

**CONSIDÉRATIONS
SUR LA CROISSANCE OVOCYTAIRE
CHEZ LES POISSONS
À OVOGENÈSE SYNCHRONES ET ASYNCHRONES**

par

PATRICK KESTEMONT (1) et JEAN-CLAUDE PHILIPPART (2)

(1) Unité d'Ecologie des Eaux Douces,
Facultés Universitaires N. D. de la Paix,
61, rue de Bruxelles, B-5000 Namur, Belgique.

(2) Chercheur qualifié au F.N.R.S.,
Laboratoire de Démographie des Poissons et de Pisciculture,
Service d'éthologie-Aquarium, Université de Liège,
Quai Van Beneden, B-4020 Liège, Belgique.

RÉSUMÉ

Chez les poissons, trois modèles de base du développement ovocytaire ont été identifiés en se basant sur une approche dynamique de l'ovogenèse : les ovaires synchrones, groupe-synchrones et asynchrones. Dans le premier groupe se trouvent les poissons à ponte unique chez qui l'ovaire ne contient qu'un seul stade ovocytaire en début de recrudescence gonadale ; en période de reproduction, l'histogramme de répartition des tailles d'ovocytes ne présente que deux modes bien distincts : les ovocytes protoplasmiques et les ovocytes en fin de vitellogenèse. Le second groupe est caractérisé par la présence de trois modes dans l'histogramme de répartition des tailles ovocytaires : une classe d'ovocytes protoplasmiques, une classe d'ovocytes en prévitellogenèse avancée mais qui ne participent pas à la ponte de l'année et une classe d'ovocytes en fin de vitellogenèse et qui seront pondus prochainement. Le troisième groupe comprend les poissons à pontes multiples et se caractérise par la présence simultanée de tous les stades ovocytaires sans prédominance d'une classe particulière.

Cet article décrit succinctement l'évolution de la maturité sexuelle chez différentes espèces appartenant à ces trois groupes, en termes de variations de l'indice gonadosomatique, de composition de l'ovaire et d'évolution de la taille des ovocytes.

Mots-clef : poisson, reproduction, indice gonado-somatique, ovogenèse.

Patterns of oocyte growth in fish with synchronous and asynchronous ovogenesis

SUMMARY

In fish, three patterns of oocyte growth were determined by a dynamic approach of ovogenesis : the synchronous, group-synchronous and asynchronous ovary. The first group includes the monospawner fishes in which the ovary contains only vacuole free oocyte during the start of recrudescence. During the spawning season, the histogram of oocyte size contains only two classes corresponding to the vacuole free and globule stage oocytes. The second group is characterized by the presence of three classes in the histogram of oocyte size : vacuole free, yolk vesicle and yolk globule stage oocytes. The third group includes the multi spawner fishes in which ovaries contain different oocyte stages without predominance of one class. This paper briefly describes the maturity of different species from these three groups in terms of variations of gonadosomatic index, composition of ovary and characteristic of oocyte growth during sexual cycle.

Keywords : fish, reproduction, gonado-somatic index, ovogenesis.

INTRODUCTION

La survie de toute espèce dans un environnement saisonnier fluctuant est dépendante de mécanismes qui lui permettent d'ajuster ses fonctions physiologiques aux changements du milieu. La compréhension des mécanismes régissant le succès de la production des jeunes (recrutement) est un objectif important de l'écologie animale et de l'haliéutique. Différentes stratégies de reproduction ont été identifiées en se basant sur des critères tels que :

1) Les caractéristiques démographiques de l'espèce : ce sont les stratégies r et K , établies d'après l'équation logistique $dN/dt = rN(K-N/K)$ (MAC ARTHUR et WILSON, 1967 ; STEARNS, 1976). La stratégie K apparaît chez des espèces vivant dans un environnement stable ; elle favorise une maturité tardive, un effort de reproduction faible, mais une progéniture de grande taille et une longévité élevée. A l'inverse, la stratégie r apparaît chez des espèces vivant dans un environnement moins prévisible et favorise une maturité précoce, un effort de reproduction ainsi qu'une fécondité élevés et une vie courte.

2) L'influence des facteurs externes proximaux (température et photopériode) : la maturation des gonades est principalement induite par une photopériode décroissante chez les salmonidés alors que la température constitue le facteur primordial chez les cyprinidés (DE VLAMING, 1974 ; BILLARD *et al*, 1978).

3) La taille de la larve et son importance par rapport à l'alimentation et à la résistance à l'inanition, à l'activité et à l'aptitude à chercher la nourriture et au risque de prédation (MILLER *et al*, 1988).

