	2.00±0.19$^{(b)}$	1.32±0.07$^{(b)}$	1.14±0.14$^{(a)}$	1.92±0. 03$^{(c)}$
IVS	PN	6.79±0.38$^{(b)}$	4.49±0.38$^{(a)}$	4.12±0.20$^{(*,a)}$	5.52±0.27$^{(A)}$	6.67±0.41$^{(A)}$	6.68±0.24$^{(A)}$	5.72±0.22$^{a)}$	5.76±0.42$^{(a)}$	7.54±0.34$^{(b)}$
	PC	6.79±0.38$^{(b)}$	4.68±0.24$^{(a)}$	5.85±0.44$^{(*,a)}$	5.52±0.27$^{(A)}$	6.05±0.67$^{(A)}$	8.86±0.50$^{(B)}$	5.72±0.22$^{a)}$	7.24±0.29$^{(a)}$	7.47±0.37$^{(b)}$

3. Effet d'une photophase constante longue (16L:8O) sur deux pondeurs printaniers précoces : la perche commune (percidé) et le gardon (cyprinidé) et un pondeur printanier tardif : le rotengle (cyprinidé)

Le traitement photopériodique ayant été appliqué à partir de J1, les données de ce temps de prélèvement ne sont pas analysées statistiquement en fonction du traitement photopériodique mais par contre, elles sont comparées aux données des autres temps de prélèvement.

3.1. Indicateurs morpho-anatomiques

3.1.1. Femelles

Le facteur de condition K1 ne présente aucune variation significative chez les femelles de perche (**Tableau 14**). Par contre, il présente un minimum à J78 quel que soit le traitement photopériodique chez les femelles de gardon ($p<0.001$) et augmente significativement entre J78 et J149 chez les femelles de rotengle indépendamment du traitement photopériodique appliqué ($p<0.001$). Le facteur de condition K2 varie en fonction du temps chez les femelles de perche et de rotengle et en fonction de l'interaction entre le temps et le traitement photopériodique chez celles du gardon. K2 diminue entre J1 et J78 chez les femelles de perche ($p<0.05$). Chez les femelles de gardon, K2 diminue de J1 à J78 ($p<0.05$), puis augmente de J78 à J149 ($p<0.05$) avec une valeur finale significativement plus importante chez les femelles élevées sous photophase naturelle ($p<0.05$). Chez les femelles de rotengle, K2 augmente entre J78 et J149 quel que soit le traitement photopériodique ($p<0.001$). L'IHS augmente de manière significative entre J78 et J149 chez les trois espèces quel que soit le traitement photopériodique ($p<0.001$). Quant à l'IVS, il diminue au cours du temps entre J1 et J78 chez les femelles de perche puis augmente vers des valeurs intermédiaires quel que soit le traitement photopériodique ($p<0.001$). Chez les femelles de gardon, l'IVS augmente significativement entre J78 et J149 chez les femelles élevées sous photophase constante alors qu'il reste stable chez celles élevées sous photophase naturelle ($p<0.001$). Chez les femelles de rotengle, indépendamment du traitement photopériodique, l'IVS augmente au cours du temps ($p<0.001$). À J149, il présente des valeurs significativement plus élevées chez les femelles élevées sous photophase constante ($p<0.05$).

3.1.2. Mâles

Le facteur de condition K1 ne présente aucune variation significative chez les mâles de perche (**Tableau 15**). Par contre, il augmente entre J78 et J149 quel que soit le traitement photopériodique chez les mâles de gardon et de rotengle ($p<0.01$). De même, le facteur de condition K2 ne varie pas significativement chez les mâles de perche. Par contre, il augmente entre J78 et J149 chez les mâles de gardon ($p<0.05$) et de rotengle ($p<0.01$) quel que soit le traitement photopériodique. Quant à l'IHS, il varie de manière significative au cours du temps chez les trois espèces quel que soit le traitement photopériodique ($p<0.001$). Il augmente au cours du temps chez les mâles de perche et de gardon. Chez les mâles de rotengle, il diminue entre J1 et J78 puis augmente à J149. Concernant l'IVS, il diminue au cours du temps

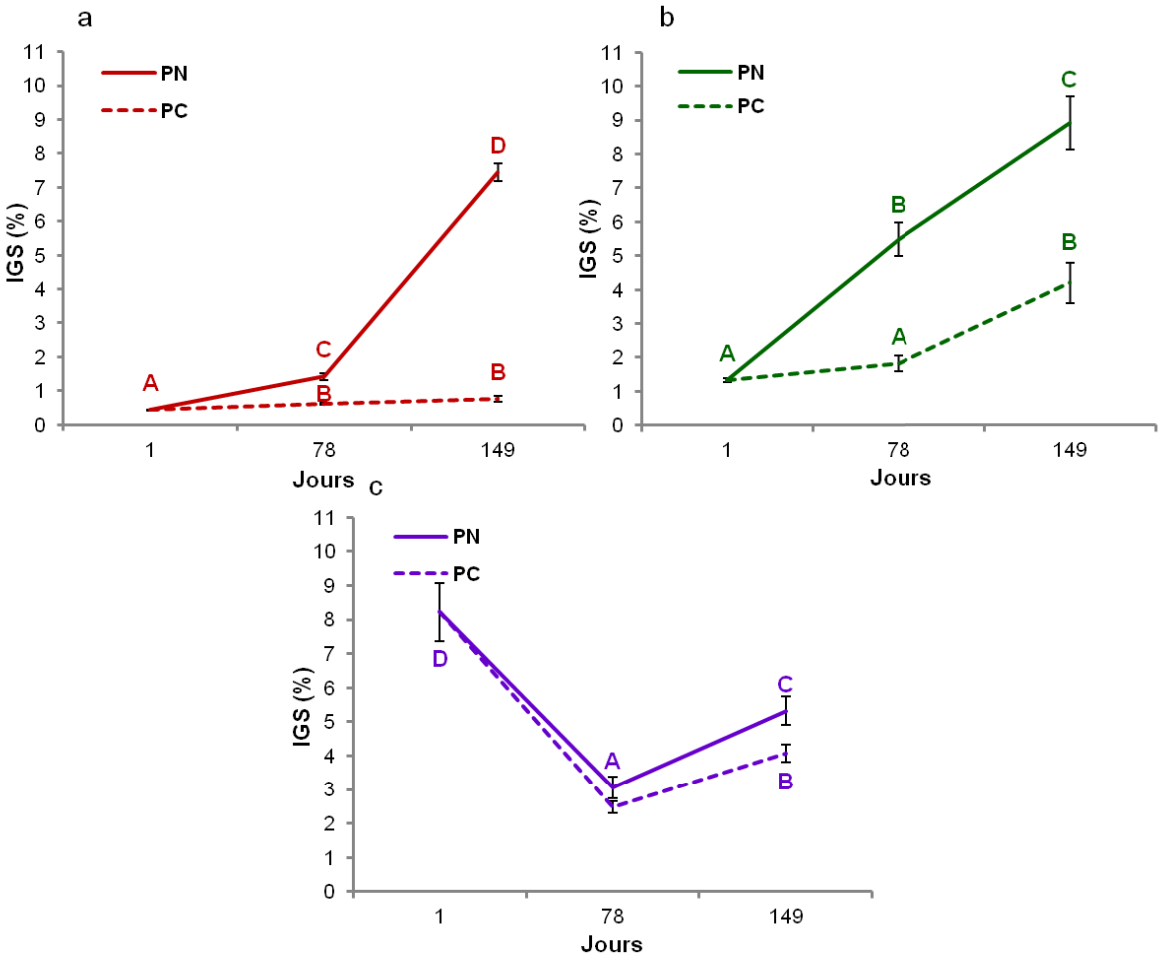


Figure 57 : Effet du traitement photopériodique (PN : photopériode naturelle, PC : photopériode constante) sur l'indice gonado-somatique IGS (moyennes ± erreur standard) chez les femelles de perche (a), de gardons (b) et de rotengle (c). Les différentes lettres indiquent des différences statistiquement significatives ($p<0.05$). Pour la perche, N=17, 16 et 17 pour PC et 21, 13 et 10 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement. Pour le gardon, N= 8, 11 et 11 pour PC et 8, 9 et 12 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement. Pour le rotengle, N= 12, 8 et 11 pour PC et 9, 11 et 10 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement.

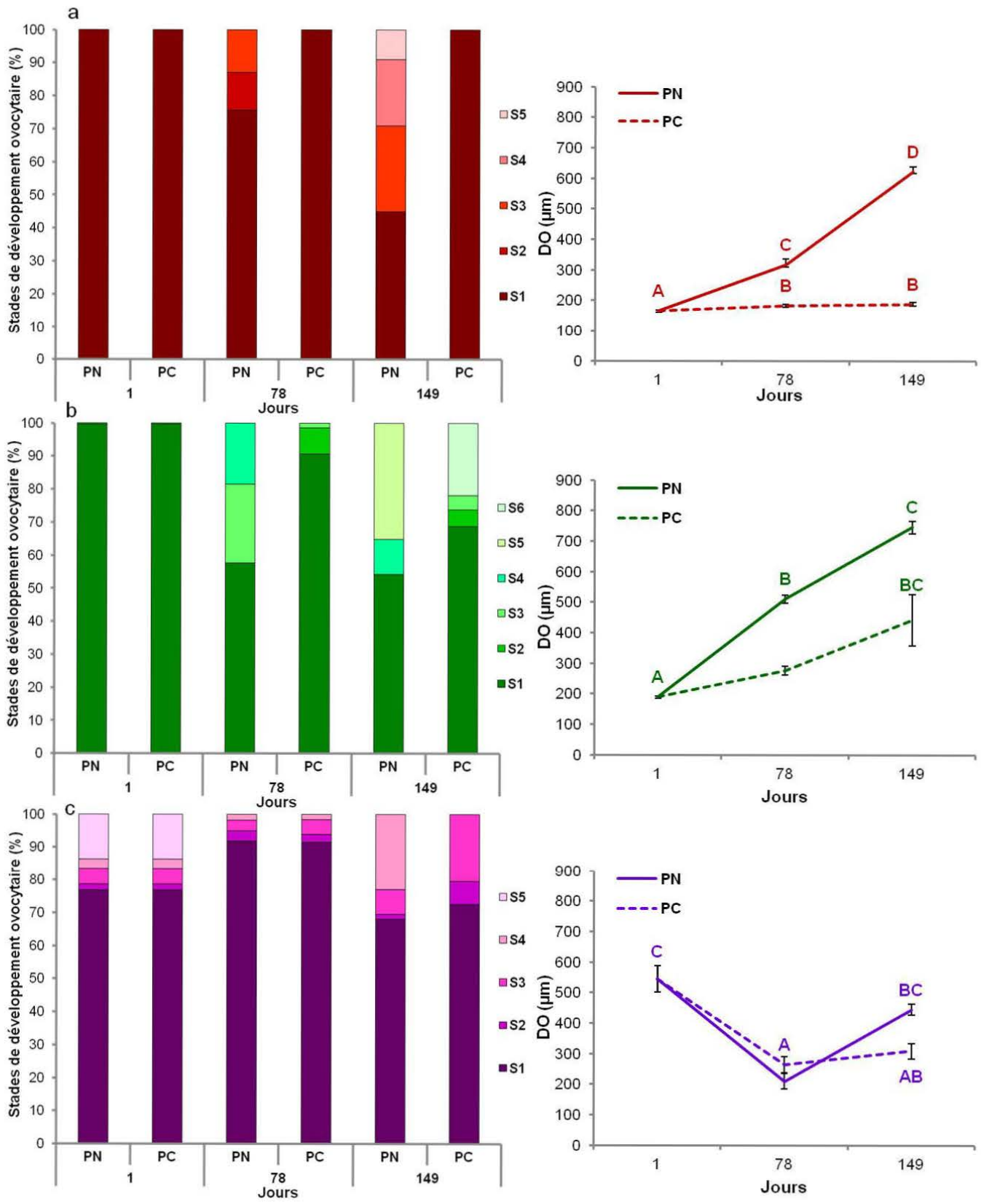


Figure 58 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur les taux d'abondance des stades de développement ovocytaire observés dans les ovaires des femelles de perche (a) de gardon (b) et de rotengle (c) et sur le diamètre ovocytaire (moyennes ± erreur standard). S1 : ovocyte protoplasmique, S2 : alvéole corticale précoce, S3 : alvéole corticale tardif, S4 : vitellogenèse précoce, S5 : vitellogenèse tardive, S6 : atrésie. Les différentes lettres indiquent des différences statistiquement significatives ($p<0.05$) Pour chaque espèce, N=3 pour chaque modalité et chaque temps de prélèvement.

($p<0.001$) chez les mâles de perche avec une valeur significativement plus élevée à J149 chez les mâles élevés sous photophase constante ($p<0.05$). Chez les mâles de gardon, l'IVS augmente significativement entre J78 et J149 pour les mâles élevés sous photopériode constante alors qu'il reste stable chez ceux élevés sous photopériode naturelle ($p<0.01$). Chez le rotengle, l'IVS augmente au cours du temps quel que soit le traitement photopériodique ($p<0.01$).

3.2. Développement gonadique

3.2.1. Femelles

L'IGS varie en fonction de l'interaction entre le traitement photopériodique et le temps chez les trois espèces (**Figure 57a, b et c**). Il augmente de manière significative au cours du temps chez les femelles de perche et de gardon avec des valeurs significativement plus importantes à J149 ($p<0.001$) chez les femelles des deux espèces élevées sous photophase naturelle (7.4% pour la perche et 8.9%, pour le gardon) en comparaison avec celles relevées chez les femelles élevées sous photophase constante (0.8% pour la perche et 4.2% pour le gardon). Une différence significative entre les deux traitements photopériodiques est observée dès J78 chez les deux espèces ($p<0.001$). Chez les femelles de perche élevées sous photophase constante, l'IGS augmente entre J1 et J78 ($p<0.05$) mais reste très faible (0.8%). Chez les femelles de gardon, il augmente entre J78 et J149 et atteint 4.2%. Chez les femelles de rotengle, l'IGS diminue de manière significative de J1 (8.2%) à J78 (entre 2.5 et 3.1%) ($p<0.001$) et ce quel que soit le traitement photopériodique, puis il augmente de J78 à J149 avec des valeurs significativement plus élevées ($p<0.01$) chez les femelles élevées sous photophase naturelle (5.3%) comparées à celles élevées sous photopériode constante (4.1%). Nous pouvons considérer que les femelles de rotengle retrouvent un état de repos sexuel à J78.

Les ovaires montrent des stades de développement différents au cours du temps en fonction du traitement photopériodique chez les trois espèces (**Figure 58 a, b et c**). Chez les femelles de perche et de gardon élevées sous photophase naturelle, les ovocytes évoluent du stade d'ovocyte protoplasmique à J1 au stade de vitellogenèse tardive (9% chez la perche et 35.2% chez le gardon), de vitellogenèse précoce (20.2% chez la perche et 10.5% chez le gardon) et d'alvéole corticale tardive (26% chez la perche) à J149. Par contre, chez les femelles de perche et de gardon élevées sous photophase constante, les ovaires présentent 100% et 68.8% d'ovocytes protoplasmiques respectivement. Chez cette dernière espèce et sous photophase constante, 5.1% et 4.2% d'ovocytes atteignent les stades d'alvéole corticale précoce et tardive respectivement. Nous observons également un phénomène d'atrésie au niveau des ovocytes de grande taille avec 22% d'ovocytes atrétiques chez le gardon. Chez les femelles de rotengle, la distribution ovocytaire est de : 76.9% d'ovocytes protoplasmiques, 1.9% d'ovocytes au stade d'alvéole corticale précoce, 7.7% d'ovocytes au stade d'alvéole corticale tardive et 13.6% d'ovocytes en vitellogenèse précoce à J1. La majorité des ovocytes est au stade protoplasmique à J78 (>91%) chez les femelles quel que soit le traitement photopériodique. A J149, le développement ovocytaire est légèrement différent entre les deux traitements photopériodiques puisque 23% des ovocytes atteignent le stade de vitellogenèse précoce chez les femelles élevées sous photophase naturelle. Chez les femelles élevées sous photophase

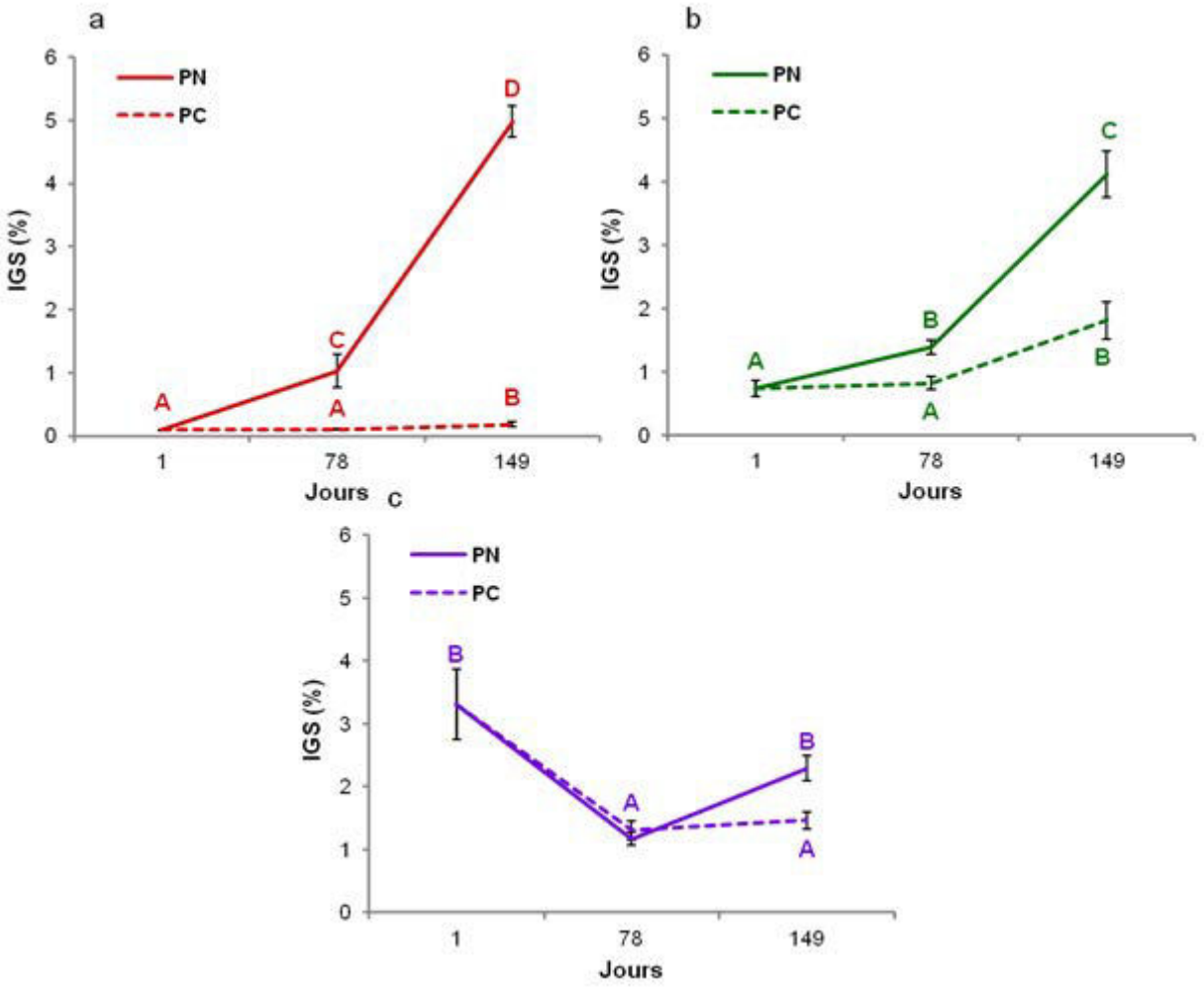


Figure 59 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur l'indice gonado-somatique IGS chez les mâles de perche (a), de gardon (b) et de rotengle (c), (moyennes ± erreur standard). Les différentes lettres indiquent des différences statistiquement significatives ($p<0.05$). Pour la perche, N=5, 10 et 10 pour PC et 5, 6 et 5 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement. Pour le gardon, N= 10, 11 et 9 pour PC et 10, 11 et 11 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement. Pour le rotengle, N= 5, 12 et 9 pour PC et 9, 10 et 9 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement.

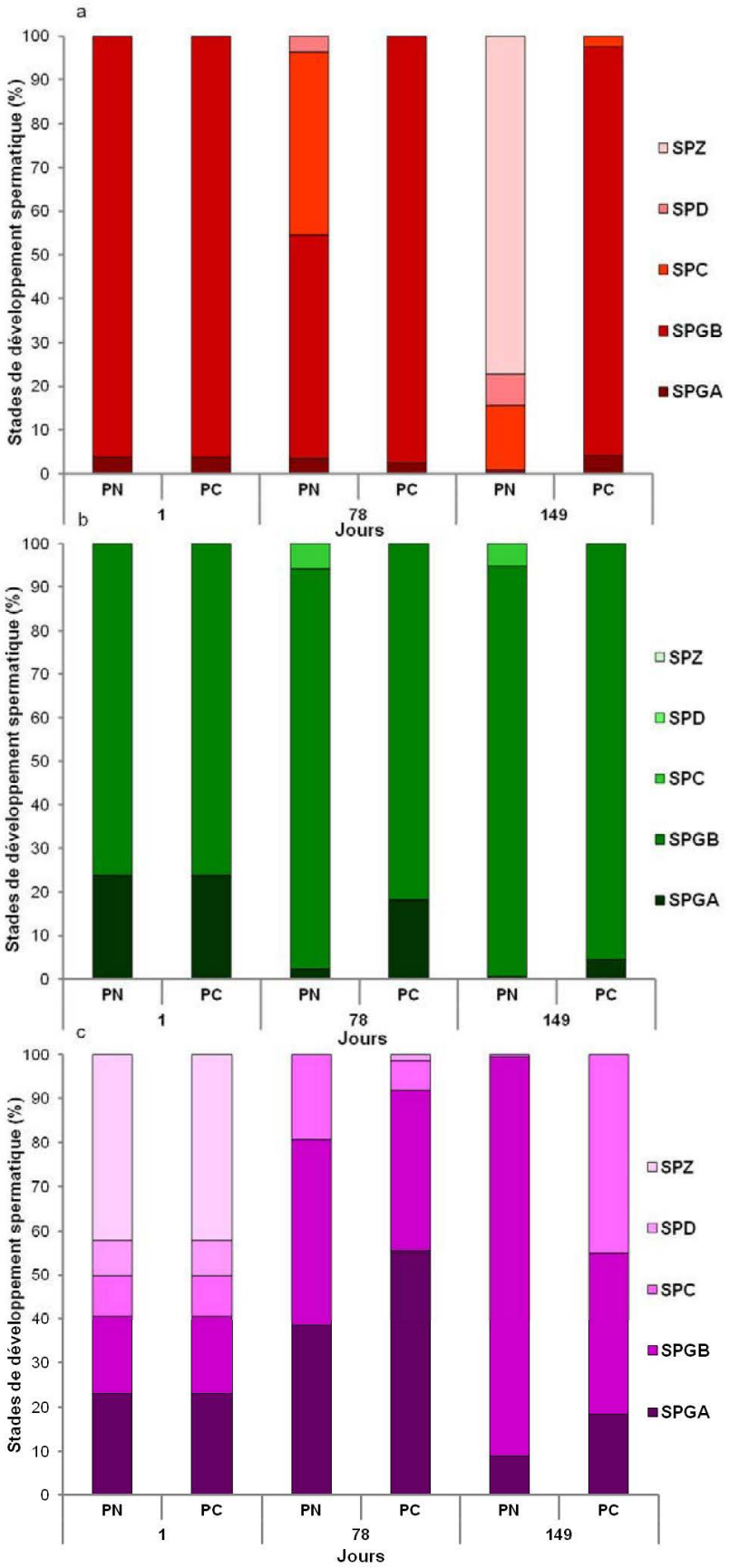


Figure 60 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur les taux d'abondance des stades spermatiques observés dans les testicules de perche (a) de gardon (b) et de rotengle (c). SPGA : spermatogonie A, SPGB : spermatogonie B, SPC : spermatocyte, SPD : spermatide, SPZ : spermatozoïde Pour chaque espèce, N=3 pour chaque modalité et chaque temps de prélèvement.

constante, nous n'observons pas d'ovocytes vitellogéniques (S4 ou S5) et le stade le plus avancé observé est le stade alvéole corticale tardive (20.4% des ovocytes).

Chez les femelles de perche, de gardon et de rotengle, le diamètre ovocytaire varie en fonction de l'interaction entre le traitement photopériodique et le temps (**Figure 58 a, b et c**). Chez les femelles de perche, le diamètre ovocytaire augmente au cours du temps avec des valeurs significativement plus importantes ($p<0.01$) chez les femelles élevées sous photophase naturelle (622.9 µm) comparées à celles des femelles élevées sous photophase constante (188.7 µm) à J149. Une différence significative en fonction du traitement photopériodique est constatée dès J78. Chez les femelles de gardon, le diamètre ovocytaire augmente entre J1 et J149 pour atteindre 746.2 µm chez les femelles élevées sous photophase naturelle et 442.3 µm chez celles élevées sous photopériode constante. Chez les femelles de rotengle, le diamètre ovocytaire diminue de J1 (545 µm) à J78 (210-265 µm) de manière significative ($p<0.05$) quel que soit le traitement photopériodique, puis augmente de J78 à J149 de manière significative chez les femelles élevées sous photophase naturelle ($p<0.05$) pour atteindre 445 µm.

3.2.2. Mâles

L'IGS varie au cours du temps en fonction du traitement photopériodique chez les mâles de perche, de gardon et de rotengle (**Figure 59a, b et c**). L'IGS augmente au cours du temps chez les mâles de perche et de gardon ($p<0.01$) avec des valeurs significativement plus élevées ($p<0.001$) chez ceux élevés sous photophase naturelle (5% chez la perche et 4.1% chez le gardon) par comparaison à ceux élevés sous photophase constante (0.2% chez la perche et 1.8% chez le gardon). Une différence significative en fonction du traitement photopériodique est constatée dès J78 chez nos deux espèces. Chez les mâles de perche et de gardon élevés sous photophase constante, l'IGS augmente également entre J78 et J149 ($p<0.05$), mais reste plus faible par comparaison aux valeurs obtenues chez les mâles élevés sous photopériode constante. Chez le rotengle, l'IGS suit une cinétique différente au cours du temps. Il diminue entre J1 et J78 (de 3.3 à 1.3%) et ce quel que soit le traitement photopériodique ($p<0.05$). Il augmente par la suite de manière significative entre J78 et J149 uniquement chez les mâles élevés sous photophase naturelle ($p<0.01$).

Chez les mâles de perche examinés à J1, les testicules présentent 3.8% de spermatogonies A et 96.2% de spermatogonies B (**Figure 60a**). Alors que les testicules présentent des stades plus avancés à J149 chez les mâles élevés sous photophase naturelle (77.3% de spermatozoïdes), ils présentent une répartition des différents stades de développement similaire à celle du début de l'expérimentation chez les mâles élevés sous photophase constante (4.2% de spermatogonies A, 93.3% de spermatogonies B et 2.5% de spermatocytes). Chez les mâles de gardon, la répartition initiale des stades spermatiques est de 23.8% de spermatogonies A et 76.2% de spermatogonies B (**Figure 60b**). A partir de J78, le pourcentage en spermatogonies A diminue à la faveur de celui des spermatogonies B et de l'apparition des spermatocytes (2.4% de spermatogonies A, 91.7% de spermatogonies B et 5.9% de spermatocytes) chez les mâles élevés sous photophase naturelle alors que chez ceux élevés sous photopériode constante, la répartition des différents types cellulaires reste assez

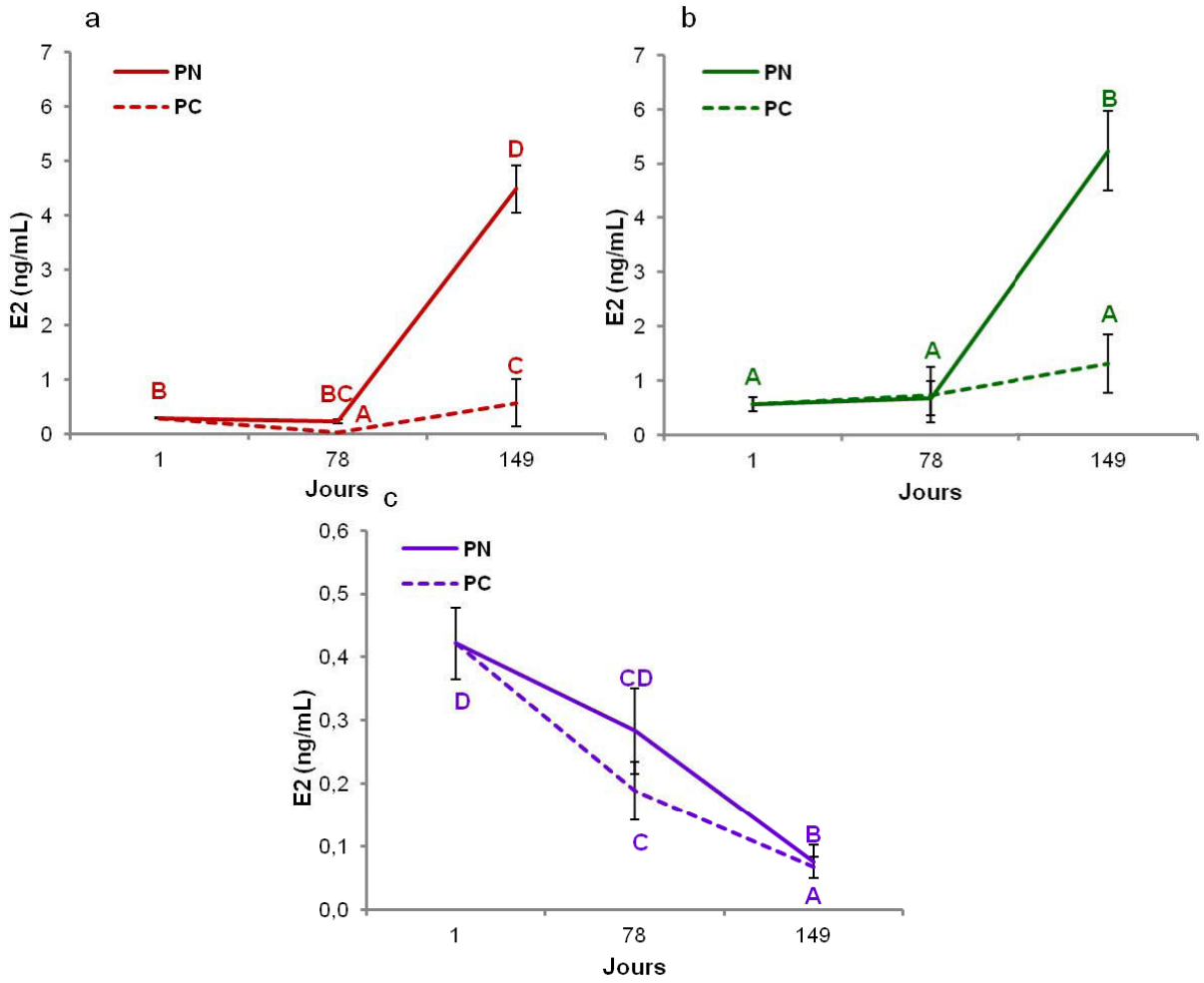


Figure 61 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur les teneurs plasmatiques de E2 chez les femelles de perche (a), de gardon (b) et de rotengle (c), (moyennes ± erreur standard). Les différentes lettres indiquent des différences statistiquement significatives ($p<0.05$). Pour la perche, N=17, 16 et 17 pour PC et 21, 13 et 10 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement. Pour le gardon, N= 8, 11 et 11 pour PC et 8, 9 et 12 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement. Pour le rotengle, N= 12, 8 et 11 pour PC et 9, 11 et 10 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement.

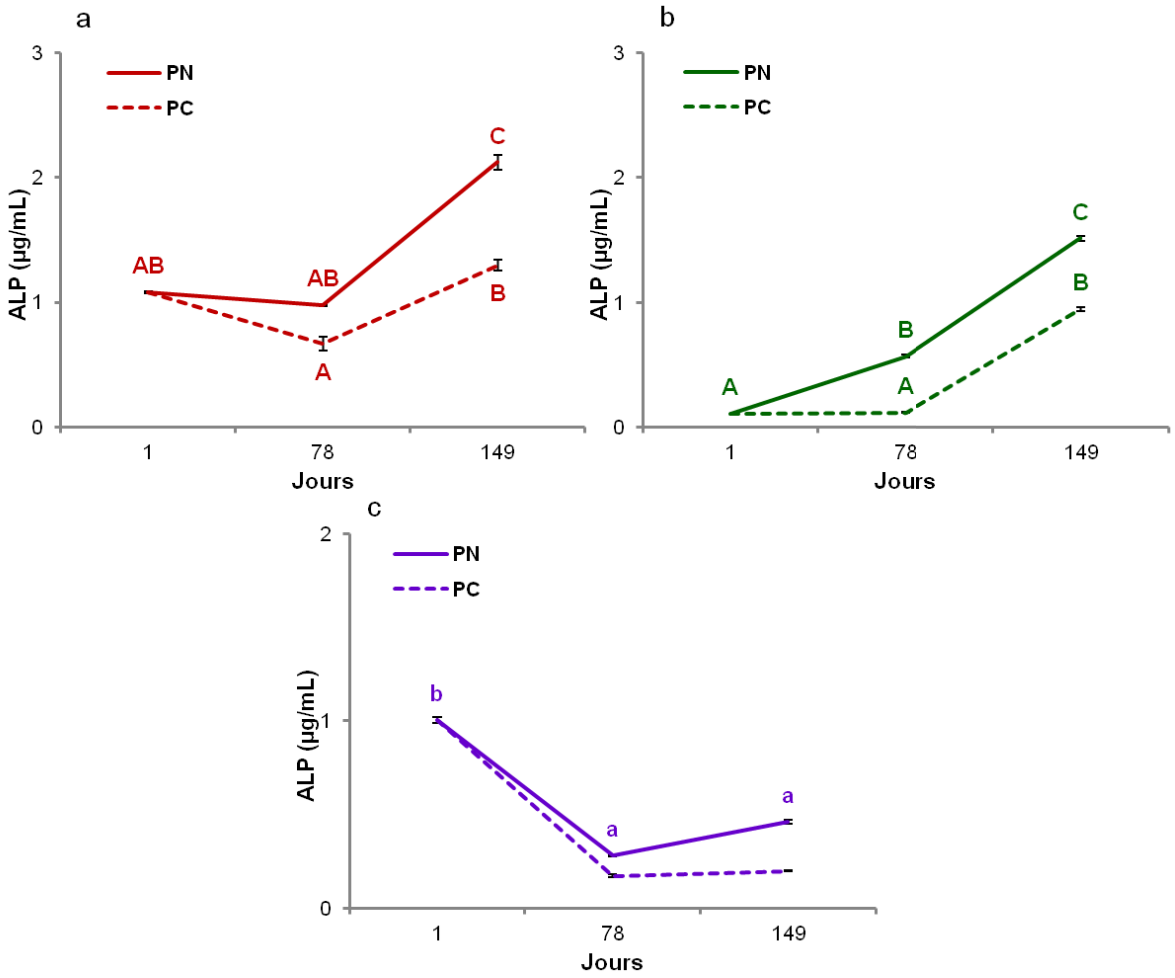


Figure 62 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur les teneurs plasmatiques en ALP chez les femelles de perche (a), de gardon (b) et de rotengle (c) (moyennes ± erreur standard). Les lettres en majuscules indiquent les différences significatives ($p<0.05$) dues à l'effet de l'interaction entre le temps et le traitement photopériodique et les lettres en minuscules indiquent les différences significatives dues à l'effet du temps seul. Pour la perche, N=17, 16 et 17 pour PC et 21, 13 et 10 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement. Pour le gardon, N= 8, 11 et 11 pour PC et 8, 9 et 12 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement. Pour le rotengle, N= 12, 8 et 11 pour PC et 9, 11 et 10 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement.

similaire à celle de J1. A J149, les spermatogonies A disparaissent au profit des spermatogonies B mais le pourcentage de spermatocytes ne change pas (5.1%) chez les mâles de gardon élevés sous photophase naturelle. Chez les mâles élevés sous photophase constante, le pourcentage de spermatogonies B augmente (95.4%), mais nous n'observons pas d'apparition de stades spermatiques plus avancés. Chez les mâles de rotengle, les testicules présentent tous les stades à J1 avec 23.1% de spermatogonies A, 17.5% de spermatogonies B, 9.1% de spermatocytes, 8.1% de spermatides et 42.1% de spermatozoïdes (**Figure 60c**). A J78, les testicules régressent et ne présentent que des spermatogonies A (38.5% pour PN et 55.5% pour PC), des spermatogonies B (42.3% pour PN et 36.3% pour PC), des spermatocytes (19.2% pour PN et 6.7% pour PC) et des spermatides (1.5% pour PC). Cette régression continue à J149, les testicules ne présentant ni spermatides, ni spermatozoïdes. Par contre, il y a une plus forte proportion de spermatocytes chez les mâles élevés sous photophase constante (45%) par comparaison à celle observée chez les mâles élevés sous photophase naturelle (0.6%).

3.3. Indicateurs physiologiques

3.3.1. Femelles

Les teneurs plasmatiques d'E2 varient au cours du temps en fonction du traitement photopériodique (**Figure 61a, b et c**). Chez les femelles de perche et de gardon élevées sous photophase naturelle, les teneurs plasmatiques d'E2 augmentent au cours du temps ($p<0.001$) avec des valeurs significativement plus importantes ($p<0.001$) à J149 comparées à celles des femelles élevées sous photophase constante. Une différence significative en fonction du traitement photopériodique est observée dès J78 pour les femelles de perche. Chez les femelles de perche élevées sous photophase constante, les teneurs plasmatiques en E2 diminuent entre J1 et J78, puis augmentent entre J78 et J149 ($p<0.05$) et restent globalement plus faibles en comparaison à celles relevées chez les femelles élevées sous photophase naturelle. Chez les femelles de rotengle, les teneurs plasmatiques d'E2 sont globalement plus faibles comparées à celles relevées chez les femelles de perche et de gardon. Elles diminuent au cours du temps ($p<0.001$) quel que soit le traitement photopériodique avec des valeurs significativement différentes à J149 entre les femelles élevées sous photophase naturelle et celles élevées sous photopériode constante ($p<0.001$).

