



HAL
open science

Le cycle reproducteur chez les poissons téléostéens

Roland Billard, Bernard Breton

► **To cite this version:**

Roland Billard, Bernard Breton. Le cycle reproducteur chez les poissons téléostéens. Cahiers du Laboratoire d'Hydrobiologie de Montereau, 1981, 12, pp.43-46. hal-01600167

HAL Id: hal-01600167

<https://hal.science/hal-01600167>

Submitted on 2 Jun 2020

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.



Distributed under a Creative Commons Attribution - ShareAlike 4.0 International License

Le cycle reproducteur chez les poissons téléostéens

The reproductive cycle in teleost fish

R. Billard, B. Breton

Introduction

Les phénomènes de reproduction revêtent généralement une activité saisonnière, et le cycle reproducteur correspond à une adaptation aux variations de l'environnement. Les biotopes dans lesquels vivent les poissons sont très variés, ce qui a conduit à une très grande diversité dans les types de reproduction. Le lien entre les variations de l'environnement et la reproduction est généralement constitué par des systèmes neuroendocrinien et endocrinien, et cette revue examine les différents types de cycles reproducteurs ainsi que les changements hormonaux qui se produisent au cours de ces cycles.

Le cycle reproducteur comporte deux parties essentielles :

1) La gamétogénèse qui correspond à la formation de cellules hautement spécialisées : spermatozoïdes et ovules. Le point de départ est constitué par les gonies souches (spermatogonies et ovogonies) qui se multiplient activement pour donner naissance aux spermatocytes et ovocytes primaires. Chez le mâle des spermatocytes se transforment immédiatement en spermatozoïdes, tandis que chez la femelle les ovocytes subissent une phase de croissance lente qui les conduit au stade de prévitellogénèse. La phase finale de la gamétogénèse correspond à la vitellogénèse endogène (remaniements internes dans le cytoplasme) puis vitellogénèse exogène (apport de matériaux par le sang constituant une forte accumulation de réserves).

2) La période de fraie. Cette période comporte une séquence d'événements qui débute par la maturation des gamètes puis leur libération de la gonade (spermiation et ovulation) et ensuite du corps (éjaculation et oviposition), après un comportement reproducteur plus ou

moins complexe pour aboutir à la fécondation. Il s'agit là du cas le plus général, mais il existe quelques espèces de poissons vivipares chez lesquelles il n'y a pas d'ovulation, seulement une fécondation intrafolliculaire, puis parturition à la fin de l'embryogenèse.

Des modifications endocriniennes complexes accompagnent ce cycle reproducteur et celles actuellement connues portent sur quelques stéroïdes et la GTH (gonadotropine) plasmatique et hypophysaire de quelques espèces seulement.

I — Les différents types de cycles reproducteurs

A) Poissons vivant en zones tempérées

Dans la plupart des espèces de poissons vivant dans les eaux tempérées et froides le cycle reproducteur affecte une cyclicité annuelle, et quelquefois même plusieurs années sont nécessaires pour que le cycle soit complet. Nous avons vu que deux parties distinctes sont à considérer dans le cycle reproducteur : la gamétogénèse qui correspond à l'élaboration des gamètes (spermatozoïdes et ovules), et la fraie séquence pendant laquelle les gamètes se libèrent des gonades (ovulation et spermiation) puis sont expulsés à l'extérieur (oviposition et libération du sperme).

1) Gamétogénèse

Trois groupes de poissons peuvent être identifiés d'après la période à laquelle se déroule la gamétogénèse. Cette classification est mise en relation avec les facteurs de l'environnement les plus importants en régions tempérées : photopériode et température.

— **GROUPE I** : Gamétogénèse en été et automne (sous photopériode et température décroissantes). L'exemple type en est donné par les salmonidés ; par exemple chez

* Laboratoire de Physiologie des Poissons, I.N.R.A., 78350 Jouy en Josas, France.

la Truite fario, la spermatogénèse débute au commencement de l'été (multiplication des spermatogonies B) se poursuit pendant le mois d'Août, et s'achève en Septembre Octobre (Fig. 1 et 1 bis).

En ce qui concerne l'ovogénèse, les changements les plus spectaculaires au niveau des ovaires, qui correspondent à la vitellogénèse, débutent également à la fin du printemps et au début de l'été (figure 2). Le diamètre des ovocytes augmente ensuite considérablement pour atteindre 5 à 7 mm en automne. Des organes autres que

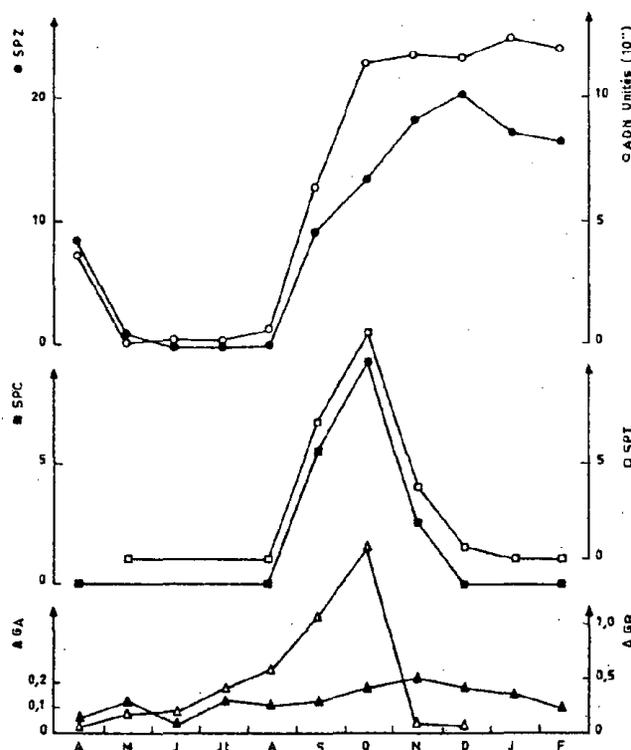


Figure 1 - Cycle spermatogénétique de la Truite fario : évolution de l'index spermatogénétique pour les divers types cellulaires (spermatogonies A et B -GA, G_B- , spermatocytes -Spc-, spermatides -Spt-, et spermatozoïdes -Spz-) et de la teneur du testicule en ADN.

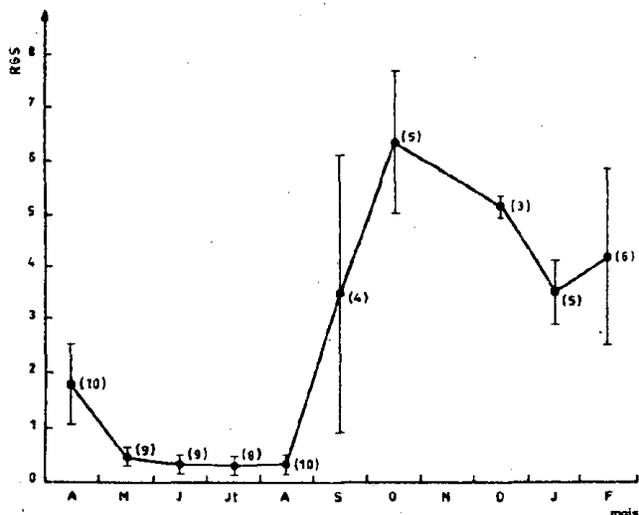


Figure 1 bis - Cycle spermatogénétique de la Truite fario (évolution du RGS en %) () : nombre de mâles.

les gonades subissent des variations pondérales au cours du cycle et en particulier le foie qui est impliqué dans la vitellogénèse et aussi l'hypophyse (Fig. 2). L'ensemble des salmonidés se rattachent à ce groupe y compris des espèces voisines comme *Plecoglossus altivelis* (Honna et Tamura, 1962). D'autres espèces présentent un déroulement de gamétogénèse semblable *Embiotoca jacksoni* (Lagios, 1965), *Sebastes paucispinis* (Moser, 1967), *Cymatogaster aggregata* ♀ (Weibe, 1968) et le Bar *Dicentrarchus labrax* (Fig. 3) (Voir aussi tableau 1). - GROUPE 2: Gamétogénèse en automne, hiver et printemps.