Une analyse de la reproduction des poissons en milieu naturel révèle que ceux-ci, indépendamment de la période à laquelle ils se reproduisent, présentent deux stratégies de reproduction bien distinctes : 1) celle des poissons qui ne pondent

qu'une seule fois durant la saison de reproduction qui est généralement annuelle dans les régions tempérées et 2) celle des poissons qui pondent à plusieurs reprises durant une même saison de reproduction. Cette différence de stratégie reproductive peut avoir des conséquences importantes sur le recrutement annuel en alevins et donc sur la dynamique des populations, puisqu'on est en présence d'une part, de poissons concentrant leur effort de reproduction sur une seule ponte et de l'autre, de poissons qui répartissent leur potentiel reproductif sur plusieurs pontes et qui sont donc moins soumis aux aléas de l'environnement.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les poissons utilisés pour cette étude (tableau 1) ont été collectés lors de pêches scientifiques (électricité, filet, vidange d'échelles à poissons) réalisées dans le cadre des travaux de Philippart sur la dynamique des populations dans l'Ourthe et de Kestemont sur la biologie de la reproduction du goujon. Les poissons ont été prélevés à différents moments de leur cycle sexuel et leur maturité a été évaluée par des critères tels que :

1) l'indice gonadosomatique (IGS) défini comme le rapport (en pour cent) entre le poids des gonades et le poids corporel du poisson,

TABLEAU 1.

Nombre, origine et mode de capture des poissons femelles utilisés dans cette étude.

Espèce	Nombre	Rivière	Capture	Source
Hotu	144	Ourthe	PE	Philippart, 1980
Vandoise	147	Ourthe	PE	Philippart, 1981
Chevaine	59	Ourthe	PE	Philippart, 1977
Barbeau	116	Ourthe	PE	Philippart, 1977
Ombre	101	Ourthe	PE	Philippart, non publié
Gardon	84	Ourthe	PE	Philippart, non publié
Goujon	75	Eau d'Heure	PE	Kestemont, 1988

PE = pêche à l'électricité.

2) la taille des ovocytes et leur proportion relative dans l'ovaire, établies par fixation des ovaires dans du liquide de Gilson et comptage des différentes classes de tailles d'ovocytes,

3) le stade de maturité ovocytaire, déterminé par préparation histologique et coloration topographique des gonades (KESTEMONT, 1987). Bien qu'étant un processus continu, l'ovogenèse a toutefois été scindée en plusieurs stades à des fins de quantification :

— les ovogonies, très semblables aux spermatogonies, qui se multiplient puis se transforment en ovocytes primaires non vacuolisés (stade 1) (Pl. I, 1),

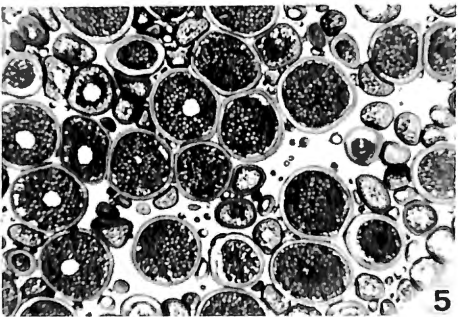
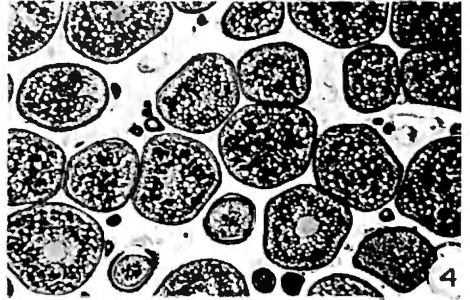
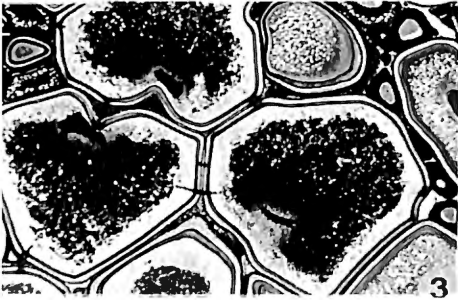
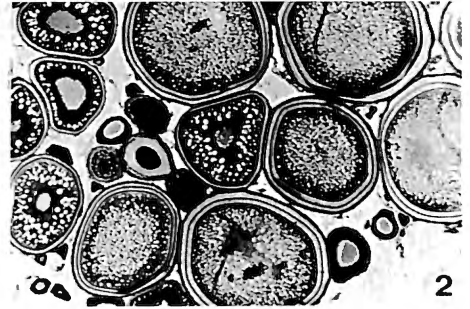