Les teneurs plasmatiques d'ALP varient au cours du temps en fonction du traitement photopériodique chez les femelles de perche et de gardon et uniquement en fonction du temps chez les femelles de rotengle (**Figure 62a, b et c**). Pour la perche, ces teneurs augmentent de manière significative entre J78 et J149 chez les femelles élevées sous photophase naturelle ($p<0.001$). Elles augmentent également dans une moindre mesure entre J78 et J149 chez les femelles élevées sous photophase constante ($p<0.05$) mais restent significativement plus faibles à J149 par comparaison aux valeurs relevées chez les femelles élevées sous photophase naturelle. Chez le gardon, les teneurs plasmatiques en ALP augmentent entre J1 et J78 et encore plus fortement entre J78 et J149 chez les femelles élevées sous photophase naturelle. Ces teneurs augmentent entre J78 et J149 chez les femelles élevées sous photophase constante ($p<0.05$), mais à J149, elles sont significativement plus faibles en comparaison aux teneurs observées chez les femelles élevées sous photophase naturelle. Chez les femelles de

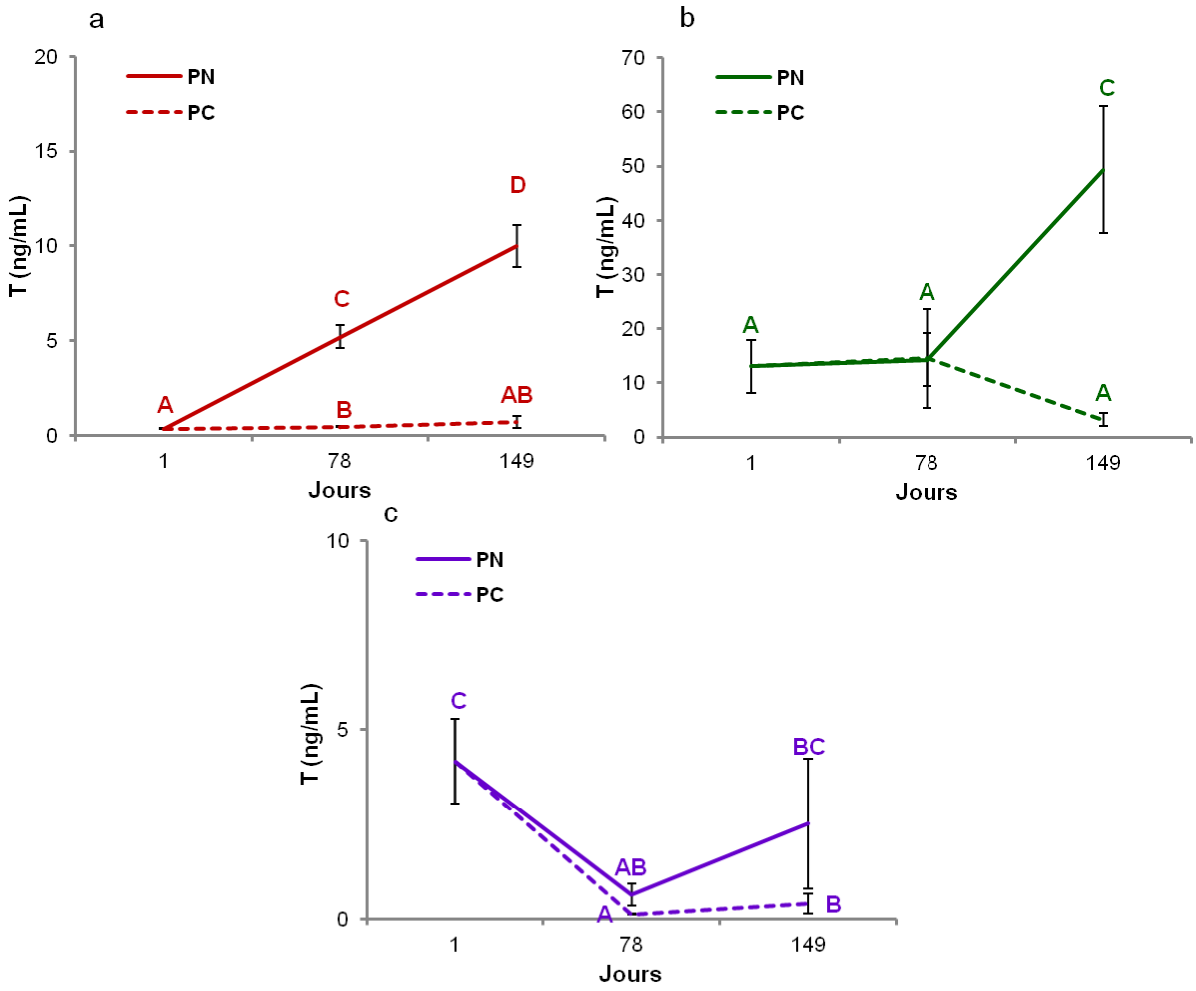


Figure 63 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur les teneurs plasmatiques en T chez les femelles de perche (a), de gardon (b) et de rotengle (c) (moyennes ± erreur standard). Les différentes lettres indiquent des différences statistiquement significatives (p<0.05).). Pour la perche, N=17, 16 et 17 pour PC et 21, 13 et 10 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement. Pour le gardon, N= 8, 11 et 11 pour PC et 8, 9 et 12 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement. Pour le rotengle, N= 12, 8 et 11 pour PC et 9, 11 et 10 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement.

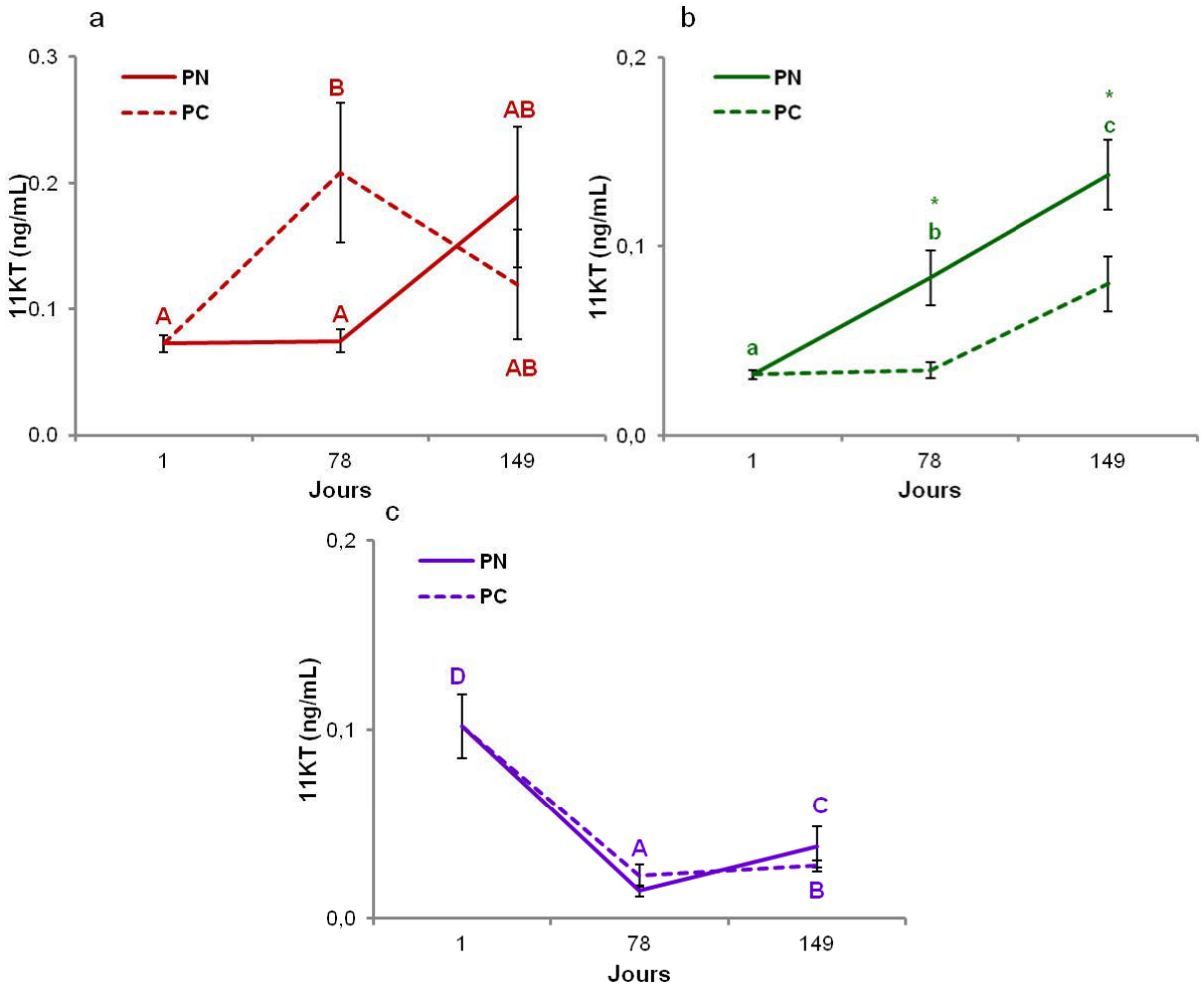


Figure 64 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur les teneurs plasmatiques en 11KT chez les femelles de perche (a), de gardon (b) et de rotengle (c) (moyennes ± erreur standard). Les lettres en majuscules indiquent les différences significatives ($p<0.05$) dues à l'effet de l'interaction entre le temps et le traitement photopériodique. Les lettres en minuscules et les astérisques indiquent les différences significatives ($p<0.05$) dues à l'effet du temps ou du traitement photopériodique respectivement. Pour la perche, N=17, 16 et 17 pour PC et 21, 13 et 10 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement. Pour le gardon, N= 8, 11 et 11 pour PC et 8, 9 et 12 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement. Pour le rotengle, N= 12, 8 et 11 pour PC et 9, 11 et 10 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement.

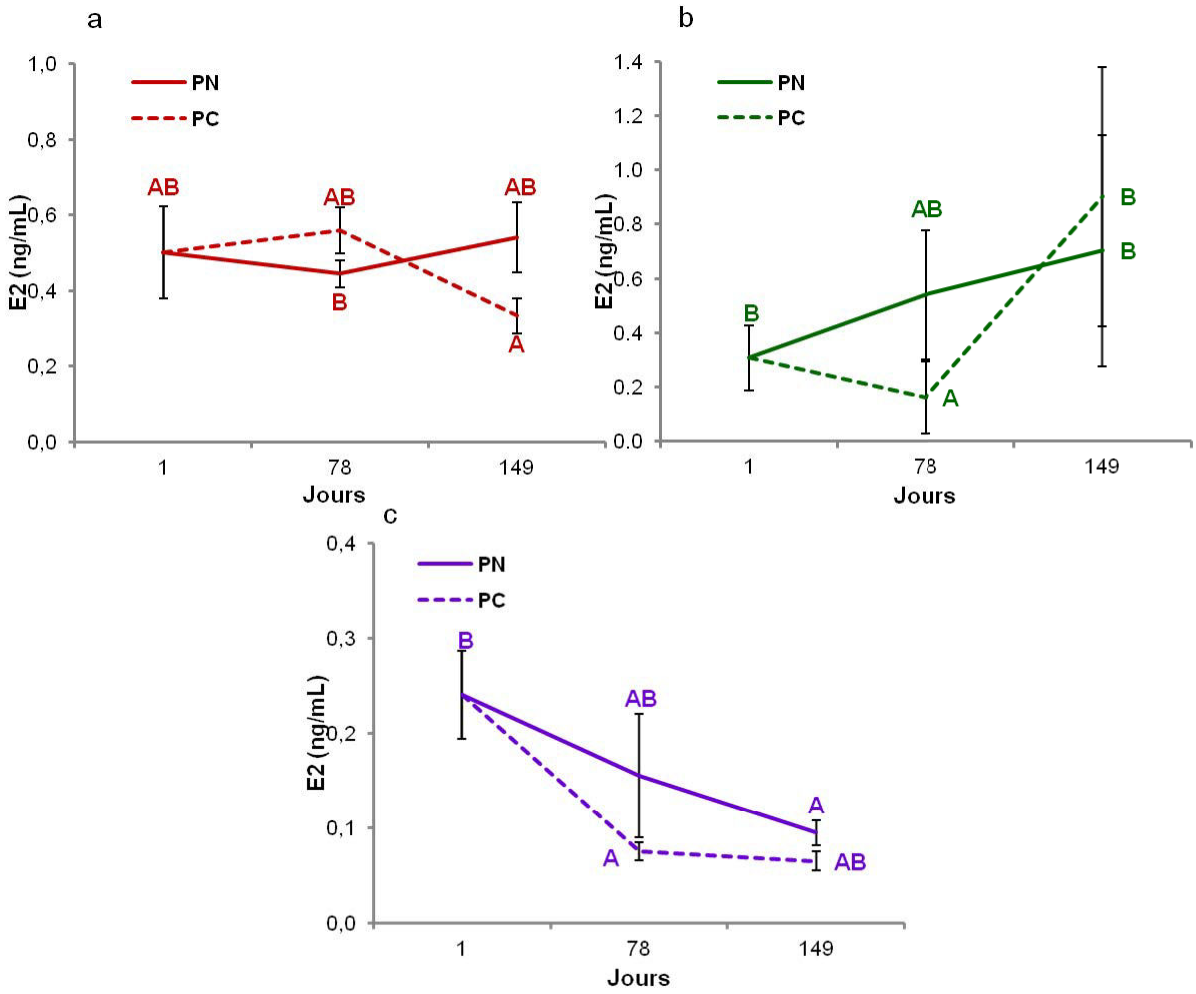


Figure 65 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur les teneurs plasmatiques de E2 chez les mâles de perche (a), de gardon (b) et de rotengle (c) (moyennes ± erreur standard). Les différentes lettres indiquent des différences statistiquement significatives ($p<0.05$). Pour la perche, N=5, 10 et 10 pour PC et 5, 6 et 5 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement. Pour le gardon, N= 10, 11 et 9 pour PC et 10, 11 et 11 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement. Pour le rotengle, N= 5, 12 et 9 pour PC et 9, 10 et 9 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement.

rotengle, ces teneurs diminuent entre J1 et J78, puis restent stables entre J78 et J149 quel que soit le traitement photopériodique appliqué ($p<0.001$).

Les teneurs plasmatiques en testostérone varient au cours du temps en fonction du traitement photopériodique (**Figure 63a, b et c**). Pour la perche, ces teneurs augmentent au cours du temps ($p<0.001$) chez les femelles élevées sous photophase naturelle alors qu'elles restent relativement stables chez celles élevées sous photophase constante ($p<0.001$). Chez les femelles de gardon, ces teneurs sont stables entre J1 et J78 quel que soit le traitement photopériodique, puis augmentent entre J78 et J149 chez les femelles élevées sous photophase naturelle ($p<0.01$). À J1, les teneurs plasmatiques sont plus élevées chez les femelles de gardon en comparaison aux femelles de perche. Par contre, chez les femelles de rotengle, les teneurs plasmatiques en testostérone diminuent entre J1 et J78 ($p<0.01$) quel que soit le traitement photopériodique, puis augmentent entre J78 et J149 uniquement chez les femelles élevées sous photophase constante ($p<0.001$). Chez cette espèce, les teneurs plasmatiques en testostérone sont inférieures à celles observées chez les deux autres espèces.

Les teneurs plasmatiques de 11KT varient également au cours du temps en fonction du traitement photopériodique (**Figure 64a, b et c**). Chez les femelles de perche élevées sous photophase constante, ces teneurs augmentent de manière significative entre J1 et J78 ($p<0.05$) alors qu'elles restent relativement stables chez les femelles élevées sous photophase naturelle. Une différence significative en fonction du traitement photopériodique est observée à J78 ($p<0.05$). Chez les femelles de gardon, les teneurs plasmatiques en 11KT augmentent au cours du temps ($p<0.001$) avec des valeurs significativement plus importantes à J78 et J149 chez les femelles élevées sous photophase naturelle ($p<0.001$). Chez les femelles de rotengle, la cinétique de variation des teneurs plasmatiques en 11KT est différente. Ces teneurs diminuent entre J1 et J78 pour atteindre leur minimum à J78 quel que soit le traitement photopériodique ($p<0.01$). Elles augmentent par la suite de manière significative entre J78 et J149 avec des teneurs significativement différentes ($p<0.01$) entre les femelles élevées sous photophase naturelle et constante.

3.3.2. Mâles

Chez les mâles, les teneurs plasmatiques en E2 varient au cours du temps en fonction du traitement photopériodique (**Figure 65a, b et c**). Chez les mâles de perche, il existe seulement une différence significative entre les valeurs relevées chez les mâles élevés sous photophase naturelle à J78 et celles observées chez les mâles élevés sous photophase constante à J149 ($p<0.05$). Chez les mâles de gardon, les teneurs plasmatiques en E2 diminuent entre J1 et J78 ($p<0.001$), puis augmentent entre J78 et J149 ($p<0.01$) chez les mâles élevés sous photophase constante alors qu'elles restent stables chez ceux élevés sous photopériode naturelle. Notons bien qu'il existe une très forte variabilité interindividuelle des teneurs plasmatiques en E2 chez cette espèce. Chez les mâles de rotengle, les teneurs plasmatiques en E2 diminuent au cours du temps entre J1 et J78 puis restent stables entre J78 et J149 chez les mâles élevés sous photophase constante ($p<0.05$) alors qu'elles diminuent entre J1 et J149 pour ceux élevés sous photophase naturelle ($p<0.001$).

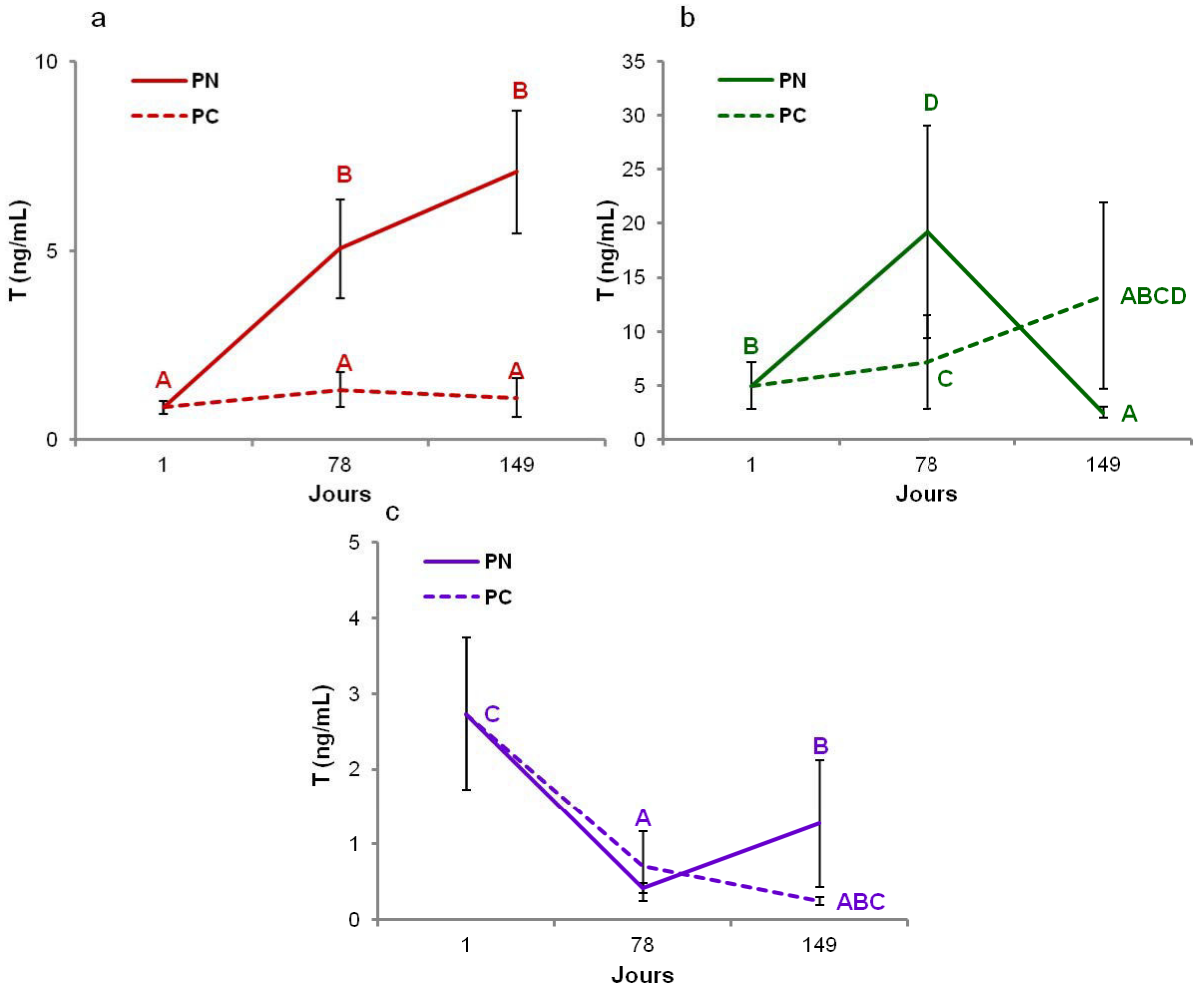


Figure 66 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur les teneurs plasmatiques de T chez les mâles de perche (a), de gardon (b) et de rotengle (c), (moyennes ± erreur standard). Les différentes lettres indiquent des différences statistiquement significatives ($p<0.05$). Pour la perche, N=5, 10 et 10 pour PC et 5, 6 et 5 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement. Pour le gardon, N= 10, 11 et 9 pour PC et 10, 11 et 11 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement. Pour le rotengle, N= 5, 12 et 9 pour PC et 9, 10 et 9 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement.

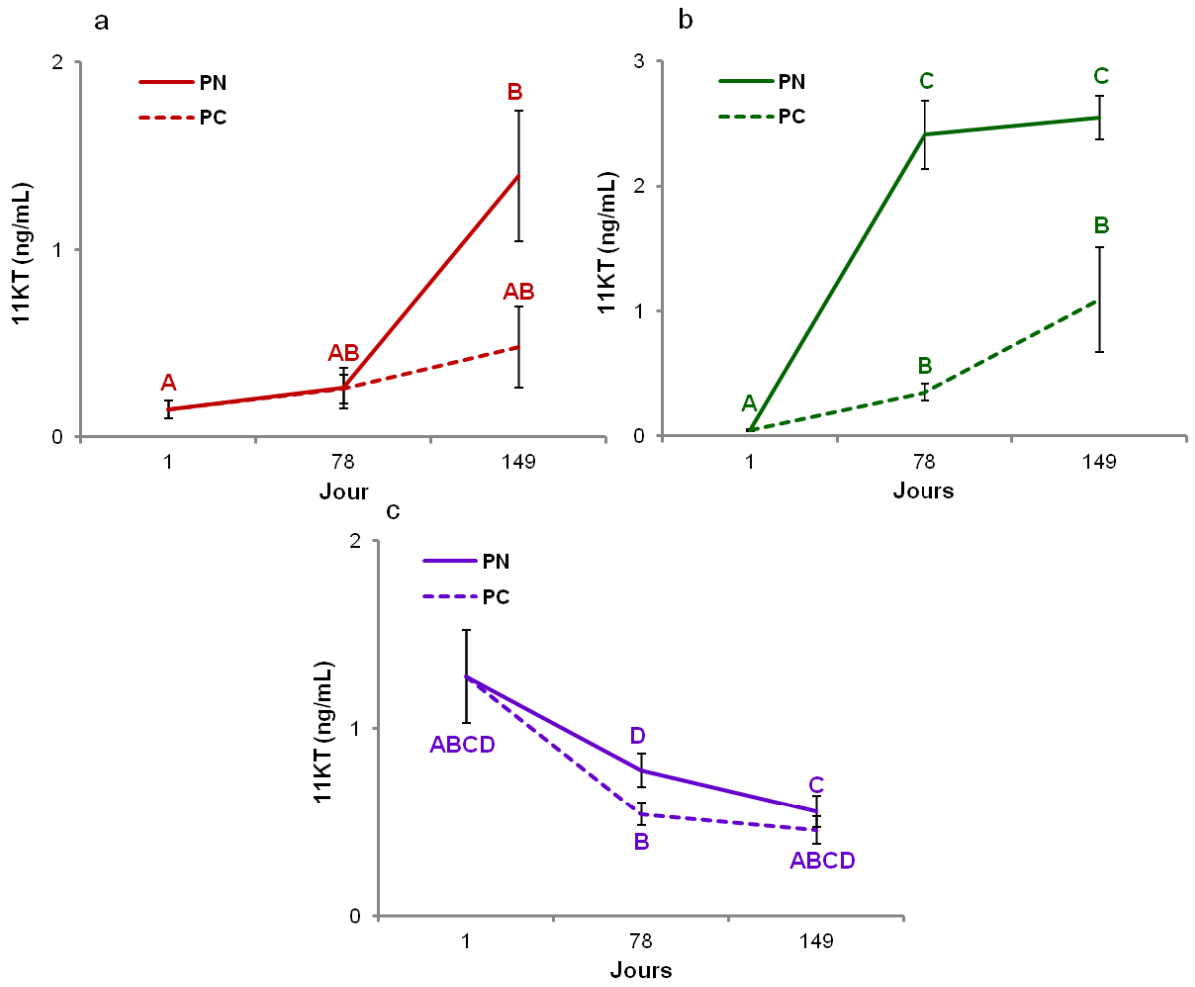


Figure 67 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur les teneurs plasmatique de 11KT chez les mâles de perche (a), de gardon (b) et de rotengle (c) (moyennes ± erreur standard). Les différentes lettres indiquent des différences statistiquement significatives ($p<0.05$). Pour la perche, N=5, 10 et 10 pour PC et 5, 6 et 5 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement. Pour le gardon, N= 10, 11 et 9 pour PC et 10, 11 et 11 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement. Pour le rotengle, N= 5, 12 et 9 pour PC et 9, 10 et 9 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement.

Les teneurs plasmatiques en testostérone varient au cours du temps en fonction du traitement photopériodique (**Figure 66a, b et c**). Chez les mâles de perche élevés sous photophase naturelle, ces teneurs augmentent entre J1 et J78 ($p<0.05$) puis restent stables entre J78 et J149. Chez les mâles élevés sous photophase constante, elles restent stables et significativement plus faibles à J78 et J149 par comparaison aux valeurs relevées chez les mâles élevés sous photophase naturelle ($p<0.05$). Chez le gardon, ces teneurs atteignent un pic à J78 (19.2 ng/mL) chez les mâles élevés sous photophase naturelle ($p<0.05$) puis diminuent pour atteindre 2.5 ng/mL ($p<0.05$). Chez les mâles élevés sous photophase constante, elles augmentent entre J1 et J78 ($p<0.05$), puis restent stables entre J78 et J149. Une différence significative en fonction du traitement photopériodique est observée à J78. Chez les mâles de rotengle, les teneurs plasmatiques en testostérone diminuent entre J1 et J78 de manière significative ($p<0.05$) quel que soit le traitement photopériodique. Chez les mâles élevés sous photophase naturelle, ces teneurs plasmatiques augmentent de manière significative entre J78 et J149 ($p<0.001$) alors qu'elles ne subissent aucune variation significative chez ceux élevés sous photophase constante.

Les teneurs plasmatiques en 11KT présentent des variations significatives au cours du temps en fonction du traitement photopériodique (**Figure 67a, b et c**). Chez la perche, ces teneurs augmentent de manière significative chez les mâles élevés sous photophase naturelle ($p<0.05$) à J149 et restent stables chez ceux élevés sous photophase constante. Chez les mâles de gardon, ces teneurs augmentent au cours du temps ($p<0.001$) quel que soit le traitement photopériodique et restent stables entre J78 et J149 avec des valeurs significativement plus importantes chez les mâles élevés sous photophase naturelle à J78 et J149 ($p<0.05$). Les teneurs diminuent entre J78 et J149 de manière significative ($p<0.01$) chez les mâles de rotengle élevés sous photophase naturelle avec une différence significative en fonction du traitement photopériodique à J78 ($p<0.05$).

L'application d'une photophase constante longue induit des réponses assez similaires entre les femelles et les mâles de perche et de gardon en termes de :

- IGS et développement ovocytaire chez les femelles avec une inhibition partielle de l'augmentation de l'IGS chez les femelles et l'absence des stades les plus avancés (ovocytes en vitellogenèse précoce et tardive) à J149 dans les ovaires des femelles des deux espèces. Nous observons l'apparition d'ovocytes atrétiques dans les ovaires des femelles de gardon élevées sous photophase constante à J149, phénomène que nous n'avons observé chez aucune des deux autres espèces étudiées.
- IGS et développement gonadique chez les mâles. Comme chez les femelles, l'IGS est inhibé chez les deux espèces élevées sous photophase constante. De plus, nous n'observons pas les stades les plus avancés de la spermatogenèse chez les individus élevés sous photophase constante. Néanmoins, sous photophase naturelle, le développement spermatique est plus lent chez les mâles de gardon concordant ainsi avec ce qui a été observé dans le milieu naturel (Escaffre et Billard 1976).
- Les teneurs plasmatiques en E2 et ALP présentent des profils assez similaires chez les femelles avec une inhibition partielle sous photophase constante.

Les androgènes présentent quant à eux des réponses assez divergentes entre les deux espèces appartenant au même groupe. Ces réponses divergent également de celles observées chez le rotengle.
Nous relevons également un effet du traitement photopériodique chez le rotengle entre J78 et J149 pour certains paramètres tels que l'IGS chez les femelles et les mâles, le développement ovocytaire et spermatique, les teneurs plasmatiques en E2 et 11KT chez les mâles. Les individus présentent un état proche du repos sexuel à J78.

DISCUSSION GENERALE

1. Limites de la présente étude

Nos résultats permettent de conclure que l'extrapolation des connaissances acquises chez la perche commune à d'autres espèces est possible, notamment à des fins aquacoles (contrôle des cycles de reproduction). Néanmoins, cette étude présente certaines limites dont nous sommes conscients et dont nous avons évalué les effets sur les conclusions de la présente discussion. Dans le paragraphe suivant, nous allons donc évoquer les limites de cette étude.

Tout d'abord, nos expérimentations concernent uniquement le rôle inhibiteur d'une photophase longue et constante sur l'induction du cycle de reproduction chez certaines espèces plus ou moins proches d'un point de vue phylogénétique. Or, il a été démontré que la température a aussi un effet inhibiteur du cycle de reproduction chez un certain nombre d'espèces d'eau douce (Billard *et al.* 1981, Bromage *et al.* 2001, Taranger *et al.* 2010, Wang *et al.* 2010) dont la perche commune sous certaines conditions (Migaud *et al.* 2002, Wang *et al.* 2006). L'effet du traitement photopériodique pourrait être amplifié ou au contraire diminué par une interaction entre ces deux facteurs déterminants. Une approche comparée et multifactorielle pourrait mettre en évidence de possibles similarités ou divergences entre les espèces appartenant au même groupe. Par ailleurs, du fait de contraintes expérimentales, nous n'avons pu tester que l'effet d'une photophase constante longue, alors que la comparaison avec d'autres modalités (par exemple 12L:12O) aurait permis d'étudier également les rôles respectifs des variations et des amplitudes de température et de photophase dans l'induction ou l'inhibition des cycles. En effet, l'application d'une photopériode constante 12L:12O alliée à une baisse de la température a conduit à la conclusion que le facteur déterminant de l'induction du cycle de reproduction serait la température chez le sandre (Hermelink *et al.* 2011, 2013) et la perche commune (Migaud *et al.* 2002). Tester l'effet d'autres photophases (12L:12O et 24L:0O) sur toutes nos espèces aurait apporté des réponses supplémentaires concernant le contrôle photopériodique du cycle de reproduction.

De même, afin d'éviter un biais expérimental lié à un changement des conditions d'éclairement appliquées aux géniteurs avant le début de l'expérimentation, nous n'avons étudié que l'effet de la lumière continue (24L:0O) chez le sandre, ce qui rend la comparaison entre les espèces difficile du fait de modalités photopériodiques différentes. Même si la réponse du sandre à cette modalité est similaire à celle de la perche commune sous cette même modalité (Migaud *et al.* 2004a, b), cette réponse pourrait différer de celles que nous pourrions obtenir sous une photophase constante de type 16L:8O. L'investigation des seuils de durée de photophase à partir desquels l'application d'un traitement photopériodique à base d'une photophase constante longue inhibe le cycle de reproduction reste nécessaire. A titre d'exemple, une photopériode de 14L:10O appliquée dès le solstice d'été est suffisante pour inhiber le cycle de reproduction chez la perchaude (Shewmon *et al.* 2007).

De plus, alors que les perches, brochets et sandres sont tous issus d'élevage en captivité, les gardons et rotengles sont issus du milieu naturel (polyculture d'étangs). Ceci pourrait avoir induit un stress lié au transfert et au maintien en captivité de ces individus et nous a amené à

comparer les réponses d'animaux présentant des états reproducteurs initiaux différents (rotengles), malgré certaines précautions prises initialement. Cette différence initiale d'état des géniteurs a pu interférer avec le traitement photopériodique appliqué et rendre la comparaison entre nos individus primipares et le rotengle peu pertinente. En outre, nous ne pouvons exclure une contamination de ces individus issus du milieu naturel avec des contaminants, tels que des perturbateurs endocriniens, qui auraient affecté leur réponse physiologique ultérieure aux traitements photopériodiques (Brion *et al.* 2004, Brion 2009).
Enfin, chez les brochets élevés sous une température élevée et une photopériode constante avec une photophase constante longue, nous n'avons pas obtenu d'individus femelles. La réponse chez les mâles a été étudiée, mais des différences en fonction du sexe pourraient exister avec une réponse des femelles au traitement photopériodique différente de celle des mâles.

2. Validation de la perche commune en tant qu'espèce référence pour l'extrapolation des connaissances au sein des pondeurs printaniers précoces

La réponse de la perche commune au traitement photopériodique est globalement similaire lors des trois expérimentations. En effet, le cycle de reproduction est inhibé chez les individus des deux sexes élevés sous photopériode constante (16L:8O). Aucun développement gonadique notable n'est observé (IGS < 1% chez les femelles et les mâles) et la production de stéroïdes sexuels et de vitellogénine est inhibée. Par contre, les individus élevés sous photopériode naturelle ou naturelle simulée débutent un cycle de reproduction avec un développement gonadique marqué et une importante production de stéroïdes sexuels chez les deux sexes et de vitellogénine chez les femelles. En effet, après cinq mois d'expérimentation, l'IGS augmente pour atteindre 5-8% et 3-6% chez les femelles et les mâles respectivement. De plus, les stades de développement gonadique les plus avancés (ovocytes vitellogéniques et spermatozoïdes) sont plus abondants (30 à 76% pour les premiers avec un diamètre ovocytaire de 600-900 µm et plus de 80% pour les seconds) à la fin de l'expérimentation chez les perches élevées sous photophase naturelle. Les résultats obtenus dans cette thèse sont en accord avec ceux obtenus par Migaud *et al.* (2003, 2004a, b, 2006) et Abdulfatah *et al.* (2011, 2013). Ces auteurs avaient observé une inhibition du cycle de reproduction sous différentes photophases constantes longues et conclu à un contrôle photopériodique de l'induction du cycle de reproduction chez cette espèce. Dans le travail d'Abdulfatah *et al.* (2013), à la fin de la baisse de la température (de 22 à 14 ou 6°C) et de la photophase (de 16 à 8h), les femelles présentent un IGS comparable à celui que nous avons obtenu chez les femelles élevées sous photophase naturelle (6-7%). De même, nos résultats concordent avec ceux obtenus dans un précédent travail (Abdulfatah *et al.* 2013) pour le diamètre ovocytaire (600-700µm) et les stades de développement ovocytaires (présence d'ovocytes en vitellogenèse précoce et tardive). Nos résultats montrent clairement que la réponse de la perche à une photophase longue et constante est robuste pour un grand nombre de paramètres liés à la biologie de la reproduction et ne dépend pas des autres conditions expérimentales qui ont pu varier entre

chaque expérimentation. En effet, quelle que soit l'origine des perches, le vécu des géniteurs, la lumière appliquée (naturelle ou artificielle), la taille et le poids des géniteurs, la densité de poisson et le volume utile des bacs ou encore la période à laquelle l'étude a été menée, l'effet inhibiteur d'une photophase constante longue est le même sur la majorité des paramètres étudiés. Outre cette homogénéité dans la réponse au traitement photopériodique, les nombreux travaux disponibles sur le déterminisme environnemental de cette espèce justifie le choix de cette espèce en tant qu'espèce référence pour l'étude de l'effet du traitement photopériodique sur l'inhibition du cycle de reproduction chez les pondeurs printaniers précoces (Migaud *et al.* 2002, 2003, 2004a, b, 2006 ; Fontaine *et al.* 2006, 2008 ; Wang *et al.* 2006 ; Abdulfatah *et al.* 2011, 2013).

Chez les femelles, les cinétiques de variation des teneurs plasmatiques en 17β-œstradiol, testostérone et ALP sont similaires entre les trois expérimentations alors que celles de la 11-kétotestostérone présentent des profils différents en fonction de l'expérimentation (teneurs plasmatiques autour de 0.1 ng/mL). Néanmoins, si les teneurs plasmatiques en testostérone sont très proches d'une expérimentation à une autre (entre 10 et 16 ng/mL, sous photophase naturelle à la fin de l'expérimentation), celles d'E2 et de l'ALP varient entre les expérimentations : les teneurs plasmatiques maximales d'E2 et d'ALP obtenues sous photophase naturelle à la fin de l'expérimentation sont respectivement de l'ordre de 30 ng/mL et de 110 µg/mL pour la première expérimentation alors qu'elles sont autour de 4 ng/mL et de 50 µg/mL pour la seconde et de 4-5 ng/mL et 2-3 µg/mL pour la troisième. La variation des teneurs plasmatiques d'ALP suit celle de l'E2 du fait que la synthèse de la vitellogénine, mesurée indirectement par l'ALP est sous le contrôle du 17β-œstradiol (Babin *et al.* 2007, Lubzens *et al.* 2010). Les teneurs plasmatiques d'E2 observées dans cette thèse lors des expérimentations menées sous lumière et température artificielles (expérimentations 2 et 3) sont du même ordre que celles observées dans le travail d'Abdulfatah *et al.* (2013) sous une photophase et une température décroissante (4-6 ng/mL à J140). De même, les teneurs d'E2 observées sous lumière et température artificielles sont comparables à celles observées dans le milieu naturel en novembre-décembre dans le travail de Sulistyo *et al.* (1998).