La gamétogénèse commence en automne mais ne peut généralement arriver à son terme dans les régions tempérées du fait des diminutions de températures en hiver qui bloquent ou ralentissent fortement l'ensemble des processus métaboliques. La gamétogénèse reprend en fin d'hiver et s'achève au printemps.

Un certain nombre d'espèces répondant à ce schéma apparaissent dans le tableau 2. D'autres données permettent de classer dans ce groupe l'Épinoche (Fig. 4), *Agonus* (Fig. 5), des pleuronectidés comme la Plie (Fig. 6), et des cyprinidés comme la Brème (Shikhshabekov, 1974) *Conesus plumbeus* (Ahsan, 1964) la Carpe (Bieniarz et al., 1978) le Gardon (Escaffre et Billard, 1976). Le cas de la Carpe est un peu particulier car on sait que lorsque les conditions de températures restent optimales la gamétogénèse peut s'achever dès l'automne, et qu'elle peut présenter plusieurs cycles gamétogénétiques dans l'année (Kossmann 1975). Cela montre bien que, au moins chez la Carpe, et probablement dans les autres espèces présentant ce type de gamétogénèse, la température influence considérablement le déroulement du cycle reproducteur.

- GROUPE 3: Gamétogénèse en hiver et au printemps.

L'ensemble de la gamétogénèse se déroule alors sous photopériode et température croissantes. Le cas de la

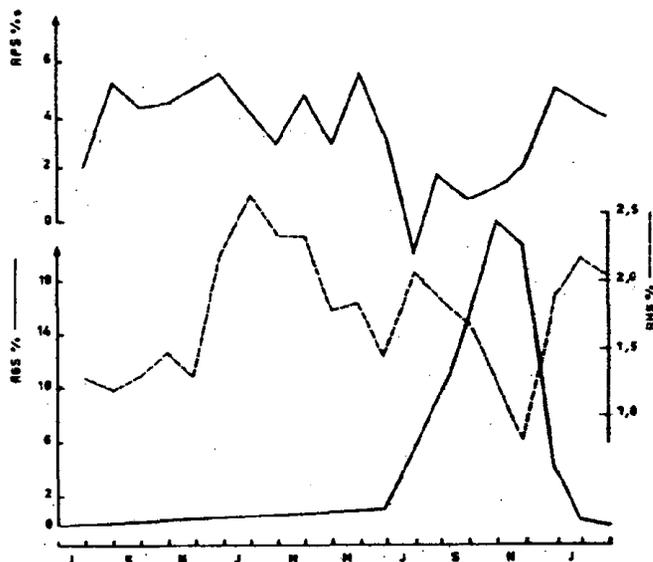


Figure 2 - Premier cycle reproducteur de la Truite fario femelle établi après prélèvements mensuels (n = 5) pendant un an et débutant en période pré-pubertaire. Evolution des rapports gonadosomatique (RGS), hépatosomatique (RHS) et hypophysosomatique (RPS).

Tableau 1 – Groupe I : Gamétogenèse totale en jours et température décroissants

Espèces	M J J A S O N D J F M A M J J A S O												Lieu	Latitude moyenne (°)	Auteurs
	[Diagramme de cycle reproducteur]														
♂ Embiotoca Jacksoni	[Diagramme]												Californie	37° LN	LAGIOS 1965
♂ Salmo salar	[Diagramme]												?		JONES 1940
♂ Salvelinus fontinalis	[Diagramme]												Toronto	44° LN	HENDERSON 1962 LOFTS MARCHALL 1957
♂ Esox lucius	[Diagramme]												Leeds	46° LN	
♀ Salvelinus fontinalis	[Diagramme]														

LEGENDE

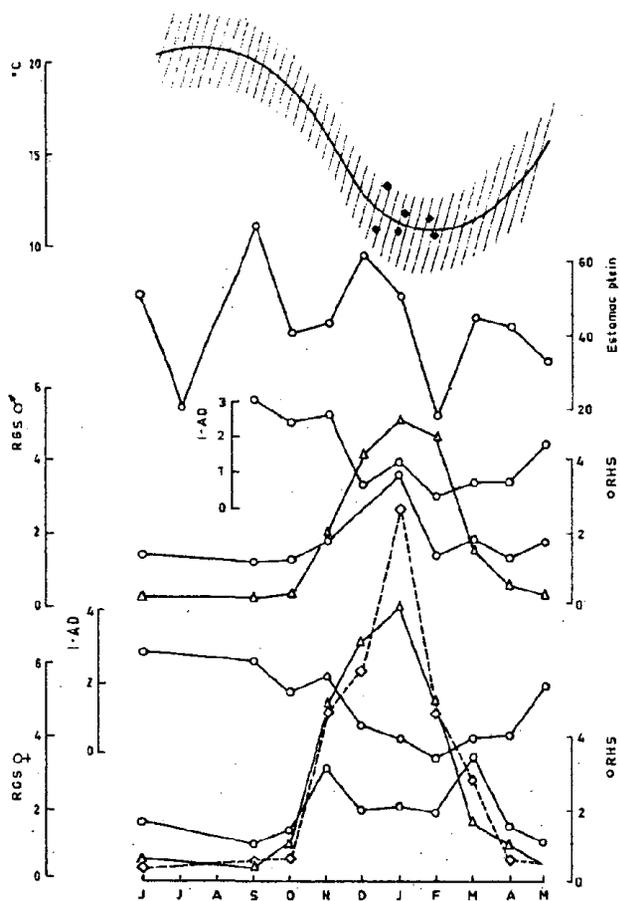
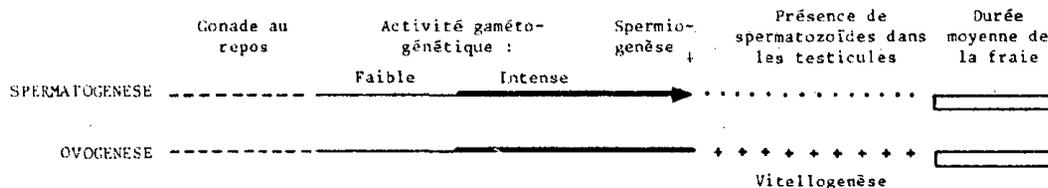


Figure 3 – Cycle reproducteur du Bar (*Dicentrarchus labrax*) ; en bas ♂ au dessus ♀ (d'après Barnabe, 1976). RGS ♀ ◊ (d'après Caporiccio, 1976) ; RGS ♂ Δ. I ad : index d'adiposité ; en haut évolution thermique avec ♦ températures auxquelles des reproductions naturelles ont été observées dans la nature. RGS : rapport gonadosomatique ; RHS : rapport hépatosomatique. Estomac plein : % d'individus concernés.