PLANCHE I

1. Ovaire en début de recrudescence. Présence d'ovocytes protoplasmiques (stade 1) et d'ovocytes en début de prévitellogenèse (stade 2).
2. Ovaire en fin de prévitellogenèse (stade 3). Cytoplasme envahi par les vésicules vitellines.
3. Ovaire en fin de vitellogenèse. Cytoplasme envahi par les globules de vitellus. Formation du micropyle et migration de la vésicule germinative en périphérie du cytoplasme.
4. Ovaire synchrone. Présence uniquement d'ovocytes vitellogéniques.
5. Ovaire groupe-synchrone. Présence d'ovocytes vitellogéniques et d'ovocytes en fin de prévitellogenèse. (photo Cl. Remacle).
6. Ovaire asynchrone après ponte. Présence simultanée d'un follicule vide et d'un ovocyte proche de l'ovulation.

— les ovocytes prévitellogéniques (ou en vitellogenèse endogène) dont la taille cellulaire augmente suite à l'accumulation dans le cytoplasme de vésicules à résidus glycoprotéiques. La prévitellogenèse débutante (stade 2, Pl. I, 1) se distingue de la prévitellogenèse avancée (stade 3, Pl. I, 2) par divers critères tels que l'abondance des vésicules, la basophilie du cytoplasme ou la taille de l'ovocyte ;

— les ovocytes vitellogéniques (ou en vitellogenèse exogène = stade 4) caractérisés par l'accumulation de globules de vitellus de nature lipoprotéique refoulant les vésicules vers la périphérie du cytoplasme où elles constitueront les alvéoles corticaux destinés à la protection de l'embryon dans l'oeuf (Pl. I, 3).

RÉSULTATS ET DISCUSSION

L'examen des variations saisonnières de l'indice gonadosomatique montre que chez les poissons à ponte unique, comme le salmonidé *Thymallus thymallus* (ombre commun) et le Cyprinidé *Chondrostoma nasus* (hotu), l'IGS s'élève fortement au moment de la saison de reproduction puis décroît brutalement dès que la ponte a eu lieu (Fig. 1a). De plus, pour un milieu donné, cette ponte se produit de façon synchronisée chez la plupart des poissons de l'espèce et le frai de l'ensemble de la population se concentre sur quelques jours seulement (PHILIPPART, 1977).

Au contraire, chez un poisson à ponte multiple comme le Cyprinidé *Gobio gobio* (goujon), l'IGS augmente nettement dès le retour des conditions favorables, après l'hiver, mais le pic d'IGS décroît très progressivement (Fig. 1b) et des pontes se produisent durant plusieurs mois et de façon répétée chez une même femelle (KESTEMONT, 1987).

En étudiant plus spécifiquement la structure ovarienne et la dynamique de l'ovogénèse, on peut également distinguer deux types de stratégie reproductive en fonction du mode de développement ovocytaire, à savoir : les poissons à ovogénèse synchrone et ceux à ovogénèse asynchrone. Une troisième classe, intermédiaire des deux premières, est constituée par les poissons à ovogénèse groupe-synchrone.

Ovogénèse synchrone

Dans le premier groupe se trouvent les poissons à ponte unique, comme les Salmonidés, les Esocidés et Percidés ainsi que certains Cyprinidés tels que *Chondrostoma nasus* (hotu), *Rutilus rutilus* (gardon) et *Leuciscus leuciscus* (tabl. 2). Chez *Stizostedion lucioperca* (sandre) par exemple, l'ovaire ne comporte que des ovocytes protoplasmiques en début de recrudescence. De ces ovocytes va se détacher une seule cohorte de cellules qui entameront une phase de croissance trophoplasmique pour atteindre le stade vitellogénique en période de reproduction (Pl. I, 4). Sur le plan quantitatif, l'histogramme de répartition des tailles d'ovocytes ne comprend que deux modes comme le montre la Fig. 2 décrivant la répartition des tailles d'ovocytes chez *Thymallus thymallus*.