Chez les mâles, les cinétiques de variation des teneurs plasmatiques de testostérone et de 11-kétotestostérone sont similaires entre les trois expérimentations, alors que celles de l'17β-œstradiol présentent des profils différents et des teneurs allant de 0.7 à 1.4 ng/mL. Cependant, alors que les teneurs de 11-kétotestostérone sont très proches d'une expérimentation à l'autre (autour de 4 ng/mL), celles de la testostérone varient entre les expérimentations : les teneurs plasmatiques sont de l'ordre de 16 ng/mL à la fin de la première et de la troisième expérimentation alors qu'elles sont autour de 6 ng/mL à la fin de la seconde expérimentation. Les teneurs observées lors de la seconde expérimentation sont proches de celles obtenues chez les mâles dans le milieu naturel par Sulistyo *et al.* (2000) et qui se situent autour de 6 ng/mL en décembre.

Malgré le soin apporté aux expérimentations pour garantir une bonne reproductibilité des résultats, des paramètres tels que les paramètres morpho-anatomiques ou encore les teneurs plasmatiques en E2 chez les mâles et en 11KT chez les femelles présentent donc des réponses différentes pour un même traitement photopériodique entre les trois expérimentations. De plus, d'autres paramètres tels que les teneurs plasmatiques en E2 et vitellogénine chez les

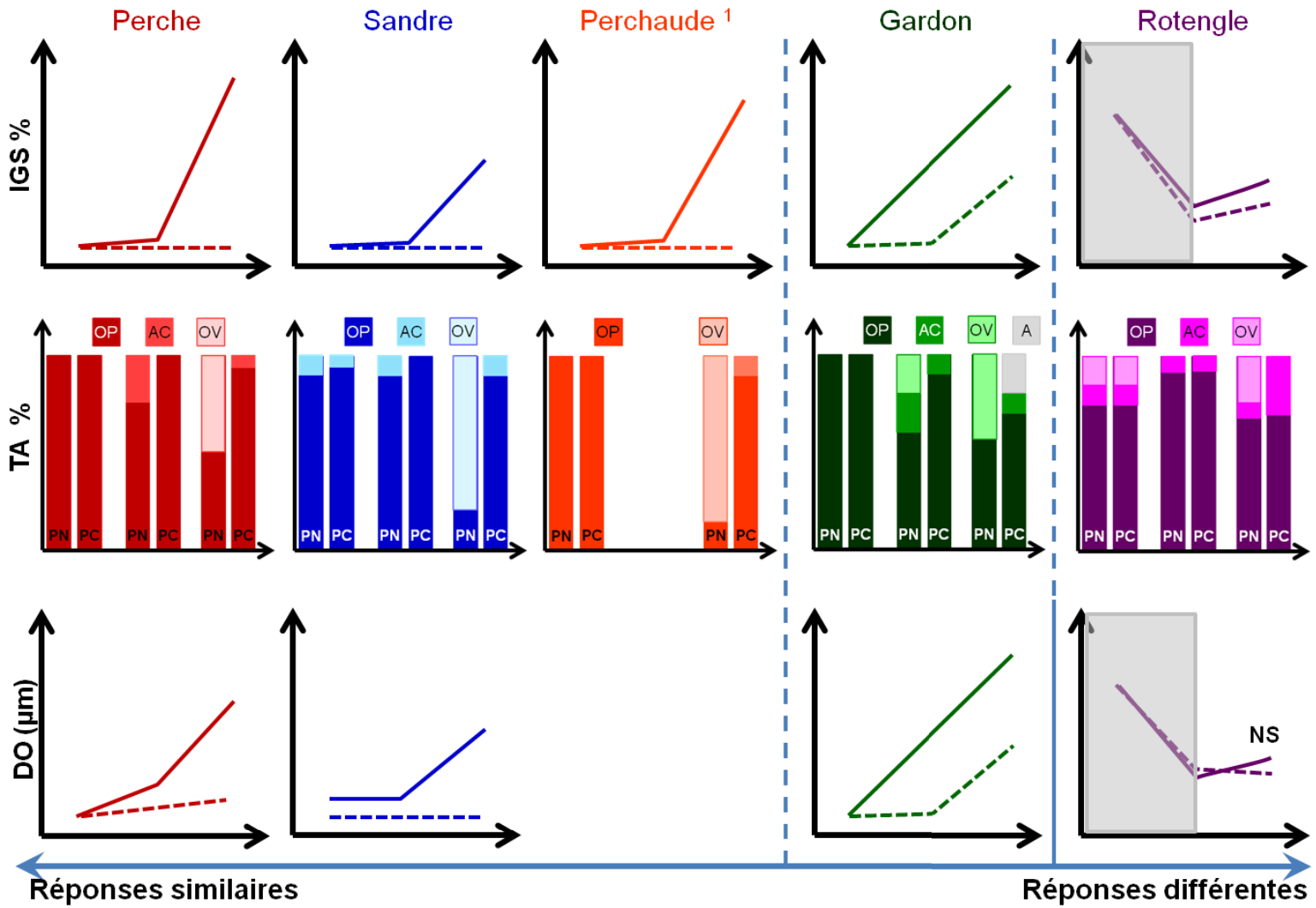


Figure 68 : Comparaison des espèces en fonction de la convergence ou divergence des réponses obtenues pour les paramètres morpho-anatomiques (indice gonado-somatique IGS, taux d'abondance des stades de développement ovocytaire TA et diamètre ovocytaire DO) chez les femelles de perche commune, de sandre, de gardon, de rotengle (présente étude) et de perchaude (1 : Shewmon *et al.* 2007) au traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, ligne continue, PC : photophase constante, pointillé). OP : ovocyte protoplasmique, AC : alvéole corticale, OV : ovocyte vitellogénique, A : atrésie.

femelles et de la testostérone chez les mâles présentent des réponses similaires en termes de cinétique, mais différentes en termes de valeurs absolues. Ceci peut s'expliquer par d'éventuels effets d'interactions encore mal maîtrisées, voire même méconnues, entre la photopériode et d'autres facteurs. Nous pouvons notamment citer le type de programme photo-thermique appliqué (variations naturelles journalières de la température lors de la première expérimentation, photopériode naturelle simulée dans la seconde et troisième expérimentation), les paramètres liés aux conditions d'élevage (volume utile des bacs, densité de géniteurs dans les bacs), la condition initiale des poissons et leur histoire de vie. En effet, il a été démontré que des facteurs thermiques (Abdulfatah *et al.* 2011, 2013), nutritionnels et populationnels (Castets, 2012) affectaient les performances reproductives de la perche commune.

Cependant, malgré une certaine variabilité observée dans la réponse de quelques indicateurs, nous ne considérons que les dynamiques qui sont très similaires et qui montrent des réponses homogènes entre les expérimentations. Cette homogénéité des réponses nous permet de conclure à la robustesse de la réponse de la perche commune au traitement photopériodique et justifie son choix comme espèce référence ou témoin pour l'étude de l'homogénéité du groupe des pondeurs printaniers précoces. Cela nous permet d'envisager une comparaison globale des résultats obtenus lors des expériences successives.

3. Pertinence de la démarche de biologie comparée

3.1. Extrapolation des connaissances chez les femelles

Chez les femelles de perche, sandre et perchaude (percidés et pondeurs printaniers précoces), la réponse des principaux paramètres morpho-anatomiques au traitement photopériodique est très similaire avec une augmentation de l'IGS et du diamètre ovocytaire très marquée et des valeurs d'IGS et de diamètre ovocytaire cinq et trois fois supérieures respectivement à celles relevées chez les femelles élevées sous photophase constante à la fin de l'expérimentation (**Figure 68**). Ce résultat est également confirmé par des stades de développement ovocytaire plus avancés chez les femelles élevées sous photophase naturelle comparées à celles élevées sous photophase constante. Pour le sandre, certains de ces résultats sont en accord avec ceux obtenus par Poulet (2004) chez des femelles issues d'une population sauvage en Camargue (France) (IGS autour de 3.6% en novembre). Le contrôle photopériodique de l'induction du cycle de reproduction est très important chez ces espèces puisque sous photophase constante et température décroissante : il n'y pas d'augmentation de ces paramètres et donc une inhibition du cycle de reproduction.

Nos résultats suggèrent donc un déterminisme photopériodique très important chez le sandre comme chez la perche commune et la perchaude (Shewmon *et al.* 2007). Ce rôle majeur de la photophase est en contradiction apparente avec les conclusions obtenues par Hermelink *et al.* (2011) qui concluent que la baisse de la température seule est le facteur déterminant pour l'induction du cycle de reproduction. La différence entre nos conclusions et celles de Hermelink *et al.* (2011) pourrait être due :

- Aux différentes conditions photopériodiques appliquées. En effet, Hermelink *et al.* (2011) ont utilisé une photopériode de type 12L:12O pour tester l'effet des différentes modalités de température décroissante (passage de 23°C à 6, 9, 12 ou 15°C en un mois par rapport à un contrôle : température constante à 23°C). Or, l'utilisation d'une telle photopériode permet également l'induction du cycle de reproduction chez la perche commune sous l'effet d'une température décroissante alors qu'une photophase constante longue l'inhibe (Migaud *et al.* 2002, Abdulfatah *et al.* 2011). La photophase constante 12L:12O semble être également permissive chez *Heteropneustes fossilis* (siluriforme, hétéropneustidé), puisqu'elle permet le déroulement du cycle alors qu'une photophase constante courte (4L:20O, 6L:18O ou 9L:15O) a un effet inhibiteur sur le cycle de reproduction (Garg 1988, Senthilkumaran et Joy 1994).
- Au manque de connaissance concernant l'histoire des géniteurs utilisés dans l'étude d'Hermelink *et al.* (2011). Nous n'avons aucune information sur les modalités de photopériode sous lesquelles ces géniteurs ont été élevés et maintenus avant le début de l'expérimentation. Une induction précoce des géniteurs lors de leur transfert vers les structures expérimentales par une baisse éventuelle de la photophase pourrait expliquer les performances reproductives obtenues sous l'effet de la température décroissante (Hermelink *et al.* 2011). De plus, le travail d'Abdulfatah *et al.* (2013) montre qu'une température élevée seule ne peut pas inhiber totalement le cycle de reproduction puisque sous photophase décroissante, l'IGS des femelles de perche augmente et atteint 3% à J140 même si ces dernières sont maintenues à 22°C.

Nos résultats apportent donc une lumière nouvelle concernant la possible inhibition du cycle de reproduction chez le sandre par l'intermédiaire d'une régulation des conditions environnementales et en particulier la durée de la photophase (Ben Ammar *et al.* 2014).

Le gardon présente une réponse assez proche de celle de la perche et du sandre avec une initiation du cycle de reproduction sous l'effet de la baisse de la photophase seule (entre J1 et J78) mise en évidence par une augmentation très rapide de l'IGS (trois fois plus), du diamètre ovocytaire (2.5 fois plus) et des stades ovocytaires les plus avancés. Nos résultats sont en concordance avec les observations faites par Geraudie *et al.* (2010a, b) chez des populations sauvages de gardon en Haute Normandie (France) qui ont observé des IGS autour de 7% chez les femelles en novembre. Néanmoins, il semble d'après nos résultats que la photopériode ne soit pas le seul facteur environnemental déterminant. En effet, sous photophase constante longue, la baisse de la température induit le cycle de reproduction. En effet, entre J78 et J149, l'IGS et le diamètre ovocytaire augmentent sous une photophase constante longue et une température décroissante, le stade le plus avancé observé étant le stade alvéole corticale. Il semble donc que même sous une photophase longue et constante, les ovocytes maintiennent un réel potentiel de croissance et de développement. Tel que suggéré dans le travail de Milla *et al.* (2009), le stade de vitellogenèse semble être le stade critique qui ne peut être atteint lors de l'application de régimes photo-thermiques à base de température et de photopériode constante chez la perche commune et le même phénomène semble s'appliquer chez les femelles de gardon dans la présente étude même lorsque la température est variable. Toutefois, l'observation d'un fort taux d'ovocytes atrétiques (25% à J149), uniquement chez les femelles élevées sous photophase constante longue, montre que l'application de ce

traitement photopériodique a un effet délétère sur l'ovogenèse. Nous pouvons en conclure que même si la photophase constante longue est permissive lorsque la température est décroissante, les performances reproductives en sont grandement affectées et l'effet de cette photophase pourrait sur le long terme inhiber totalement le cycle et conduire à une régression totale avant d'atteindre la saison de pontes. Il faut noter que dans notre étude, nous n'observons pas d'arrêt de la vitellogenèse au début de l'hiver (novembre) comme observé par Geraudie *et al.* (2010) dans le milieu naturel. Ceci conforte leur hypothèse que cet arrêt de la vitellogenèse est dû au manque de ressources alimentaires pendant cette saison, manque que les femelles ne subissent pas dans nos structures expérimentales puisqu'elles sont nourries pendant toute la durée de l'expérimentation.

Concernant le rotengle, nous n'interpréterons que les résultats liés aux effets de la photophase observés entre J78 et J149 puisque les géniteurs ne sont pas dans le même état initial à J1 que les géniteurs de perche, sandre et gardon. A J78, l'état reproducteur des rotengles est similaire sous les deux modalités de photophase et les géniteurs semblent revenus à un état initial de repos sexuel avec plus de 90% d'ovocytes protoplasmiques dans les ovaires des femelles. Quand la température décroît entre J78 et J149, la photophase semble avoir un effet modulateur sur l'initiation du cycle de reproduction avec un effet inhibiteur de la photophase constante longue. Cette réponse est assez semblable à celles observées chez les pondeurs printaniers précoces, mais elle est décalée dans le temps et a lieu sous température et photophase décroissantes. Nous ne pouvons conclure concernant le contrôle environnemental du cycle de reproduction chez le rotengle à cause de la différence d'état reproducteur initial entre les géniteurs de rotengle et les géniteurs des autres espèces. En effet, les rotengles sont issus du milieu naturel et étaient en période de pré-ponte lorsqu'ils ont été pêchés dans l'étang, alors que les autres géniteurs étaient en état de repos sexuel lorsqu'ils ont été introduits dans nos structures expérimentales. Néanmoins, nous avons bel et bien une reprise d'un nouveau cycle reproducteur entre J78 et J149 sous température et photophase décroissantes. Cette reprise du cycle est partiellement inhibée sous photophase constante longue, les ovocytes n'atteignent que le stade alvéoles corticales sous ce traitement. Malgré que les ovocytes présentent des diamètres ovocytaires similaires entre les deux traitements photopériodiques, nous n'observons pas d'ovocytes en vitellogenèse précoce ou tardive chez les femelles élevées sous photophase constante contrairement à celles élevées sous photophase naturelle (23% d'ovocytes vitellogéniques à J149). Ceci nous amène à nous poser les questions suivantes :

- Est-ce que la photophase constante longue bloque totalement le cycle de reproduction comme chez la perche, le sandre et le gardon ou retarde-t-elle ce cycle puisque nous observons un développement sous photophase constante longue jusqu'au stade alvéoles corticales et que nous n'avons pas d'éléments de réponse pour la suite du cycle ? Y-a-t-il une possibilité que les ovocytes deviennent atrétiques comme chez le gardon ?
- Est-il possible que l'effet inhibiteur de la photophase soit plus notable sous température constante élevée (21°C) ? ou au contraire, est-ce qu'une association d'une photophase constante longue avec une température élevée aurait un effet différent de celui observé lorsque nous associons une photophase constante longue avec une

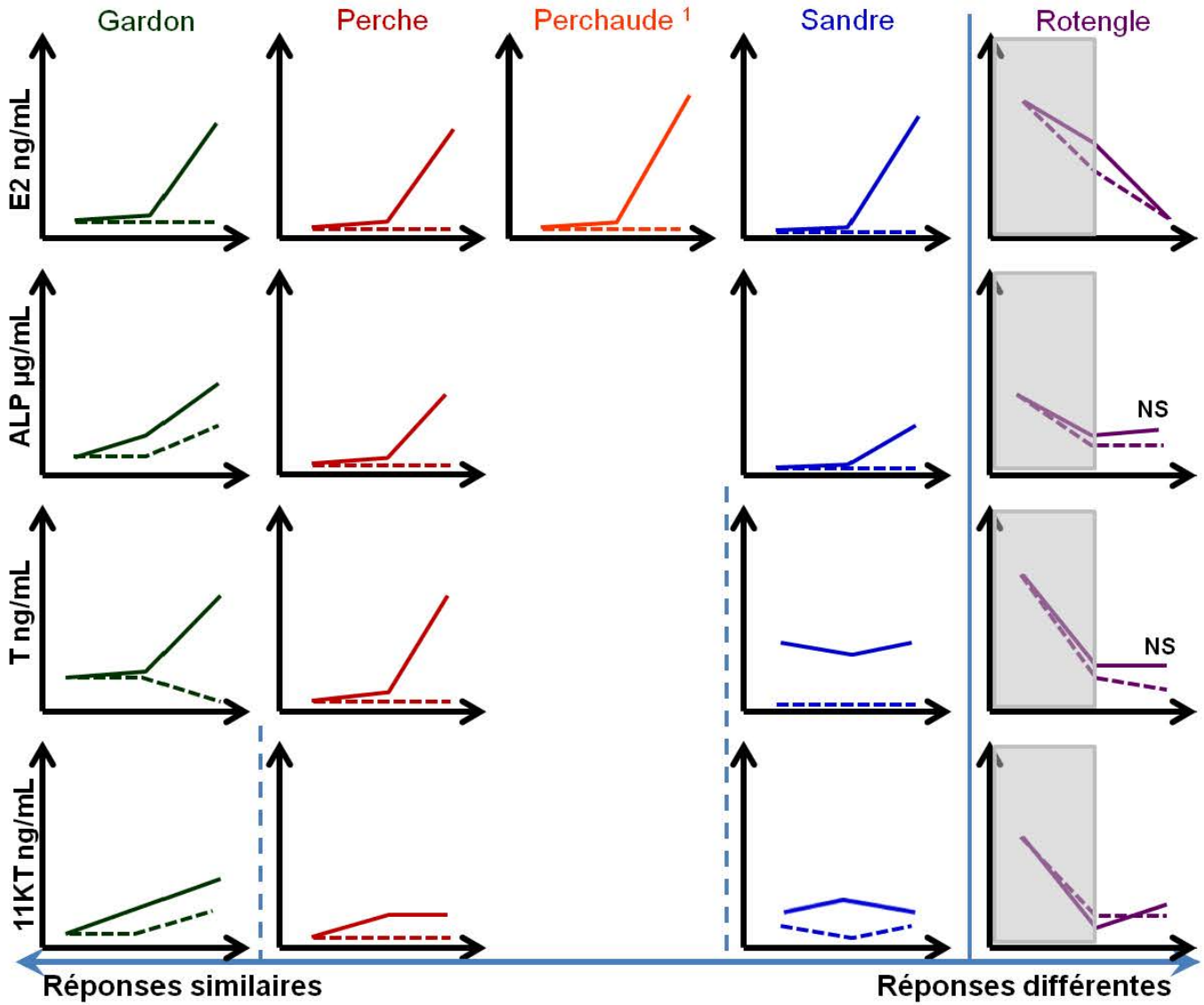


Figure 69 : Comparaison des espèces en fonction de la convergence ou divergence des réponses des paramètres physiologiques (E2, ALP, T et 11KT) chez les femelles de perche commune, de sandre, de gardon, de rotengle (présente étude) et de perchaude (1 : Shewmon *et al.* 2007) au traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, ligne continue, PC : photophase constante, pointillé).

température décroissante ? Est-ce que le cycle de reproduction chez cette espèce est sous contrôle thermique fort tel que suggéré par Wang *et al.* (2010) chez les cyprinidés ; associé à une modulation du cycle par la photophase ? Chez le poisson rouge, l'application d'une température élevée (30°C) de septembre à juin inhibe la recrudescence ovarienne quelle que soit la photophase appliquée (8L:16O ou 16L:8O) (Gillet *et al.* 1978). Le rôle inhibiteur de la photophase pourrait dépendre donc du niveau de la température. Néanmoins, cet effet inhibiteur de la température n'est pas irréversible et la photophase constante longue stimule la croissance de gonades en hiver (Gillet *et al.* 1978). De plus dans cette étude, la croissance des ovaires est stimulée à 12°C sous photophase constante courte (8L:16O) et à 20°C sous photophase constante longue (16L:8O).

- Sous photophase naturelle, l'augmentation de l'IGS chez le rotengle entre J78 et J149 est moins notable comparée à celle observée chez le gardon entre J1 et J78 (taux d'accroissement de l'IGS de 3.1% et 5.4% respectivement). S'agit-il d'une période réfractaire où l'augmentation des paramètres reproducteurs sous l'effet d'une photophase stimulatrice est moindre ? Chez *Catla catla*, un autre cyprinidé, des auteurs ont observé une absence d'induction pendant la période post-ponte même sous l'effet de paramètres environnementaux adéquats et en ont conclu que cette période semble être une période réfractaire (Day *et al.* 2004, 2005 dans Maitra et Chattoraj 2007).

L'effet du traitement photopériodique sur les teneurs plasmatiques d'E2 et d'ALP est similaire chez tous les pondeurs printaniers précoces (**Figure 69)**. Le mécanisme de production de la vitellogénine, mesurée indirectement par le dosage d'ALP, sous contrôle d'E2 semble être un mécanisme conservé chez les téléostéens. Il a été mis en évidence chez les salmonidés comme la truite arc-en-ciel (Breton *et al.* 1975) et la truite de mer *Salmo trutta* (Crim et Idler 1978). L'augmentation des teneurs plasmatiques d'E2 et d'ALP chez les femelles élevées sous photophase naturelle s'explique par la synthèse de la vitellogénine, molécule de réserve incorporée dans les ovocytes et le foie sous la régulation d'E2 (Babin *et al.* 2007, Lubzens *et al.* 2010). Cette activité métabolique augmente la masse du foie et donc l'IHS comme suggéré par Henderson *et al.* (1996) chez le sandre américain dans le milieu naturel (Lac Erié, Amérique du Nord). De plus, E2 régule l'ovogenèse comme suggéré par Geraudie *et al.* (2010a) chez le gardon. La conservation de ce mécanisme chez les téléostéens est donc vérifiée dans cette étude au sein du groupe des pondeurs printaniers précoces. La réponse des androgènes chez les femelles des différents espèces appartenant au groupe des pondeurs printaniers précoces présente certaines différences. Chez la perche et le gardon, les teneurs plasmatiques de testostérone augmentent au cours du temps chez les femelles élevées sous photopériode naturelle alors qu'elles restent stables au cours du temps avec des valeurs significativement plus importantes chez les femelles de sandre élevées sous photopériode naturelle. De plus, ces teneurs sont quatre à cinq sois supérieures chez les femelles de gardon comparées à celles mesurées chez les femelles de perche. Cette réponse différente entre les trois espèces pourrait s'expliquer par des mécanismes de régulation physiologique différents entre les trois espèces. En effet, la production de testostérone, pendant le début de la

vitellogenèse, a été observée chez les femelles de perche et plaiderait en faveur d'une implication de ce stéroïde pendant les premiers stades du cycle de reproduction chez la perche et le gardon (Sulistyo *et al.* 1998, Noaksson *et al.* 2004). Ce stéroïde ne serait, par contre, pas impliqué directement dans la phase d'induction et du début de vitellogenèse chez les femelles de sandre puisqu'une absence totale de variation a été observée dans notre étude. Les taux significativement plus élevés relevés chez les femelles élevées sous photopériode naturelle s'expliquent par une induction précoce du cycle de reproduction. En effet, pendant la période d'acclimatation de dix jours, les sandres ont été amenés progressivement aux conditions expérimentales initiales afin d'éviter les mortalités suite au stress. Les sandres sous lumière continue ont été maintenus sous ce traitement alors que le second groupe a été acclimaté sous photopériode naturelle (passage de 24L:0O à 16L:8O). Ce passage de 24L:0O à 16L:8O semble avoir eu un effet significatif plus ou moins important sur plusieurs paramètres tels que l'IGS, le diamètre ovocytaire chez les femelles, les teneurs plasmatiques en testostérone et en 11-kétotestostérone.

Chez les femelles de rotengle, les teneurs plasmatiques d'E2 baissent entre J78 et J149 avec des teneurs significativement plus faibles pour les femelles élevées sous photophase constante longue. Les teneurs plasmatiques en ALP restent stables et ne sont pas affectées par le traitement photopériodique. Néanmoins, il y a apparition d'ovocytes vitellogéniques sous photophase naturelle à J149. Ceci pose un questionnement concernant le mécanisme de régulation endocrine de la vitellogenèse chez les femelles de rotengle. Pour quelle raison l'apparition des ovocytes vitellogéniques (25% à J149 chez les femelles élevées sous photophase naturelle) ne s'est-elle pas accompagnée d'une augmentation significative des teneurs plasmatiques d'E2 et d'ALP? Est-il possible que de faibles doses, plus faibles que celles relevées chez les autres espèces, soient suffisantes pour réguler positivement la vitellogenèse? Ou est-ce que la vitellogenèse serait pilotée par d'autres facteurs physiologiques autres qu'E2 tel que la 11KT (le seul stéroïde qui soit affecté par le traitement photopériodique)? Etant donné la durée de l'expérimentation, nous ne pouvons fournir de réponse concernant ce mécanisme de régulation chez le rotengle. La photophase constante longue a un effet inhibiteur uniquement sur les teneurs plasmatiques de 11KT chez les femelles de rotengle. Des études ont montré l'implication de ce stéroïde pendant la croissance ovocytaire chez les femelles de l'anguille d'Australie *Anguilla australis* (Lokman *et al.* 2007, Divers *et al.* 2010).

Nos résultats nous ont permis de placer nos espèces sur un continuum en fonction de la convergence et divergence de leurs réponses face au pouvoir inhibiteur d'une photophase longue. D'un point de vue intégrateur, la photophase constante longue inhibe très fortement l'induction du cycle de reproduction chez les femelles de perche commune, de sandre et de perchaude, moins fortement chez le gardon puisqu'un développement ovocytaire accompagné d'atrésie est constaté lorsque la température décroît et modestement chez le rotengle lorsque la température est décroissante. D'un point de vue physiologique, les réponses d'E2 et d'ALP sont très similaires chez les espèces appartenant au groupe des pondeurs printaniers précoces et différentes chez le rotengle. Chez les premières, la photophase constante longue inhibe fortement la synthèse d'E2 et d'ALP alors que chez la seconde elle inhibe faiblement la

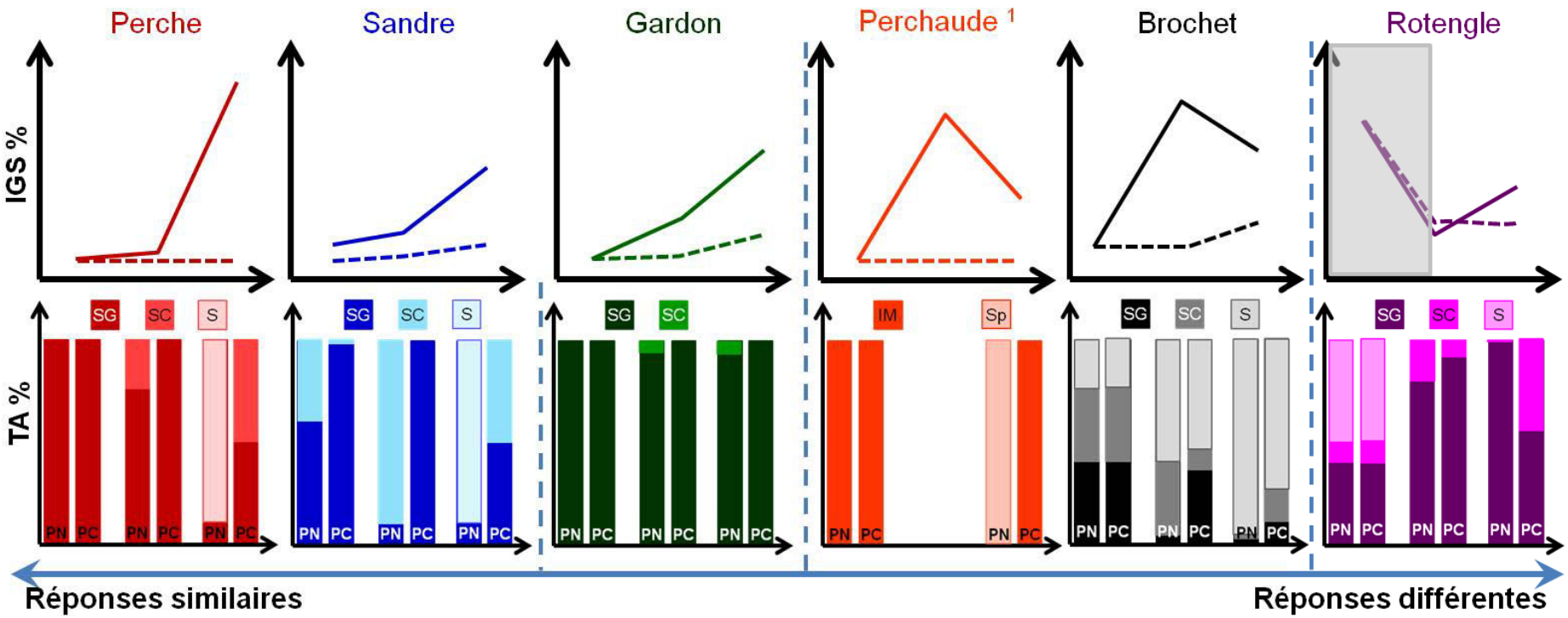


Figure 70 : Comparaison des espèces en fonction de la convergence ou divergence des réponses des paramètres morpho-anatomiques (indice gonado-somatique IGS, taux d'abondance des stades de développement spermatogénique TA) chez les mâles de perche commune, de sandre, de gardon, de brochet, de rotengle (présente étude) et de perchaude (1 : Shewmon *et al.* 2007) au traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, ligne continue, PC : photophase constante, pointillé). SG : spermatogonie, SC : spermatocyte, S : spermatide et spermatozoïde, IM : immature, Sp : spermiant.

synthèse d'E2 et n'a aucun effet sur celle d'ALP. La réponse des androgènes diffère par contre très fortement en fonction de l'espèce. Nos résultats ont montré une certaine similarité entre la perche commune et le gardon alors que la réponse du sandre est différente par rapport à celle de ces deux espèces.

3.2. **Les mâles**

La réponse en termes d'IGS chez les pondeurs printaniers précoces présente deux profils sous photophase naturelle. Le premier profil consiste en une augmentation de la masse gonadique en deux temps, lente pendant la première période puis plus rapide pendant la seconde (**Figure 70)**. C'est le profil observé chez les mâles de perche commune (taux d'accroissement de l'IGS de 1.2% pendant le première période, puis 5.6% pendant la seconde), de sandre (taux d'accroissement de 0.07%, puis 0.14%) et de gardon (taux d'accroissement 0.9%, puis 3.8%). Le deuxième profil consiste en une augmentation très rapide pendant la période de baisse de la photophase suivie d'une chute de l'IGS. Il s'agit du profil observé chez la perchaude (Shewmon *et al.* 2007) et le brochet. Cette différence peut s'expliquer par la vitesse à laquelle se déroule la spermatogenèse. En effet, Billard *et al.* (1983a) ont montré que l'IGS maximal (1.5-3.0%) chez les mâles de brochet est atteint entre août et septembre (soit environ deux mois après la baisse de la photopériode), puis diminue en novembre-décembre lorsque les testicules sont complètement remplis de spermatozoïdes. Les spermatozoïdes étant des cellules beaucoup plus petites que les spermatocytes et les spermatogonies, l'augmentation de leur taux d'abondance pourrait expliquer la baisse de l'IGS entre J64 et J152. Comme chez les femelles, nous observons une reprise du cycle de reproduction à J78 chez les mâles de rotengle. Cette reprise entre J78 et J149 se manifeste par une augmentation de l'IGS et un passage vers le stade spermatide chez les mâles élevés sous photophase et température décroissantes. Par contre, la photophase longue constante inhibe cette reprise. Nous nous posons donc les mêmes questions que pour les femelles concernant l'effet de la photophase et de la température sur l'inhibition du cycle de reproduction chez le rotengle.

L'application d'une photophase constante longue inhibe le développement spermatogénique chez toutes les espèces appartenant au groupe des pondeurs printaniers précoces, mais la réponse à la photophase naturelle présente quelques différences au sein de ce groupe. Chez la perche et le sandre, nous observons la présence majoritaire de spermatozoïdes à la fin de l'expérimentation uniquement chez les mâles élevés sous photophase naturelle. De même, les mâles de perchaude sont spermiants au bout de 150 jours sous des conditions naturelles de photopériode et de température (Shewmon *et al.* 2007). Chez le gardon, même si le développement spermatogénique est affecté par le traitement photopériodique (présence uniquement de spermatogonies chez les mâles élevés sous photophase constante), il s'effectue sous photophase naturelle de manière différente de celle des autres espèces. En effet, chez les mâles de gardon élevés sous photophase naturelle, on constate l'apparition d'une faible proportion de spermatocytes à J78, proportion qui reste équivalente à celle observée à J149 alors que les mâles de perche et de sandre montrent la présence de spermatozoïdes dans des proportions largement supérieures. Ce retard observé au niveau de la spermatogénèse des gardons élevés sous photopériode naturelle suggère l'existence de mécanismes régulateurs

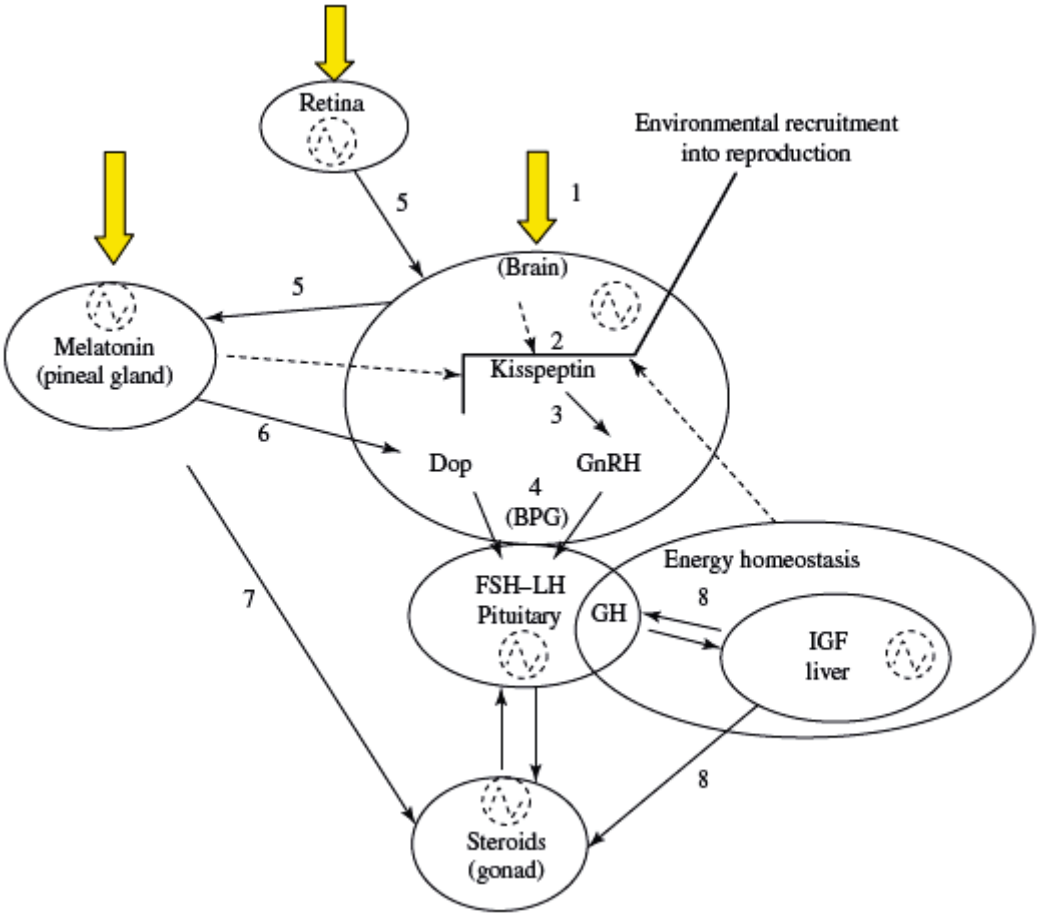


Figure 71 : modèle de contrôle photopériodique du cycle de reproduction chez les téléostéens d'eau tempérée. Les informations photiques sont matérialisées par les flèches jaunes, les voies de régulation sont matérialisées par des flèches noires pleines quand elles sont connues et des flèches noires en pointillées quand elles sont méconnues. Les horloges endogènes sont matérialisées par les oscillations en pointillé (d'après Migaud *et al.* 2010)

différents ou une sensibilité différente aux facteurs environnementaux chez cette espèce par rapport aux percidés. En effet, certains auteurs ont signalé un arrêt de la spermatogenèse au début de l'hiver avec une reprise en février dans les eaux tempérées (Escaffre et Billard 1976). De plus, sur la base de la même étude, les spermatocytes n'apparaissent qu'en décembre, les spermatides en mars et les spermatozoïdes en avril avec une saison de spermiation de mai à juillet (Lac Léman, France, Escaffre et Billard 1976). L'arrêt du développement pourrait s'expliquer par les caractéristiques du cycle spermatogénique du gardon (durée relativement longue de la spermatogenèse, élimination rapide des spermatozoïdes après leur formation) qui seraient en relation avec d'autres facteurs environnementaux dont la température. En effet, certains auteurs ont observé que les multiplications spermatogoniales et la spermiation se déroulent à des températures plus élevées que la méiose chez certaines espèces de poisson dont le méné du lac *Couesius plumbeus* (cyprinidé, Ahsan 1966) et le choquemort *Fundulus heteroclitus* (Cyprinodontiforme, Fundulidea, Lofts *et al.* 1968).