Tanche (Fig. 7) qui s'intègre dans ce groupe montre que des représentants d'une même famille peuvent avoir des cycles reproducteurs de type différent. Une même espèce peut d'ailleurs être classée dans les groupes 2 et 3 ; c'est le cas de la Brème pour laquelle Papadopol (1962) (tableau 3) voit la spermatogénèse débuter au printemps. Ces différences peuvent être liées, soit à la latitude et résulter de différences dans les régimes thermiques, soit de populations qui réagissent différemment aux facteurs de l'environnement comme l'ont montré Sawara et Egami (1977) pour *Oryzias latipes*, soulevant ainsi la notion d'"espèces écophysiologiques". D'autre part, une même population peut présenter des différences sexuelles à ces facteurs de l'environnement. C'est le cas de *Cymatogaster aggregata*, dont nous avons vu la femelle s'intégrer au groupe 2, alors que le mâle s'inclut dans le groupe 3 (Weibe 1968, 1969). Il s'agit d'une espèce vivipare dont le mâle développe ses gonades au printemps, produit le sperme en été lequel est stocké dans l'ovaire de la femelle après copulation jusqu'à la fin de la vitellogenèse et la maturation oocytaire en Janvier. Ce cas représente une remarquable adaptation à un environnement tempéré pour une espèce vivipare, dont la reproduction n'est pas continue. D'autres espèces appartiennent à ce groupe *Paralabrax clatharus* (Smith et Young, 1966), *Notropis stramineus* (Summerfelt et Minckley, 1969), *Scomber scomber* (Bara, 1960 ; Johnson, 1977), *Chromis chromis* (Contini et Donato, 1973), *Cynoscion regalis* (Merriner, 1975), voir aussi tableau 3.

2) La période de fraie

La période de fraie qui correspond à la libération des gamètes comprend des aspects éthologiques (comportement de reproduction) et fait appel à des facteurs sub-

Tableau 2 -- Groupe II : Arrêt de la gamétogenèse où elle se trouve en automne.

Espèces	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	Lieu	Latitude moyenne	Auteurs
Huro salmoïdes	[Diagram showing gametogenesis from M to A, with a dashed arrow indicating continuation from O to M]																		Illinois	40° LN	JAMES 1946
Cottus bairdii	[Diagram showing gametogenesis from M to A, with a dashed arrow indicating continuation from O to M]																		Michigan	45° LN	HANN 1927
Phoxinus leavis	[Diagram showing gametogenesis from M to A, with a dashed arrow indicating continuation from O to M]																		Leeds (CB)	46° LN	BULLOUGH 1939
♂ Fundulus heteroclitus	[Diagram showing gametogenesis from M to A, with a dashed arrow indicating continuation from O to M]																		Connecticut	42° LN	BURGER 1939
Notropis bifrenatus	[Diagram showing gametogenesis from M to A, with a dashed arrow indicating continuation from O to M]																		Connecticut	42° LN	HARRINGTON 1950
Apeltes quadratus	[Diagram showing gametogenesis from M to A, with a dashed arrow indicating continuation from O to M]																		Connecticut	42° LN	MERRIMAN SCHELD 1948
Gasterosteus aculeatus	[Diagram showing gametogenesis from M to A, with a dashed arrow indicating continuation from O to M]																		Louvain	51° LN	Van den ECKOUDT
Huro Salmoides	[Diagram showing gametogenesis from M to A, with a dashed arrow indicating continuation from O to M]																				
Phoxinus leavis	[Diagram showing gametogenesis from M to A, with a dashed arrow indicating continuation from O to M]																				
♀ Notropis bifrenatus	[Diagram showing gametogenesis from M to A, with a dashed arrow indicating continuation from O to M]																				
Apeltes quadratus	[Diagram showing gametogenesis from M to A, with a dashed arrow indicating continuation from O to M]																				
Gasterosteus aculeatus	[Diagram showing gametogenesis from M to A, with a dashed arrow indicating continuation from O to M]																				

Tableau 3 -- Groupe III : Gamétogenèse totale en jours et température croissants

Espèces	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	Lieu	Latitude moyenne	Auteurs
Abramis brama	[Diagram showing gametogenesis from M to A, with a dashed arrow indicating continuation from O to M]																		Danube	45° LN	PAPADODOL 1962
Gadus merlangus	[Diagram showing gametogenesis from M to A, with a dashed arrow indicating continuation from O to M]																		Ile de Man	54° LN	GOKALE 1954
Caspialosa volgensis	[Diagram showing gametogenesis from M to A, with a dashed arrow indicating continuation from O to M]																		Volga	45° LN	BUTSKAYA 1955
♂ Lepomis macrochiurus	[Diagram showing gametogenesis from M to A, with a dashed arrow indicating continuation from O to M]																		Illinois	40° LN	JAMES 1946
Ophiocephalus punctatus	[Diagram showing gametogenesis from M to A, with a dashed arrow indicating continuation from O to M]																		Indes	13° LN	BELSARE 1965
Heteropneuste fossilis	[Diagram showing gametogenesis from M to A, with a dashed arrow indicating continuation from O to M]																		Indes	13° LN	SUNDARARAJ 1960
Barbus tor	[Diagram showing gametogenesis from M to A, with a dashed arrow indicating continuation from O to M]																		Indes	13° LN	RAT 1965
Gadus merlangus	[Diagram showing gametogenesis from M to A, with a dashed arrow indicating continuation from O to M]																		Ile de Man	54° LN	GOKALE 1954
Mystus seenghala	[Diagram showing gametogenesis from M to A, with a dashed arrow indicating continuation from O to M]																		Indes	13° LN	SATHYANESAN 1962
♀ Ophiocephalus punctatus	[Diagram showing gametogenesis from M to A, with a dashed arrow indicating continuation from O to M]																		Indes	13° LN	BELSARE 1965
Cirrhina reba	[Diagram showing gametogenesis from M to A, with a dashed arrow indicating continuation from O to M]																		Indes	13° LN	SATHYANESAN 1962

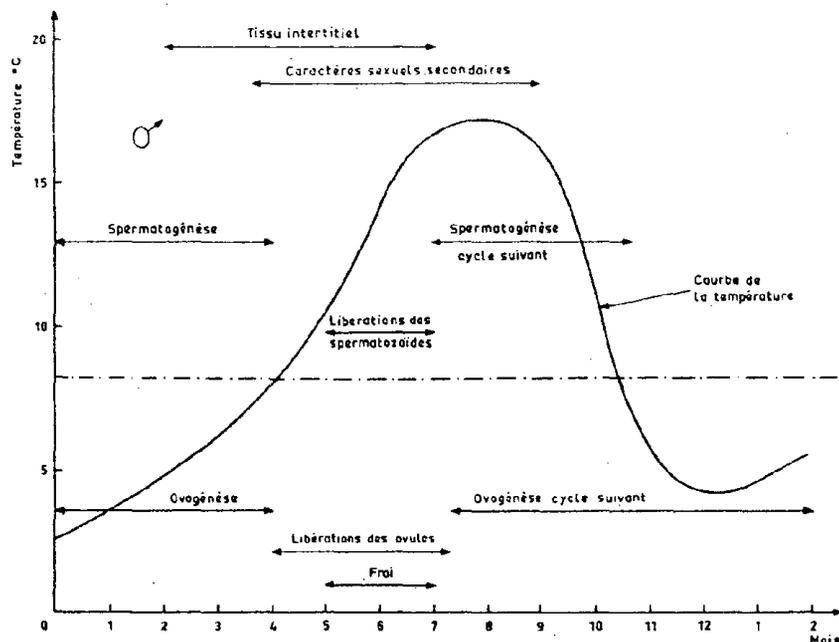


Figure 4 – Cycle saisonnier de reproduction chez *Gasterosteus aculeatus* (d'après Craig-Bennet, 1931) en relation avec l'évolution de la température des eaux.