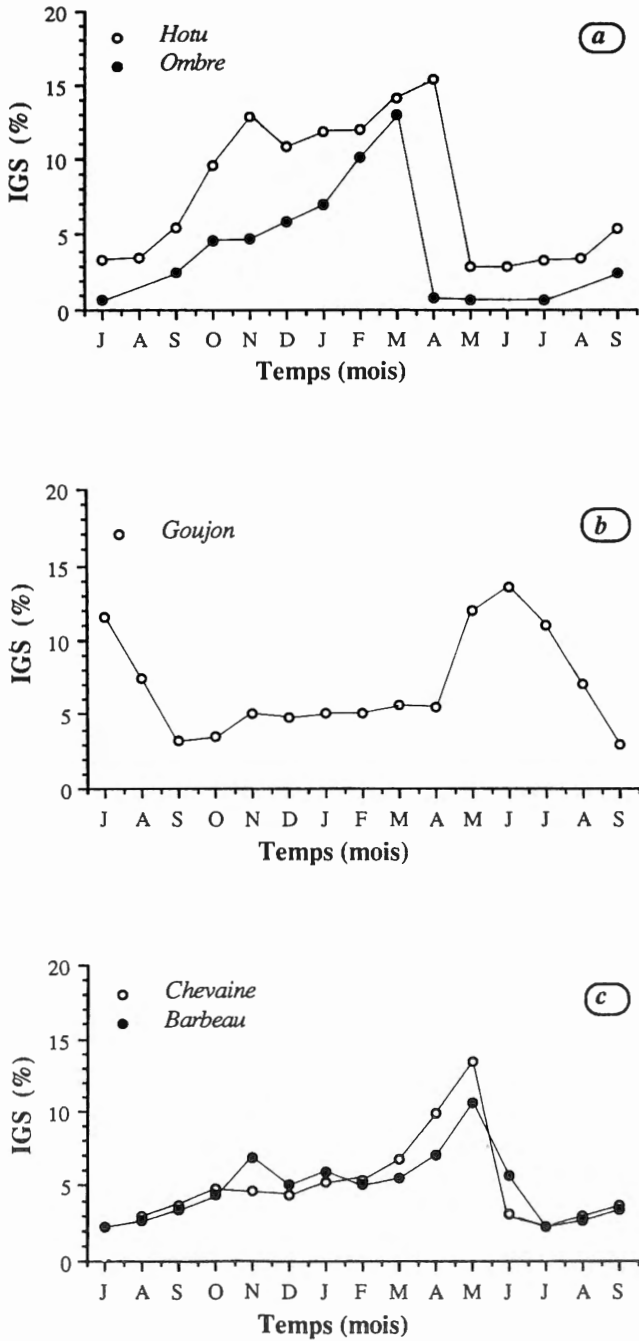


Fig. 1. — Variations saisonnières de l'index gonadosomatique (IGS) chez des poissons à ovogenèse synchrone (a), asynchrone (b) et groupe-synchrone (c).

TABLEAU 2.

Classement, selon leur mode de développement ovocytaire, des principales espèces de poissons d'eau douce se reproduisant dans les cours d'eau de Belgique.

(?) : classement incertain.

Poissons à ovogenèse synchrone

Salmonidae

Truite de rivière	<i>Salmo trutta trutta fario</i> LINNAEUS, 1958
Truite arc-en-ciel	<i>Oncorhynchus mykiss</i> WALBAUM, 1792
Ombre chevalier	<i>Salvelinus alpinus</i> (LINNAEUS, 1758)
Saumon de fontaine	<i>Salvelinus fontinalis</i> (MITCHELL, 1815)

Thymallidae

Ombre commun	<i>Thymallus thymallus</i> (LINNAEUS, 1758)
--------------	---

Esocidae

Brochet	<i>Esox lucius</i> LINNAEUS, 1758
---------	-----------------------------------

Percidae

Perche	<i>Perca fluviatilis</i> LINNAEUS, 1758
Sandre	<i>Stizostedion lucioperca</i> (LINNAEUS, 1758)

Cyprinidae

Hotu	<i>Chondrostoma nasus</i> (LINNAEUS, 1758)
Vandoise	<i>Leuciscus leuciscus</i> (LINNAEUS, 1758)
Gardon	<i>Rutilus rutilus</i> (LINNAEUS, 1758)

Gasterosteidae

Epinoche (?)	<i>Gasterosteus aculeatus</i> LINNAEUS, 1758
Epinochette (?)	<i>Pungitius pungitius</i> LINNAEUS, 1758

Poissons à ovogenèse groupe-synchrone

Cyprinidae

Carpe commune	<i>Cyprinus carpio</i> LINNAEUS, 1758
Brême commune	<i>Abramis brama</i> (LINNAEUS, 1758)
Barbeau fluviatile	<i>Barbus barbus</i> (LINNAEUS, 1758)
Chevaine	<i>Leuciscus cephalus</i> (LINNAEUS, 1758)