D'un autre côté, les mâles de brochet présentent un développement spermatogénique différent de celui des percidés et du gardon. A J1, tous les types cellulaires sont observés, même les plus avancés (environ 15% de spermatozoïdes). Le développement spermatogénique est plus marqué au cours du temps chez les mâles élevés sous photophase naturelle ; néanmoins, nous observons la présence de spermatozoïdes dans les testicules des mâles élevés sous photophase constante longue également (40%). Ce développement spermatogénique rapide est en accord avec les observations faites dans le milieu naturel (Billard *et al.* 1983a dans Craig 1996). Ces observations sur le déroulement du cycle spermatogénique n'expliquent pas la présence des spermatozoïdes à J1 quand la photopériode (16L:8O) et la température (21°C) sont constantes et très élevées par rapport aux conditions décrites dans le milieu naturel (photophase décroissante et température de 10-14°C). De plus, aucune variation de température ou de photophase n'a été exercée sur les brochets lors de leur acclimatation et leur transfert. La présence de spermatozoïdes dans les testicules des mâles à J1 ne peut donc pas s'expliquer par un effet du traitement photopériodique appliqué, mais pourrait s'expliquer par une action des facteurs endogènes sur le cycle de reproduction. En effet, dans le modèle du contrôle neuroendocrinien du cycle de la reproduction chez les poissons d'eau tempérée proposé par Migaud *et al.* (2010), les informations photiques sont perçues par des neurones photorécepteurs extra-oculaires probablement situés au niveau de l'hypothalamus qui initient la cascade reproductive (**Figure 71**, Masuda *et al.* 2003) via une voie encore méconnue afin de stimuler la régulation de la GnRH via la kisspeptine (Filby *et al.* 2008, Martinez-Chavez *et al.* 2008b, Elizur 2009). Mais à travers ce système, il existe des horloges endogènes qui pourraient interagir avec la cascade reproductive à différents niveaux (cerveau, glande pinéale, rétine, hypophyse et même gonades) et dont le rôle est encore méconnu. La mélatonine est synthétisée soit au niveau de la glande pinéale soit au niveau de la rétine en réponse à l'information photique perçue au niveau de ces organes (Migaud *et al.* 2007). Elle interagit avec la cascade reproductive à différentes étapes clés via le système dopaminergique afin d'inhiber les voies de la FSH, de la LH et des stéroïdes sexuels (Sébert *et al.* 2008). Les rythmes circadiens de la mélatonine sont régulés par les facteurs environnementaux

(photopériode et température), mais sont également autonomes sous le contrôle des horloges endogènes (Falcón 1999, Fukuda et Okano 2002, Holzberg et Albrecht 2003, Falcón *et al.* 1994, 2007). Ces rythmes endogènes méconnus sont conservés dans le règne animal (Menaker *et al.* 1997, Ekström et Meissl 2003) et des études ont montré l'existence d'oscillateurs intra-pinéaux capables d'engendrer des rythmes autonomes de mélatonine en l'absence de stimuli photiques chez plusieurs espèces dont le brochet (Falcón *et al.* 1989, 1994). Ces rythmes autonomes de mélatonine pourraient être à l'origine de l'initiation de la cascade reproductive et donc de la présence de spermatozoïdes dans les testicules des mâles de brochet à J1 et ce même en l'absence de variation de photophase et de température. Grâce à ces rythmes, le cycle spermatogénique aurait commencé au mois d'août alors que nos poissons n'étaient pas encore placés en conditions expérimentales puisque cette expérimentation a commencé le 14 octobre 2013. De même, l'existence d'un développement spermatique chez les mâles élevés sous photopériode constante pourrait s'expliquer par la présence de ces rythmes endogènes dont l'effet sur la cascade reproductive semble perdurer même sous photopériode constante à base de photophase constante longue et chez des brochets éclos et élevés sous des conditions constantes de température et de photopériode. Ces rythmes endogènes n'affectent pas uniquement le cycle spermatogénique mais aussi l'IGS (augmentation significative entre J64 et J152 pour atteindre 1.2±0.2%) et la production de 11KT (augmentation significative au cours du temps sous photopériode constante). Il est également possible que ça soit l'effet de la température décroissante entre J64 et J152 qui serait permissive. Ceci nous amène à nous poser la question de la hiérarchisation des facteurs environnementaux. Les téléostéens possèdent un axe circadien comportant la rétine, l'axe rétino-hypothalamique et l'épiphyse mais contrairement aux mammifères, il semblerait qu'il n'existe pas d'horloge circadienne centrale majeure qui connecte ces trois composants afin de transmettre les messages photiques et synchroniser les rythmes endogènes (Tilgner *et al.* 1990, Wullimann et Meyer, 1990, Holmqvist *et al.* 1992a, b, Ekström et Meissl 1997; Vigh *et al.* 2002a). D'après le travail de Migaud *et al.* (2010), les téléostéens peuvent soit :

- Posséder une épiphyse sensible à la lumière sans qu'ils existent de rythmes endogènes (absence de variations de mélatonine sous obscurité continue) comme chez les salmonidés.
- Posséder une épiphyse avec une activité pulsatile de type pacemaker : variations circadiennes de la mélatonine sous obscurité continue et variations entraînées par les rythmes lumineux sous photopériode naturelle.

Plusieurs espèces étudiées hors salmonidés se situent soit dans un état intermédiaire (épiphyse photosensible avec l'existence possible d'activité pulsatile) comme le bar européen et la morue d'Atlantique soit être totalement dépendante de l'activité pacemaker de l'épiphyse comme le tilapia du Nil. Aucune étude n'a porté sur l'existence de ces rythmes chez nos espèces à part l'étude de Falcón *et al.* (1989, 1994) menée sur le brochet. La perche commune et le sandre sont phylogénétiquement proches du bar européen et pourraient donc être dans le groupe intermédiaire avec une épiphyse photosensible et l'existence possible d'une activité pulsatile mais ceci ne peut être confirmé sans dosage des teneurs en mélatonine plasmatique sous obscurité continue ou lumière continue.

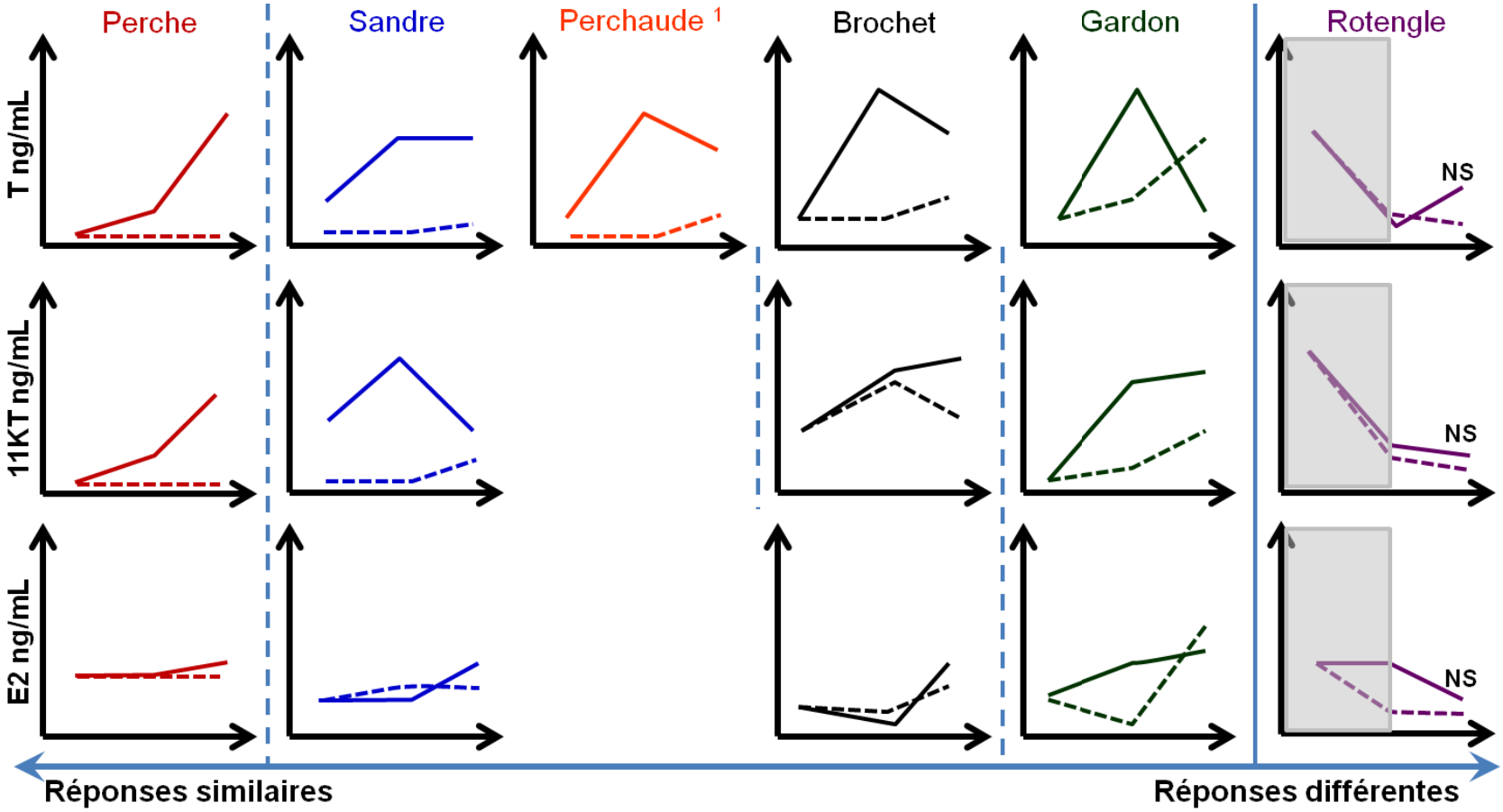


Figure 72 : Comparaison des espèces en fonction de la convergence ou divergence des réponses des paramètres physiologiques (T, 11KT et E2) chez les mâles de perche commune, de sandre, de gardon, de brochet, de rotengle (présente étude) et de perchaude (1 : Shewmon *et al.* 2007) au traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, ligne continue, PC : photophase constante, pointillé).

La variation des teneurs plasmatiques de testostérone sous l'effet du traitement photopériodique présente des réponses plus ou moins similaires chez les différentes espèces (**Figure 72)**. Chez la perche commune, le sandre, la perchaude (Shewmon *et al.* 2007) et le brochet, la synthèse de testostérone est inhibée totalement sous l'effet de la photophase constante longue. Chez le gardon, cette inhibition est partielle puisque nous observons une augmentation très significative des teneurs plasmatiques de testostérone chez les mâles élevés sous photophase constante longue. Sous photophase naturelle, les teneurs plasmatiques en T augmentent entre les prélèvements initial et final chez les mâles de perche commune. Par contre, elles augmentent uniquement entre les prélèvements initial et intermédiaire chez le sandre, la perchaude (Shewmon *et al.* 2007), le brochet et le rotengle et restent stables entre les prélèvements intermédiaire et final chez le premier et chutent chez les autres espèces étudiées. Toutes ces réponses chez les pondeurs printaniers précoces sont différentes de la réponse du rotengle chez lequel la photophase n'a aucun effet sur les teneurs plasmatiques des stéroïdes sexuels. Concernant les teneurs plasmatiques de 11KT, elles présentent des profils de réponse différents en fonction du traitement photopériodique appliqué et de l'espèce. De très faibles teneurs en 11KT sont observées chez la perche, le sandre et le gardon, alors que chez le brochet celles-ci sont élevées quel que soit le traitement appliqué. Sous photophase naturelle, les teneurs plasmatiques de 11KT augmentent au cours du temps chez les mâles de perche avec des teneurs maximales à la fin de l'expérimentation. Par contre, ces teneurs présentent des valeurs plus importantes au second prélèvement, puis elles restent stables (brochet, gardon) ou diminuent (sandre). Concernant les teneurs plasmatiques d'E2, elles sont très faibles chez toutes les espèces étudiées (>0.6 ng/mL) avec des teneurs plus importantes à la fin de l'expérimentation chez les mâles de perche, sandre et brochet élevés sous photophase naturelle. Aucun effet du traitement photopériodique n'est observé chez les mâles de gardon. Les teneurs plasmatiques d'E2 semblent être sous contrôle photopériodique et être affectées par la photophase constante au cours de la spermatogenèse. Chez le gardon, nous avons observé une très forte variabilité interindividuelle, ce qui ne nous a pas permis d'affirmer ou d'infirmer l'existence d'un effet photopériodique sur les taux de ce stéroïde.

Chez les mâles, il est largement admis que l'androgène 11KT est le régulateur majeur de la spermatogenèse (Mylonas *et al.* 2010). Cependant, la testostérone semble également impliquée dans la régulation de la spermatogenèse puisqu'elle varie au cours du temps. Ce constat concorde avec ce qui est observé chez la perchaude dans le milieu naturel. Chez cette espèce, la T augmente en même temps que la 11KT de manière concomitante avec l'apparition des premiers spermatozoïdes (septembre/octobre dans le milieu naturel, Dabrowski et al. 1996). De même, les teneurs plasmatiques de T augmentent depuis l'été (< 0.5 ng/mL) jusqu'au début de l'hiver (1.6 ng/mL chez le sandre américain et 12.3 ng/mL chez la perche commune) dans le milieu naturel (Malison *et al.* 1994, Sulistyo *et al.* 2000). Cet androgène semble être impliqué dans les premières phases de prolifération et de différenciation des cellules germinales mâles (Schulz *et al.* 2010). Chez la perchaude et le brochet, le profil des variations des teneurs plasmatiques de testostérone suit de très près les variations de l'IGS. Concernant la 11KT, les observations dans le milieu naturel montrent que les teneurs plasmatiques chez les mâles augmentent en même temps que la testostérone chez

la perchaude (Dabrowski *et al.* 1996) et plus tardivement (janvier-mars) chez le sandre américain (Malison *et al.* 1994) et la perche commune (Sulistyo *et al.* 2000). Chez ces espèces, il semblerait que la 11KT soit impliquée dans la spermiogenèse, le maintien des spermatozoïdes dans les testicules et la spermiation puisque les teneurs plasmatiques restent élevées jusqu'à la saison de ponte chez ces espèces (Malison *et al.* 1994, Dabrowski *et al.* 1996 et Sulistyo *et al.* 2000).

Nos résultats montrent que la photophase constante longue a un effet inhibiteur surtout sur les paramètres intégrateurs chez les espèces appartenant au groupe des pondeurs printaniers précoces, espèces ayant divergé depuis des millions d'années (Betancur-R *et al.* 2013). Nous observons l'existence d'un continuum en fonction de la convergence et la divergence de la réponse à une photophase longue et constante entre nos espèces. Le rotengle présente la réponse la plus divergente mais partage en même temps quelques convergences avec les autres espèces. Néanmoins, cette convergence avec nos espèces concernant l'effet inhibiteur de la photophase constante semble avoir lieu lorsque la température est décroissante et nous nous heurtons à la question de savoir lequel des deux facteurs prime le plus. Les convergences phénotypiques observées permettraient d'extrapoler les connaissances acquises chez la perche commune, considérée comme espèce référence, aux autres espèces du même groupe. Ces résultats plaident en faveur d'un contrôle photopériodique de l'induction du cycle de reproduction chez les mâles et femelles des pondeurs printaniers précoces avec une inhibition du cycle de reproduction à plusieurs niveaux de la cascade reproductive, dès lors qu'un traitement à base d'une photopériode constante et longue (16L:8O chez la perche, le gardon et le brochet, 24L:0O chez le sandre) est appliqué dès le solstice d'été. La similarité de réponse de ces espèces au traitement photopériodique est plus robuste lorsque nous considérons les paramètres intégrateurs tels que l'IGS et les stades de l'ovogenèse suggérant une régulation conservée au cours de l'évolution des mécanismes régulant ces paramètres. Il a été démontré sur la base de plusieurs études qu'une photopériode constante à base d'une photophase constante longue bloque ou retarde fortement l'initiation du cycle de reproduction chez plusieurs espèces de poisson (Taranger *et al.* 2010). Cela a été démontré chez la perche commune (Migaud *et al.* 2003, 2004a, b, 2006), la perchaude (Dabrowski *et al.* 1996, Shewmon *et al.* 2007), le bar européen (Carillo *et al.* 1993b, 1995, Prat *et al.* 1999, Bayarri *et al.* 2004, 2010), la morue de l'Atlantique (Hansen *et al.* 2001, Davie *et al.* 2007a, Almeida *et al.* 2009, Hildahl *et al.* 2013), l'églefin (Davie *et al.* 2007b) et le tilapia du Nil (Rad *et al.* 2006, El Sayed et Kawanna 2007). L'effet du traitement photopériodique dépend non seulement de la nature de ce traitement (photopériode constante à base d'éclairement continu ou de photophase constante longue, baisse ou augmentation de la photophase, photopériode constante à base de photophase constante courte) mais également du moment où il est appliqué.

CONCLUSION

La part de l'aquaculture dans la production halieutique mondiale est de plus en plus importante et est appelée à croître afin de faire face à une demande de plus en plus croissante. La diversification de la production semble être une piste très pertinente pour la mise en place d'une production élevée et durable. Cette diversification peut passer par la domestication de nouvelles espèces avec une tendance à mettre en élevage des espèces autochtones ou locales. La domestication d'une nouvelle espèce étant un processus très coûteux en termes de moyens et de temps et la maîtrise du cycle de reproduction étant nécessaire pour assurer un approvisionnement stable en œufs, larves et juvéniles de qualité, il est donc pertinent de pouvoir s'appuyer sur des approches génériques qui permettraient d'extrapoler les connaissances acquises concernant la biologie de la reproduction chez une espèce à d'autres. Ces approches génériques peuvent s'appuyer sur plusieurs types de classification (phylogénétique, selon le déterminisme environnemental, selon les traits reproducteurs). Notre travail a pour objectif de tester la pertinence de la classification proposée par Teletchea *et al.* (2009a) en testant l'homogénéité de la réponse au sein du groupe des « pondeurs printaniers précoces » à l'application d'une photophase constante longue lors de la phase d'induction du cycle de reproduction et en comparant cette réponse à celle d'un « pondeur printanier tardif ».

Ce travail a permis de mettre en évidence une certaine homogénéité de la réponse à un traitement photopériodique à base de photophase constante longue chez les mâles et les femelles des espèces appartenant au groupe des « pondeurs printaniers précoces ». L'extrapolation des connaissances acquises chez la perche commune vers les espèces appartenant au même groupe pourrait être possible pour les paramètres les plus intégrateurs liés à la biologie de la reproduction des poissons.

D'un côté, nos résultats ont mis en évidence :

- Une homogénéité de la réponse de la perche commune à l'application d'une photophase constante longue pendant la phase d'induction du cycle de reproduction, et ce quelles que soient les conditions d'élevage. Sous photophase naturelle, les cinétiques de variation des principaux paramètres (IGS, développement ovocytaire, T, E2 et ALP chez les femelles ; IGS, développement spermatique, T et 11KT chez les mâles) sont similaires. Cette réponse concorde avec les résultats concernant l'effet de la photophase sur l'induction du cycle de reproduction obtenus précédemment (Migaud *et al.* 2003, 2004a, b, Abdulfatah *et al.* 2011, 2013). Nous pouvons donc conclure à la validité du choix de la perche comme espèce « référence » pour l'étude de l'effet des facteurs environnementaux chez le groupe des « pondeurs printaniers précoces » du fait de la robustesse de sa réponse.
- Chez les femelles des espèces appartenant au groupe des « pondeurs printaniers précoces », nous observons une convergence phénotypique au niveau du déterminisme photopériodique de l'induction du cycle de reproduction illustrée par une réponse

semblable notamment pour les paramètres les plus intégrateurs (IGS, développement et diamètre ovocytaire) et pour quelques paramètres physiologiques (E2 et ALP). L'effet inhibiteur de la photophase constante longue est similaire et supporte une homogénéité de la réponse au sein du même groupe.

- Chez les mâles de perche, sandre et gardon, nous constatons une réponse similaire à l'application d'une photophase constante longue au niveau des paramètres les plus intégrateurs (IGS et développement spermatique). Une réponse similaire a été observée chez la perchaude (Shewmon *et al.* 2007) Les mâles de brochet présentent une réponse similaire uniquement au niveau de l'IGS.

Cette étude permet de conclure à une homogénéité de la réponse au sein du groupe des « pondeurs printaniers précoces » confortant ainsi la possible extrapolation de certaines connaissances acquises pour la perche commune aux autres espèces du groupe. Mais nous pouvons difficilement conclure quant à la différence de réponse entre les pondeurs printaniers précoces et le pondeur printanier tardif étudié, le rotengle, étant donné la différence de stade de maturation sexuelle relévée entre les espèces au début des différentes expériences.
Beaucoup de questions qu'il serait pertinent de résoudre découlent de la présente étude. Tout d'abord, nous nous posons la question de l'existence probable de rythmes endogènes, mis en évidence chez le brochet par Falcón *et al.* (1989, 1994), qui pourraient interférer avec l'effet inhibiteur d'une photophase constante longue. Ensuite, se pose la question de l'existence de besoins thermiques spécifiques aux différents stades du cycle spermatogénique chez le gardon qui limiteraient l'extrapolation des connaissances sur le déterminisme environnemental au sein du groupe des « pondeurs printaniers précoces ».

De même, l'étude d'autres espèces appartenant aux deux groupes et surtout à celui des « pondeurs printaniers tardifs » serait pertinente. Pour éviter les principaux biais de cette étude et mieux appréhender la comparaison entre les deux groupes, il faut utiliser des animaux élevés en captivité sous des régimes photo-thermiques constants et donc parfaitement acclimatés aux conditions expérimentales et dans le même état reproducteur initial (repos sexuel). Il serait également judicieux de résoudre les questions sur la hiérarchisation des effets des facteurs environnementaux inducteurs ou modulateurs de la reproduction en étudiant via des approches multifactorielles les effets de la température et de la photophase sur l'intégralité du cycle de reproduction. De même, l'étude de l'effet d'autres modalités de photophases telles que 12L:12O et 0L:24O pourrait permettre d'affiner les résultats obtenus dans cette thèse sur le déterminisme de la photopériode dans l'induction du cycle. Il serait également indispensable de résoudre les questionnements liés aux mécanismes physiologiques et endocrinologiques sous-jacents en étudiant d'autres paramètres tels que les teneurs en GnRH, FSH et LH, ainsi que les neurohormones impliquées dans l'initiation de l'axe gonadotrope telles que la mélatonine, la dopamine et les kisspeptines qui semblent impliquées à différents niveaux dans le cycle de reproduction (Migaud *et al.* 2010).

D'un autre côté, les résultats obtenus ont apporté les premières preuves de :

- L'existence d'un déterminisme photopériodique chez le sandre. L'application d'une photophase constante longue a un effet inhibiteur sur les mâles et les femelles de cette

espèce, même lorsqu'une température décroissante est appliquée. Ce résultat a un grand intérêt piscicole puisqu'il suffirait de maintenir les sandres sous une photophase constante longue pour éviter la maturité sexuelle précoce et retarder la puberté.

- Le cycle reproducteur du gardon est inhibé par l'application d'une photophase constante et induit sous une photophase naturelle. Il existe également un dimorphisme dans le développement gonadique entre les femelles et les mâles de cette espèce. En effet, nous ne notons un ralentissement, voire même un arrêt, du développement gonadique que chez les mâles qui semblerait donc tributaire des variations thermiques contrairement à ce qui a été observé dans le milieu naturel (arrêt du développement chez les deux sexes, Geraudie *et al.* 2010a, b).
- La photophase appliquée affecte également le cycle de reproduction chez les brochets mâles. L'effet est très marqué pour l'IGS, mais est moindre au niveau du développement spermatique.

Nos données ne permettent finalement pas de conclure à une séparation totale entre les pondeurs printaniers précoces et tardifs mais suggèrent l'existence d'un continuum entre les deux groupes, continuum dont nous devrons déterminer les limites. L'étude d'autres espèces appartenant aux deux groupes pourraient permettre d'appréhender les limites éventuelles entre les deux groupes et améliorer nos connaissances concernant le déterminisme environnemental du cycle de reproduction. Nos données représentent également des arguments en faveur de l'approche générique. En complémentarité avec l'approche monospécifique, plus classique, cette approche de biologie comparée permet non seulement de comparer les espèces, de définir les convergences et les divergences biologiques et d'extrapoler les connaissances mais aussi d'améliorer les connaissances sur chacune des espèces étudiées. Elle représente une approche originale intéressante puisqu'elle permet de travailler au niveau de l'espèce et de groupe d'espèces.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Abdulfatah A. (2010). Etude du déterminisme environnemental du cycle de reproduction chez la perche commune (*Perca fluviatilis*). Thèse de doctorat. Vandoeuvre-les-Nancy, INPL.

Abdulfatah A., Fontaine P., Kestemont P., Milla S., Marie M. (2013). Effects of the thermal threshold and the timing of temperature reduction on the initiation and course of oocyte development in cultured female of Eurasian perch *Perca fluviatilis*. Aquaculture, 376, 90-96.

Abdulfatah A., Fontaine P., Kestemont P., Gardeur J.-N., Marie M. (2011). Effects of photothermal kinetics and amplitude of photoperiod decrease on the induction of the reproduction cycle in female Eurasian perch *Perca fluviatilis*. Aquaculture, 322, 169-176.

Abdulfatah A., Fontaine P., Marie, M. (2008). Effects of photothermal kinetic, photoperiod amplitude and duration on the rate of out-of-season spawning and egg fertilisation in Eurasian perch *Perca fluviatilis*. Percid Fish Culture, 92.

Abdullah M. A., Kime D. E. (1994). Increased substrate concentration causes a shift from production of 11-oxygenated androgens to 17,20-dihydroxyprogestogens during the in vitro metabolism of 17-hydroxyprogesterone by goldfish testes. Gen. Comp. Endocrinol. 96: 129–139.

Adams P.B. (1980). Life history patterns in marine fishes and their consequences for fisheries management. Fishery bulletin 78:1-12

ADAPRA (2009). http://www.adapra.org/Especes-aquatiques/. Consulté le 15/08/2014.

Ahsan S. N. (1966). Effects of temperature and light on the cyclical changes in the spermatogenesis activity of the lake chub *Couesius plumbeus* Agassiz. Can J. Zool., 44,161-171.

Aizen J., Meiri I., Tzochori I., Levavi-Sivan B., Rosenfeld H. (2005). Enhancing spawning in the grey mullet (*Mugil cephalus*) by removal of dopaminergic inhibition. Gen. and Comp. Endocrino 142, 212–221

Almeida F. F., Taranger G. L., Norberg B., Karlsen Ø., Bogerd J., Schulz R. W. (2009). Photoperiod-modulated testis maturation in Atlantic cod (*Gadus morhua*, L.). Biology of reproduction, 80(4), 631-640.

Amer M. A., Miura T., Miura C., Yamauchi K. (2001). Involvement of sex steroid hormones in the early stages of spermatogenesis in Japanese huchen (*Hucho perryi*). Biology of Reproduction, 65(4), 1057-1066.

Asanuma H., Ohashi H., Matsubara H., Ijiri S., Matsubara T., Todo T., Adachi S., Yamauchi K. (2003). 11-ketotestosterone potentiates estrogen-induced vitellogenin production in liver of Japanese eel (*Anguilla japonica*), Fish Physiol. Biochem., 28, 383–384.

Babin P. J., Carnevali O., Lubzens E., Schneider W. J. (2007) ; Molecular aspects of oocyte vitellogenesis in fish. In: Babin, P.J., Cerdá, J., Lubzens, E. (Eds.), The Fish Oocyte: From Basic Studies to Biotechnological Applications. Springer, The Netherlands, pp. 39-76

Balon E. K. (2004). About the oldest domesticates among fishes. J. Fish Bio. 65 (Supplement A), 1–27.

Balon E.K. (1975). Reproductive Guilds of Fishes: A Proposal and Definition. Journal of the Fisheries Research Board of Canada 32:821-864

Batlouni S. R., Nóbrega R. H., França L. R. (2009). Cell junctions in fish seminiferous epithelium. Fish Physiol. Biochem. 35, 207–217.
Bayarri M. J., Falcón J., Zanuy S., Carrillo M. (2010). Continuous light and melatonin: Daily and seasonal variations of brain binding sites and plasma concentration during the first reproductive cycle of sea bass. Gen. and Comp. Endocri. 169, 58–64.
Bayarri M. J., Rodrıguez L., Zanuy S., Madrid J. A., Sanchez-Vazquez F. J., Kagawa H., Okuzawa K., Carrillo M. (2004). Effect of photoperiod manipulation on the daily rhythms of melatonin and reproductive hormones in caged European sea bass (*Dicentrarchus labrax*). General and comparative endocrinology, 136(1), 72-81.
Becer Z. A., Ikiz R. (1999). Reproductive Characteristics of Pikeperch (*Stizostedion lucioperca* (L, 1758)) in Egirdir Lake. Turkish Journal of Zoology, 23, 919-926.
Bergmann M., Schindelmeiser J., Greven H. (1984). The blood-testis barrier in vertebrates having different testicular organization. Cell Tissue Res., 238, 145-150.
Betancur-R R., Broughton R. E., Wiley E. O., Carpenter K., López J. A., Li C., Holcroft N. I. Arcila D., Sanciango M., Cureton II J. C., Zhang F., Buser T., Campbell M. A., Ballesteros J. A., Roa-Varon A., Willis S., Borden W. C., Rowley T., Reneau P. C., Hough D. J., Lu G., Grande, T., Arratia G., Ortí, G. (2013). The tree of life and a new classification of bony fishes. PLoS currents, 5.
Besseau L., Vuilleumier R., Sauzet S., Bœuf G., Falcón J. (2007). Contrôle photopériodique de la synthèse de mélatonine par la rétine et l'épiphyse de poisson. Journal de la Société de Biologie, 201 (1), 13-20.
Bilio M. (2007a) Controlled reproduction and domestication in aquaculture – the current state of the art, Part I. Aquaculture Europe 32, 5–14.
Billard R. (1980). Les possibilités de contrôle de la reproduction chez les poissons par modulation des facteurs de l'environnement et manipulations hormonales. Cahiers du laboratoire de Montreau 10 :11-32.
Billard R. Ed. (1983). Le brochet : gestion dans le milieu naturel et élevage. INRA Publ. Paris 15-17.
Billard R., Jalabert B., Breton B. (1972). Les cellules de Sertoli des poissons téléostéens. I-Etude ultrastructurale. Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys. 12 :19-32
Billard R., Bry C., Gillet, C. (1981). Stress, environment and reproduction in teleost fish. In Stress and fish. (Ed : AD Pickering). Academic Press, New York/London pp. 185-208
Billard R., Fostier A., Weil C., Breton B. (1982). Endocrine control of spermatogenesis in teleost fish. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 39(1), 65-79.
Billard R. (1996). Reproduction of pike: gametogenesis, gamete biology and early development. Pike: Biology and exploitation. Ed : John F. Craig. Chapman & Hall, London. ISBN 0412429608.
Blanck A., Tedesco P. A., Lamouroux N. (2007), Relationships between life-history strategies of European freshwater fish species and their habitat preferences. Freshwater Biology, 52: 843–859.
Bon E., Breton B., Govoroun M. S., Le Menn, F. (1999). Effects of accelerated photoperiod regimes on the reproductive cycle of the female rainbow trout: II Seasonal variations of plasma gonadotropins (GTH I and GTH II) levels correlated with ovarian follicle growth and egg size. Fish Physiology and Biochemistry, 20(2), 143-154.

Borg B. (1994). Androgens in teleost fish. Comp. Biochem. Physiol. 109C, 219-245.
Borg B., Ekström P. (1981). Gonadal effects of melatonin in the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L., during different seasons and photoperiods. Reprod. Nutr. Dévelop. 21:919-927.
Bornestaf C., Antonopoulou E., Mayer I., Borg, B. (1997). Effects of aromatase inhibitors on reproduction in male three-spined sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus*, exposed to long and short photoperiods. Fish Physiology and Biochemistry, 16(5), 419-423.
Bostock J., McAndrew B., Rinchards R., Jauncey K., Tefler T., Lorenzen K., Little D., Ross L., Handisyde N., Gatward I., Richards R. (2010) Aquaculture: global status and trends. Philosophical Transactions of the Royal Society: B-Biological Sciences 365, 2897–2912.
Boznak E. I. (2008). The rudd *Scardinius erythrophthalmus* from tributaries of the Northern Dvina. Journal of Ichthyology, 48(5), 408-410.
Breton B., Billard R., Weil C. (1976). Facteurs du milieu et déterminisme endocrinien de la gamétogenèse chez les poissons cyprinidés et salmonidés. Rev.Trav. Inst. Pêches marit. 40 :518-519
Breton B., Jalabert B., Fostier A., Billard R. (1975). Etude sur le cycle reproducteur de la truite Arc-en-ciel et de la tanche. J. Physiol, 70, 561-564.
Breton B., Billard R., Jalabert B., Kann, G. (1972). Dosage radioimmunologique des gonadotropines plasmatiques chez *Carassius auratus*, au cours du nycthémère et pendant l'ovulation. General and Comparative Endocrinology, 18(3), 463-468.
Brion (2009). Evaluation des effets endocrines des oestrogènes mimétiques et des composés à activité dioxine sur l'expression de gènes cibles et impacts fonctionnels sur la reproduction chez le poisson. Programme National de Recherche sur les Perturbateurs Endocriniens. Rapport Final. www.pnrpe.fr/IMG/pdf/4-Rapport.pdf. Consulté le 09/11/2014.
Brion F., Tyler C.R., Palazzi X., Garric J., Laillet B., Porcher J. M., Flammarion P. (2004). Impacts of 17beta-estradiol, including environmentally relevant concentrations, on reproduction after exposure during embryo-larval-, juvenile- and adult-life stages in zebrafish (*Danio rerio*). Aquat Toxicol. 68:193-217.
Bromage N., Porter M., Randall C. (2001). The environmental regulation of maturation in farmed finfish with special reference to the role of photoperiod and melatonin. Aquaculture 197, 63–98.
Brooks S., Tyler C. R., Sumpter J. P. (1997). Egg quality in fish: what makes a good egg?. Reviews in Fish Biology and Fisheries, 7(4), 387-416.
Bruslé J., Quingnard JP. (2004). Les poissons et leur environnement, écophysiologie et comportements adaptatifs. Editions Tec et Doc, Londres-Paris-New York, 1522p.
Bruslé J., Quignard J. P. (2001). Biologie des poissons d'eau douce européens. Lavoisier.
Bry C., Souchon Y., Neveu G. (1984). Note technique: production de brochetons en petits étangs par reproduction naturelle aménagée. Bulletin Français de Pisciculture, (293-294), 59-64.
Bry C., Souchon Y., Neveu G., Trebaol L. (1983). Production de familles de brochetons en petits étangs par reproduction naturelle aménagée: bilan de trois années d'expérimentation et comparaison avec la méthode d'alevinage. Bulletin Français de Pisciculture, (288), 46-56.