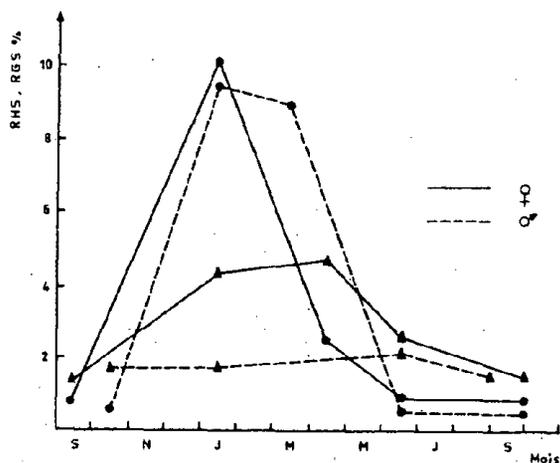


Figure 5 – Evolution des RGS ● et RHS ▲ au cours du cycle reproducteur chez *Agonus cataphractus* (d'après Le Gall, 1969) ; saison de reproduction : février à avril).

tils de l'environnement, tels que la présence de graviers pour les salmonidés ou de végétaux pour les cyprinidés. Les exigences thermiques sont également importantes surtout chez les cyprinidés. D'une façon générale, les poissons du groupe 1 se reproduisent en automne et hiver (salmonidés – Brochet), alors que les températures sont basses. Les espèces classées dans les groupes 2 et 3 se reproduisent au printemps et en été, et demandent des températures relativement élevées.

Quelques espèces se reproduisent en plein été, comme la Carpe, la Tanche, *Chromis chromis* (Contini et Donato, 1973), *D. diaphanus* (Fournier et Magnin, 1975), *Notropis longirostris* (Heins et Clemmer, 1976). La plupart de ces espèces qui ont des besoins thermiques très stricts se reproduisent à plusieurs reprises (pontes séquentielles).

C'est ainsi que chez la Tanche élevée à des régimes thermiques différents, la période de reproduction s'est étalée sur un mois avec 3 fraies dans le groupe témoin recevant moins de 4000 degrés-jours depuis le 1^{er} janvier, sur 2 mois avec 5 fraies dans un groupe élevé en eau réchauffée ($\Delta t + 3^{\circ}\text{C} = 4000$ degrés-jours) et sur 3 mois avec 8 fraies dans le groupe à $\Delta t + 6^{\circ}\text{C}$, soit plus de 5000 degrés-jours (Breton *et al.* 1975), (Fig. 8). Koshelev (1966) estime qu'en condition thermique défavorable les espèces à ponte intermittente peuvent ne présenter qu'une seule ponte. Pour la Brème et le Gardon de la Cas-

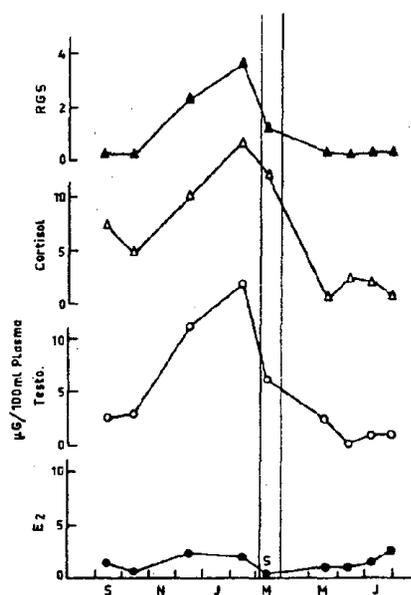


Figure 6 – Le cycle reproducteur de la Plie (*Pleuronectes platessa*). La courbe du RGS (en %) montre que le poids des gonades augmente à partir d'octobre alors que la fraie n'a lieu qu'en mai. La figure montre en outre l'évolution des hormones stéroïdes plasmatiques au cours du cycle (d'après Wingfield and Grimm, 1977).

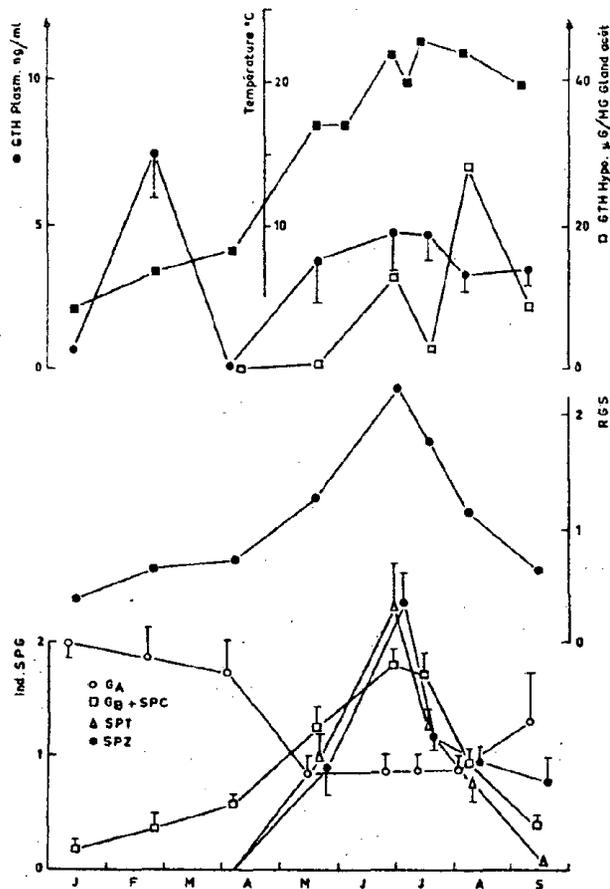


Figure 7 - Le cycle spermatogénétique de la Tanche. Evolution de l'index spermatogénétique (Ind Spg) et des gonadotropines immunoréactives (équivalent c-GTH) en relation avec la température de l'eau. La GTH hypophysaire est exprimée en µg/mg de glande séchée à l'acétone.

pienne qui ne présentent pas de pontes séquentielles et posent leurs ovules en une seule fois la période de fraie serait au contraire plus courte à basse qu'à haute latitude et serait liée à la différence de température (Shikhshabekov, 1974). Chez le Maquereau la période de fraie est plus tardive aux latitudes plus septentrionales (Johnson, 1977), mais on n'échappe pas, ici aussi à la possibilité de populations différentes n'ayant pas les mêmes exigences écophysiologiques.