Poissons à ovogenèse asynchrone

Cyprinidae

Goujon	<i>Gobio gobio</i> (LINNAEUS, 1758)
Vairon	<i>Phoxinus phoxinus</i> (LINNAEUS, 1758)
Loche de rivière	<i>Cobitis taenia</i> LINNAEUS, 1758
Loche d'étang	<i>Misgurnus fossilis</i> (LINNAEUS, 1758)
Brême bordelière	<i>Blicca bjoerkna</i> (LINNAEUS, 1758)
Ablette commune	<i>Alburnus alburnus</i> (LINNAEUS, 1758)
Ablette de rivière	<i>Alburnoides bipunctatus</i> (BLOCH, 1782)
Rotengle	<i>Scardinius erythrophthalmus</i> (LINNAEUS, 1758)
Carassin	<i>Carassius carassius</i> (LINNAEUS, 1758)
Tanche	<i>Tinca tinca</i> (LINNAEUS, 1758)

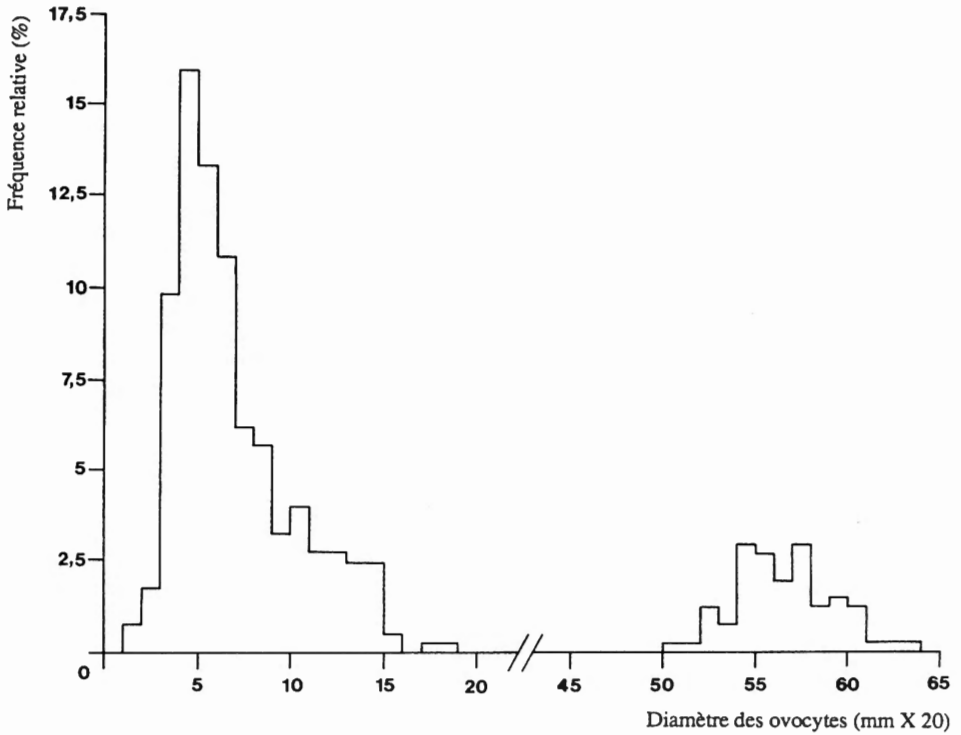


Fig. 2. — Structure ovarienne de l'ombre commun *Thymallus thymallus* avant la ponte.

Ovogenèse groupe synchrone

Le groupe des poissons à ovogenèse groupe-synchrone (tabl. 2) se caractérise par la présence simultanée d'au moins deux populations d'ovocytes bien distinctes (Pl. I, 5). C'est le cas de *Barbus barbuis* (barbeau) dont l'histogramme de répartition des tailles d'ovocytes est représenté à la Fig. 3. Un peu avant la période de reproduction, on distingue trois classes d'ovocytes : une classe dominante constituée par les ovocytes de petite taille (stade 1 et 2), une classe d'ovocytes en croissance trophoplasmique avancée (stade 3) mais qui ne participent pas à la ponte de l'année, et enfin une classe d'ovocytes mûrs qui seront pondus très prochainement (stade 4). Les variations de l'IGS de poissons appartenant à ce groupe (barbeau et chevaine *Leuciscus cephalus*) sont décrites à la Fig. 1c.