Bry C., Billard R., De Montalembert G. (1978). Induction de la maturation ovocytaire et de l'ovulation par traitement hormonal chez le brochet (Esox lucius). Bulletin Français de Pisciculture, (271), 21-32.
Byrne B. M., Gruber M. (1989). The evolution of egg yolk proteins. Progress in Biophys and Mol Biol, 53, pp.33-69.
Campbell B., Dickey J., Beckman B., Young G., Pierce A., Fukada H., Swanson P. (2006). Previtellogenic oocyte growth in salmon: relationships among body growth, plasma insulin-like growth factor-1, estradiol-17b, follicle-stimulating hormone and expression of ovarian genes for insulin-like growth factors, steroidogenic-acute regulatory protein and receptors for gonadotropins, growth hormone, and somatolactin. Biol. Reprod. 75, 34–44.
Campbell B., Dickey J. T., Swanson P., (2003). Endocrine changes during onset of puberty in male spring Chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha*. Biology of Reproduction 69, 2109–2117.
Carrillo M., Zanuy S., Prat F., Credá J., Mañanós E., Bromage N., Ramos J., Kah O. (1993). Nutritional and photoperiodic effects on hormonal cycles and quality of spawning in sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.). Neth. J. Zool. 45(1-2): 204-209.
Carrillo M., Zanuy S., Prat F., Cerdá J., Ramos J., Mañanós E., Bromage N. (1995). Sea bass (*Dicentrarchus labrax*). In: Bromage, N.R., Roberts, R.J. (Eds.), Broodstock Management and Egg and Larval Quality. Blackwell, Oxford, pp. 138–168.
Carolsfeld J., Powell J. F., Park M., Fischer W. H., Craig A. G., Chang J. P., Rivier J.E., Sherwood N. M. (2000). Primary Structure and Function of Three Gonadotropin-Releasing Hormones, Including a Novel Form, from an Ancient Teleost, Herring 1. Endocrinology, 141(2), 505-512.
Casselman J. M., Lewis C. A. (1996). Habitat requirements of northern pike (*Esox lucius*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 53(S1), 161-174.
Castets M.-D. (2011). Fonction de reproduction et régulation de la qualité chez la perche commune *Perca fluviatilis*. Thèse de doctorat. Vandoeuvre-les-Nancy, INPL.
Cavaco J. E. B., Vilrokx C., Trudeau V. L., Schulz R. W., Goos H. J. (1998). Sex steroids and the initiation of puberty in male African catfish (Clarias gariepinus). American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology, 275(6), R1793-R1802.
Cerdà J., Bobe J., Babin P.J., Admon A., Lubzens E. (2008). Functional genomics and proteomics approaches for the study of gamete formation and viability in farmed finfish. Rev Fish Sci,16, pp. 58-72.
Chattoraj A, Bhattacharyya S, Basu D, Bhattacharya S, Bhattacharya S, Maitra SK (2005) Melatonin accelerates maturation inducing hormone (MIH)-induced oocyte maturation in carps. Gen Comp Endocrinol 140:145–155.
Chattoraj A., Seth M., Maitra S. K. (2008). Influence of serotonin on the action of melatonin in MIH-induced meiotic resumption in the oocytes of carp *Catla catla*. Comparative Biochemistry and Physiology A 150, 301–306.
Chaves-Pozo E., Arjona F. J., García-López A., García-Alcázar A., Meseguer J., García-Ayala A. (2008). Sex steroids and metabolic parameter levels in a seasonal breeding fish (*Sparus aurata* L.). General and comparative endocrinology, 156(3), 531-536.
Chaves-Pozo E., Liarte S., Vargas-Chacoff L., García-López A., Mulero V., Meseguer J., Mancera J. M., García-Ayala A. (2007). 17Beta-estradiol triggers postspawning in

spermatogenically active gilthead seabream (*Sparus aurata* L.) males. Biology of reproduction, 76(1), 142-148.
Ciereszko R. E., Dabrowskl K., Ciereszko A., Ebeling J., Ottobre J. S. (1997). Effects of temperature and photoperiod on reproduction of female yellow perch *Perca flavescens*: plasma concentrations of steroid hormones, spontaneous and induced ovulation, and quality of eggs. Journal of the World Aquaculture Society, 28(4), 344-356.
Clark R. W., Henderson-Arzapalo A., Sullivan C. V. (2005). Disparate effects of constant and annually-cycling daylength and water temperature on reproductive maturation of striped bass (*Morone saxatilis*). Aquaculture, 249(1), 497-513.
Cobb J., Handel M. A. (1998). Dynamics of meiotic prophase I during spermatogenesis: from pairing to division. In Seminars in cell & developmental biology (Vol. 9, No. 4, pp. 445-450). Academic Press ;
Collette B. B., Bănărescu P. (1977). Systematics and zoogeography of the fishes of the family Percidae. Journal of the Fisheries Board of Canada, 34(10), 1450-1463.
Copeland P. A., Thomas P. (1989). Control of gonadotropin release in the Atlantic croaker *Micropogonias undulatus*: Evidence for lack of dopaminergic inhibition. General and comparative endocrinology, 74(3), 474-483.
Copp G. H., Bianco P. G., Bogutskaya N. G., Erős T., Falka I., Ferreira M. T., Fox M. G., Freyhol J., Gozlan R. E., Grabowska J., Kováč V., Moreno-Amich R., Naseka A. M., Peňáz M., Povž M., Przybylski M., Robillard M., Russell I. C., Stakėnas S., Sumer S., Vila-Gispert A., Wiesner C. (2005). To be, or not to be, a non-native freshwater fish?. Journal of Applied Ichthyology, 21(4), 242-262.
Craig J. (Ed.). (1996). Pike: biology and exploitation (Vol. 19). Springer. 300p.
Crim L. W., Idler D. R. (1978). Plasma gonadotropin, estradiol, and vitellogenin and gonad phosvitin levels in relation to the seasonal reproductive cycles of female brown trout. Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys. 18 (4), 1001-1005.
Dabrowski K., Ciereszko R.E., Ciereszko A., Toth G.P., Christ S.A., El-Saidy D., Ottobre J.S. (1996). Reproductive physiology of yellow perch (Perca flavescens). Envir and endo Cues J Appl. Ichthyol, 12, pp.139-148.
Davie A., Porter M. J., Bromage N. R., Migaud H. (2007a). The role of seasonally altering photoperiod in regulating physiology in Atlantic cod (*Gadus morhua*). Part I. Sexual maturation. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 64(1), 84-97.
Davie A., Mazorra de Quero C., Bromage N., Treasurer J., Migaud, H. (2007b). Inhibition of sexual maturation in tank reared haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) through the use of constant light photoperiods. Aquaculture, 270(1), 379-389
De Silva S.S., Nguyen T.T.T., Turchini G.M., Amarasinghe U.S., Abery N.W. (2009) Alien species in aquaculture and biodiversity: a paradox in food production. Ambio 38, N°1, 25-28.
De Vlaming V., Vodicnik M. J. (1978). Seasonal effects of pinealectomy on gonadal activity in the goldfish, *Carassius auratus*. Biology of reproduction, 19(1), 57-63.
Deelder C., Willemsen J., (1964). Synopsis of biological data on pike-perch *Lucioperca lucioperca* (Linnaeus 1758). FAO Fisheries Synopsis 28, 1-52.
Demska-Zakes K., Zakes Z. (2002). Controlled spawning of pikeperch, *Stizostedion lucioperca*, in lake cages. Czech Journal of Animal Science-UZPI (Czech Republic).

Devlin R.H., Nagahama Y. (2002). Sex determination and sex differentiation in fish: an overview of genetic, physiological and environmental influences. Aquaculture 208: 191-364
Diana S.D., Mackay, W.C. (1979). Timing and magnitude of energy deposition and loss in the body, liver, and gonads of northern pike (*Esox lucius*). J. Fish. Res. Bd Can. 36, 481–487.
Dil H. (2008). The European market of pikeperch for human consumpation. In: Percid Fish Culture From Research to Production, 23-24 January 2008, Namur. (Eds Fontaine P., Kestemont P., Teletchea F., Wang N.) Presses universitaires de Namur. pp 15-16. ISBN : 978-2-87037-582-2
Divers S. L., McQuillan H. J., Matsubara H., Todo T., Lokman P. M. (2010) Effects of reproductive stage and 11-ketotestosterone on LPL mRNA levels in the ovary of the shortfinned eel. J Lipid Res. 51(11):3250-3258.
Dufour S., Sebert M. E., Weltzien F. A., Rousseau K., Pasqualini C. (2010). Neuroendocrine control by dopamine of teleost reproduction. Journal of fish biology, 76(1), 129-160.
Ekström P., Meissl H. (1997). The pineal organ of fishes. Reviews in Fish Biology and Fisheries 7, 199–284.
Ekström P., Meissl H. (2003). Evolution of photosensory pineal organs in new light: the fate of neuroendocrine photoreceptors. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences, 358(1438), 1679-1700.
El-Sayed A. F. M., Kawanna M. (2007). Effects of photoperiod on growth and spawning efficiency of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus* L.) broodstock in a recycling system. Aquaculture Research, 38(12), 1242-1247.
Elizur A. (2009). The KiSS1/GPR54 system in fish. Peptides, 30(1), 164-170.
Endal H. P., Taranger G. L., Stefansson S. O., Hansen T. (2000). Effects of continuous additional light on growth and sexual maturity in Atlantic salmon, *Salmo salar*, reared in sea cages. Aquaculture, 191(4), 337-349.
Escaffre A. M., Billard R., (1976). Le cycle spermatogénétique du Gardon *Rutilus rutilus*. Cah. Lab. Montereau 3: 43–46.
Everard M. (2007). Roach, the fresh water environment and sustainability. Environmental scientist pp 4-5.
Falcón J. (1999). Cellular circadian clocks in the pineal. Progress in neurobiology, 58(2), 121-162.
Falcón J., Besseau L., Sauzet S., Fuentès M., Boeuf G. (2007). Mélatonine et régulations neuroendocrines chez le poisson. Journal de la Société de Biologie, 201(1), 21-29.
Falcón J., Bolliet V., Ravault J. P., Chesneau D., Ali M. A., Collin J. P. (1994). Rhythmic secretion of melatonin by the superfused pike pineal organ: thermo-and photoperiod interaction. Neuroendocrinology, 60(5), 535-543.
FAO (2014). La situation mondiale des pêches et de l'aquaculture. Rome. 255 p.
FAO (2012). La situation mondiale des pêches et de l'aquaculture. Rome. 241p.
© FAO 2005-2014. National Aquaculture Sector Overview. Vue générale du secteur aquacole national - Tunisie. National Aquaculture Sector Overview Fact Sheets. Texte par Missaoui N. Dans: Département des pêches et de l'aquaculture de la FAO [en ligne]. Rome. Mis à jour 28 mars 2012. [Consulté le 25 April 2014]. http://www.fao.org/fishery/countrysector/naso_tunisia/fr

© FAO 2012-2014. Cultured Aquatic Species Information Programme. *Sander lucioperca*. Cultured Aquatic Species Information Programme. Text by Zakęś, Z. In: FAO Fisheries and Aquaculture Department [online]. Rome. Updated 1 January 2012. [Consulté le 25 April 2014]. http://www.fao.org/fishery/culturedspecies/Sander_lucioperca/en

FAO FISHSTAT (2014). Global Capture Production (Dataset). Mise à jour : 10 janvier 2014. Consulté le 25 April 2014. URI: http://data.fao.org/ref/af556541-1c8e-4e98-8510-1b2cafba5935.html?version=1.0

Fauconneau B. (2004). Diversification, domestication et qualité des produits aquacoles. Productions Animales, 17 (3), 227-236.

Fernald R. D., White R. B. (1999). Gonadotropin-releasing hormone genes: phylogeny, structure, and functions. Frontiers in neuroendocrinology, 20(3), 224-240.

Filby A. L., van Aerle R., Duitman J. W., Tyler C. R. (2008). The kisspeptin/ gonadotropin-releasing hormone pathway and molecular signaling of puberty in fish. Biology of Reproduction 78, 278–289.

FISHBASE (2014). Eds Froese, R. and D. Pauly. FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org ; version (04/2014).

Fontaine P. (2009). Développement de la pisciculture continentale européenne et domestication de nouvelles espèces. Cah. Agric. 18 (2-3):144-147

Fontaine P. (2004). L'élevage de la perche commune, une voie de diversification pour l'aquaculture continentale. INRA Prod. Anim. 17 (3):189-193

Fontaine P. (2004a) Avancée récente des connaissances en perciculture. Aquafilia 1 : 5-8.

Fontaine P., Legendre M., Vandeputte M., Fostier A. (2009). Domestication de nouvelles espèces et développement durable de la pisciculture. Cah. Agric. 18 (2-3):119-124

Fontaine P., Kestemont P., Melard C. (2008). Farming of Eurasian Perch. Vol. 1–Juvenile Production. Aquaculture explained, (24), 16-22.

Fontaine P., Teletchea F., Fostier A. (2007). De la domestication des percidés au développement d'une approche générique de lé domestication. Premières journées recherche filière piscicole 3-4 juillet 2007-Paris.

Fontaine P., Pereira C., Wang N., Marie M., (2006). Influence of pre-inductive photoperiod variations on Eurasian perch *Perca fluviatilis* broodstock response to an inductive photothermal programme. Aquaculture 255, 410–416.

Fontaine P., Vlavonou R., Tamazouzt L., Terver D., Masson G. (1994). Essai d'élevage de perches sevrées en eau recyclée : résultats préliminaires. Cah. Ethol. Appl. 13 :411-420

Fostier A., Jalabert B. (2004) Domestication et reproduction chez les poisons. INRA Prod. Anim. 17 : 199-204

Frost W. E., Kipling C. (1967). A study of reproduction, early life, weight-length relationship and growth of pike, *Esox lucius* L., in Windermere. The Journal of Animal Ecology, 651-693.

Fukada Y., Okano T. (2002). Circadian clock system in the pineal gland. Molecular Neurobiology 25, 19-30.

Gagné F., Blaise C. (2000) Organic Alkali-Labile Phospates in biological materials: a generic assay to detect vitellogenin in biological tissues. Environmental Toxicology Vol. 15, Issue 3, pp 243-247.

Garcia-Berthou E. (1999). Spatial heterogeneity in roach (*Rutilus rutilus*) diet among contrasting basins within a lake. Archiv für Hydrobiologie, 146(2), 239-256.

Garc a-Hernández M. P., Koide Y., Dıaz M. V., Kawauchi H. (1997). Isolation and Characterization of Two Distinct Gonadotropins from the Pituitary Gland of Mediterranean Yellowtail, *Seriola dumerilii* (Risso, 1810). General and comparative endocrinology, 106(3), 389-399.
Garg S. K. (1988). Pinealectomy, ovarian activity and vitellogenin levels in the catfish, *Heteropneustes fossilis* (Bloch), exposed to various combinations of photoperiods. Resprod. Nutr. Dévelop. 28:265-274
Geraudie P., Gerbron M., Hill E., Minier C. (2010a, Online 2009). Roach (*Rutilus rutilus*) reproductive cycle: a study of biochemical and histological parameters in a low contaminated site. Fish physiology and biochemistry, 36(3), 767-777.
Geraudie P., Gerbron M., Minier C. (2010b). Seasonal variations and alterations of sex steroid levels during the reproductive cycle of male roach (*Rutilus rutilus*). Marine environmental research, 69, S53-S55.
Gido K. B., Schaefer J. F., Pigg J. (2003) Patterns of fish invasions in the great plains of North America. Biol. Conserv. 118 : 121-31.
Gillet C. (1989). Le déroulement de la fraie des principaux poissons lacustres. Hydroécologie Appliquée, 1, 117-143.
Gillet C., Quetin, P. (2006). Effect of temperature changes on the reproductive cycle of roach in Lake Geneva from 1983 to 2001. Journal of fish biology, 69(2), 518-534.
Gillet C., Breton B., Billard R. (1978). Seasonal effects of exposure to temperature and photoperiod regimes on gonad growth and plasma gonadotropin in goldfish, *Carassius auratus*. Reprod. Nutr. Dev. 4, 1045–1049.
Girin M., Devauchelle N. (1978). Décalage de la période de reproduction par raccourcissement des cycles photopériodique et thermique chez les poisons marins. Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys. 18:1059-1065.
Goetz F. W. (1983). Hormonal control of oocyte final maturation and ovulation in fishes. Fish physiology, 9 (Part B), 117-170.
Gokhale S. V. (1957). Seasonal histological changes in the gonads of the whiting (*Gadus merlangus* L.) and the Norway pout (*G esmarkii* Nilsson). Ind. J. Fisheries 4:92-11
Goubier J., Souchon Y. (1982). Contrôle de l'époque de reproduction du brochet par retard de maturation. Bulletin Français de Pisciculture, (286), 247-254.
Goudswaard P.C., Witte F., Katunzi E.F.B. (2002). The tilapiine fish stock of lake Victoria before and after the Nile perch upsurge. J. Fish Biol. 60 : 838-856.
Gross M.R. (1998) One species with two biologies: Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the wild and in aquaculture. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 55 : 131–144.
Groupe d'experts de haut niveau (2014). La durabilité de la pêche et de l'aquaculture au service de la sécurité alimentaire et de la nutrition. Rapport du Groupe d'experts de haut niveau sur la sécurité alimentaire et la nutrition du Comité de la sécurité alimentaire mondiale, Rome 2014.
Hansen T., Karlsen Ø., Taranger G. L., Hemre G. I., Holm J. C., Kjesbu O. S. (2001). Growth, gonadal development and spawning time of Atlantic cod (*Gadus morhua*) reared under different photoperiods. Aquaculture, 203(1), 51-67.
Henderson B.A., Wong J.L., Nepszy S.J. (1996) Reproduction of Walleye in lake Erie : allocation of energy. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 53, 127-133.

Hermelink B., Wuertz S., Rennert B., Kloas W., Schulz C. (2013) Temperature control of pikeperch (*Sander lucioperca*) maturation in recirculating aquaculture systems – induction of puberty and course of gametogenesis. Aquaculture 400-401:36-45
Hermelink B., Wuertz S., Trubiroha A., Rennert B., Kloas W., Schulz C. (2011). Influence of temperature on puberty and maturation of pikeperch, *Sander lucioperca*. General and Comparative Endocrinology 172 : 282–292.
Hicks B. J. (2003). Biology and potential impacts of rudd (*Scardinius erythrophthalmus* L.) in New Zealand. In Munro, R. (Ed). Managing invasive freshwater fish in New Zealand. Proceedings of a workshop hosted by Department of Conservation. May 10-12, 2001, (pp.49-58). Hamilton, New Zealand: Department of Conservation.
Higashino T., Miura T., Miura C., Yamauchi, K. (2003). Effects of two sex steroid hormones on early oogenesis in Japanese huchen (*Hucho perryi*). Fish Physiology and Biochemistry 28, 343–344.
Hildahl J., Taranger G. L., Norberg B., Haug T. M., Weltzien F. A. (2013). Differential regulation of GnRH ligand and receptor genes in the brain and pituitary of Atlantic cod exposed to different photoperiod. General and comparative endocrinology, 180, 7-14.
Hishamunda N. Poulain F. Ridler N. (2011). Analyse prospective du développement de l'aquaculture: la méthode Delphi. FAO Document technique sur les pêches et l'aquaculture. No. 521. Rome, FAO. 77p.
Hokanson K. (1977). Temperature requirements of some percids and adaptations to the seasonal temperature cycles. Journal of Fisheries Resources Board Canada 34: 1524–1550.
Holmqvist B. I., Ostholm T., Ekström, P. (1992a). Dil tracing in combination with immunocytochemistry for analysis of connectivities and chemoarchitectonics of specific neural systems in a teleost, the Atlantic salmon. Journal of neuroscience methods, 42(1), 45-63.
Holzberg D., Albrecht U. (2003). The circadian clock: a manager of biochemical processes within the organism. Journal of neuroendocrinology, 15(4), 339-343.
Howell R. A., Berlinsky D. L., Bradley T. M. (2003). The effects of photoperiod manipulation on the reproduction of black sea bass, *Centropristis striata*. Aquaculture, 218(1), 651-669.
Hubenova T., Zaikov A., Vasileva P. (2007). Investigation on fecundity, follicles and free embryo size of pond-reared pike (*Esox lucius*) of different age and size. Aquaculture International 15: 235-240.
Huntingford F.A. (2004) Implications of domestication and rearing conditions for the behavior of cultivated fishes. J. of Fish Biol. 65 : 122–142.
Hyllner S. J., Haux C. (1995). Vitelline envelope proteins in teleost fish. In Proceedings of the Fifth International Symposium on the Reproductive Physiology of fish, Vol. 95, pp. 10-12.
Imsland A. K., Folkvord A., Jónsdóttir Ó. D., Stefansson S. O. (1997). Effects of exposure to extended photoperiods during the first winter on long-term growth and age at first maturity in turbot (*Scophthalmus maximus*). *Aquaculture*, *159*(1), 125-141.
Ipsos (2014). Les Français et le consommer local. Enquête Ipsos pour « Bienvenue à la ferme ». http://www.ipsos.fr/decrypter-societe/2014-02-12-consommer-local-ce-que-veulent-francais. Consulté le 16/07/2014.
ITIS Retrieved [21 octobre 2014], from the Integrated Taxonomic Information System (ITIS) (http://www.itis.gov). Last Updated: Monday, 29-Sep-2014.

Jafri S. I. H. (1990). Gametogenesis in roach, *Rutilus rutilus* (L.) (Cyprinidae: Teleostei). Pakistan Journal of Zoology, 22(4), 361-377.
Jalabert B. (1976). Contrôle de la reproduction par les facteurs externes chez les poisons. Oceanis 2:141-150
Jamet J.L., Desmolles F. (1994). Growth, reproduction and condition of roach (*Rutilus rutilus* L.), perch (*Perca fluviatilis* L.) and ruffe (*Gymnocephalus cernuus* L.) in eutrophic lake Aydat (France), Int. Rev. Ges. Hydrobiol. 79, 305–322.
Jobling M. (2010) Chapter 4. Farmed fish and their characteristics. In: Finfish Aquaculture Diversification (eds N. Le François, M. Jobling, C. Carter and P. Blier). CABI, Oxfordshire, pp. 88–99.
Kadmon G., Gordin H., Yaron Z. (1985) Breeding-related growth of captive *Sparus aurata* (Teleostei, Perciformes). Aquaculture 46, 299-305.
Kagawa H., Young G., Adachi S., Nagahama Y. (1982). Estradiol-17β production in amago salmon (*Oncorhynchus rhodurus*) ovarian follicles: Role of the thecal and granulosa cells. General and comparative endocrinology, 47(4), 440-448.
Kagawa H., Young G., Nagahama Y. (1984). *In vitro* estradiol-17β and testosterone production by ovarian follicles of the goldfish *Carassius auratus*. General and comparative endocrinology, 54(1), 139-143.
Kah O., Lethimonier C. Lareyre J.J. (2004). La GnRH à travers le règne animal. Journal de la Société de Biologie 198:53-60.
Kah O., Anglade I., Leprêtre E., Dubourg P., de Monbrison D. (1993). The reproductive brain in fish. Fish physiology and biochemistry, 11(1-6), 85-98.
Kaiya H., Miyazato M., Kangawa K., Peter R. E., Unniappan S. (2008). Ghrelin: a multifunctional hormone in non-mammalian vertebrates. Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology, 149(2), 109-128.
Kanda S., Nishikawa K., Karigo T., Okubo K., Isomae S., Abe H., Daisuke K., Oka Y. (2010). Regular pacemaker activity characterizes gonadotropin-releasing hormone 2 neurons recorded from green fluorescent protein-transgenic medaka. Endocrinology, 151(2), 695-701.
Kestemont P. (1990). Dynamic aspects of ovogenesis in an asynchronous fish, the gudgeon *Gobio gobio* L. (Teleostei, Cyprinidae), under controlled temperature and photoperiod conditions. Aquatic living resources, 3(01), 61-74.
Kestemont P., Mélard C., Fiogbé E., Vlavonou R., Masson G., (1996). Nutritional and animal husbandry aspects of rearing early life stages of Eurasian perch *Perca fluviatilis*. J. Appl. Ichthyol. 12 : 157-165.
Khoo K. H. (1979). The histochemistry and endocrine control of vitellogenesis in goldfish ovaries. Canadian Journal of Zoology, 57(3), 617-626.
Kime D. E., Scott A. P. (1993). In vitro synthesis of 20α-reduced and of 11 and 21-oxygenated steroids and their sulfates by testes of the goldfish (*Carassius auratus*): testicular synthesis of corticosteroids. Fish Physiology and Biochemistry 11, 287–292.
Klein D. C. (2007). Arylalkylamine N-acetyltransferase: "the Timezyme". Journal of Biological Chemistry, 282(7), 4233-4237.
Knapp R., Carlisle S. L. (2011). Testicular Function and Hormonal Regulation in Fishes. (Eds Norris et Lopez 2011). In Hormones and Reproduction of Vertebrates, Volume 1-Fishes p 43-51]

Koide Y., Itoh H., Kawauchi H. (1993). Isolation and characterization of two distinct gonadotropins, GTHI and GTHII, from bonito (*Katsuwonus plelamis*) pituitary glands. International journal of peptide and protein research, 41(1), 52-65.
Kopiejewska W. (2003). Determination of frequency distribution of oocytes at different maturity phases in the ovaries of roach, *Rutilus rutilus* (L.). Acta Ichthyologica et Piscatoria (Poland).
Korzelecka A., Winnicki A. (1998). Peculiarities of Embryogenesis in *Scardinius erythrophthalmus* L., EJPAU 1(1), © Wydawnictwo Uniwersytetu Przyrodniczego we Wroclawiu: http://www.ejpau.media.pl/volume1/issue1/fisheries/art-01.html (accès 21 mai 2014).
Kucharczyk D., Kujawa R., Mamcarz A., Wyszomirska E. (1997) Artificial spawning in bream (*Abramis brama* (L.)). Pol. Arch. Hydrobiol 44:201-205
Kumar R. S., Trant J. M. (2001a). Piscine glycoprotein hormone (gonadotropin and thyrotropin) receptors: a review of recent developments. Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology, 129(2), 347-355.
Kumar,R. S., Ijiri S., Trant, J. M. (2001b). Molecular biology of the channel catfish gonadotropin receptors: 2. Complementary DNA cloning, functional expression, and seasonal gene expression of the follicle-stimulating hormone receptor. Biology of reproduction, 65(3), 710-717.
Langeron, M. (1942) Précis de Microscopie: Technique-Expérimentation-Diagnostic. Masson et Cie, Paris. 1339 pp.
Lappalainen J., Tarkan A. S. (2007). Latitudinal gradients in onset date, onset temperature and duration of spawning of roach. Journal of Fish Biology, 70(2), 441-450.
Lappalainen J., Dörner H., Wysujack K. (2003). Reproduction biology of pikeperch (*Sander lucioperca* (L.))–a review. Ecology of Freshwater Fish, 12(2), 95-106.
Le Cren E. D. (1951). The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch (*Perca fluviatilis*). The Journal of Animal Ecology, 201-219.
Le François N.R., Otton D. Werstink G (2010a). Chapter 5. Considarations for the selection and commercialization of new or alternate species. Chapter 4. Farmed fish and their characteristics. In: Finfish Aquaculture Diversification (Eds N. Le François, M. Jobling, C. Carter and P. Blier). CABI, Oxfordshire, pp. 100-114
Le François N., Savoie A., Blier, P. (2010b) Chapter 8. Quantitative approaches for identifying finfish species suited for sustainable and productive aquaculture. In: Finfish Aquaculture Diversification (Eds N. Le François, M. Jobling, C. Carter and P. Blier). CABI, Oxfordshire, pp. 147–177.
Le François N.R., Lemieux H., Blier P.U. (2002) Biological and technical evaluation of the potential of marine and anadromous fish species for cold-water mariculture. Aquaculture Research 33 : 95-108.
Le Menn F., Cerdá J., Babin P. J. (2007). Ultrastructural aspects of the ontogeny and differentiation of ray-finned fish ovarian follicles. In: Babin, P.J., Cerdá, J., Lubzens, E., 1394 (Eds.), The Fish Oocyte: from Basic Studies to Biotechnological Applications. Kluwer. Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, pp. 1-37
Le Rouzic J. (2011) De nouvelles connaissances et outils pour lutter contre l'anémie infectieuse du saumon. © INRA http://www.inra.fr/Entreprises-Monde-agricole/Resultats-

innovation-transfert/Toutes-les-actualites/anemie-infectieuse-du-saumon. Consulté le 15/07/2014, [Mise à jour le 07/06/2013]
Leder E. H., Danzmann R. G., Ferguson M. M. (2006). The candidate gene, clock, localizes to a strong spawning time quantitative trait locus region in rainbow trout. The Journal of Heredity 97, 74–80.
Legendre M., Albaret J. J. (1991). Maximum observed length as an indicator of growth rate in tropical fishes. Aquaculture, 94(4), 327-341.
Liao I.C., Huang Y.S. (2000) Methodological approach used for the domestication of potential candidates for aquaculture. Cahiers Options Méditerranéennes 47, 97–107.
Limonta P., Moretti R. M., Marelli M. M., Motta M. (2003). The biology of gonadotropin hormone-releasing hormone: role in the control of tumor growth and progression in humans. Frontiers in neuroendocrinology, 24(4), 279-295.
Lin H.-R., Van Der Kraak G., Zhou X.-J., Liang J.-Y., Peter R.E., Rivier J.E., Vale W.W., 1988. Effects of [D-Arg^{6}, Trp^{7}, Leu^{7}, Pro^{9}NEt]-luteinizing hormone-releasing hormone (sGnRH-A) and [D-Ala^{6}, Pro^{9}NEt]-luteinizing hormone-releasing hormone (LHRHA), in combination with pimozide or domperidone, on gonadotropin release and ovulation in the Chines loach and common carp. Gen. Comp. Endocrinol., 69: 3 l-40.
Linard, B., Anglade, I., Corio, M., Navas, J. M., Pakdel, F., Saligaut, C. & Kah, O. (1996). Estrogen receptors are expressed in a subset of tyrosine hydroxylase-positive neurons of the anterior preoptic region in the rainbow trout. Neuroendocrinology 63, 156–65.
Linard, B., Bennani, S., Saligaut, C. (1995). Involvement of estradiol in a catecholamine inhibitory tone of gonadotropin release in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). General and Comparative Endocrinology 99, 192–196.
Lofts B., Pickford G. E., Atz J. W. (1968). The effects of low temperature and cortisol on testicular regression in the hypophysectomized fish *Fundulus heteroclitus*. Biol. Bull., 134, 74-86.
Loir M., Sourdaine P., Mendis-Handagama S. M., Jégou B. (1995). Cell-cell interactions in the testis of teleosts and elasmobranchs. Microscopy research and technique, 32(6), 533-552.
Lokman P. M., George K. A., Divers S. L., Algie M., Young G. (2007) 11-Ketotestosterone and IGF-I increase the size of previtellogenic oocytes from shortfinned eel, *Anguilla australis*, in vitro, Reproduction 133, 955-967
Lorenzen K., Beveridge M. C. M., Mangel M. (2012). Cultured fish: integrative biology and management of domestication and interactions with wild fish. Biol. Reviews 87 : 639–660
Lubzens E., Cerdà J., Young G., Bobe J. (2010). Oogenesis in teleost fish: How fish eggs are formed. Gen. Comp. Endocrinol. 165:367-389
Lukšiene D., Sandström O. (1994). Reproductive disturbance in a roach (*Rutilus rutilus*) population affected by cooling water discharge. Journal of fish biology, 45(4), 613-625.
Lukšiene D., Svedäng H. (1997). A review on fish reproduction with special reference to temperature anomalies. Fiskeriverket, Kustlaboratoriet, Oregrund.
Lukšienė D., Sandström O., Lounasheimo L., Andersson J. (2000). The effects of thermal effluent exposure on the gametogenesis of female fish. Journal of Fish Biology, 56(1), 37-50.
Lynch M., O'Hely M. (2001) Captive breeding and the genetic fitness of natural populations. Conserv Genet 2 : 363-78

M'Hetli M., Ben Khemis I., Hamza N., Turki B., Turki, O. (2011). Allometric growth and reproductive biology traits of pikeperch *Sander lucioperca* at the southern edge of its range. *Journal of fish biology*, *78*(2), 567-579.
M'Hetli M., 2001. Le sandre *Stizostedion lucioperca* (Linnaeus, 1758) (Téléostéen Percidae) poisson allochtone : Etude biologique et essai d'optimisation des critères de l'élevage. Tunis: Université de Tunis El Manar. 136 p.
MacArthur R.H., Wilson E.O. (1967). The theory of island biogeography. Princeton Univ. Press, Princeton, N.J. 203 p.
Mairesse G. (2005) Déterminisme ante mortem et variabilité de la qualité nutritionnelle, technologique et organoleptique (couleur et morphologie) de la perche commune *Perca fluviatilis* (L.). Thèse, Institut national polytechnique de Lorraine.
Maitra S. K., Chattoraj A. (2007). Role of photoperiod and melatonin in the regulation of ovarian functions in Indian carp *Catla catla*: basic information for future application. Fish Physiology and Biochemistry, 33(4), 367-382.
Maitra S. K., Chattora A., Bhattacharyya S. (2005). Implication of melatonin in oocyte maturation in Indian major carp *Catla catla*. Fish Physiology and Biochemistry 31, 201–207.
Malison J. A., Procarione L. S., Kayes T. B., Hansen J. F., Held J.A. (1998) Induction of out-of-season spawning in walleye (*Stizostedion vitreum*), Aquaculture 163, 151-161.
Mañanós E. L., Zanuy S., Carrillo M. (1997). Photoperiodic manipulations of the reproductive cycle of sea bass (*Dicentrarchus labrax*) and their effects on gonadal development, and plasma 17ß-estradiol and vitellogenin levels. Fish Physiology and Biochemistry, 16(3), 211-222.
Mann R. H. K. (1973). Observations on the age, growth, reproduction and food of the roach *Rutilus rutilus* (L.) in two rivers in southern England. Journal of Fish Biology, 5(6), 707-736.
MARM (2010). Diversification in aquaculture: A tool for sustainability. pp 109. ISBN: 978-84-491-1122-8.
Martinez-Chavez C. C., Minghetti M., Migaud H., (2008b). GPR54 and rGnRH I gene expression during the onset of puberty in Nile tilapia. General and Comparative Endocrinology 156, 224–233.
Martin-Robichaud D. J., Berlinsky D. L. (2004). The effects of photothermal manipulation on reproductive development in female haddock *Melanogrammus aeglefinus* L. Aquaculture Research, 35(5), 465-472.
Masuda T., Iigo M., Mizusawa K., Aida K. (2003). The existence of extra-retinal and extra-pineal photoreceptive organ regulating gonadal development of ayu, *Plecoglossus altivelis*. Fish physiology and Biochemistry 28, 433–434.
Mattei X. (1970). Spermiogenèse comparée des poissons. In: Baccetti, B. (Ed.), Comparative Spermatology. Academic Press, New York, pp. 57–72.
Mattheeuws A., Genin M., Detollenaere A., Micha, J. C. (1981). Etude de la reproduction du gardon (*Rutilus rutilus*) et des effets d'une élévation provoquée de la température en Meuse sur cette reproduction. Hydrobiologia, 85(3), 271-282.
McGinnity P., Prodohl P., Ferguson A., Hynes R. O. Maolileidigh R .N, Baker N., Cotter D., Rogan G., Taggart J., Cross T., O'Hea B., Cooke D. (2003). Fitness reduction and potential extinction of wild populations of Atlantic salmon, *Salmo salar*, as a result of interactions with escaped farm salmon. *Proc. R. Soc. Lond.* B 270 : 2443–2450.

Medford B.A., Mackay W.C. (1978). Protein and lipid content of gonads, liver, and muscle of Northern pike (*Esox lucius*) in relation to gonad growth. J. Fish. Res. Bd Can. 35, 213–219.
Melamed P., Rosenfeld H., Elizur A., Yaron Z. (1998). Endocrine regulation of gonadotropin and growth hormone gene transcription in fish. Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Pharmacology, Toxicology and Endocrinology, 119(3), 325-338.
Mélard C., Baras E., Mary L., Kestemont P. (1996a). Relationships between stocking density, growth, cannibalism and survival rate in intensively cultured larvae and juveniles of perch (*Perca fluviatilis*). In Annales Zoologici Fennici 33 : 643-652).
Migaud H., Davie A., Taylor J. F. (2010). Current knowledge on the photoneuroendocrine regulation in temperate fish species. Journal of Fish Biology 76, 27–68.
Migaud H., Davie A., Martinez Chavez C. C., Al-Khamees S. (2007. Evidence for differential photic regulation of pineal melatonin synthesis in teleosts. J. Pineal Res. 43, 327–335.
Migaud H., Wang N., Gardeur J.-N., Fontaine P. (2006). Effect of photoperiod on reproductive performances in Eurasian perch *Perca fluviatilis*. Aquaculture 252: 385–393.
Migaud H.., Gardeur J.-N., Kestemont P., Fontaine P. (2004a). Off-season spawning of Eurasian perch *Perca fluviatilis*. Aquaculture International 12: 87–102.
Migaud H., Fontaine P., Kestemont P., Wang N., Brun-Bellut J. (2004b) Influence of photoperiod on the onset of gonadogenesis in Eurasian perch *Perca fluviatilis*. Aquaculture 241:561-574
Migaud H., Mandiki R., Gardeur J.-N., Kestemont P., Bromage N., Fontaine P., (2003). Influence of photoperiod regimes on the Eurasian perch gonadogenesis and spawning, Fish Physiol. Biochem. 28, 395-397.
Migaud H., Fontaine P., Sulistyo I., Kestemont P., Gardeur,J.-N., (2002). Induction of out-of-season spawning in Eurasian perch *Perca fluviatilis*: effects of rates of cooling and cooling durations on female gametogenesis and spawning. Aquaculture 205: 253–267.
Milla S., Mandiki R., Hubermont P., Rougeot C., Mélard C., Kestemont P. (2009). Ovarian steroidogenesis inhibition by constant photothermal conditions is caused by a lack of gonadotropin stimulation in Eurasian perch. General and Comparative Endocrinology 163, 242-250.
Millot S., Péan S., Leguay D., Vergnet A., Chatain B., Bégout M. L. (2010) Evaluation of behavioral changes induced by a first step of domestication or selection for growth in the European sea bass (*Dicentrarchus labrax*): a self-feeding approach under repeated acute stress. Aquaculture 306 : 211–217
Minier C., Knigge T., Leray J., Cachot J., Maltret P., Monsinjon T., Denier X., Amara R., Selleslagh J., Hill E.M., Rotchell J.M., Puinean A.M., Peck M.R., Dussart G., Trigwell J., St Pierre S., Pringle N. et Pepper R., 2006. (2009). Analyse des risques associés aux perturbateurs endocriniens en manche orientale (ARPE). Rapport final, phase II. 190pp. © agence de l'eau artois-picardie www.eau-artois-picardie.fr *(accès 16 novembre 2011).*
Miura C., Higashino T., Miura T. (2007). A progestin and estrogen regulate early stages of oogenesis in fish. Biol. Reprod. 77: 822–828.
Miura T., Higuchi M., Ozaki Y., Ohta T., Miura C. (2006). Progestin is an essential factor for the initiation of the meiosis in spermatogenetic cells of the eel. Proc Natl Acad Sci U S A; 103:7333–7338.