La température absolue à laquelle la fraie a lieu est toujours plus élevée que celle nécessaire à la gamétogénèse pour les poissons des groupes 2 et 3. La température minimum de fraie varie selon les espèces : 10°C pour le Gardon 14°C pour la Brème, 17°C pour la Carpe (Shikhshabekov, 1974), 20°C pour le poisson rouge (Yamazaki, 1965). La durée pendant laquelle les produits sexuels peuvent être émis est plus longue que la stricte période de reproduction surtout chez le mâle qui peut continuer à émettre du sperme résiduel, après massage abdominal pendant plusieurs mois après la reproduction. C'est ainsi que l'on peut observer des mâles Truites fluents en Mai, mais le sperme produit n'est plus fécondant. Un phénomène analogue a été observé chez le Bar (Billard *et al.*, 1977). Cela soulève le problème du vieillissement des produits sexuels : la gamétogénèse n'est pas un phénomène continu chez les poissons à cycle annuel, et les gamètes une fois formés peuvent rester pendant

des périodes plus ou moins longues dans les gonades ou le tractus génital ; il s'ensuit des phénomènes de vieillissement qui en altèrent la qualité. Cela se produit même chez les animaux à ponte séquentielle comme la Tanche où les dernières pontes sont généralement de moins bonne qualité que les premières (Horoszewich communication personnelle). Chez la Truite, de tels phénomènes de vieillissement ont été mis en évidence chez le mâle (Chemayel, 1975) et la femelle (Escaffre *et al.* 1977) et sont amplifiés par une élévation de température (Billard et Breton, 1977).

3) Conclusions

Dans les zones tempérées la reproduction des poissons est saisonnière et se déroule selon une cyclicité annuelle. Les types de cycles reproducteurs sont extrêmement variés et la gamétogénèse, aussi bien que la fraie peuvent, selon les espèces, se produire à toutes les saisons. Afin que les alevins survivent, ils doivent nécessairement trouver une nourriture lors de leur émergence. Dans le cas des poissons des groupes 2 et 3 qui produisent des œufs de petite taille, et dont la durée du développement embryonnaire est courte la température régle d'une part la gamétogénèse (nombre de degrés-jours minimum) et d'autre part la fraie (niveau thermique minimum).

Ce minimum de condition thermique fait que la fraie, presque immédiatement suivie de l'éclosion, se produira lorsque les disponibilités alimentaires se seront développées dans le milieu. Les poissons du groupe 1 produisent

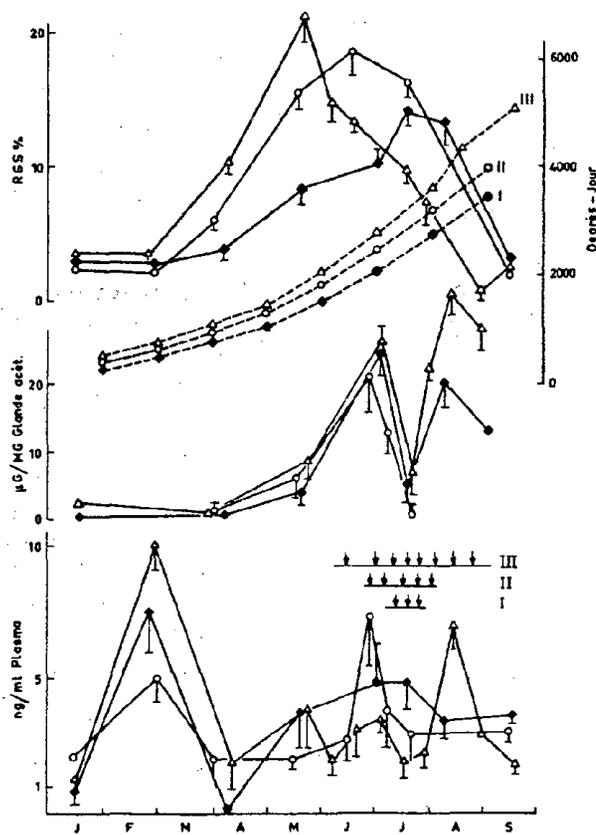


Figure 8 - Evolution du RGS (en %) et de la GTH hypophysaire et plasmatique chez la Tanche femelle élevée sous 3 régimes thermiques différents : I température ambiante, II $\Delta t = +3^\circ C$, III $\Delta t = +6^\circ C$. Les flèches verticales indiquent le nombre de pontes observées dans les 3 groupes.

pour la plupart des œufs de taille importante (5 mm) et si la température ne commande pas directement la période de fraie, elle va par contre déterminer la durée du développement embryonnaire et de la résorption vitelline reportant ainsi au printemps l'émergence des alevins. C'est ainsi que dans le Nord de la Suède la fraie des Saumons a lieu en automne et l'émergence des alevins ne se produit que 6 mois plus tard. Lorsque les œufs sont de plus petite taille, conduisant à une embryogénèse plus courte, les stratégies mises en œuvre sont différentes. Dans le cas de *Plecoglossus altivelis* (*Ayu*) au Japon la fraie a lieu en automne et après une émergence et une courte phase de vie en eau douce les alevins migrent en mer, en zone côtière où les disponibilités alimentaires sont plus importantes, et où ils passent l'hiver.

Un autre exemple complexe est donné par le Brochet qui se reproduit en fin d'hiver ou très tôt au printemps, et vient pondre dans des zones inondables peu profondes enherbées se réchauffant facilement, seuls milieux où la richesse alimentaire a alors des chances d'être dépendante des aléas climatiques et on peut se demander si, compte tenu du grand nombre d'alevins produit, le cannibalisme ne présente pas une "clause de sécurité" permettant la survie d'une partie au moins de la population en cas d'insuffisance alimentaire naturelle. En ce cas, les réserves accumulées par la femelle Brochet qui sont aussi importantes que celles de la Truite seraient gérées très différemment : l'alevin ne prenant pas ses ressources alimentaires sur du vitellus mais sur ses congénères.

Si l'on considère l'ensemble des processus de gamétogénèse de fraie et de développement embryonnaire les 3 groupes se superposent dans leur phase finale (Fig. 9), les alevins sont libérés au printemps. Finalement, c'est la température qui va mettre en phase l'émergence des jeunes avec les disponibilités alimentaires.

B) Poissons des régions tropicales et équatoriales

Dans les régions tropicales et équatoriales la reproduction des poissons revêt souvent un caractère saisonnier, mais quelques espèces peuvent présenter une gamétogénèse et une production de jeunes continue au cours de l'année.

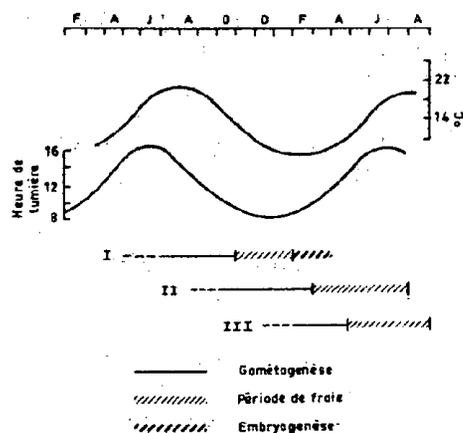


Figure 9 — Répartition des périodes de gamétogénèse et de fraie au cours de l'année dans les différents groupes de poisson vivant en zone tempérée.