Ovogenèse asynchrone

Enfin, le groupe des poissons à ovogenèse asynchrone (tabl. 2) se caractérise par le fait que tous les stades ovocytaires sont présents sans prédominance d'une classe

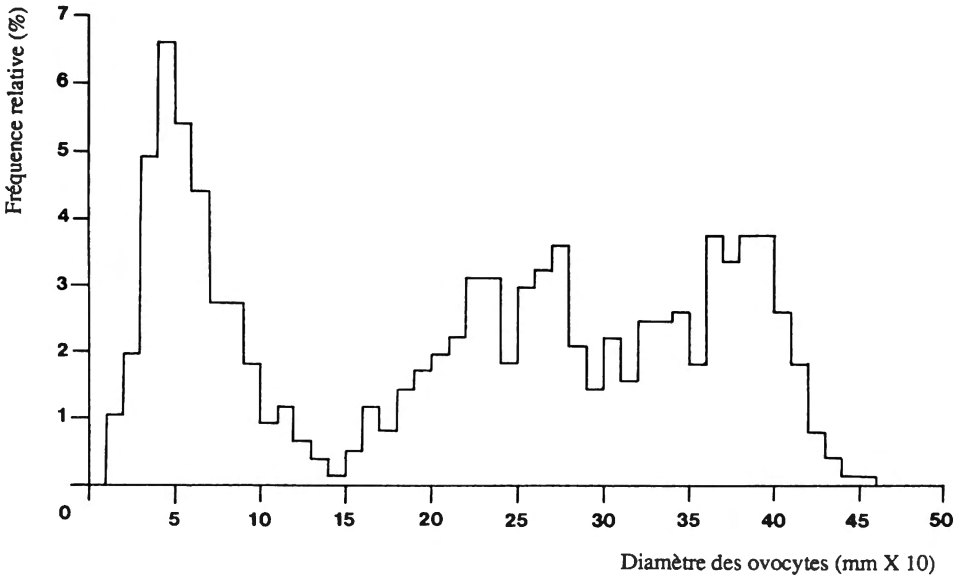


Fig. 3. — Structure ovarienne du barbeau fluviatile *Barbus barbuis* avant la ponte.

particulière, excepté la classe des ovocytes de réserve constituée par les ovocytes protoplasmiques qui peuvent être très abondamment représentés comme l'indique l'ensemble des figures décrivant les ovaires du goujon à différents moments du cycle gamétogénétique (Fig. 4). On remarque une prédominance très nette des ovocytes de stade 1 et un étalement de la fréquence des autres classes. Cette prédominance marquée des ovocytes de stade 1 est d'ailleurs associée à une absence quasi totale d'ovogonies, laissant supposer que le stock d'ovocytes de réserve est constitué très tôt et semble suffire pour plusieurs années sans qu'il y ait transformation continue des ovogonies en ovocytes.

Les variations saisonnières du diamètre moyen des différents stades ovocytaires indiquent que le recrutement en jeunes ovocytes s'accroît un peu avant la période de reproduction ce qui entraîne une élévation du diamètre moyen de ce stade (Fig. 5). La même observation s'applique aux ovocytes en prévitellogénèse avancée (stade 3) et cette croissance continue durant toute la période de ponte. En période de reproduction, des follicules vides, signe d'une ponte récente, sont d'ailleurs présents dans l'ovaire de même que des ovocytes proches de l'ovulation (Pl. I, 6).

Cet aspect asynchrone de l'ovogénèse et les pontes répétées qui en résultent sont provoquées, soit par l'entrée des ovocytes protoplasmiques en prévitellogénèse à des moments différents, soit par une différence dans la vitesse de croissance de ces ovocytes.