Miura T., Ohta T., Miura C. I., Yamauchi K. (2003). Complementary deoxyribonucleic acid cloning of spermatogonial stem cell renewal factor. Endocrinology; 144: 5504–5510.
Miura T., Miura C. (2001). Japanese eel: a model for analysis of spermatogenesis. Zool. Sci. 2001; 18: 1055–1063.
Miura T., Miura C., Ohta T., Nader M. R., Todo T., Yamauchi K. (1999). Estradiol-17β stimulates the renewal of spermatogonial stem cells in males. Biochemical and biophysical research communications, 264(1), 230-234.
Miura T., Yamauchi K., Takahashi H., Nagahama Y. (1992). The role of hormones in the acquisition of sperm motility in salmonid fish. J Exp Zool; 261:359–363.
Moles G., Carrillo M., Mañanós E., Mylonas C. C., Zanuy S. (2007). Temporal profile of brain and pituitary GnRHs, GnRH-R and gonadotropin mRNA expression and content during early development in European sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.). General and comparative endocrinology, 150(1), 75-86.
Mommsen T. P., Walsh P. J. (1988). Vitellogenesis and oocyte assembly. Fish physiology, 11(part A), 347-406.
Morehead D. T., Ritar A. J., Pankhurst N. W. (2000). Effect of consecutive 9-or 12-month photothermal cycles and handling on sex steroid levels, oocyte development, and reproductive performance in female striped trumpeter *Latris lineate* (Latrididae). Aquaculture, 189(3), 293-305.
Morgan K., Sellar R., Pawson A. J., Lu Z. L., Millar R. P. (2006). Bovine and ovine gonadotropin-releasing hormone (GnRH)-II ligand precursors and type II GnRH receptor genes are functionally inactivated. Endocrinology, 147(11), 5041-5051.
Müller-Belecke A., Zienert S. (2008). Out-of-season spawning of pike perch (*Sander lucioperca* L.) without the need for hormonal treatments. Aquaculture Research, 39(12), 1279-1285.
Muscalu-Nagy C., Appelbaum S., Gospič D. (2011). A New Method for Out-of-Season Propagation for Northern Pike (Esox Lucius, L.). Scientific Papers Animal Science and Biotechnologies, 44(2), 31-34.
Myers R. A., Worm B. (2003). Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. *Nature* 423: 280–283.
Mylonas C.C., Fostier A. Zanuy S. (2010) Broodstock management and hormonal manipulations of fish reproduction. General and Comparative Endocrinology 165, 516–534.
Nabissi M., Soverchia L., Polzonetti-Magni A. M., Habibi H. R. (2000). Differential splicing of three gonadotropin-releasing hormone transcripts in the ovary of seabream (*Sparus aurata*). Biology of reproduction, 62(5), 1329-1334.
Nagahama Y. (1994) Endocrine regulation of gametogenesis in fish. Int. J. Dev. Biol. 38, 217-229.
Nagahama Y. (1983). The functional morphology of teleost gonads. Fish physiology, 9 (Part A), 223-275.
Naylor R., Burke M. (2005) Aquaculture and ocean resources: Raising tigers of the sea. Annu. Rev. Environ. Resour. 30:185–218
Noaksson E., Gustavsson B., Linderoth M., Zebühr Y., Broman D., Balk L. (2004). Gonad development and plasma steroid profiles by HRGC/HRMS during one reproductive cycle in

reference and leachate-exposed female perch (*Perca fluviatilis*). Toxicology and applied pharmacology, 195(2), 247-261.
Nõges P., Järvet A. (2005). Climate driven changes in the spawning of roach (*Rutilus rutilus* (L.)) and bream (*Abramis brama* (L.)) in the Estonian part of the Narva River basin. Boreal Environment Research, 10(1), 45-55.
Norris D. O. (2007). Vertebrate Endocrinology. San Diego, CA: Academic Press. 580p.
Okada T., Kawazoe I., Kimura S., Sasamoto Y., Aida K., Kawauchi H. (1994). Purification and characterization of gonadotropin I and II from pituitary glands of tuna (*Thunnus obesus*). International journal of peptide and protein research, 43(1), 69-80.
Olivereau M., Olivereau J. (1979). Effect of estradiol-17b on the cytology of the liver, gonads and pituitary, and on plasma electrolytes in the female freshwater eel. Cell Tissue Res., 199, 431-454.
Palevitch O., Kight K., Abraham E., Wray S., Zohar Y., Gothilf Y. (2007). Ontogeny of the GnRH systems in zebrafish brain: in situ hybridization and promoter-reporter expression analyses in intact animals. Cell and tissue research, 327(2), 313-322.
Papadodol M. (1972). Nouvelles données concernant la biologie de la reproduction de la Brème (*Abramis brama* L.) du cours inférieur du Danube (Roumain). Studii Cercet. Biol. Ser. Biol. Anim. 14:393-400
Parhar I. S. (2002). Cell migration and evolutionary significance of GnRH subtypes. Progress in brain research, 141, 3-17.
Pandi-Perumal S. R., Srinivasan V., Maestroni G. J. M., Cardinali D. P., Poeggeler B., Hardeland R. (2006). Melatonin, Nature's most versatile biological signal? FEBS Journal 273, 2813–2838.
Patiño R., Sullivan C. V. (2002). Ovarian follicle growth, maturation, and ovulation in teleost fish. Fish Physiology and Biochemistry, 26(1), 57-70.
Peter R.E., Trudeau V.L., Sloley B.D. (1991) Brain regulation of reproduction in teleosts. Bull. Inst. Zool., Academia Sinica, Monograph 16, 89–118.
Peter R.E., Chang J.P., Nahorniak C.S., Omeljaniuk R.J., Sokolowska M., Shih S.H., Billard R. (1986). Interactions of catecholamines and GnRH in regulation of gonadotropin secretion in teleost fish, Recent Prog. Horm. Res. 42, 513–548.
Peter R. E., Crim L. W. (1978). Hypothalamic lesions of goldfish : effects on gonadal recrudescence and gonadotropin secretion. Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys., 18, 819-823.
Peyon P., Baloche S., Burzawa-Gerard E. (1996). Potentiating effect of growth hormone on vitellogenin synthesis induced by 17b-estradiol in primary culture of female silver eel (Anguilla anguilla L.) hepatocytes. Gen. Comp. Endocrinol. 102, 263–273.
Piferrer, F. (2011). Nuevos elementos reguladores de la reproducción de los peces. XIII Congreso Nacional de Acuicultura.
Podhorec P., Socha M., Sokolowska-Mikolajczyk M., Policar T., Svinger V. W., Drozd B., Kouril J. (2012). Dopamine control of LH release in the tench (*Tinca tinca*). General and Comparative Endocrinology 175, 34–38.
Poncin P. (1989). Effects of different photoperiods on the reproduction of the barbel, *Barbus barbus* (L.), reared at constant temperature. Journal of fish biology, 35(3), 395-400.
Poncin P., Mélard C., Philippart J. C. (1987). Utilisation de la température et de la photopériode pour contrôler la maturation sexuelle en captivité de trois espèces de poissons

cyprinidés européens: *Barbus barbus* (L.), *Leuciscus cephalus (*L.) et *Tinca tinca* (L.). Résultats préliminaires. Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture, (304), 1-12.
Pont D., Allardi J., Belliard J., Boet P., Carrel G., Changeux T., Oberdorff T., Olivier J.M., Persat H., Poizat G. (1995) Stratégies démographiques des poissons des rivières françaises : premiers résultats. Bull. Fr. Pêche Piscic. (337-338-339) 113-119
Poulet N. (2004). Le sandre (*Sander lucioperca* (L.)): biologie, comportement et dynamique des populations en Camargue (Bouches du Rhône, France). Université de Toulouse III, p 286.
Prat F., Zanuy S., Bromage N., Carrillo M. (1999). Effects of constant short and long photoperiod regimes on the spawning performance and sex steroid levels of female and male sea bass. Journal of fish biology, 54(1), 125-137.
Prat F., Coward K., Sumpter J.P., Tyler C.R. (1998). Molecular characterization and expression of two ovarian lipoprotein receptorsn in the rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. Biol Reprod, 58, pp.1146-1153.
Price E.O. (1999) Behavioral development in animals undergoing domestication. Applied Animal Behavior Science 65, 245–271.
Quagio-Grassiotto I., Oliveira C. (2008). Sperm ultrastructure and a new type of spermiogenesis in two species of Pimelodidae, with a comparative review of sperm ultrastructure in Siluriformes (Teleostei: Ostariophysi). Zoologischer Anzeiger-A Journal of Comparative Zoology, 247(1), 55-66.
Rad F., Bozaoğlu S., Ergene Gözükara S., Karahan A., Kurt G. (2006). Effects of different long-day photoperiods on somatic growth and gonadal development in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus* L.). Aquaculture, 255(1), 292-300.
Reading B.J., Sullivan C.V. (2011). The Reproductive Organs and Processes : Vitellogenesis in fishes. In Encyclopedia of Fish Physiology, 1st Edition From Genome to Environment. (Editor-in-Chief: Anthony P. Farrell). London ; Waltham, MA : Academic Press, an imprint of Elsevier. Pp. 635-646. ISBN: 978-0-08-092323-9,
Rinchard J., Kestemont P. (1996). Comparative study of reproductive biology in single-and multiple-spawner cyprinid fish. I. Morphological and histological features. Journal of Fish Biology, 49(5), 883-894.
Remacle C. (1976). Actions hormonales sur les cellules germinales males de *Carassius auratus* L. en culture organotypique. Gen. Comp. Endocrinol. 29, 480-491.
Rodrıguez L., Begtashi I., Zanuy S., Shaw M., Carrillo M. (2001). Changes in plasma levels of reproductive hormones during first sexual maturation in European male sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.) under artificial day lengths. Aquaculture, 202(3), 235-248.
Rohr D. H., Lokman P. M., Davie P. S., Young G. (2001). 11-Ketotestosterone induces silvering-related changes in immature female short-finned eels, *Anguilla australis*, Comp. Biochem. Physiol. A: Mol. Integr. Physiol. 130, 701-714.
Rónyai A. (2007). Induced out-of-season and seasonal tank spawning and stripping of pike perch (*Sander lucioperca* L.). Aquaculture Research, 38(11), 1144-1151.
Ruzzante D.E. (1994) Domestication effects on aggressive and schooling behavior in fish. Aquaculture 120 : 1-24.
Saligaut C., Linard B., Breton B., Anglade I., Bailhache T., Kah O., Jego P. (1999). Brain aminergic systems in salmonids and other teleosts in relation to steroid feedback and gonadotropin release. Aquaculture, 177(1), 13-20.

Sandström O., Abrahamsson I., Andersson J., Vetemaa M. (1997). Temperature effects on spawning and egg development in Eurasian perch. Journal of fish Biology, 51(5), 1015-1024.
Santos E.M., Rand-Weaver M., Tyler C.R. (2001). Follicle-stimulating hormone and its alpha and beta subunits in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*): purification, characterization, development of specific radioimmunoassays, and their seasonal plasma and pituitary concentrations in females. Biol. Reprod. 65, 288–294.
Sarkar A., Upadhyay B. (2011a). Role of Photoperiod in Enhancement of Reproduction in Goldfish (*Carassius auratus*). Asian J. Exp. Biol. Sci. Vol 2(3): 544-547
Sarkar A., Upadhyay B. (2011b). Influence of photoperiod and temperature on reproduction and gonadal maturation in goldfish: *Carassius auratus*. International Journal of Applied Biology and Pharmaceutical Technology, 2(4), 352-358.
Schlumberger O., Elie P. (2008). Poissons des lacs naturels français : écologie des espèces et évolution des peuplements. Editions QUAE. 212p.
Schlumberger O., Proteau J. P. (1996). Reproduction of pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) in captivity. Journal of Applied Ichthyology 12: 149–152.
Schlumberger O., Proteau J. P. (1991). Production de juveniles de sandre (*Stizostedion lucioperca*). Aqua Revue, 36, 25-28.
Schulz R.W., Nóbrega R.H. (2011). The Reproductive Organs and Processes: Anatomy and Histology of Fish Testis. In Encyclopedia of Fish Physiology, 1st Edition From Genome to Environment. (Editor-in-Chief: Anthony P. Farrell). London ; Waltham, MA : Academic Press, an imprint of Elsevier. pp. 616-626. ISBN: 978-0-08-092323-9,
Schulz R.W., Miura T. (2002). Spermatogenesis and its endocrine regulation. Fish Physiol. Biochem. 26, 43–56.
Schulz R. W., de França L. R., Lareyre J. J., LeGac F., Chiarini-Garcia H., Nóbrega R. H., Miura T. (2010). Spermatogenesis in fish. General and comparative endocrinology, 165(3), 390-411.
Schulz R. W., Menting S., Bogerd J., de França L. R., Vilela D. A., Godinho H. P. (2005). Sertoli cell proliferation in the adult testis—evidence from two fish species belonging to different orders. Biology of reproduction, 73(5), 891-898.
Scott A. P., Sumpter J. P., Stacey N. (2010). The role of the maturation-inducing steroid, 17, 20β-dihydroxypregn-4-en-3-one, in male fishes: a review. Journal of fish biology, 76(1), 183-224.
Scott A. P., Sheldrick E. L., Flint A. P. F. (1982). Measurement of 17α,20β-dihydroxy-4-pregnen-3-one in plasma of trout (Salmo gairdneri Richardson): seasonal changesand response to salmon pituitary extract. General and Comparative Endocrinology 46,444–451.
Sébert M.-E., Legros C., Weltzien F.-A., Malpaux B., Chemineau P., Dufour S. (2008a). Melatonin activates brain dopaminergic systems in the eel with an inhibitory impact on reproductive function. J. Neuroendocrinol. 20, 917–929.
Selman S., Wallace R.A., Sarka A., Qi X. (1993). Stages of oocyte development in the zebrafish, *Brachydanio rerio*. J. Morphol. 218, 203–224.
Senthilkumaran B., Joy K. P. (1994). Effects of photoperiod alterations on day-night variations in hypothalamic serotonin content and turnover, and monoamine oxidase activity in the female catfish, *Heteropneustes fossilis (*Bloch). Fish physiology and biochemistry, 13(4), 301-307.

Shao Y. T., Arvidsson M., Trombley S., Schulz R. W., Schmitz M., Borg B. (2013). Androgen feedback effects on LH and FSH, and photoperiodic control of reproduction in male three-spined sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus*. General and comparative endocrinology, 182, 16-23.
Sherwood N. M., Wu S. (2005). Developmental role of GnRH and PACAP in a zebrafish model. General and comparative endocrinology, 142(1), 74-80.
Shewmon L. N., Godwin J. R., Murashige R. S., Daniels H. V., Losordo T. M. (2007). Environmental manipulation of growth and sexual maturation in yellow perch, *Perca flavescens*. Journal of the World Aquaculture Society, 38(3), 383-394.
Sherwood N., Eiden L., Brownstein M., Spiess J., Rivier J., Vale W. (1983). Characterization of a teleost gonadotropin-releasing hormone. Proceedings of the National Academy of Sciences, 80(9), 2794-2798.
Shimizu A. (2003). Effect of photoperiod and temperature on gonadal activity and plasma steroid levels in a reared strain of the mummichog (*Fundulus heteroclitus*) during different phases of its annual reproductive cycle. General and comparative endocrinology, 131(3), 310-324.
Simontacch, C., Boiti C., Bonaldo N., Colombo P. (1983). Induction hormonale de la ponte et étude de la biosynthèse et des niveaux plasmatiques de stéroïdes ovariens chez le brochet (*Esox lucius*). In Le Brochet: gestion dans le milieu naturel et élevage: actes du colloque organisé à Grignon (INA Paris-Grignon), les 9 et 10 septembre 1982 et portant sur la pisciculture et la gestion des populations naturelles de brochet. Editions Quae. 97p.
Sonesten L. (1991). The biology of pike-perch – a literature review. Information fran Sotvattens-laboratoriet Drottningholm 1: 68-71.
Souchon Y. (1983). La reproduction du brochet (*Esox lucius* L., 1758) dans le milieu naturel. Le Brochet: Gestion dans le Milieu Naturel et Elevage. Paris, France: INRA Publication, 21-37.
Sperry T. S., Thomas P. (1999). Identification of two nuclear androgen receptors in kelp bass (*Paralabrax clathratus*) and their binding affinities for xenobiotics: comparison with Atlantic croaker (*Micropogonias undulatus*) androgen receptors. Biology of reproduction, 61(4), 1152-1161.
Stanton M. G. (1968). Colorimetric determination of inorganic phosphate in the presence of biological material and adenosine triphosphate [J]. Anal Biochem, 22, pp. 27-34.
Sulistyo I., Rinchard J., Fontaine P., Gardeur J.N., Capdeville B., Kestemont P. (2000). Reproductive cycle and plasma levels of sex steroids in males Eurasian perch *Perca fluviatilis*. Aqua living Resour, 13, pp. 99-106.
Sulistyo I., Rinchard J., Fontaine P., Gardeur J.N., Capdeville B., Kestemont P. (1998). Reproductive cycle and plasma levels of sex steroids in female Eurasian perch *Perca fluviatilis*. Aquat. Living Resour, 11, pp. 101-110.
Sundararaj B. I., Anand T. C., Donaldson E. M. (1972). Effects of partially purified salmon pituitary gonadotropin on ovarian maintenance, ovulation, and vitellogenesis in the hypophysectomized catfish, *Heteropneustes fossilis* (Bloch). General and comparative endocrinology, 18(1), 102-114.

Suquet M. (2010) Chapter 6. A systematic market approach to species diversification: a French case study. In: Finfish Aquaculture Diversification (eds N. Le François, M. Jobling, C. Carter and P. Blier). CABI, Oxfordshire, pp. 115–131.
Suzuki K., Kawauchi H., Nagahama Y. (1988). Isolation and characterization of two distinct gonadotropins from chum salmon pituitary glands. General and comparative endocrinology, 71(2), 292-301.
Swanson P., Suzuki K., Kawauchi H., Dickhoff W. W. (1991). Isolation and characterization of two coho salmon gonadotropins, GTH I and GTH II. Biology of reproduction, 44(1), 29-38.
Szabó T. (2003). Ovulation induction in northern pike *Esox lucius* L. using different GnRH analogues, Ovaprim, Dagin and carp pituitary. Aquaculture Research, 34(6), 479-486.
Szczerbowski J.A. (1995). Inland Fisheries in Poland. The Stanislaw Sakowicz Inland Fisheries Institute, Olsztyn. 544 pp
Takeo J., Yamashita S. (1999). Two distinct isoforms of cDNA encoding rainbow trout androgen receptors. Journal of Biological Chemistry, 274(9), 5674-5680.
Tamazouzt L., Dubois J.P., Fontaine P. (1993). Productions et marchés de la perche commune (*Perca fluviatilis*) en Europe. La Pisc. fr. 114 :4-8
Taranger G. L., Carrillo M., Schulz R. W., Fontaine P., Zanuy S., Felip A. (2010). Control of puberty in farmed fish. General and Comparative Endocrinology 165: 483–515
Taranger G. L., Haux C., Stefansson S. O., Björnsson B. T., Walther B. T., Hansen T. (1998). Abrupt changes in photoperiod affect age at maturity, timing of ovulation and plasma testosterone and oestradiol-17βprofiles in Atlantic salmon, *Salmo salar*. Aquaculture, 162(1), 85-98.
Tarkan A. S. (2006). Reproductive ecology of two cyprinid fishes in an oligotrophic lake near the southern limits of their distribution range. Ecology of Freshwater Fish, 15(2), 131-138.
Tate A. E., Helfrich L. A. (1998). Off-season spawning of sunshine bass (*Morone chrysops* x *M. saxatilis*) exposed to 6-or 9-month phase-shifted photothermal cycles. Aquaculture, 167(1), 67-83.
Teletchea F., Fontaine P. (2012), Levels of domestication in fish: implications for the sustainable future of aquaculture. Fish and Fisheries, 15: 181-195. DOI: 10.1111/faf.12006
Teletchea F., Fostier A., Kamler E., Gardeur J.-N., Le Bail P. Y., Jalabert B. Fontaine P. (2009a) Comparative analysis of reproductive traits in 65 freshwater fish species: applications to the domestication of new fish species. Rev Fish Biol Fisheries 19 : 403-430.
Teletchea F., Fostier A., Le Bail P. Y., Jalabert B., Gardeur J.-N., Fontaine P. (2007) STOREFISH: a new database dedicated to the reproduction of temperate freshwater teleost fishes. Cybium 31, 227–235.
Thibault C., Falcón J., Greenhouse S.S., Lowery C.A., Gern W.A., Collin J.P. (1993). Regulation of melatonin production by pineal photoreceptor cells: role of cyclic nucleotides in the trout (*Oncorhynchus mykiss*). J. Neurochem., 61: 332-339.
Thibault C. (1969). Biologie de la reproduction chez les poisons. Cours ronéoté. Fac.Sci. Paris dans Billard R. (1980). Les possibilités de contrôle de la reproduction chez les poissons par modulation des facteurs de l'environnement et manipulations homonales. Cahiers du laboratoire de Montreau 10 :11-32

Thorpe J. E. (1989). Developmental variation in salmonid populations. Journal of Fish Biology 35, 295–303. DOI: 10.1111/j.1095-8649.
Tilgner S., Lehmann L., Westphal, U. I. (1990). Retinohypothalamic connections in vertebrates. Klin Mbl Augenheilk 197, 295–301.
Tomson T., Calonnier E., Dumonceau F. (2010). Projet d'optimisation de l'efficience des frayères artificielles flottantes et mise en place d'actions complémentaires visant à assurer le recrutement des poissons phytophiles dans les lacs de l'Eau d'Heure. © Maison Wallonne de la pêche. http://www.maisondelapeche.be/Fr/Implantation-de-frayeres-artificielles-sur-les-Lacs-de-l-Eau-d-Heure_39.html.html (Accès 23 mai 2014).
Toner E. D., Lawler G. H. (1969). Synopsis of biological data on the pike, *Esox lucius* Linnaeus 1758. Food and Agriculture Organization of the United Nations.
Trudeau V. L. (1997). Neuroendocrine regulation of gonadotrophin II release and gonadal growth in the goldfish, *Carassius auratus*. Reviews of reproduction, 2(1), 55-68.
Turner C. L. (1919) The seasonal cycle in the spermaty of the perch. J Morphol 32:681–711
Utter F., Epifanio J. (2002). Marine aquaculture: genetic potentialities and pitfalls. Rev Fish Biol Fish 12 : 59-77.
Vacher C., Mananos E. L., Breton B., Marmignon M. H., Saligaut C. (2000). Modulation of pituitary dopamine D1 or D2 recptors and secretion of follicle stimulating hormone and luteinizing hormone during the annual reproductive cycle of female rainbow trout. Journal of Endocrinology 12, 1219–1226.
Van Der Kraak G., Zacherewski T., Janz D., Sanders B., Gooch J. (1998). Comparative Endocrinology and mechanisms of endocrine modulation in fish and wildlife In book: Principles and processes for evaluating endocrine disruption in wildlife, Publisher: SETAC Press Pensacola, FL, Editors: R.J. Kendall, R.L. Dickerson, W.A. suk, J.P. Giesy, pp.97-119
Van Der Kraak G., Suzuki K., Peter R. E., Itoh H., Kawauchi H. (1992). Properties of common carp gonadotropin I and gonadotropin II. General and comparative endocrinology, 85(2), 217-229.
Vandeputte M., Launey S. (2004). Quelle gestion génétique de la domestication chez les poissons ? Inra Prod. Anim. 17 : 237-42.
Vigh B., Manzano M.J., Zádori A., Frank C.L., Lukáts A., Röhlich P., Szél A., Dávid C. (2002). Nonvisual photoreceptors of the deep brain, pineal organs and retina. Histol. Histopathol. 17, 555–590.
Vila-Gispert A., Moreno-Amich R. (2002). Life-history patterns of 25 species from European freshwater fish communities. Environmental Biology of Fishes 65: 387–400
Vitule J. R. S., Freire C. A., Simberloff D. (2009) Introduction of non-native freshwater fish can certainly be bad. Fish and Fisheries 10, 98–108.
Vøllestad L. A., L'Abée-Lund J. H. (1987). Reproductive biology of stream-spawning roach, *Rutilus rutilus*. Environmental Biology of fishes, 18(3), 219-227.
Wallace R. A., Selman K., (1990). Ultrastructural aspects of oogenesis and oocyte growth in fish and amphibians. J. Electron microsc Tech, 16, pp.175-201.
Wallace R. A., Selman K. (1981). Cellular dynamic aspects of oocyte growth in teleosts. Am. Zool. 21:325-343
Wang N. (2006) Déterminisme de la Qualité du Cycle de Reproduction chez la Perche Commune, *Perca fluviatilis* (PhD thesis). Approche Multifactorielle. Ecole doctorale Sciences

et Ingénierie des Ressources, Procédés, Produits, Environnement, Nancy University, France (in French).
Wang N., Gardeur J.-N., Henrotte E., Marie M., Kestemont P., Fontaine P. (2006). Determinism of the induction of the reproductive cycle in female Eurasian perch, *Perca fluviatilis*: effects of environmental cues and permissive factors. Aquaculture 261: 706–714.
Wang, N., Teletchea, F., Kestemont, P., Milla, S., Fontaine, P. (2010). Photothermal control of the reproductive cycle in temperate fishes. Reviews in Aquaculture 2: 209–222.
Watson L. (2008). The European market for perch (*Perca fluviatilis*). Percid Fish Culture From Research to Production, 23-24 January 2008, Namur. (Eds Fontaine P., Kestemont P., Teletchea F., Wang N.) Presses universitaires de Namur. pp 10-14. ISBN : 978-2-87037-582-2.
Weil C., Le Bail P. Y., Sabin N., Le Gac, F. (2003). In vitro action of leptin on FSH and LH production in rainbow trout (*Onchorynchus mykiss*) at different stages of the sexual cycle. General and Comparative Endocrinology 130, 2–12.
Weil C., Bougoussa-Houade, M., Gallais C., Itoh S., Sekine S., Valotaire Y. (1995). Preliminary evidence suggesting variations of GtH 1 and GtH 2 mRNA levels at different stages of gonadal development in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. General and comparative endocrinology, 100(3), 327-333.
Weltzien F. A., Norberg B., Swanson P. (2003). Isolation and characterization of FSH and LH from pituitary glands of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.). General and comparative endocrinology, 131(2), 97-105.
Williams M.J. (2008) Who will supply world demands for fish? Asian Fisheries Science 21, 229–256.
Winemiller K. O. (1989). Patterns of variation in life history among South American fishes in seasonal environments. *Oecologia*, *81*(2), 225-241.
Winemiller K. O., Rose K. A (1992). Patterns of life-history diversification in North American fishes : implications for population regulation. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 49: 2196-2218.
Wootton R. J. (1998). Ecology of Teleost Fishes. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. 386p.
Worthington A. D., Macfarlane N. A. A., Easton K. W. (1982). Controlled reproduction in the roach (*Rutilus rutilus* L.). In Proceedings of the International Symposium on Reproductive Physiology of Fish, Wageningen, the Netherlands, 2-6 August 1982/CJJ Richter and HJT Goos (compilers).
Wullimann M. F., Meyer D. L. (1990). Phylogeny of putative cholinergic visual pathways through the pretectum to the hypothalamus in teleost fish. Brain Behaviour and Evolution 36, 14–29.
Yamamoto N., Parhar I. S., Sawai N., Oka Y., Ito H. (1998). Preoptic gonadotropin-releasing hormone (GnRH) neurons innervate the pituitary in teleosts. Neuroscience research, 31(1), 31-38.
Yaron Z., Levavi-Sivan B. (2011). Endocrine regulation of fish reproduction. In Encyclopedia of Fish Physiology, 1st Edition From Genome to Environment. (Editor-in-Chief: Anthony P. Farrell). London ; Waltham, MA : Academic Press, an imprint of Elsevier. Pp. 1500-1508. ISBN: 978-0-08-092323-9.

Young G., Ueda H., Nagahama Y. (1983). Estradiol-17b and 17a.20b-dihydroxy-4-pregnen-3-one production by isolated ovarian follicles of amago salmon (*Oncorhynchus rhodurus*) in response to mammalian pituitary and placental hormones and salmon gonadotropin. Gen. Comp. Endocrinol. 52, 329–335.
Yu S. M. Y., Ge W. (2007). The GH-IGF axis and its potential role in the ovary of zebrafish, *Danio rerio*. Biology of Reproduction 77, 81–81.
Zachmann A., Ali M. A., Falcón J. (1992). Melatonin and its effects in fishes: an overview. In: Ali MA, ed. Rhythms in Fishes. New York, NY: Plenum Press, 1992: 149–165.
Zakęś Z., Demska-Zakęś K. (2009). Controlled reproduction of pikeperch *Sander lucioperca* (L.): a review. Archives of Polish Fisheries, 17(4), 153-170.
Zakęś Z., Szczepkowski M. (2004). Induction of out-of-season spawning of pikeperch, *Sander lucioperca* (L.). Aquaculture International, 12(1), 11-18.
Zaporozhets O.M., Zaporozhets G.V. (2004). Interaction between hatchery and wild Pacific salmon in the Far East of Russia: a review. Rev Fish Biol Fish 14 : 305-19.
Zhu D., Yang K., Gul Y., Song W., Zhang X., Wang W. (2014). Effect of photoperiod on growth and gonadal development of juvenile Topmouth Gudgeon *Pseudorasbora parva*. Environmental Biology of Fishes, 97(2), 147-156.
Zohar Y., Elizur A., Sherwood N. M., Powell J. F. F., Rivier J. E., Zmora N. (1995). Gonadotropin-releasing activities of the three native forms of gonadotropin-releasing hormone present in the brain of gilthead Seabream *Sparus aurata*. Gen. And Comp. Endocrino. 97, 289-299.

LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Production mondiale en Millions de tonnes de l'aquaculture continentale et de la mariculture entre 1980 et 2012.

Figure 2 : Production aquacole en millions de tonnes des principales espèces ou groupes d'espèces de poissons d'eau douce en 2010 (FAO 2012).

Figure 3 : Production mondiale de la perche commune (en tonnes) par la pêche (source FAO FISHSTAT 2014).

Figure 4 : Production aquacole mondiale (en tonnes) de la perche commune (source FAO FISHSTAT 2014).

Figure 5 : Production mondiale du sandre (en tonnes) par la pêche (source FAO FISHSTAT 2014).

Figure 6 : Production aquacole mondiale (en tonnes) du sandre (source FAO FISHSTAT 2014).

Figure 7 : Production mondiale (en tonnes) du brochet par pêche de capture (source FAO FISHSTAT 2014).

Figure 8 : Production aquacole mondiale (en tonnes) du brochet (source FAO FISHSTAT 2014).

Figure 9 : Production mondiale du gardon (en tonnes) par la pêche (source FAO FISHSTAT 2014).

Figure 10 : Production aquacole mondiale (en tonnes) du gardon (source FAO FISHSTAT 2014).

Figure 11 : Production mondiale du rotengle (en tonnes) par la pêche (source FAO FISHSTAT 2014).

Figure 12 : Production aquacole mondiale (en tonnes) du rotengle (source FAO FISHSTAT 2014).

Figure 13 : Dendrogramme issu de la classification hiérarchique ascendante de 65 espèces de poissons d'eau douce tempérée basée sur l'analyse de 29 traits reproducteurs. 10 principaux groupes ont été déterminés (Teletchea *et al.* 2009a).

Figure 14 : Description schématique des stades de l'ovogenèse chez le bar blanc d'Amérique Morone americana. Les ovogonies se multiplient par mitose pour donner des ovocytes primaires qui initient la première division méiotique. La phase de croissance primaire a lieu avec une incorporation de vésicules vitellines et une différenciation des couches folliculaires. La vitellogenèse a lieu ensuite avec une incorporation des globules vitellins, puis la maturation méiotique finale avec la rupture de la vésicule germinale et l'émission du premier globule polaire (adapté d'après Reading et Sullivan 2011).

Figure 15 : Les différents stades cellulaires observés lors de la spermatogenèse chez le poisson zèbre Danio rerio. Les segments des tubules spermatogéniques illustrent les différents stades. L'épithélium germinal comporte les cellules de sertoli (SE) et les cellules germinales. Il est délimité par la lame basale (BL) et les cellules myoïdes péritubulaires (MY). On observe aussi sur le schéma les cellules de Leydig (LE), les vaisseaux sanguins (BV), les spermatogonies A indifférenciées (Aund*/Aund), les spermatogonies A différenciées (Adiff), les spermatogonies B (B), les spermatocytes primaires au stade leptotène/zygotène (Z/L), les spermatocytes primaires au stade pachytène (P), les spermatocytes au stade diplotène/en métaphase I (D/MI), les spermatocytes secondaires en métaphase II (S/MII), les spermatides précoces (E1), intermédiaires (E2) et finaux (E3) et les spermatozoïdes (SZ) (Schulz *et al.* 2010).

Figure 16 : Modèle de contrôle photopériodique du cycle de reproduction chez les poissons d'eau douce tempérée adapté de Van Der Kraak *et al.* (1998) et Migaud *et al.* (2010). Les flèches jaunes représentent les informations lumineuses, les flèches vertes représentent un effet stimulateur alors que

les flèches oranges représentent un effet inhibiteur. Les flèches en pointillé représentent les voies encore méconnues. Les vagues en ligne brisées représentent les horloges endogènes.

Figure 17 : le métabolisme des stéroïdes dans les gonades des téléostéens. Suite à l'interaction entre les gonadotrophines (FSH et LH) avec leurs récepteurs, la protéine StAR est rapidement synthétisée dans le cytoplasme. Elle s'associe au cholestérol et facilite son transfert à l'intérieur des mitochondries pour entrer en contact avec le cytochrome P450, enzyme de clivage de chaine latérale (P450scc). D'autres enzymes stéroïdogéniques entrent en jeu par la suite pour synthétiser les stéroïdes sexuels. Les flèches blanches indiquent les voies possibles de synthèse d'androgènes et les flèches grises, celles des progestènes (Melamed et Sherwood 2005).

Figure 18 : le contrôle endocrinien de la gonadogenèse chez les femelles des téléostéens lors de la vitellogenèse (a) et la maturation ovocytaire finale (b). DA : dopamine, FSH : hormone folliculo-stimulante, LH : hormone lutéinisante, MIS : stéroïde inducteur de la maturation, DHP : 17α,20β-dihydroxy-4-pregnen-3-one ; 20β-S : 17α,20β-trihydroxy-4-pregnen-3-one, MPF : facteur promoteur de la maturation (Yaron et Levavi-Sivan 2011).

Figure 19 : Schéma illustrant les principales influences hormonales sur la spermatogenèse chez les téléostéens. Le niveau de ploïdie des cellules germinales est indiqué par 2n ou 1n. Les flèches circulaires indiquent les phases de prolifération cellulaire (cellule souche spermatogoniale et spermatogonie B). La ligne verticale brisée à travers les cellules de Sertoli sépare le contrôle hormonal du renouvellement cellulaire et de la prolifération. La 11KT est représentée en dehors des cellules de Leydig pour refléter les autres sites de synthèse (hors testicules). 17α-OHP4 : 17α-hydroxyprogesterone, 17,20βP : 17,20β-dihydroxypregn-4-en-3-one, AMH : hormone anti-Müllerienne, E2 : 17β-œstradiol, 11-KT : 11-kétotestostérone, T : testostérone, FSH : hormone folliculo-stimulante, LH : hormone lutéinisante, P450c17 : 17α-hydroxylase (Knapp et Carlisle 2011).

Figure 20 : Variations de la température de l'eau et de la durée de la photophase (a), et de l'indice gonado-somatique (GSI) et du diamètre ovocytaire (OD) (b) chez les femelles de perche au cours d'un cycle de reproduction (1995-1996) dans l'étang de Lindre, Moselle, France (adapté d'après Sulistyo *et al.* 1998).

Figure 21 : Cycle de reproduction des femelles de sandre en Camargue. Les moyennes mensuelles de l'IGS (barres) et de la température de l'eau (courbe) sont représentées. Les différentes phases du cycle sexuel sont indiquées (Poulet 2004).

Figure 22 : Synthèse des résultats obtenus par Hermelink *et al.* (2011). En haut, les différents protocoles thermiques appliqués qui ont conduit à des variations différentes d'IGS (graphique en bas à gauche) avec des IGS plus importants au temps III et V chez les femelles ayant subi une baisse de la température de 24° à 9°C (en bleu), de 24° à 12°C (vert) et de 24° à 15°C (en violet). En bas à droite sont présentées les répartitions des différents stades ovocytaires chez les femelles avec une présence plus importante d'ovocytes en mi-vitellogenèse au temps V chez les femelles ayant subi une baisse de 24° à 9, 12 et 15°C.

Figure 23 : Les variations de l'IGS et des stades ovocytaires durant un cycle reproductif annuel chez les femelles du brochet du Nord âgées de trois ans (Lac Ste Anne ; Billard *et al.* 1983a).

Figure 24 : Les variations de l'IGS et des stades spermatogoniques durant un cycle reproductif annuel chez les mâles du brochet du Nord. Spg B : spermatogonie B, Spc : spermatocyte, Spt : spermatide, Spz : spermatozoïde (Lac Ste Anne ; Billard *et al.* 1983a).

Figure 25 : Variations annuelles de l'IGS chez les mâles (en haut) et les femelles (en bas) du gardon en haute Normandie (Geraudie *et al.* 2010a, Geraudie *et al.* 2010b).

Figure 26 : Les variations annuelles de température (trait discontinu) et d'IGS chez les femelles (trait continu vert) et les mâles (trait continu noir) de rotengle dans le Lac Spanca, Turquie (Tarkan 2006).

Figure 27 : Structures expérimentales présentes sur le site de la Bouzule (a) et plan de répartition des espèces et des traitements photopériodiques sur les 12 bacs utilisés (b).

Figure 28 : Variations naturelles de la température de l'eau des bassins (en rouge, courbe de tendance en noir avec R^2=0.74) et de la photophase (en bleu) durant l'expérimentation et les dates des prélèvements.

Figure 29 : Photographie d'une salle climatisée équipée de bacs de 500L couverts par une bâche de polyéthylène (a), schéma d'un bassin de 500L fonctionnant en circuit fermé. 1 : volume utile, 2 : arrivée d'air sous pression, 3 : diffuseur d'air, 4 : évacuation d'eau équipée d'une crépine, 5 : pompe immergée (750L/h), 6 : stérilisateur équipée d'une lampe UV, 7 : compartiment d'eau filtrée, 8 : mousses de filtration, 9 : compartiment de décantation et de filtration, 10 : évacuation du trop plein, 11 : vanne de vidange. Les flèches indiquent le sens de la circulation de l'eau.

Figure 30 : Répartition des différentes espèces et des modalités de traitement photopériodique au sein des deux salles climatisées.

Figure 31 : Représentations graphiques de la photophase naturelle (courbe bleue en continu), de la photophase constante (courbe bleue en pointillé) et de la température de l'eau souhaitée (courbe rouge) appliquées au cours de l'expérimentation et positionnement des dates des prélèvements.

Figure 32 : Répartition des différentes espèces et modalités de traitement photopériodique dans la salle expérimentale.

Figure 33 : Représentations graphiques de la photophase naturelle (courbe bleue en continu), de la photophase constante (courbe bleue en pointillé) et de la température de l'eau souhaitée (courbe rouge) appliquées au cours de l'expérimentation et positionnement des dates des prélèvements

Figure 34 : les différents stades de développement observés dans les ovaires de gardon (Grossissement : 10x, échelle (barre rouge) : 200µm). 1 : ovogonie, 2 : ovocyte protoplasmique, 3 : ovocyte au stade alvéole corticale précoce, 4 : ovocyte au stade alvéole cortical tardif, 5 : ovocyte vitellogénique (précoce).

Figure 35 : Les différents stades de développement asynchrone observés dans les testicules des brochets (Grossissement : 40x, échelle (barre rouge) : 20µm). 1 : spermatogonie A, 2 : spermatogonie B (précoce-tardive), 3 : spermatocyte au stade pachytène, 4 : spermatocyte au stade diplotène/méiose 1, 5 : spermatide E1, 6 : spermatide E2, 7 spermatide E3, 8 : spermatozoïde.

Figure 36 : Les différents stades de développement synchrone observés dans les testicules des perches (Grossissement : 40x, échelle (barre rouge) : 20µm). 1 : spermatogonie A, 2 : spermatogonie B, 3 : spermatocyte au stade pachytène, 4 : spermatocyte au stade diplotène/méiose 1, 6 : spermatide E2, 7 : spermatide E3, 8 : spermatozoïde.