1) Les espèces à cycles saisonniers

Le Tilapia a fait l'objet de quelques études en zones subtropicales et équatoriales. A Madagascar, les travaux de Moreau (1970) sur *T. rendalli* ont montré que la gamétogénèse démarrait avant l'augmentation de température et la saison des pluies, mais que la période de fraie coïncidait avec les températures maximales et la saison pluvieuse, époque à laquelle l'alimentation disponible est la plus importante (Fig. 10). D'autres études par Hyder (1970) sur *T. leucostica* montrent que, sous l'équateur, la reproduction est saisonnière mais qu'aucun des facteurs connus de l'environnement ne semble déterminant dans le contrôle du cycle reproducteur (Fig. 11).

Un travail de Payne (1975) chez un cyprinidé tropical *Barbus liberiensis* montre (Fig. 12) que la gamétogénèse se produit avant la saison des pluies et que cette dernière coïncide avec la période de fraie qui dure quelques mois. La durée de la période de ponte est très variable selon les espèces ; par exemple Mendoza (1962) a observé que dans le cas de 3 espèces de poissons vivipares vivant dans le même lac, la saison de reproduction se limitait à une partie pour *Allophorus* et *Godea*, et durait 8-9 mois pour *Néophorus*. Le Sergeant major présente 2 saisons de reproduction ; Mars Avril et Juillet Septembre (Graham, 1972). Dans la zone des Caraïbes (Munro *et al.* (1973) ont observé que la fraie de nombreuses espèces intervenait lorsque la température de l'eau était minimale.

2) Les espèces à reproduction continue.

Plusieurs cas sont décrits et le plus connu est celui du Guppy *Poecilia reticulata*, qui élevé en condition favorable (27°C) et une photopériode constante (12 L-12 N) se reproduit toute l'année (Fig. 13). La production spermatogénétique est continue et la naissance de jeunes est observée pendant 12 mois consécutifs. L'intervalle entre 2

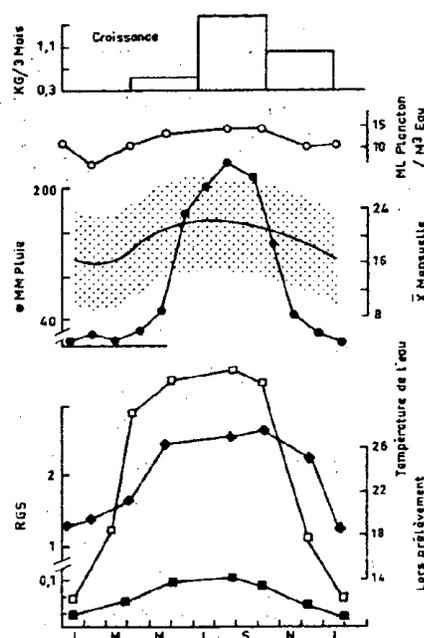


Figure 10 — Cycle annuel de reproduction de *Tilapia rendalli* au lac Itasy (Madagascar) (d'après Moreau, 1970). RGS ♂ ■ RGS ♀ □, température de l'eau lors du prélèvement des poissons ♦.

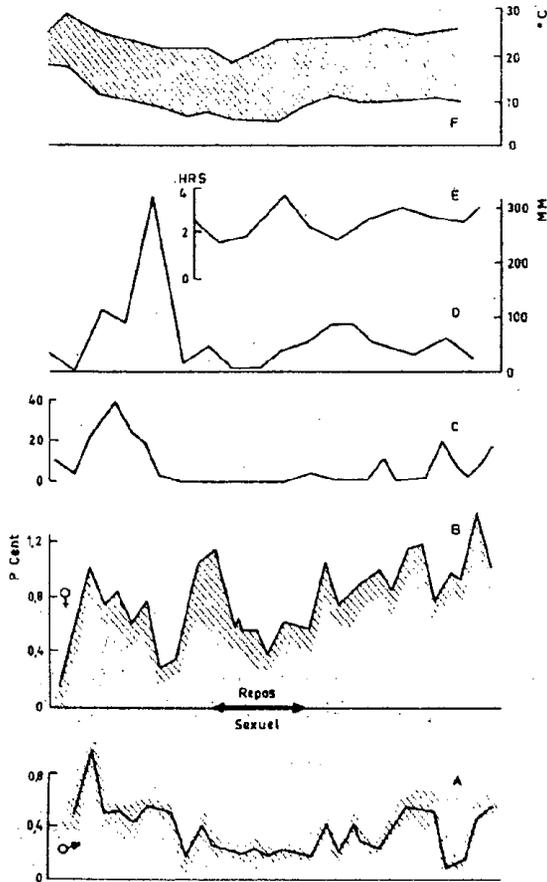


Figure 11 - Evolution de quelques paramètres du cycle reproducteur de *Tilapia leucostica* : RGS δ (A) \varnothing (B), pourcentage de femelles en incubation (C), hauteur des pluies (D), durée d'insolation (E) et température de l'air (F) ; moyennes mensuelles (d'après Hyder, 1970). Le repos sexuel correspond à un état d'inactivité des gonades.

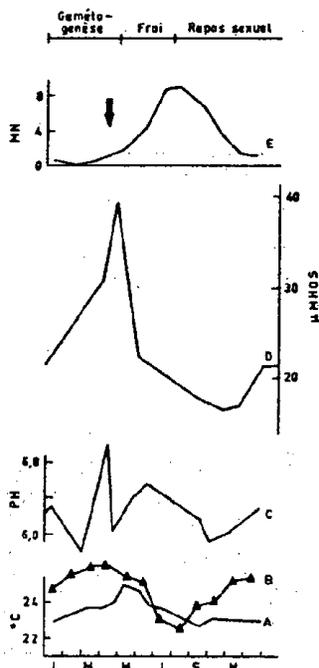


Figure 12 - Le cycle annuel de reproduction de *Barbus liberiensis* et évolution de quelques facteurs de l'environnement : température de l'eau (A) de l'air (B), pH (C) et conductivité en μ mos de l'eau et hauteur des pluies (E). Moyennes mensuelles. La flèche indique l'apparition des premières pluies importantes (d'après Payne, 1975).

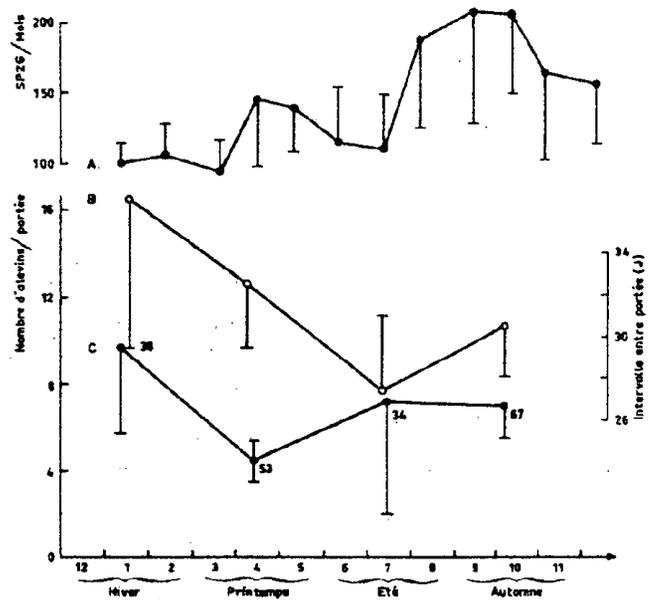


Figure 13 - Reproduction continue chez *Poecilia reticulata*. A : production moyenne de spermatozoegnes par mâle et par mois ; B : intervalle entre 2 portées successives (j.) ; C : nombre de descendants par portée à la parturition (n) d'après Billard, 1966.

parturitions est plus long et varie davantage en hiver qu'en été. Des observations similaires ont été faites sur d'autres espèces (Hester 1964, Wootton 1973) et Barney et Anson (1921) considéraient déjà que chez *Gambusia* les facteurs nutritionnels étaient aussi importants que la température pour induire la production cyclique d'œufs.