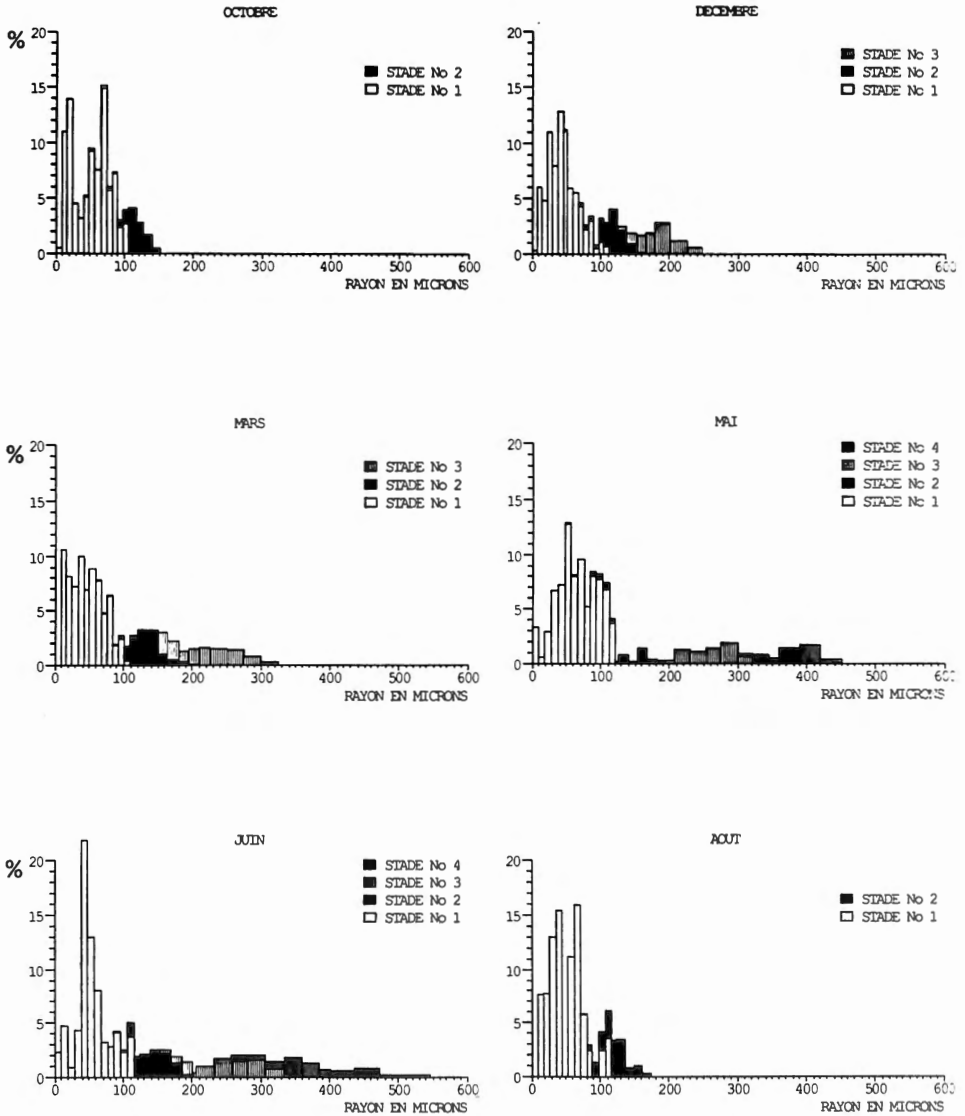


Fig. 4. — Structure ovarienne du goujon *Gobio gobio* à différents moments de son cycle gamétogénétique.

Dans l'analyse du problème du développement ovocytaire, il faut noter enfin qu'une espèce placée dans des conditions particulières peut modifier sa stratégie de reproduction. Ainsi, le barbeau, *Barbus barbus* peut passer d'un développement ovocytaire groupe-synchrone en milieu naturel à une ovogenèse totalement asynchrone en captivité lorsque les femelles sont élevées en conditions optimales de

température, photopériode et alimentation. Il en résulte un recrutement continu des ovocytes qui entraîne des cycles de pontes répétées pour la même femelle durant une année (PONCIN, 1988).