Figure 37 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur l'indice gonado-somatique IGS chez les femelles de perche (a) et de sandre (b) (moyennes ± erreur standard). Les différentes lettres indiquent des différences statistiquement significatives ($p<0.05$). Pour la perche, N= 11, 15 et 19 pour PC et 13, 18 et 21 pour PN à J1, J68 et J153 respectivement. Pour le sandre, N= 9, 10 et 14 pour LC et 14, 15 et 19 pour PN à J1, J68 et J153 respectivement.

Figure 38 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur les taux d'abondance des stades de développement ovocytaire observés dans les ovaires

des femelles de perche (a) et de sandre (b) et sur le diamètre ovocytaire (moyennes ± erreur standard). S1 : ovocyte protoplasmique, S2 : alvéole corticale précoce, S3 : alvéole corticale tardif, S4 : vitellogenèse précoce, S5 : vitellogenèse tardive. Les différentes lettres indiquent des différences statistiquement significatives ($p<0.05$). Pour chaque espèce, N=3 pour chaque modalité et chaque temps de prélèvement.

Figure 39 : Effet du traitement photopériodique (PN : photopériode naturelle, PC : photopériode constante, EC : éclairement continu) sur l'indice gonado-somatique IGS chez les mâles de perche (a) et de sandre (b) (moyennes ± erreur standard). Les différentes lettres indiquent des différences statistiquement significatives ($p<0.05$). Pour la perche, N=13, 9 et 14 pour PC et 11, 6 et 13 pour PN à J1, J68 et J153 respectivement. Pour le sandre, N= 11, 11 et 17 pour LC et 7, 6 et 10 pour PN à J1, J68 et J153 respectivement.

Figure 40 : Effet du traitement photopériodique (PN : photopériode naturelle, PC : photopériode constante) sur les taux d'abondance des stades de développement spermatique observés dans les testicules de perche (a) et de sandre (b). SPGA : spermatogonie A, SPGB : spermatogonie B, SPC : spermatocyte, SPD : spermatide, SPZ : spermatozoïde. Pour chaque espèce, N=3 pour chaque modalité et chaque temps de prélèvement.

Figure 41 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur les teneurs plasmatiques en E2 chez les femelles de perche (a) et de sandre (b) (moyennes ± erreur standard). Les différentes lettres indiquent des différences statistiquement significatives ($p<0.05$). Pour la perche, N= 11, 15 et 19 pour PC et 13, 18 et 21 pour PN à J1, J68 et J153 respectivement. Pour le sandre, N= 9, 10 et 14 pour LC et 14, 15 et 19 pour PN à J1, J68 et J153 respectivement.

Figure 42 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur les teneurs plasmatiques en ALP chez les femelles de perche (a) et de sandre (b) (moyennes ± erreur standard). Les différentes lettres indiquent des différences statistiquement significatives ($p<0.05$). Pour la perche, N= 11, 15 et 19 pour PC et 13, 18 et 21 pour PN à J1, J68 et J153 respectivement. Pour le sandre, N= 9, 10 et 14 pour LC et 14, 15 et 19 pour PN à J1, J68 et J153 respectivement.

Figure 43 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur les teneurs plasmatiques en T chez les femelles de perche (a) et de sandre (b) (moyennes ± erreur standard). Les différentes lettres indiquent les différences statistiquement significatives ($p<0.05$) dues à l'effet de l'interaction, les astérisques indiquent les différences significatives ($p<0.05$) dues à l'effet du traitement photopériodique seul. Pour la perche, N= 11, 15 et 19 pour PC et 13, 18 et 21 pour PN à J1, J68 et J153 respectivement. Pour le sandre, N= 9, 10 et 14 pour LC et 14, 15 et 19 pour PN à J1, J68 et J153 respectivement.

Figure 44 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur les teneurs plasmatiques en 11KT chez les femelles de perche (a) et de sandre (b) (moyennes ± erreur standard). Les différentes lettres indiquent des différences statistiquement significatives ($p<0.05$). Pour la perche, N= 11, 15 et 19 pour PC et 13, 18 et 21 pour PN à J1, J68 et J153 respectivement. Pour le sandre, N= 9, 10 et 14 pour LC et 14, 15 et 19 pour PN à J1, J68 et J153 respectivement.

Figure 45 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur les teneurs plasmatiques en E2 chez les mâles de perche (a) et de sandre (b) (moyennes ± erreur standard). Les lettres en majuscules indiquent les différences statistiquement significatives ($p<0.05$) dues à l'interaction, les lettres en minuscules indiquent les différences significations ($p<0.05$)

dues à l'effet du temps seul. Pour la perche, N=13, 9 et 14 pour PC et 11, 6 et 13 pour PN à J1, J68 et J153 respectivement. Pour le sandre, N= 11, 11 et 17 pour LC et 7, 6 et 10 pour PN à J1, J68 et J153 respectivement.

Figure 46 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur les teneurs plasmatiques en T chez les mâles de perche (a) et de sandre (b) (moyennes ± erreur standard). Les différentes lettres indiquent des différences statistiquement significatives ($p<0.05$). Pour la perche, N=13, 9 et 14 pour PC et 11, 6 et 13 pour PN à J1, J68 et J153 respectivement. Pour le sandre, N= 11, 11 et 17 pour LC et 7, 6 et 10 pour PN à J1, J68 et J153 respectivement.

Figure 47 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur les teneurs plasmatiques en 11KT chez les mâles de perche (a) et de sandre (b) (moyennes ± erreur standard). Les différentes lettres indiquent des différences statistiquement significatives ($p<0.05$). Pour la perche, N=13, 9 et 14 pour PC et 11, 6 et 13 pour PN à J1, J68 et J153 respectivement. Pour le sandre, N= 11, 11 et 17 pour LC et 7, 6 et 10 pour PN à J1, J68 et J153 respectivement.

Figure 48 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur l'indice gonado-somatique IGS chez les femelles de perche (moyennes ± erreur standard). Les différentes lettres indiquent des différences statistiquement significatives ($p<0.05$). N=17, 10 et 9 pour PC et 15, 10 et 12 pour PN à J1, J64 et J152 respectivement.

Figure 49 : Effet du traitement photopériodique (PN : photopériode naturelle, PC : photopériode constante) sur les taux d'abondance des stades de développement ovocytaire observés dans les ovaires des femelles de perche et sur le diamètre ovocytaire (moyennes ± erreur standard). S1 : ovocyte protoplasmique, S2 : alvéole corticale précoce, S3 : alvéole corticale tardif, S4 : vitellogenèse précoce, S5 : vitellogenèse tardive. Les différentes lettres indiquent des différences statistiquement significatives ($p<0.05$). N=3 pour chaque modalité et chaque temps de prélèvement.

Figure 50 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur l'indice gonado-somatique IGS chez les mâles de perche (a) et de brochet (b) (moyennes ± erreur standard). Les différentes lettres indiquent des différences statistiquement significatives ($p<0.05$). Pour la perche, N=17, 10 et 9 pour PC et 15, 10 et 12 pour PN à J1, J64 et J152 respectivement. Pour le brochet, N= 17, 12 et 15 pour PC et 18, 12 et 15 pour PN à J1, J64 et J152 respectivement.

Figure 51 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur les taux d'abondance des stades spermatiques observés dans les testicules de perches (a) et de brochet (b). SPGA : spermatogonie A, SPGB : spermatogonie B, SPC : spermatocyte, SPD : spermatide, SPZ : spermatozoïde. Pour chaque espèce, N=3 pour chaque modalité et chaque temps de prélèvement.

Figure 52 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur les teneurs plasmatiques en E2 (a) et en ALP (b) des femelles de perche (moyennes ± erreur standard). Les différentes lettres indiquent des différences statistiquement significatives ($p<0.05$). N=17, 10 et 9 pour PC et 15, 10 et 12 pour PN à J1, J64 et J152 respectivement.

Figure 53 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur les teneurs plasmatiques en T (a) et en 11KT (b) des femelles de perche (moyennes ± erreur standard). Les différentes lettres indiquent des différences statistiquement significatives ($p<0.05$). N=17, 10 et 9 pour PC et 15, 10 et 12 pour PN à J1, J64 et J152 respectivement.

Figure 54 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur les teneurs plasmatiques en E2 chez les mâles de perche (a) et de brochet (b) (moyennes ± erreur standard). Les lettres en majuscules indiquent les différences significatives ($p<0.05$) dues à l'effet de l'interaction entre le temps et le traitement photopériodique. Les lettres en minuscules et les astérisques indiquent les différences significatives ($p<0.05$) dues à l'effet du temps ou du traitement photopériodique respectivement. Pour la perche, N=17, 10 et 9 pour PC et 15, 10 et 12 pour PN à J1, J64 et J152 respectivement. Pour le brochet, N= 17, 12 et 15 pour PC et 18, 12 et 15 pour PN à J1, J64 et J152 respectivement.

Figure 55 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur les teneurs plasmatiques en T chez les mâles de perche (a) et de brochet (b) (moyennes ± erreur standard). Les différentes lettres indiquent des différences statistiquement significatives ($p<0.05$). Pour la perche, N=17, 10 et 9 pour PC et 15, 10 et 12 pour PN à J1, J64 et J152 respectivement. Pour le brochet, N= 17, 12 et 15 pour PC et 18, 12 et 15 pour PN à J1, J64 et J152 respectivement.

Figure 56 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur les teneurs plasmatiques en 11KT chez les mâles de perche (a) et de brochet (b) (moyennes ± erreur standard). Les différentes lettres indiquent des différences statistiquement significatives ($p<0.05$). Pour la perche, N=17, 10 et 9 pour PC et 15, 10 et 12 pour PN à J1, J64 et J152 respectivement. Pour le brochet, N= 17, 12 et 15 pour PC et 18, 12 et 15 pour PN à J1, J64 et J152 respectivement.

Figure 57 : Effet du traitement photopériodique (PN : photopériode naturelle, PC : photopériode constante) sur l'indice gonado-somatique IGS (moyennes ± erreur standard) chez les femelles de perche (a), de gardons (b) et de rotengle (c). Les différentes lettres indiquent des différences statistiquement significatives ($p<0.05$). Pour la perche, N=17, 16 et 17 pour PC et 21, 13 et 10 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement. Pour le gardon, N= 8, 11 et 11 pour PC et 8, 9 et 12 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement. Pour le rotengle, N= 12, 8 et 11 pour PC et 9, 11 et 10 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement.

Figure 58 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur les taux d'abondance des stades de développement ovocytaire observés dans les ovaires des femelles de perche (a) de gardon (b) et de rotengle (c) et sur le diamètre ovocytaire (moyennes ± erreur standard). S1 : ovocyte protoplasmique, S2 : alvéole corticale précoce, S3 : alvéole corticale tardif, S4 : vitellogenèse précoce, S5 : vitellogenèse tardive, S6 : atrésie. Les différentes lettres indiquent des différences statistiquement significatives ($p<0.05$) Pour chaque espèce, N=3 pour chaque modalité et chaque temps de prélèvement.

Figure 59 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur l'indice gonado-somatique IGS chez les mâles de perche (a), de gardon (b) et de rotengle (c), (moyennes ± erreur standard). Les différentes lettres indiquent des différences statistiquement significatives ($p<0.05$). Pour la perche, N=5, 10 et 10 pour PC et 5, 6 et 5 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement. Pour le gardon, N= 10, 11 et 9 pour PC et 10, 11 et 11 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement. Pour le rotengle, N= 5, 12 et 9 pour PC et 9, 10 et 9 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement.

Figure 60 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur les taux d'abondance des stades spermatiques observés dans les testicules de perche (a) de gardon (b) et de rotengle (c). SPGA : spermatogonie A, SPGB : spermatogonie B, SPC :

spermatocyte, SPD : spermatide, SPZ : spermatozoïde Pour chaque espèce, N=3 pour chaque modalité et chaque temps de prélèvement.

Figure 61 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur les teneurs plasmatiques de E2 chez les femelles de perche (a), de gardon (b) et de rotengle (c), (moyennes ± erreur standard). Les différentes lettres indiquent des différences statistiquement significatives ($p<0.05$). Pour la perche, N=17, 16 et 17 pour PC et 21, 13 et 10 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement. Pour le gardon, N= 8, 11 et 11 pour PC et 8, 9 et 12 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement. Pour le rotengle, N= 12, 8 et 11 pour PC et 9, 11 et 10 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement.

Figure 62 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur les teneurs plasmatiques en ALP chez les femelles de perche (a), de gardon (b) et de rotengle (c) (moyennes ± erreur standard). Les lettres en majuscules indiquent les différences significatives ($p<0.05$) dues à l'effet de l'interaction entre le temps et le traitement photopériodique et les lettres en minuscules indiquent les différences significatives dues à l'effet du temps seul. Pour la perche, N=17, 16 et 17 pour PC et 21, 13 et 10 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement. Pour le gardon, N= 8, 11 et 11 pour PC et 8, 9 et 12 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement. Pour le rotengle, N= 12, 8 et 11 pour PC et 9, 11 et 10 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement.

Figure 63 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur les teneurs plasmatiques en T chez les femelles de perche (a), de gardon (b) et de rotengle (c) (moyennes ± erreur standard). Les différentes lettres indiquent des différences statistiquement significatives ($p<0.05$).). Pour la perche, N=17, 16 et 17 pour PC et 21, 13 et 10 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement. Pour le gardon, N= 8, 11 et 11 pour PC et 8, 9 et 12 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement. Pour le rotengle, N= 12, 8 et 11 pour PC et 9, 11 et 10 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement.

Figure 64 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur les teneurs plasmatiques en 11KT chez les femelles de perche (a), de gardon (b) et de rotengle (c) (moyennes ± erreur standard). Les lettres en majuscules indiquent les différences significatives ($p<0.05$) dues à l'effet de l'interaction entre le temps et le traitement photopériodique. Les lettres en minuscules et les astérisques indiquent les différences significatives ($p<0.05$) dues à l'effet du temps ou du traitement photopériodique respectivement. Pour la perche, N=17, 16 et 17 pour PC et 21, 13 et 10 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement. Pour le gardon, N= 8, 11 et 11 pour PC et 8, 9 et 12 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement. Pour le rotengle, N= 12, 8 et 11 pour PC et 9, 11 et 10 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement.

Figure 65 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur les teneurs plasmatiques de E2 chez les mâles de perche (a), de gardon (b) et de rotengle (c) (moyennes ± erreur standard). Les différentes lettres indiquent des différences statistiquement significatives ($p<0.05$). Pour la perche, N=5, 10 et 10 pour PC et 5, 6 et 5 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement. Pour le gardon, N= 10, 11 et 9 pour PC et 10, 11 et 11 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement. Pour le rotengle, N= 5, 12 et 9 pour PC et 9, 10 et 9 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement.

Figure 66 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur les teneurs plasmatiques de T chez les mâles de perche (a), de gardon (b) et de rotengle (c), (moyennes ± erreur standard). Les différentes lettres indiquent des différences statistiquement significatives ($p<0.05$). Pour la perche, N=5, 10 et 10 pour PC et 5, 6 et 5 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement. Pour le gardon, N= 10, 11 et 9 pour PC et 10, 11 et 11 pour PN à J1, J78 et J149

respectivement. Pour le rotengle, N= 5, 12 et 9 pour PC et 9, 10 et 9 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement.

Figure 67 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur les teneurs plasmatique de 11KT chez les mâles de perche (a), de gardon (b) et de rotengle (c) (moyennes ± erreur standard). Les différentes lettres indiquent des différences statistiquement significatives ($p<0.05$). Pour la perche, N=5, 10 et 10 pour PC et 5, 6 et 5 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement. Pour le gardon, N= 10, 11 et 9 pour PC et 10, 11 et 11 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement. Pour le rotengle, N= 5, 12 et 9 pour PC et 9, 10 et 9 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement.

Figure 68 : Comparaison des espèces en fonction de la convergence ou divergence des réponses obtenues pour les paramètres morpho-anatomiques (indice gonado-somatique IGS, taux d'abondance des stades de développement ovocytaire TA et diamètre ovocytaire DO) chez les femelles de perche commune, de sandre, de gardon, de rotengle (présente étude) et de perchaude (1 : Shewmon *et al.* 2007) au traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, ligne continue, PC : photophase constante, pointillé). OP : ovocyte protoplasmique, AC : alvéole corticale, OV : ovocyte vitellogénique, A : atrésie.

Figure 69 : Comparaison des espèces en fonction de la convergence ou divergence des réponses des paramètres physiologiques (E2, ALP, T et 11KT) chez les femelles de perche commune, de sandre, de gardon, de rotengle (présente étude) et de perchaude (1 : Shewmon *et al.* 2007) au traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, ligne continue, PC : photophase constante, pointillé).

Figure 70 : Comparaison des espèces en fonction de la convergence ou divergence des réponses des paramètres morpho-anatomiques (indice gonado-somatique IGS, taux d'abondance des stades de développement spermatogénique TA) chez les mâles de perche commune, de sandre, de gardon, de brochet, de rotengle (présente étude) et de perchaude (1 : Shewmon *et al*. 2007) au traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, ligne continue, PC : photophase constante, pointillé). SG : spermatogonie, SC : spermatocyte, S : spermatide et spermatozoïde, IM : immature, Sp : spermiant.

Figure 71 : modèle de contrôle photopériodique du cycle de reproduction chez les téléostéens d'eau tempérée. Les informations photiques sont matérialisées par les flèches jaunes, les voies de régulation sont matérialisées par des flèches noires pleines quand elles sont connues et des flèches noires en pointillées quand elles sont méconnues. Les horloges endogènes sont matérialisées par les oscillations en pointillé (d'après Migaud *et al.* 2010)

Figure 72 : Comparaison des espèces en fonction de la convergence ou divergence des réponses des paramètres physiologiques (T, 11KT et E2) chez les mâles de perche commune, de sandre, de gardon, de brochet, de rotengle (présente étude) et de perchaude (1 : Shewmon et al. 2007) au traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, ligne continue, PC : photophase constante, pointillé).

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Production et utilisation des produits aquatiques issus des pêches et de l'aquaculture dans le monde (plantes aquatiques non comprises, totaux arrondis, données 2012 provisoires ; FAO 2012, 2014).

Tableau 2 : Bilan des avantages et des inconvénients de la diversification de la pisciculture continentale via la domestication de nouvelles espèces (d'après Fontaine 2009 et Fontaine *et al.* 2009).

Tableau 3 : Typologie du déterminisme environnemental des cycles de reproduction chez les femelles des espèces d'eaux douces basées sur un analyse de la littérature zootechnique (adapté d'après Wang *et al.* 2010).

Tableau 4 : Exemples de classifications basées sur la stratégie r et K.

Tableau 5 : Guildes reproductives des téléostéens (Balon 1975).

Tableau 6 : Tableau de synthèse de la répartition des espèces d'étude en fonction des différentes classifications présentées ci-dessus.

Tableau 7 : Classification taxonomique des espèces d'étude (ITIS 2014).

Tableau 8 : Récapitulatif des connaissances concernant le rôle des facteurs d'éclairement dans l'inhibition et l'induction des cycles de reproduction des espèces étudiées.

Tableau 9 : Coefficients de variation intra- et inter-plaque pour les trois stéroïdes sexuels dosés par la technique ELISA.

Tableau 10 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur les indicateurs morpho-anatomiques (moyennes ± erreur standard) chez les femelles de perche (rouge) et de sandre (bleu) : les facteurs de conditions K1 et K2, les indices hépato-somatique IHS (%) et viscéro-somatique IVS (%). Les lettres en majuscules indiquent les différences significatives ($p<0.05$). Pour la perche, N= 15 et 19 pour PC et 18 et 21 pour PN à J68 et J153 respectivement. Pour le sandre, N= 10 et 14 pour LC et 15 et 19 pour PN à J68 et J153 respectivement.

Tableau 11 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur les indicateurs morpho-anatomiques (moyennes ± erreur standard) chez les mâles de perche (rouge) et de sandre (bleu) : les facteurs de conditions K1 et K2, les indices hépato-somatique IHS (%) et viscéro-somatique IVS (%). Les lettres en majuscules indiquent les différences significatives ($p<0.05$). Pour la perche, N= 9 et 14 pour PC et 6 et 13 pour PN à J68 et J153 respectivement. Pour le sandre, N= 11 et 17 pour LC et 6 et 10 pour PN à J68 et J153 respectivement.

Tableau 12 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur les indicateurs morpho-anatomiques (moyennes ± erreur standard) chez les femelles de perche (rouge) : les facteurs de conditions K1 et K2, les indices hépato-somatique IHS (%) et viscéro-somatique IVS (%). Les lettres en minuscules et les astérisques indiquent les différences significatives ($p<0.05$) dues à l'effet du temps ou du traitement photopériodique respectivement. N=17, 10 et 9 pour PC et 15, 10 et 12 pour PN à J1, J64 et J152 respectivement.

Tableau 13 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur les indicateurs morpho-anatomiques (moyennes ± erreur standard) chez les mâles de perche (rouge) et de brochet (noir) : les facteurs de condition K1 et K2, les indices hépato-somatique IHS (%) et viscéro-somatique IVS (%). Les lettres en majuscules indiquent les différences

significatives ($p<0.05$) dues à l'effet de l'interaction entre le temps et le traitement photopériodique, les lettres en minuscules et les astérisques indiquent les différences significatives ($p<0.05$) dues à l'effet du temps ou du traitement photopériodique respectivement. Pour la perche, N=17, 10 et 9 pour PC et 15, 10 et 12 pour PN à J1, J64 et J152 respectivement. Pour le brochet, N= 17, 12 et 15 pour PC et 18, 12 et 15 pour PN à J1, J64 et J152 respectivement.

Tableau 14 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur les indicateurs morpho-anatomiques (moyennes ± erreur standard) chez les femelles de perche (rouge), du gardon (vert) et du rotengle (violet) : les facteurs de condition K1 et K2, les indices hépato-somatique IHS (%) et viscéro-somatique IVS (%). Les lettres en majuscules indiquent les différences significatives ($p<0.05$) dues à l'effet de l'interaction entre le temps et le traitement photopériodique. Les lettres en minuscules et les astérisques indiquent les différences significatives ($p<0.05$) dues à l'effet du temps ou du traitement photopériodique respectivement. Pour la perche, N=17, 16 et 17 pour PC et 21, 13 et 10 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement. Pour le gardon, N= 8, 11 et 11 pour PC et 8, 9 et 12 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement. Pour le rotengle, N= 12, 8 et 11 pour PC et 9, 11 et 10 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement.

Tableau 15 : Effet du traitement photopériodique (PN : photophase naturelle, PC : photophase constante) sur les indicateurs morpho-anatomiques (moyennes ± erreur standard) chez les mâles de perche (rouge), du gardon (vert) et du rotengle (violet) : les facteurs de condition K1 et K2, les indices hépato-somatique IHS (%) et viscéro-somatique IVS (%). Les lettres en majuscules indiquent les différences significatives ($p<0.05$) dues à l'effet de l'interaction entre le temps et le traitement photopériodique. Les lettres en minuscules et les astérisques indiquent les différences significatives ($p<0.05$) dues à l'effet du temps ou du traitement photopériodique respectivement. Pour la perche, N=17, 16 et 17 pour PC et 21, 13 et 10 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement. Pour le gardon, N= 8, 11 et 11 pour PC et 8, 9 et 12 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement. Pour le rotengle, N= 12, 8 et 11 pour PC et 9, 11 et 10 pour PN à J1, J78 et J149 respectivement.

LISTE DES ESPECES

Liste des espèces basée sur FISHBASE (2014) : les noms français utilisés sont en priorité les noms proposés par la FAO, puis les noms proposés par la société américaine des pêches (AFS) et enfin les noms vernaculaires répandus en France.

Nom scientifique	Nom vernaculaire
Abbottina rivularis	
Abramis brama	Brème d'eau douce
Amblyopsis rosae	
Amphiprion spp.	
Anabas spp.	
Anguilla anguilla	Anguille d'Europe
Anguilla australis australis	Anguille d'Australie
Anguilla japonica	Anguille du Japon
Apogon imberbis	Coq
Carassius auratus	Poisson rouge
Catla catla	
Centropristis striata	Fanfre noir
Clarias gariepinus	Poisson-chat nord-africain
Clupea harengus	Hareng de l'Atlantique
Coregonus albula	Corégone blanc
Coregonus clupeaformis	Corégone de lac
Corydoras spp.	
Cottus gobio	Chabot commun
Couesius plumbeus	Méné du lac
Cynolebias bellottii	
Cyprinus carpio	Carpe commune
Danio rerio	Poisson zèbre
Dicentrarchus labrax	Bar européen
Esox americanus americanus	Brochet d'Amérique
Esox americanus vermiculatus	Brochet vermiculé
Esox cisalpinus	
Esox lucius	Brochet du Nord
Esox masquinongy	Maskinongé
Esox niger	Brochet maillé
Esox reicherti	Brochet du Pacifique
Fundulus heteroclitus	Choquemort
Gadus morhua	Morue de l'Atlantique
Gambusia affinis	Gambusie
Gasterosteus aculeatus	Epinoche à trois épines
Gobio gobio	Goujon
Hepsetus odoe	
Heteropneustes fossilis	

Kurtus gulliveri	
Lamna nasus	Requin-taupe commun
Lates niloticus	Perche du Nil
Latimeria chalumnae	Coelacanthe
Latris lineata	
Lepomis gibbosus	Crapet-soleil
Leuciscus aspius	Aspe
Leuresthes tenuis	Capucette californienne
Lota lota	Lotte de rivière
Melanogrammus aeglefinus	Eglefin
Merlangius merlangus	Merlan
Micropogonias undulatus	Tambour brésilien
Micropterus dolomieu	Perche noire
Micropterus salmoides	Achigan à grande bouche
Morone americana	Bar blanc d'Amérique
Morone chrysops	Bar blanc
Morone saxatilis	Bar d'Amérique
Mugil cephalus	Mulet à grosse tête
Myloplus rubripinnis	Pacoucine
Neochanna apoda	
Neogobius melanostomus	Gobie à tâches noires
Oncorhynchus kisutch	Saumon argenté
Oncorhynchus mykiss	Truite arc-en-ciel
Oncorhynchus tshawytscha	Saumon royal
Oreochromis esculentus	
Oreochromis mossambicus	Tilapia du Mozambique
Oreochromis niloticus	Tilapia du Nil
Oreochromis variabilis	
Oryzias latipes	
Osmerus eperlanus	Éperlan européen
Parahucho perryi	
Paralichthys lethostigma	Cardeau de Floride
Paramisgurnus dabryanus	
Perca flavescens	Perchaude
Perca fluviatilus	Perche européenne
Perca schrenkii	
Phoxinus phoxinus	Vairon
Poecilia reticulata	Guppy
Pseudorasbora parva	Pseudorasbora
Rhodeus amarus	Bouvière
Rutilus albus	
Rutilus aula	
Rutilus basak	
Rutilus caspicus	

Rutilus frisii	
Rutilus heckelii	
Rutilus karamani	
Rutilus kutum	
Rutilus meidingeri	
Rutilus ohridanus	
Rutilus panosi	
Rutilus pigus	Gardon galant
Rutilus prespensis	
Rutilus rubilio	
Rutilus rutilus	Gardon
Rutilus virgo	
Rutilus ylikiensis	
Salmo salar	Saumon de l'Atlantique
Salmo trutta	Truite de mer
Sander canadensis	Sandre canadien
Sander luciperca	Sandre
Sander marinus	
Sander vitreus	Sandre américain
Sander volgensis	
Scardinius acarnanicus	
Scardinius dergle	
Scardinius elmaliensis	
Scardinius erythrophthalmus	Rotengle
Scardinius graecus	
Scardinius hesperidicus	
Scardinius knezevici	
Scardinius plotizza	
Scardinius racovitzai	
Scardinius scardafa	
Scophthalmus maximus	Turbot
Silurus glanis	Silure glane
Sparus aurata	Dorade royale
Squalius cephalus	Chevaine
Syngnathus abaster	Syngnathe
Tinca tinca	Tanche
Vimba vimba	Vimbe
Zoarces viviparus	Loquette d'Europe

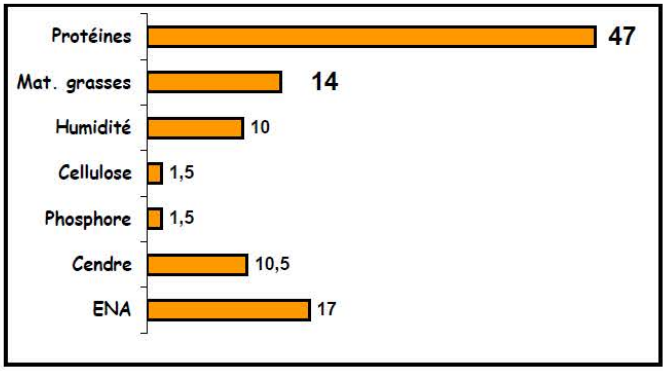
Annexe 1

LES SALMONIDES

PERFORMANCE LR

ALIMENT COMPLET EXTRUDE POUR GROSSISSEMENT DE SALMONIDES.

GARANTIES ANALYTIQUES - %



Cet aliment est conforme au cahier des charges label rouge truite arc-en-ciel élevée en eau douce (APTLR LA36/06). Il intègre la maîtrise du risque OGM et ne contient pas de produits d'animaux terrestres. Cette démarche est contrôlée par un organisme indépendant.

Vitamines *(par kg d'aliment)*

Vit. A :	10000 UI
Vit. D3 :	1750 UI
Vit. E :	200 mg
Vit.C :	250 mg

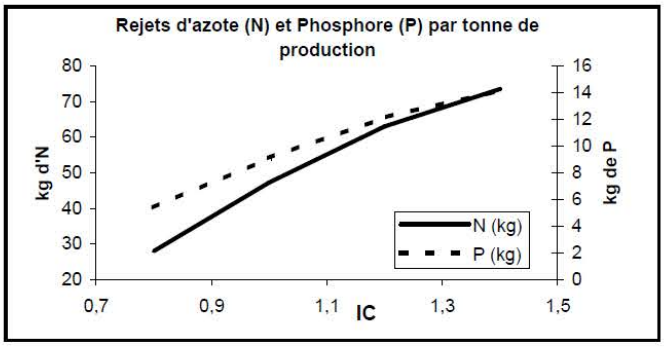
Valeurs nutritionnelles *(par kg)*

En. Brute :	19,4 MJ	4647 kcal
En. Dig :	17,5 MJ	4183 kcal
PD/ED :	24,7 $g.MJ^{-1}$	

Acides aminés

Lysine :	3,25 %
Méthionine + Cystine :	1,65 %

Acides gras	%	% Mat. Gras.
Oméga 3 :	4	25,7
Oméga 6 :	1,0	7,1
EPA+DHA :	3,1	22,1



Composition

Farines de poissons
Blé
Tourteau d'extraction de soja cuit
Huiles de poissons
Co-produit de la production d'ac. aminés
Graine de soja extrudée
Gluten de maïs
Prémélange, Vitamines

Valeurs non contractuelles, modifiables sans préavis - vers. 25/07/2008

TABLE DE NOURRISSAGE INDICATIVE (kg d'aliment / 100 kg de biomasse / jour)

PERFORMANCE LR	Diamètre (mm)	Poids du Poisson (grammes)	Température de l'eau						
			5°C	7°C	9°C	11°C	13°C	15°C	17°C
3	3.2	15 – 40 g	0,8	1,1	1,4	1,7	2	2,3	1,7
4	4	40 – 100 g	0,7	0,9	1,2	1,5	1,7	2	1,5
5	5,5	100 – 300 g	0,7	0,9	1,2	1,4	1,7	1,9	1,5
5	5,5	300 – 500 g	0,6	0,8	1,1	1,3	1,6	1,8	1,3
7	7,5	500 – 1000 g	0,5	0,7	0,9	1,1	1,3	1,5	1,2
9	9,5	1000 – 2000 g	0,4	0,6	0,8	0,9	1,1	1,3	1
11	11,5	>2000	0,35	0,5	0,65	0,8	0,9	1,1	0,8

Les taux de nourrissage sont basés sur la valeur nutritionnelle de l'aliment et doivent être adaptés aux conditions locales des élevages

Stocker dans un endroit frais et sec.

CONDITIONNEMENT:
sac 25 kg; big bag; vrac

Le Gouessant

SICA DU GOUESSANT - Z.I.- B.P. 40228 - 22402 LAMBALLE Cédex
Tél. 02 96 30 74 74 - Fax 02 96 30 74 32
Site Web : aqua.legouessant.com - E.mail : contact.aqua@legouessant.fr

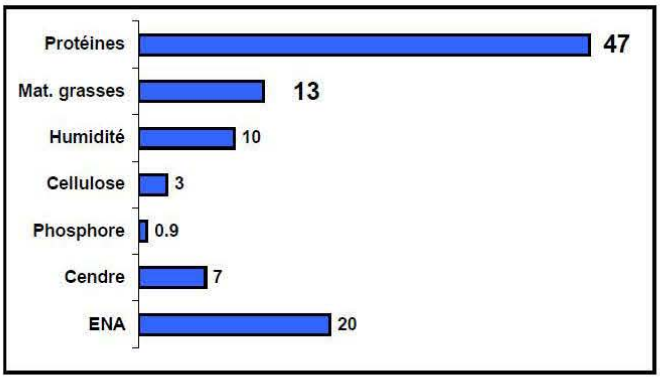
Annexe 2

LES POISSONS MARINS

OMBRINE GROWER EXTRUDE

ALIMENT COMPLET EXTRUDE POUR GROSSISSEMENT D'OMBRINE.

GARANTIES ANALYTIQUES - %



Cet aliment intègre la maîtrise du risque OGM et ne contient pas de produits d'animaux terrestres. Cette démarche est contrôlée par un organisme indépendant.

Vitamines *(par kg d'aliment)*

Vit. A :	12000 UI
Vit. D3 :	2100 UI
Vit. E :	240 mg
Vit.C :	250 mg

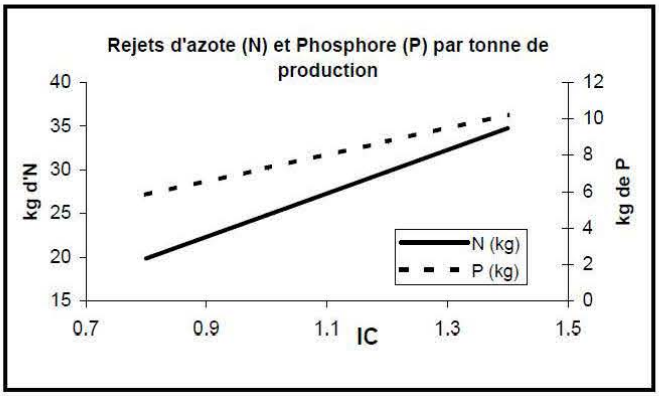
Valeurs nutritionnelles *(par kg)*

En. Brute :	18.5 MJ	4416 kcal
En. Dig :	17.0 MJ	4063 kcal
PD/ED :	25.0 $g.MJ^{-1}$	

Acides aminés

Lysine :	2.1 %
Méthionine + Cystine :	1.7 %

Acides gras	%	% Mat. Gras.
Oméga 3 :	2.6	20.0
Oméga 6 :	1.3	10.0
EPA+DHA :	2.0	15.4



Composition

Farines de poissons
Blé
Tourteau d'extraction de soja cuit
Gluten de blé
Tourteau de colza
Huiles de poissons
Co-produit de la production d'ac. aminés
Graine de soja extrudée
Prémélange, Vitamines
Phosphate bicalcique
Acides aminés

Valeurs non contractuelles, modifiables sans préavis - vers. 17/01/11

TAILLE DES GRANULES ET USAGE

OMBRINE GROWER EXTRUDE	1	2	3	4	5	7	9	11
Diamètre (mm)	1.4	2.2	3.2	4	5.5	7.5	9.5	11.5
Poids du Poisson (g)	1 - 5	5 - 25	25 - 50	50 - 150	150 - 400	400 - 700	700 - 1000	>1000

CONDITIONNEMENT: sac de 20 kg, big bag, vrac.

L'aliment doit être stocké dans un endroit frais et sec.

SICA DU GOUESSANT - Z.I.- B.P. 40228 - 22402 LAMBALLE Cédex
Tél. 02 96 30 74 74 - Fax 02 96 30 74 32
Site Web : aqua.legouessant.com - E.mail : contact.aqua@legouessant.fr

Annexe 3

HISTOLOGIE DES GONADES MALES ET FEMELLES DES POISSONS D'EAU DOUCE

Principe

Le principe est la détermination du stade de développement gonadique grâce à une triple coloration. Les gonades sont fixées dans un fixateur puis incluses dans la paraffine. On procède à des coupes fines puis une coloration par colorants spécifiques afin de permettre l'observation des structures cellulaires et déterminer les stades de développement.

Domaines d'application

Physiologie et histologie des poissons

Références

Langeron, M. 1942. Précis de microscopie. Collection de précis médicaux. Editeurs Masson et Cie, Paris, 1918

Ce protocole est issu de la référence ci-dessus et a été adapté d'après une méthodologie appliquée en routine à l'université de Namur (Belgique).

Daniel Van Vlaender, Unité de Recherche en Physiologie Moléculaire, Namur Research Institute for Live Sciences, University of Namur : 61, rue de Bruxelles, B - 5000 Namur, Belgium

Durée / Contraintes de temps

La fixation des gonades dans le liquide de Bouin-Hollande dure une semaine après laquelle il est possible de procéder à l'inclusion.

Pour environ 300 échantillons, il faut compter 2 semaines d'inclusion et de coupe.

Hygiène et sécurité

Les paillasses doivent être tapissées de papier absorbant lors des étapes de fixation, de déshydratation, de substitution, d'inclusion, de déparaffinage et de coloration.

Le port des gants est également obligatoire lors de toutes ces étapes.

Il est OBLIGATOIRE de travailler sous hotte chimique lors de la fixation de la déshydratation, de la substitution, du déparaffinage et de la coloration.

Pendant l'étape de paraffinage, le substitut de paraffine, Diawax, est chaud (60°C) d'où l'importance de port de protection adaptées (gants) et aussi d'être attentif aux projections.