Dans le cas de ces animaux à reproduction continue, il est clair que la gamétogénèse est un processus permanent et se déroule dans des conditions constantes. Par contre, des changements de l'environnement sont nécessaires pour induire l'ovulation et le comportement de reproduction (changement de température, modification de la physico-chimie des eaux, etc. . .)

3) Conclusions.

Dans les zones tropicales ou équatoriales de très nombreuses espèces présentent une reproduction saisonnière, et rares sont les espèces à reproduction continue. Les changements de l'environnement responsables de l'induction de la ponte restent mal connus. Khanna (1958) a montré que la ponte se produisait chez la Carpe en Indes, après l'arrivée de la saison des pluies ou bien des inondations. Cela semble un point de repère assez logique car il correspond à une plus grande disponibilité en eau et en aliments.

II - Le contrôle endocrinien du cycle reproducteur

Les informations disponibles dans la littérature concernant l'évolution des hormones impliquées dans la reproduction au cours du cycle reproducteur sont peu nombreuses, et se limitent aux espèces des régions tempérées. Quelques exemples seront pris dans chacun des groupes identifiés précédemment.

A) Techniques de dosage des hormones et nomenclature

Les hormones gonadotropes (GTH) sont mesurées en routine par dosage radioimmunologique dont la validité chez les poissons a été discutée par Crim *et al.* (1976). Divers tests biologiques sont également utilisés (Jalabert *et al.* 1975). Les dosages radioimmunologiques ne sont actuellement disponibles que pour les salmonidés et cyprinidés et se réfèrent à des hormones purifiées selon des tests biologiques se référant aux phases finales du cycle (maturation ovocytaire et spermiation). Les gonadotropines spécifiques sont notées c-GtH pour la Carpe et s et t-GtH pour le Saumon et la Truite.

De nombreuses techniques de dosages ont été mises en œuvre pour les stéroïdes sexuels et leur validité a été discutée par Sandor et Idler (1972).

B) Les salmonidés

Chez la Truite arc-en-ciel mâle, un pic de c-GtH est observé dans le sang au tout début du cycle spermatogénétique (Stade II) (Fig. 14). Ensuite, durant le déroulement de la spermatogénèse, t-GtH augmente de façon parallèle au RGS. Les niveaux atteints en fin de spermatogénèse sont de l'ordre de 3 ng/ml de plasma. Les androgènes augmentent pendant la phase active de spermatogénèse. Au début de la période de spermiation Sanchez-Rodriguez *et al.* (1978) observent chez la Truite arc-en-ciel une augmentation des androgènes parmi lesquels Sangalang et Freeman (1974) trouvent chez *S. fontinalis* de la testostérone et surtout de la II keto-testostérone (fig. 15).

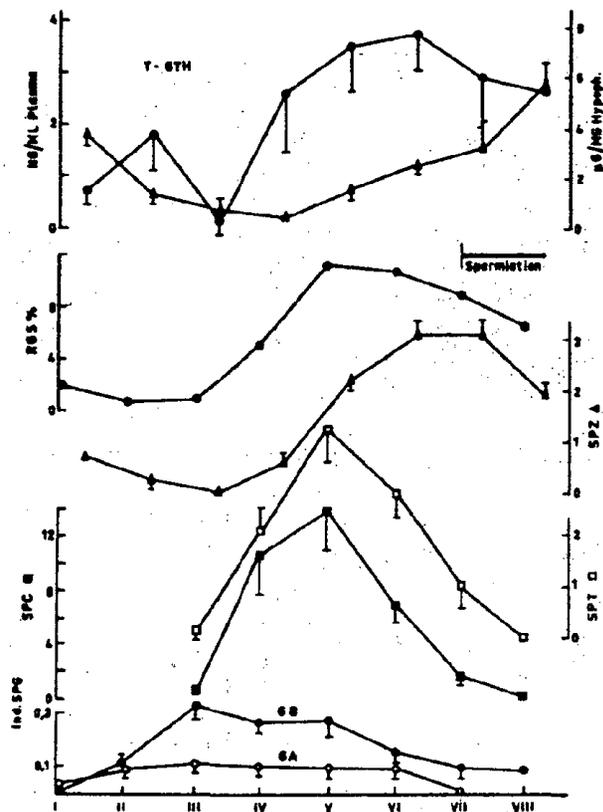


Figure 14 - Le cycle spermatogénétique de la Truite arc-en-ciel avec évolution des types cellulaires et des teneurs en t-GtH immunoréactive plasmatique et hypophysaire (en µg/mg de glande fraîche) ; d'après Breton *et al.*

Chez la femelle arc-en-ciel les niveaux circulants de t-GtH sont élevés au début du cycle, diminuent ensuite et augmentent plus tard lorsque la vitellogénèse est engagée (Fig. 16). A ce moment le taux d'estrogène plasmatique est maximum (Fig. 16) (Lambert *et al.*, 1978 ; Whitehead *et al.*, 1978). La même évolution est observée chez la Truite fario (fig. 17). En fin de cycle les teneurs en t-GtH sont les plus élevées (Fig. 16, 17, 18). Elles sont très importantes dans la population "chilko" de Saumon atlantique où des teneurs de 280 à 360 ng/ml de s-GtH ont été décelées par Crim *et al.* (1975) pendant la période de fraie ce qui a fait suggérer à l'auteur une intervention de cette hormone dans les processus de reproduction en conditions naturelles.

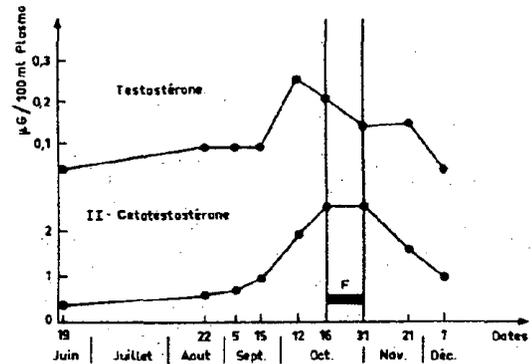


Figure 15 - Variations des niveaux circulants de deux androgènes mesurées par double dilution isotopique au cours du cycle chez *Salvelinus fontinalis* mâle (d'après Sangalang et Freeman, 1974). F : période de fraie.