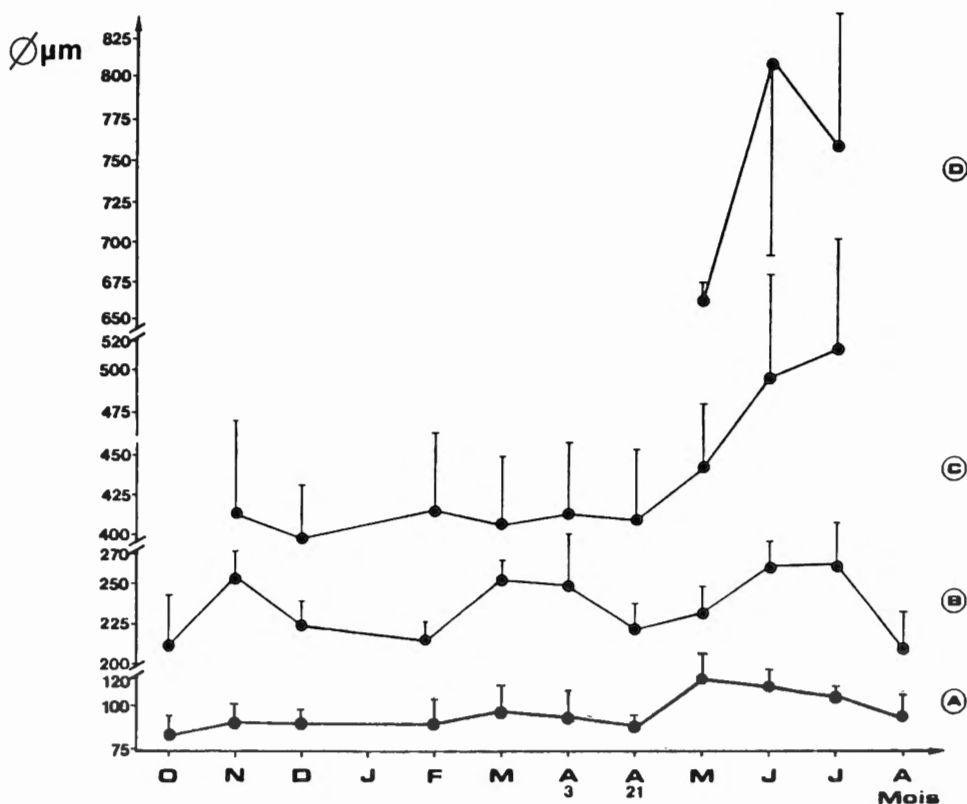


Fig. 5. — Variations du diamètre moyen des différents stades ovocytaires au cours du cycle sexuel du goujon *Gobio gobio*. A stade 1, B stade 2, C stade 3, D stade 4.

Dans l'état actuel des connaissances sur la croissance ovocytaire chez les différents groupes de poissons étudiés, deux axes de recherche s'avèrent intéressants à développer : d'une part, une analyse approfondie des mécanismes hormonaux contrôlant la maturité des gonades et d'autre part, une caractérisation de la valeur de survie pour les espèces des différentes stratégies de ponte mises en oeuvre.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient le Prof. Claude Remacle (Laboratoire de biologie cellulaire, UCL) pour les photos de coupes histologiques d'ovaire.

RÉFÉRENCES

- BILLARD, R., B. BRETON, A. FOSTIER, B. JALABERT et C. WEIL (1978) — Endocrine control of the teleost reproductive cycle and its relation to external factors : Salmonid and cyprinid models. In : *Comparative endocrinology*, Eds. GAILLARD et BOER, Elsevier, Amsterdam : 37-48.
- DE VLAMING, V.L. (1974) — Environmental and endocrine control of teleost reproduction. In : *Control of sex in Fishes*. Ed. C.B. SCHRECK, Virginia Polytechnic Institute and State University, Blacksburg : 13-83.
- KESTEMONT, P. (1987) — Etude du cycle reproducteur du goujon, *Gobio gobio* L. 1. Variations saisonnières dans l'histologie de l'ovaire. *J. Appl. Ichthyol.*, **3** : 145-157.
- KESTEMONT, P. (1988) — Etude des potentialités d'élevage intensif du goujon, *Gobio gobio* L. Reproduction et croissance larvaire. Thèse de doctorat, Facultés Universitaires N.D. de la Paix, 233 p.
- MAC ARTHUR, R.H. et P. WILSON (1967) — *The theory of island biogeography*. Princeton.
- MILLER, T.J., L.B. CROWDER, J.A. RICE et E.A. MARSHALL (1988) — Larval size and recruitment mechanisms in Fishes : toward a conceptual framework. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **45** (9) : 1657-1670.
- PHILIPPART, J.-C. (1977) — Contribution à l'hydrobiologie de l'Ourthe. Dynamique des populations et production de quatre espèces de poissons Cyprinidae : *Barbus barbus* (L.), *Leuciscus cephalus* (L.), *Chondrostoma nasus* (L.) et *Leuciscus leuciscus* (L.). Thèse de doctorat, Université de Liège, 225 p.
- PHILIPPART, J.-C. (1980) — Démographie du hotu, *Chondrostoma nasus* (L.) (Teleostei : Cyprinidae) dans l'Ourthe (bassin de la Meuse). *Annls Soc. r. zool. Belg.*, **110** (3-4) : 199-219.
- PHILIPPART, J.-C. (1981) — Ecologie d'une population de vandoises, *Leuciscus leuciscus* (L.) dans la rivière Ourthe (bassin de la Meuse, Belgique). *Annls Limnol.*, **17** (1) : 41-62.
- PONCIN, P. (1988) — Le contrôle environnemental et hormonal de la reproduction du barbeau *Barbus barbus* (L.) et du chevaine, *Leuciscus cephalus* (L.) (Pisces Cyprinidae) en captivité. *Cah. Ethol. appl.*, Coll. Enquêtes et Dossiers 12, 8, 2 : 173-330.
- STEARNS, S.C. (1976) — Life history tactics : a review of the ideas. *Q. Rev. Biol.*, **51** : 3-47.