Différents solvants organiques sont utilisés et doivent être éliminés de manière adéquate selon qu'ils soient halogénés ou non.

Les bouteilles doivent être étiquetées avec des étiquettes normalisées comportant les mentions de risque, le volume et la date de préparation des différentes solutions.

Matériel et produits nécessaires

- Agitateur horizontal (IFR INRA Champenoux)
- Automate paraffinage (IFR INRA Champenoux)
- Balance de précision
- Boites range-lames

- Bouteilles en verre (500 mL, 1 L, 2 L)
- Cônes
- Cuve pour coloration + portoir + poignée (en verre) (VCUVE01, Magasin central)
- Hotte chimique (IFR INRA Champenoux et URAFPA DAC, site Faculté des Sciences)
- Lamelle standard verre lavée dégraissée 24*60 (VLAME13, Magasin central)
- Lames standard, 75*26*1 bord rodé 90° dépolies (VLAME02, Magasin central)
- Microscope avec acquisition d'image
- Microtome (IFR INRA Champenoux)
- Piluliers
- Pipettes et micropipettes
- Plaque chauffante (IFR INRA Champenoux)
- Réfrigérateur

Réactifs chimiques et biochimiques

Liste des réactifs

- Acétate neutre de cuivre
- Acide acétique 99.8% (CAACE01, Magasin central)
- Acide acétique cristallisable
- Acide chlorhydrique 37% (CACLO01, Magasin central)
- Acide Fuchsine (F8129, Color Index CI 42685, Sigma Aldrich)
- Acide phosphotungstique hydraté pour analyse (1.00583, VWR)
- Acide picrique
- Ammonium-fer (III) sulfate dodéca-hydraté (1037761000, Merck)
- Chromium (III) potassium sulfate dodéca-hydraté (243361, Sigma Aldrich)
- Diawax 56-58°C (substitut de la paraffine)
- Ethanol absolu (CAETH05, Magasin central)
- Formol 40%
- Gélatine bovine (Gelatin from bovine skin : G9382, Sigma Aldrich)
- Glycérol bi-distillé (glycérine) 99.5% (CGLYC01, Magasin central)
- Hématoxyline cristalline (104302, CI 75290, Merck)
- Hématoxyline modifiée selon Gill III (1.05174, VWR)
- Méthanol 99% (CAMET11, Magasin central)
- Ottix (H0025, Diapath/MM France)
- Phloxine B pour microscopie, Certistain (1.15926, CI 45410, VWR)
- Ponceau de xylidine ou PONCEAU 2R (P2395, CI 16150, Sigma Aldrich)
- Toluène 99% (CTOLU01, Magasin central)
- Vert lumière (Light Green SF Yellowish : L5382, Sigma Aldrich)

Préparation des réactifs

Liquide de Bouin

A préparer et à manipuler sous hotte / Port des gants et de blouse obligatoire

- Acétate neutre de cuivre : 2.5g
- Acide picrique (attention explosif, ne jamais broyer) : 4g
- Formol 40% : 10 mL
- Acide acétique cristallisable : 1.5 mL
- Eau distillée : 100 mL

Dissoudre à froid (et en broyant au mortier si nécessaire) l'acétate neutre de cuivre dans l'eau distillée puis ajouter peu à peu en remuant l'acide picrique.après dissolution, ajouter le formol et l'acide acétique.

Solution de gélatine 0.5%

- Gélatine bovine : 0.5g
- Chromium (III) potassium sulfate dodéca-hydraté : 0.05g
- Eau distillée : 100 mL

Mettre la gélatine et le chromium à dissoudre dans 100 mL d'eau et chauffer avec agitation à 50°C jusqu'à dissolution totale puis filtrer. A conserver entre 2 et 8°C. La solution est utilisable pendant une semaine (apparition de champignon si mal conservée)

Hématoxyline de Régaud

- Hématoxyline cristalline : 1g
- Ethanol 100° : 10 mL
- Glycérol : 10 mL
- Eau distillée : 80 mL

Dissoudre l'hématoxyline dans l'eau distillée à 80°C. Refroidir puis ajouter éthanol et glycérol. La solution fonce après quelques jours et devient utilisable (durée de validité : plusieurs mois)

Alun de fer

- Ammonium-fer (III) sulfate dodéca-hydraté (NH4)Fe(SO4)2.12H2O : 5g
- Eau distillée (chauffer au prélalable) : 100 mL

Eau acétique à 1%

- Acide acétique pur 10 mL
- Eau distillée : 1 L

Solution de Ponceau-Fuschsine de Masson 1%

- Dissoudre 1 g d'Acide Fuchsine dans 100 mL d'eau acétique à 1%. (I)
- Dissoudre 1 g de Ponceau 2R dans 100 mL d'eau acétique à 1%. (II)
- Mélanger 100 mL de (I) avec 100 mL de (II).

Cette solution peut être testée diluée au 1/10 dans l'eau acétique, ou au 1/2 ou pure selon les colorations obtenues et désirées. Nous l'utiliserons pure.

Vert lumière à 0.1%

- Light green SF Yellowish : 0.1g
- Eau acétique à 1% : 100 mL

Vert lumière à 0.5%

- Light green SF Yellowish : 0.5g
- Eau acétique à 1% : 100 mL
-

Phloxine B à 0.5%

- Phloxine B : 0.5g
- Eau distillée : 100 mL

Acide phosphotungstique à 5%

- Acide phosphotungstique hydraté pour analyse : 5g
- Eau distillée : 100 mL

Ethanol picrique

Solution saturée et filtrée d'acide picrique dans de l'éthanol 100°

Ethanol-HCl 4‰

- Acide chlorhydrique 37% : 1.08 mL
- Compléter à 100 mL d'éthanol absolu

Liste des consommables et des produits ayant un impact sur la fiabilité des résultats

Sans objet

Mode opératoire

Fixation et déshydratation

Les morceaux de gonades de 1-2 cm de longueur sont prélevés et fixés dans du liquide de Bouin-Hollande (5 fois le volume de l'échantillon) pendant une semaine. Ils subissent ensuite un rinçage à l'eau, suivis de deux rinçages à l'éthanol 70°. La dernière étape de déshydratation consiste à laisser les échantillons dans de l'éthanol absolu jusqu'à l'inclusion.

Inclusion

Afin de pouvoir inclure dans les cuves de l'automate, nous découpons un morceau de gonade de 2-3 mm d'épaisseur puis nous procédons à l'étape de substitution de l'éthanol absolu (miscible avec l'eau, mais non miscible avec la paraffine) par un substitut du toluène OTTIX (miscible avec l'éthanol absolu et la paraffine). Pour cela, nous réalisons 4 bains dans des piluliers en agitation continue sur l'agitateur horizontal (vitesse maximale).

- Premier bain : 10 minutes dans 5 mL d'OTTIX
- Deuxième bain : 20 minutes dans 5 mL d'OTTIX
- Troisième bain : 20 minutes dans 5 mL d'OTTIX
- Quatrième bain : 20 minutes dans 5 mL d'OTTIX additionné de 15 pellets de Diawax.

A la fin de ces bains, l'échantillon devient plus clair translucide d'où le nom d'éclaircissement donné à cette étape. Les bains peuvent être réutilisés au maximum 4 fois et doivent être changés dès qu'ils sont fortement colorés.

L'inclusion proprement dite se déroule comme suit :

Remarque : L'automate de paraffinage doit être allumé en début de matinée voire la veille pour chauffer le Diawax à la température désirée de 60°C, il ne peut être utilisé qu'en cours de journée (vers midi) s'il a été allumé le matin même. Une fois qu'on va commencer à inclure, il faut éteindre l'automate, allumer la plaque de refroidissement, puis rallumer l'automate (respecter l'ordre d'allumage des appareils).

- Mettre les micro-tubes et les tubes Falcón 15 mL vides à préchauffer pendant au minimum une heure dans l'étuve à 62-65°.
- Sortir les échantillons individualisés de leurs piluliers respectifs et les déposer sur une boite de pétri marquée à côté de l'automate de paraffinage.

- Sortir les tubes déjà marqués (les micro-tubes servent à inclure tous les échantillons dont le diamètre ne dépassent pas 1 cm, au-delà de ce diamètre, utiliser les tubes Falcón) et les mettre dans l'enceinte chaude située à droite dans l'automate.
- Prendre les échantillons un à un et les mettre dans les tubes correspondants et remettre dans l'enceinte chaude droite de l'automate.
- Régler l'automate sur le débit moyen, prendre les tubes un à un et les remplir de Diawax liquide à partir de l'automate et les remettre de suite dans l'étuve à 62-65°C (les micro-tubes seront remplis à 1.5 mL, les Falcón à 5 mL assez pour recouvrir totalement l'échantillon).
- Laisser dans l'étuve pendant 2h pour que l'échantillon s'imprègne de Diawax.

Remarque : si le Diawax fige, attendre qu'il se liquéfie à nouveau et poursuivre le temps à partir du moment où il est à nouveau liquide.

- Sortir les tubes de l'étuve et les mettre dans l'enceinte droite chaude de l'automate.
- Poser les cassettes portant les codes des échantillons à gauche de l'automate.
- Sortir une à une les cuves d'inclusion (les petites pour les petits échantillons généralement les gonades mâles, les grandes pour les plus grands échantillons)
- Pour chaque échantillon, prendre le tube correspondant, sortir l'échantillon du tube avec les pinces fines, le poser à plat sur le fond de la cuve (si l'échantillon est mince, le maintenir avec la pince), faire couler le Diawax dessus, ramener la cuve vers soi sur la petite plaque de refroidissement pour que le fond fige un peu et maintienne l'échantillon en position, prendre la cassette (qu'on aura fait légèrement chauffer sur le bord de l'automate), la mettre en place, remettre du Diawax jusqu'à remplissage de la cuve puis poser la cuve (faire attention à ne pas renverser) sur la plaque de refroidissement.
- Laisser refroidir les cuves pendant au moins 20 minutes puis démouler (le démoulage doit se faire aisément sinon laisser refroidir encore)
- Procéder aux coupes.

Coupe

La coupe se fait au microtome par rabotage pour obtenir des rubans de coupes de 5 - 6 µm d'épaisseur pour les gonades femelles et 3 - 4 µm pour les gonades mâles. Une étape de dégrossissement du bloc de paraffine est nécessaire. Une fois, les coupes effectuées, choisir les plus belles pour les fixer sur les lames. Un minimum de 4 coupes est requis avec 2 coupes par lame. Pour fixer les coupes sur la lame, préparer une solution de gélatine à 0.5% et 0.05% de chrome alun dans de l'eau distillée.
La fixation de la coupe sur la lame se fait en mettant 2-3 gouttes de solution gélatinée, étaler la solution avec la tranche du cône, poser la coupe face brillante sur la lame (il s'agit de la face ayant été en contact avec le fil du rasoir) à l'aide de pinces très fines et de pinceau (attention à ne pas casser la coupe), placer la lame sur sa tranche pour égoutter le plus gros de la solution de gélatine puis sur une plaque chauffante à 50°C pendant quelques minutes afin de bien fixer les coupes (attention la paraffine ne doit pas fondre). Ensuite, sécher en étuve à 40°C pendant 24h.

Coloration et montage

Une étape de déparaffinage est nécessaire avant la coloration. Elle consiste en une succession de bains 2x3 minutes dans du toluène suivie de 2x3 minutes dans du méthanol pur, d'un bain de réhydration de 3 minutes dans le méthanol à 70% et d'une étape de blanchissement pendant 10 minutes au moins dans de l'eau de ville courante.

Protocole de coloration des gonades femelles

- **Coloration des noyaux**

Hématoxyline de Gill III : 10 minutes
Rinçage à l'eau
Différenciation dans Ethanol-HCl 4‰ : 1 minute
Bleuissement dans l'eau courante : 10 minutes au moins

- **Coloration des protéines (cytoplasme)**

Phloxine B 0.5% : 5 minutes
Rincer 3 fois dans de l'eau acétique (30 seconde par rinçage) à 1%
Différenciation et mordançage dans l'acide phosphotungstique à 5% : 2minutes 30 secondes
Eau : 5 minutes au maximum

- **Coloration fibre conjonctives et vésicules vitellogéniques**

Vert lumière 0.5% : 2 minutes 30 secondes
Rincer 3 fois dans de l'eau acétique à 1%

Vérifier l'intensité du vert-lumière au microscope et retourner dans le colorant si nécessaire puis rinçages.

Protocole de coloration des gonades mâles

Réservé à la visualisation et au comptage des noyaux cellulaires, ce Tri-Vert utilise l'Hématoxyline de Régaud à 58°C pour colorer très intensivement en noir les noyaux.
L'Hématoxyline, son mordanceur (Alun de fer ammoniaqué à 5%) et l'eau distillée doivent se trouver précisément à 58°C (étuve ou Bain – Marie) lors de la coloration des noyaux. Le différenciateur (Ethanol picrique saturé) s'utilise à température ambiante. Les cytoplasmes sont ensuite colorés en rouge par la solution de Ponceau-Fuchsine de Masson à 1%. Après différenciation et mordançage par une solution d'acide phospho-tungstique à 5%, les fibres collagènes sont colorées en vert brillant par une solution de Vert lumière à 0.1%.
Les lames portant les coupes en paraffine (3 à 4 microns de section) sont préalablement déparaffinées et blanchies.

- **Coloration des noyaux**

Alun de Fer ammoniaqué à 5% dans l'eau distillée : 5 min à 58°C
Eau distillée : 2 x 30 secondes à 58°C
Hématoxyline de Régaud : 3 à 5 min au maximum à 58°C
Eau distillée : 2 x 30 secondes à température ambiante
Ethanol picrique saturé : 30 secondes à 2 min à température ambiante
Bleuissement dans l'eau : 10 minutes au moins

- **Coloration des protéines (cytoplasme)**

Solution de Ponceau-Fuchsine de Masson à 1% : 5 min
Rincer 3 fois dans de l'eau acétique (30 seconde par rinçage) à 1%
Différenciation et mordançage dans l'acide phosphotungstique à 5% : 1 à 2 minutes

- **Coloration fibre conjonctives**

Vert lumière 0.1% : 4 minutes
Rincer 3 fois dans de l'eau acétique à 1% (1 minute par rinçage)

- **Montage des lames au DPX**

Déshydratation : 2x3 minutes dans Propan-2-ol
Toluène : 2x3 minutes
Sortir la lame et la mettre à plat sur le papier absorbant
Badigeonner la lamelle d'un trait de DPX et coller sur l'échantillon en moins de 20 secondes (avant que le toluène ne sèche et en faisant très attention aux bulles).
Retourner la lame, lamelle côté papier et presser pour faire sortir l'excès de DPX

Observation au microscope et mesures

L'observation se fait sur microscope optique aux grossissements 10 et 40. Les mesures du diamètre ovocytaire se font sur un minimum de 10 ovocytes par coupe (4 coupes par échantillon) grâce au logiciel Lucia G.

10. Expression des résultats

Pour les gonades femelles : Les noyaux cellulaires apparaissent en bleu-rouge, les cytoplasmes en rouge vif, les fibres conjonctives et certaines vésicules vitellogéniques en vert brillant avec des intensités variables.
Définition des stades de développement des ovaires de perche commune selon leurs caractéristiques microscopiques (Rinchard et *al.,* 1996 dans Migaud 2002 thèse)

	Stade de développement ovarien	**Stades ovocytaires présents dans l'ovaire**	**Description des ovocytes les plus avancés**
1	Prévitellogénique	Ovocytes prévitellogéniques	Ovocytes avec vacuole libre dans le cytoplasme
2	Début de vitellogenèse endogène	Ovocytes prévietllogéniques et ovocytes en vitellogenèse endogène	Apparition des vésicules vitellines formant 2 ou 3 anneaux dans la périphérie du cytoplasme (début de la vitellogénèse endogène)
3	Fin de vitellogenèse endogène	Ovocytes prévitellogéniques et ovocytes ayant achevé leur vitellogenèse endogène	Ovocytes remplis de vésicules vitellines. Enveloppes folliculaires et cellulaires différenciées (fin de la vitellogenèse endogène)
4	Vitellogenèse exogène	Ovocytes prévitellogéniques et ovocytes aux différents stades de vitellogenèse exogène	Ovocytes accumulant des globules vitellins et des vésicules vitellines en périphérie du cytoplasme
5	Maturation finale	Ovocytes prévitellogéniques et ovocytes en maturation finale	Apparition du micropyle et migration de la vésicule germinale vers le micropyle
6	Post-ponte	Ovocytes prévitellogéniques et follicules pré et post-ovulatoires	Follicules pré et post-ovulatoires hypertrophiés, dégénérescence de la substance vitelline

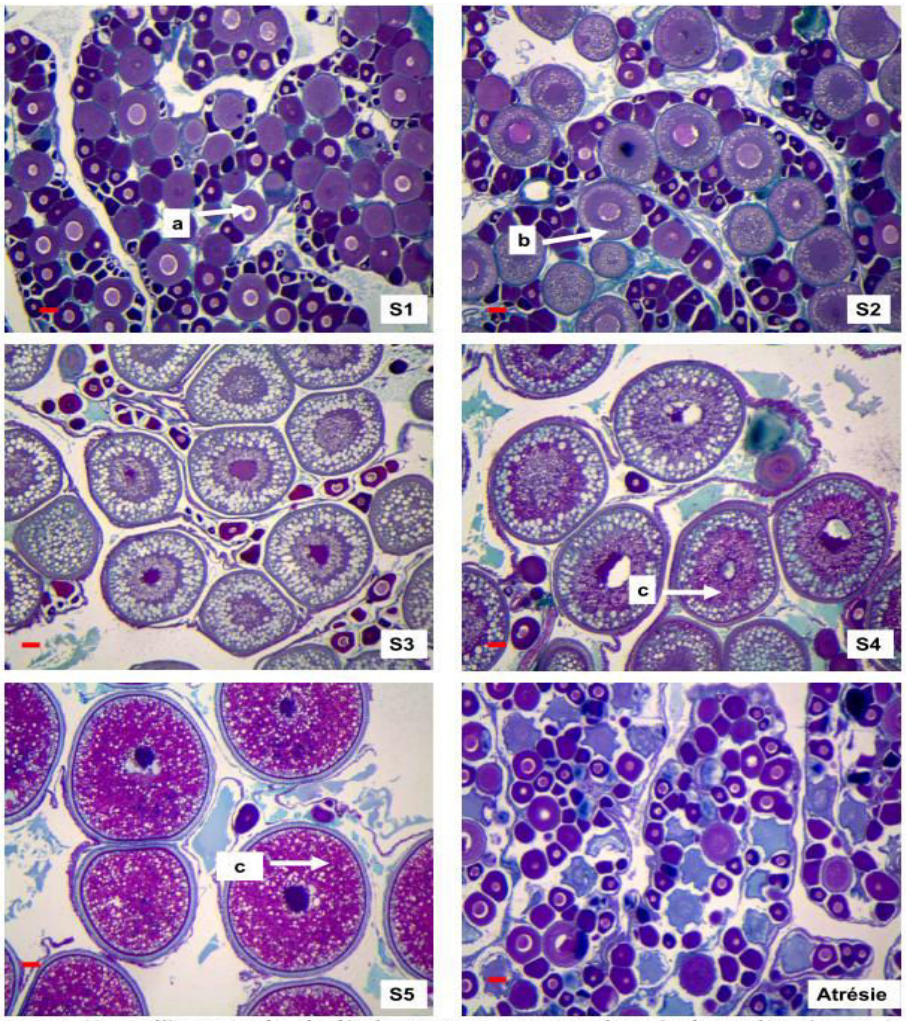


Figure 19 : Différents stades de développement ovocytaire observés durant l'expérience 1 : S1=stade immature, S2=stade prévitellogenèse précoce, S3=stade prévitellogenèse avancée, S4=stade vitellogenèse précoce, S5=stade vitellogenèse avancée et atrésie, (a, noyau, b, vésicule de vitellus, c globules du vitellus. Grossissement 87X, échelle : 100µ).

Figure 1 : Stades de l'ovogénèse chez la perche (Extrait de la thèse de A. Abdulfatah)

Pour les gonades mâles : les noyaux sont colorés en noir et très visibles, les cytoplasmes sont rouges et on peut voir un peu de vert lumière au niveau des rares vaisseaux sanguins (collagène).

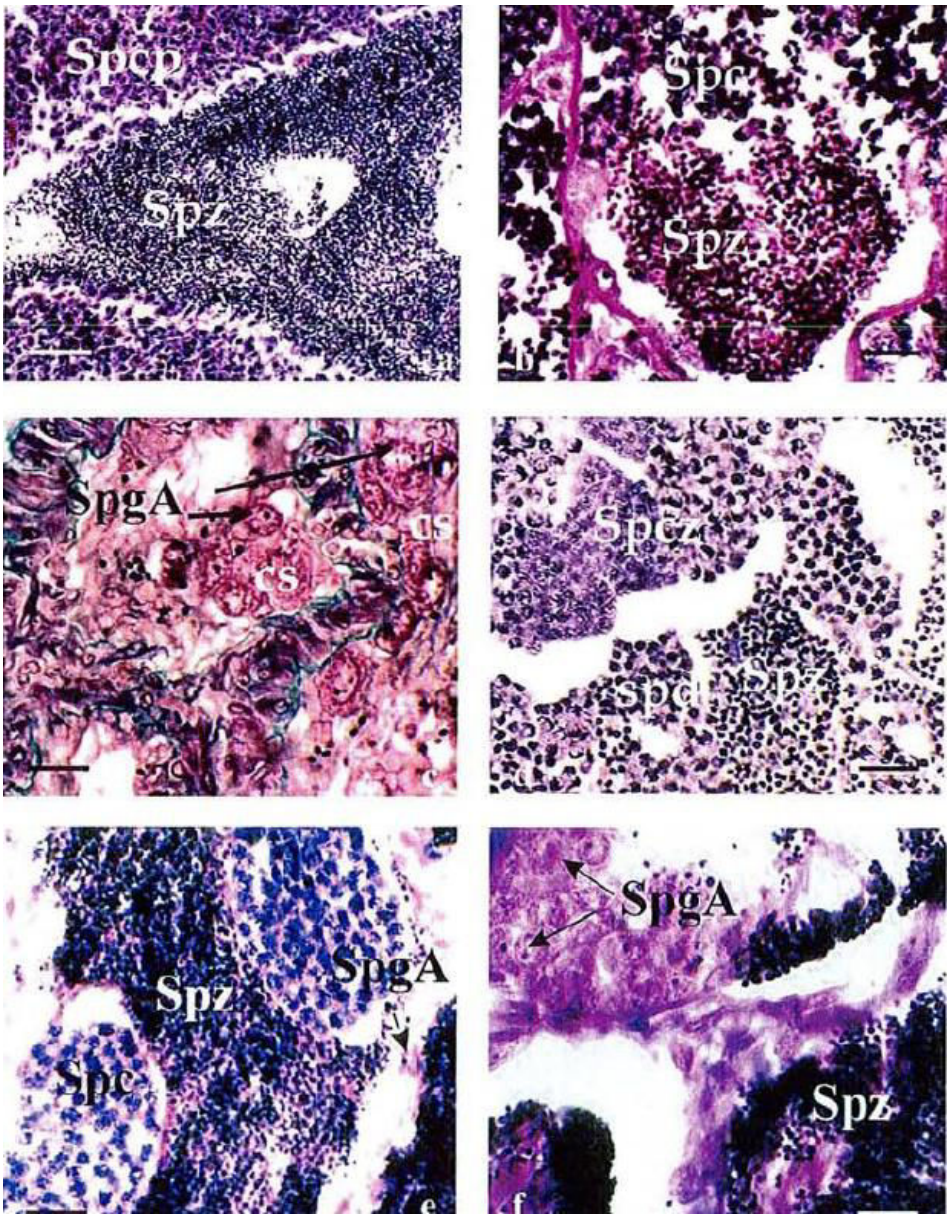


Figure 2 : Stades de la spermatogenèse chez les males de perche commune *Perca fluviatilis* observés au cours du cycle annuel de reproduction. a : poisson prélevé le 14 avril 1995; b : poisson prélevé le 15 mai 1995; c : poisson prélevé le 14 juin 1995 ; d : poisson prélevé le 29 septembre 1995; e : poisson prélevé le 22 décembre 1995; f : poisson prélevé le 27 février 1996. Echelle = 100 µm pour a et 40 µm pour b, c, d, e et f. Spg, spermatogonies; Spc, spermatocytes (z : stade zygotène, p : stade pachytène); Spd. spermatides; Spz, spermatozoïdes; Cs, cellules de Sertoli (Sulistyo et *al.*, 2000 ; extrait de la thèse de Migaud 2002)

11. Validation des résultats

Sans objet

Rédigé par		Validé par		Approuvé par	
Nom	Imen Ben Ammar	Nom	Sylvain Milla	Nom	
Fonction	Doctorante	Fonction	Maître de conférences	Fonction	
☎		☎		☎	
✉	Imen.benammar@yahoo.fr	✉		✉	

Annexe 4

DOSAGE DE LA VITELLOGENINE DANS LE PLASMA DES POISSONS D'EAU DOUCES

Principe

La vitellogénine étant fortement phosphorylée (Byrne et al 1989), le dosage de cette molécule se fait par la méthode indirecte des phosphates labiles en milieu alcalin (ALP) basée sur un dosage colorimétrique du phosphomolybdenum de Stanton (1968). Pour cela il faut passer par une étape d'extraction et purification à l'aide de solvants organiques des protéines de haut poids moléculaire dont la vitellogénine. En milieu alcalin, la vitellogénine libère son phosphore sous forme de phosphate dosé par colorimétrie (chez la plupart des vertébrés, la vitellogénine contient environ 1.4% de phosphate).

Domaines d'application

Physiologie des poissons

Références

Le protocole est basé sur une méthodologie appliquée en routine à l'université de Namur (Belgique). Il a été adapté au sein du laboratoire pour être utilisé sur les échantillons de plasma de percidés.
Robert Mandiki, Unité de recherche en biologie environnementale et évolutive (Docteur CE + BSPO), Namur Research Institute for Live Sciences, University of Namur : 61, rue de Bruxelles, B - 5000 Namur, Belgium

Durée / Contraintes de temps

Les phases d'ajout des réactifs, d'incubation et de centrifugation pour 24 microtubes (capacité maximale de la centrifugeuse) durent environ 2h.
La centrifugeuse doit être mise en marche et refroidie environ 15 minutes avant la première centrifugation (régler la centrifugeuse sur 4°C et utiliser la commande « Fast cooling »)
Le spectrophotomètre doit être allumé et réglé au moins 15 minutes avant la lecture de la densité optique des échantillons.
Préparer le bain-marie au moins 40 minutes avant son utilisation et vérifier la température idéale avec le thermomètre.

Hygiène et sécurité

Le port des gants et de blouse pendant toute la durée de la manipulation est obligatoire.
Toutes les solutions doivent être préparées sous hotte car elles comportent des acides et des solvants organiques.
Les additions des solutions doivent avoir lieu sous hotte aussi.

Matériel et produits nécessaires

- Bain-marie 60°C
- Bouteilles (250 et 500 mL)
- Centrifugeuse réfrigérée Eppendorf 5430 R (Laboratoire LAE salle E016, ENSAIA)
- Cônes
- Cuve en zinc

- Cuves jetables pour spectrométrie (634-2501, VWR)
- Dessiccateur en verre à joint rodé et graissé (URAFPA, ENSAIA)
- Hotte chimique (URAFPA, ENSAIA)
- Machine à glace (LAE, ENSAIA)
- Micropipettes
- Microtubes 1.5 mL
- Plaque chauffante
- Portoir
- Réfrigérateur
- Spectrophotomètre (URAFPA, ENSAIA)
- Thermomètre
- Vortex

Réactifs chimiques et biochimiques

Réactifs

- Acétone, puriss. p.a. absolute, ACS reagent, ≥99.5% [GC] (00570, Sigma Aldrich)
- Acide chlorhydrique 2N (320331, Sigma Aldrich)
- Acide sulfurique (320501, Sigma Aldrich)
- Acide trichloracétique (27242-R, Sigma Aldrich)
- Ammonium molybdate tetra-hydrate (A7302, Sigma Aldrich)
- Chloroforme puriss. p.a., ACS reagent, ≥99.8% [chloroform + ethanol, GC] (25690, Sigma Aldrich)
- Di-éthyl éther contenant du BHT comme inhibiteur BHT as inhibitor, puriss. p.a., ACS reagent, reag. ISO, reag. Ph. Eur., ≥99.8% (32203, Sigma Aldrich)
- Ethanol absolu >99,7% AnalaR NORMAPUR® (101077Y, VWR)
- Fiske-Subbarow reducer (F5428, Sigma Aldrich) : conserver à l'abri de la lumière
- Hydroxyde de Sodium 2 M (35254, Sigma Aldrich)
- Phosphorus standard solution (P3869, Sigma Aldrich) : stocker à 4°C

Préparation des solutions

Solution d'acide molybdate

- Ammonium molybdate tetra-hydrate : 1.25g
- Acide sulfurique 2.5M : 100 mL

Conserver à température ambiante.

Solution de réduction

- Fiske-Subarrow reducer : 0.635g
- Eau distillée : 4 mL

Conserver à température ambiante et à l'abri de la lumière en enveloppant de papier aluminium. La solution doit être renouvelée chaque mois.

Acide trichloracétique TCA 20%

- Acide trichloracétique : 40g
- Eau distillée : 200 mL

Solution chloroforme – di-éthyl éther – éthanol absolu (1:2:2)

- Chloroforme : 40 mL
- Di-éthyl éther : 80 mL
- Ethanol absolu : 80 mL

Liste des consommables et des produits ayant un impact sur la fiabilité des résultats

- Fiske-Subbarow reducer
- Phosphorus standard solution
- Solution d'acide molybdate

Mode opératoire

- Placer le plasma dans la glace.
- Prélever 80 µL de plasma de chaque échantillon et précipiter avec 1 mL de TCA 20%.
- Vortexer les tubes 30 secondes puis les incuber à température ambiante pendant 15 minutes.
- Centrifuger 10 minutes à 2000g et 4°C.
- Jeter le surnageant en utilisant une micro-pipette.

Attention : à partir de cette étape, continuer l'étape d'extraction sous hotte.

- Le culot est lavé avec les solvants suivants pour éliminer la fraction lipidique.
- Ajouter 1 mL d'éthanol absolu, vortexer 30 secondes et incuber à 60°C pendant 10 minutes.
- Centrifuger 2 minutes à 8000rpm et 4°C, puis éliminer le surnageant.
- Ajouter 1 mL de la solution chloroforme – di-éthyl éther – éthanol absolu (1:2:2), vortexer 30 secondes et incuber à température ambiante pendant 5 minutes.
- Centrifuger 2 minutes à 8000rpm et 4°C, puis éliminer le surnageant.
- Ajouter 1 mL d'acétone, vortexer 30 secondes et incuber à température ambiante pendant 5 minutes.
- Centrifuger 2 minutes à 8000rpm et 4°C, puis éliminer le surnageant.
- Ajouter 1 mL de di-éthyl éther, vortexer 30 secondes et incuber à température ambiante pendant 5 minutes.
- Centrifuger 2 minutes à 8000rpm et 4°C, puis éliminer le surnageant.
- Placer les micro-tubes ouverts dans le dessiccateur en verre, fermer le dessiccateur puis placer le tout sous la hotte pendant 20 minutes.
- Re-suspendre le culot dans 500 µL de NaOh 2N, vortexer jusqu'à dissolution totale du culot puis incuber 15 minutes dans le bain-marie à 100°C (faire un trou dans le couvercle des micro-tubes pour éviter la surpression et l'ouverture des tubes).
- Laisser refroidir à température ambiante environ 20 minutes puis procéder à la neutralisation avec 500 µL de HCl 2N et vortexer.

Les phosphates présents dans la solution sont dosés par la méthode phosphomolybdenum

- Procéder de suite au dosage colorimétrique comme suit, les volumes indiqués sont en µL, respecter l'ordre d'ajout des différents réactifs :

	Echantillon	Phosphorus standard solution	Eau distillée	Solution d'acide molybdique	Solution de réduction	Volume total
Blanc			800	200	50	1050
Standard 1 0.2 µg/mL		10	790	200	50	1050
Standard 2 0.5 µg/mL		25	775	200	50	1050
Standard 3 1 µg/mL		50	750	200	50	1050
Standard 4 2 µg/mL		100	700	200	50	1050
Standard 5 4 µg/mL		200	600	200	50	1050
Standard 6 6 µg/mL		300	500	200	50	1050
Echantillon	**400**		**400**	**200**	**50**	**1050**

- Incuber pendant 10 minutes puis mesurer l'absorbance à 660nm.

Expression des résultats

La gamme étalon sert à déterminer la concentration correspondant à l'échantillon.

DO = a [Phosphate] + b

[Phosphate] = (DO – b)/a

La concentration finale d'un échantillon = [Phosphate] * 1000/80 * 1050/400

= [Phosphate] * 32.8125 = **… µg ALP/mL plasma**

Validation des résultats

Sans objet

Rédigé par		Validé par		Approuvé par	
Nom	Imen Ben Ammar	Nom	Sylvain Milla	Nom	
Fonction	Doctorante	Fonction	Maître de conférences	Fonction	
☎		☎		☎	
✉	Imen.benammar@yahoo.fr	✉		✉	

Liste des publications

Article dans un journal à comité de lecture

- I. Ben Ammar, F. Teletchea, S. Milla, W. N. Ndiaye, Y. Ledoré, H. Missaoui & P. Fontaine 2014. **Continuous lighting inhibits the onset of reproductive cycle in pikeperch males and females**. *Fish Physiology and Biochemistry*, DOI: 10.1007/s10695-014-9987-7, http://link.springer.com/article/10.1007%2Fs10695-014-9987-7

Communications avec actes dans un congrès international

- I. Ben Ammar, Y. Le Doré, A. Iuretig, F. Teletchea, B. Schaerlinger, S. Milla & P. Fontaine 2012. **Age effect on the puberty onset of Eurasian perch reared under RAS conditions**. *Aqua 2012 "Global Aquaculture - Securing Our Future", 1-5 Septembre, Prague, République Tchèque*, https://www.was.org/documents/MeetingPresentations/AQUA2012/AQUA2012_0679.pdf, communication orale.
- I. Ben Ammar, F. Teletchea, S. Milla, Y. Ledoré, G. Elgarbi, H. Missaoui & P. Fontaine 2013. **Effect of constant photoperiod on the induction of the reproductive cycle in females of three temperate freshwater fish species: Eurasian perch, roach and rudd**. *Aquaculture 2013, 3-7 Novembre Las palmas,* poster.

Communications sans actes

- I. Ben Ammar, F. Teletchea, S. Milla, H. Missaoui & P. Fontaine 2013. **Effets des variations de photopériode et de température sur l'induction du cycle de reproduction chez quatre espèces de poisson d'eau douce tempérée**. *Groupe de réflexion « Domestication » le 3 Juin à Paris,* communication orale.
- I. Ben Ammar, F. Teletchea, S. Milla, H. Missaoui & P. Fontaine 2014. **Approche comparée du déterminisme environnemental de l'induction du cycle de reproduction chez cinq poissons d'eau douce tempérée**. *Groupe de réflexion « Domestication » le 30 Septembre 2014 à Paris,* communication orale.

Approche comparée du déterminisme environnemental de l'induction du cycle de reproduction chez cinq poissons d'eau douce tempérée

Mots clés : Approche comparée, déterminisme environnemental, cycle de reproduction, poissons d'eau douce tempérée

Un des moyens de développer durablement l'aquaculture européenne est la domestication d'espèces locales. Etant donné les coûts liés à la domestication d'une espèce, la mise en œuvre d'une démarche générique semble pertinente. Ainsi, l'analyse de 29 traits reproducteurs a généré une classification en 10 groupes structurés par la période de ponte et la température d'incubation des œufs. L'objet de cette thèse est de tester la pertinence de ces regroupements en étudiant l'effet d'une photophase constante longue PC et naturelle PN sur l'induction du cycle de reproduction chez des pondeurs printaniers précoces PPP (perche, sandre, gardon et brochet) et un pondeur printanier tardif PPT (rotengle). Au cours de ce travail, nous avons analysé des paramètres morpho-anatomiques, histologiques et physiologiques pour étudier les effets des traitements photopériodiques. De fortes similarités de réponse au traitement photopériodique entre les PPP ont été observées avec une inhibition du cycle de reproduction sous PC et une induction du cycle de reproduction sous PN. Si le développement gonadique et les teneurs en E2 et vitellogénine chez les femelles semblent être affectés de la même manière chez les espèces du même groupe, les teneurs en androgènes chez les deux sexes présentent des réponses espèce-spécifiques. Ceci suggère l'existence de mécanismes de régulation spécifiques qui semblent avoir peu de conséquences zootechniques. En conclusion, les similarités entre les PPP apportent des éléments de réponse sur la pertinence des regroupements surtout au niveau des paramètres les plus intégrateurs et sur la pertinence de la démarche générique qui s'appuie sur la biologie comparée.

Comparative approach of environmental determinism of the onset of the reproductive cycle of five temperate freshwater fish

Keywords: Comparative approach, environmental determinism, reproductive cycle, freshwater fish

A way for the development of a sustainable inland aquaculture is the domestication of local species. As domestication usually results from a long, costly and empirical zootechnical process, the use of classifications could be a relevant strategy. In our laboratory, a generic method was developed based on grouping species sharing similar reproductive traits (29) and resulted in 10 clusters structured by spawning period and temperature of egg incubation. The aim of this work is to assess the relevance of this clustering by testing the effect of constant long (CP) and natural photoperiod (NP) on the onset of the reproductive cycle in "early spring" ESS (Eurasian perch, pikeperch, roach and pike) and a "late spring" spawner LSS (rudd). This work is based on a morpho-anatomic, histological and physiological analysis of the broodstock to study the effect of photoperiod treatments. Strong similarities were shown in the response of the ESS with inhibition of the reproductive cycle under CP and induction under NP. The gonadal development and the plasma levels of E2 and vitellogenin showed similar responses to the photoperiodic treatment between ESS, while, the androgens levels showed different responses even in species belonging to the same group and the same family. The observed similarities allow us to provide an evidence about the relevance of clusters especially for the most integrative parameters. However, even if extrapolation of current knowledge may be possible from Eurasian perch to other ESS especially for zootechnical purposes, the mechanisms of gonadogenesis regulation and especially androgenesis may be different between the studied species.