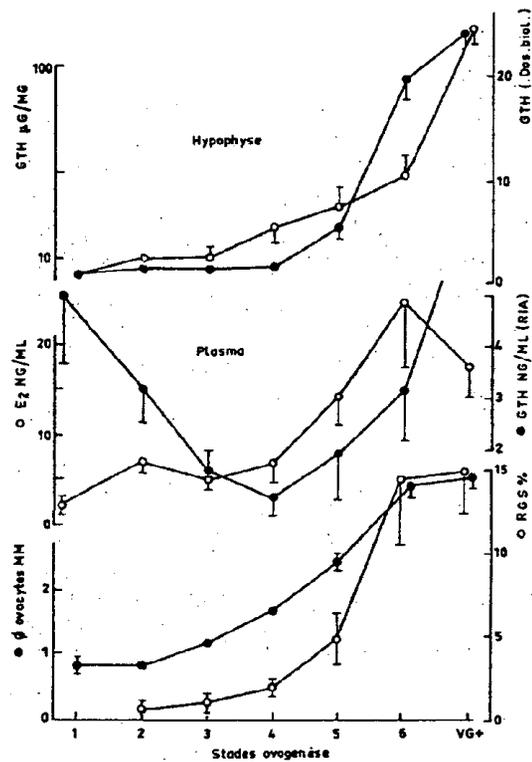


Figure 16 - Ovogenèse de la Truite arc-en-ciel avec évolution de l'estradiol 17β (E₂) et de la t-GtH dans le sang ainsi que de la t-GtH dans l'hypophyse mesurée par dosages radioimmunologique et biologique.

En conclusion dans les 2 sexes les déterminismes de contrôle gonadotrope de la gamétogénèse apparaissent voisins. Ils sont caractérisés par une stimulation de la GtH au début du printemps lors de l'initiation de la gamétogénèse — augmentation du nombre d'ovocytes en prévitellogénèse ou apparition des premières multiplications goniales qui ne peuvent intervenir dans le cas du mâle que si le testicule a été préalablement vidé des spermatozoïdes résiduels. Les phases de gamétogénèse

active — spermiogénèse — vitellogénèse sont sous contrôle gonadotrope, les niveaux compris entre 1 et 3 ng/ml apparaissent suffisant, à moins que des décharges pulsatives de plus forte amplitude non détectée du fait d'une fréquence trop faible des prélèvements puissent se produire au cours du nyctémère. Il est intéressant de noter que dans les 2 sexes les variations de GtH plasmatiques correspondent, pendant la gamétogénèse à des variations dans le même sens des taux d'E₂ 17β, alors qu'elles s'inversent en période de maturation.

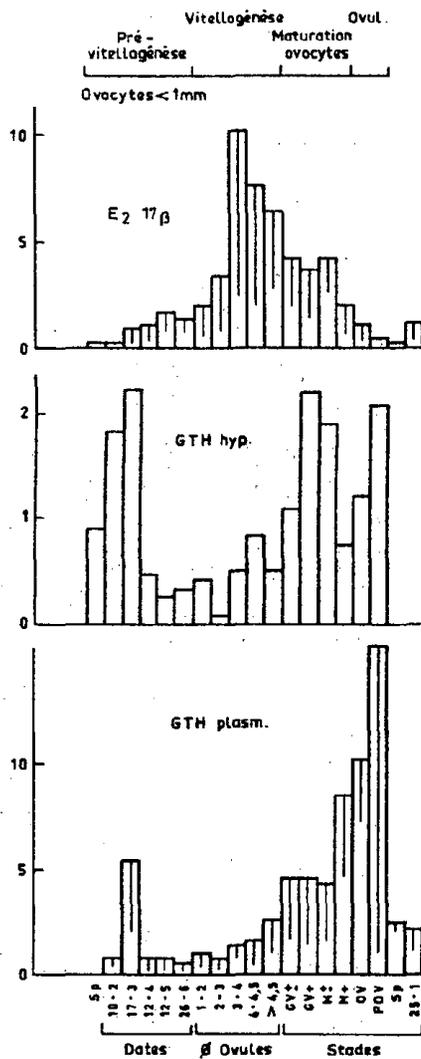


Figure 17 — Evolution de la GtH plasmatique et hypophysaire et de E₂ au cours du cycle reproducteur de la Truite fario.

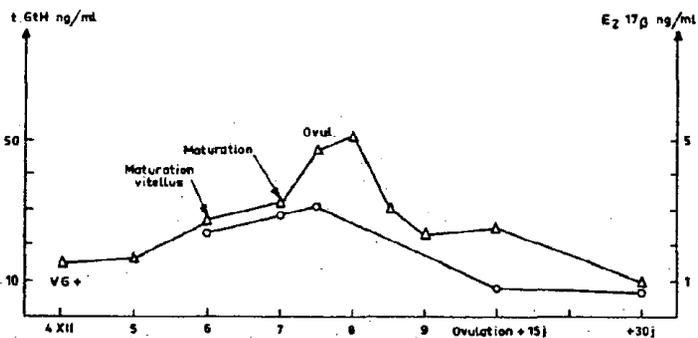


Figure 18 — Evolution de la t-GtH et de E₂ plasmatique au cours des dernières phases du cycle reproducteur chez la Truite arc-en-ciel.

C) Pleuronectidé

Dans ce groupe, seules quelques hormones sexuelles ont été mesurées pendant le cycle reproducteur, ainsi que l'activité hypophysaire (Fig. 19). Toutes les hormones mesurées n'existent qu'en faibles quantités pendant la période de repos sexuel en été et augmentent au cours de la vitellogénèse. L'estradiol diminue avant la saison de fraie et la testostérone pendant. Le cortisol qui suit les mêmes évolutions chez des individus matures et immatures, n'est pas impliqué directement dans la reproduction. L'activité hypophysaire est minimale durant la période de fraie. Mis à part l'estradiol qui est presque inexistant la même évolution se retrouve chez le mâle. (Fig. 6). Campbell *et al.* (1976) ont trouvé que la testostérone était le principal androgène surtout lors de la période de fraie.

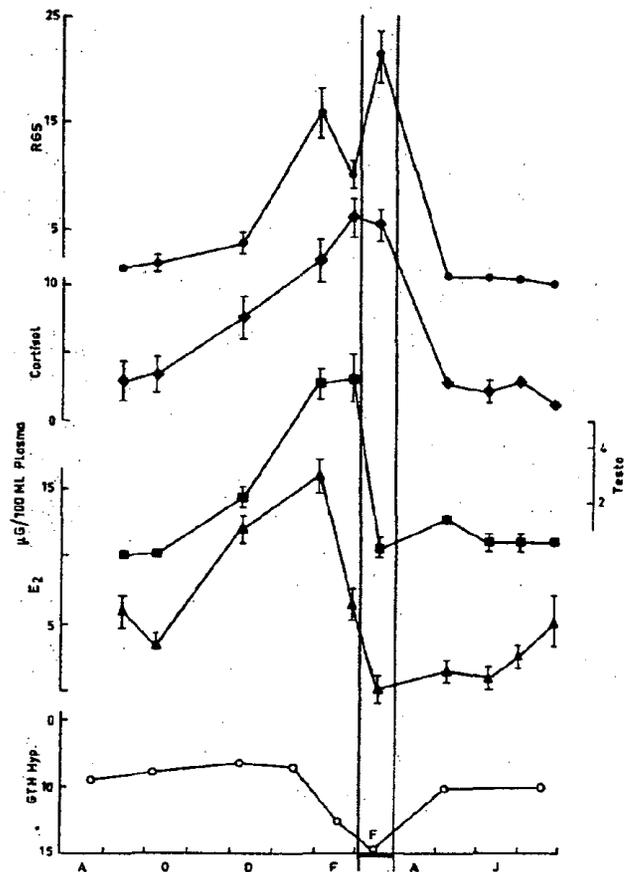


Figure 19 — Evolution du RGS et de quelques composants endocriniens (cortisol, testostérone, E₂) au cours du cycle de *Pleuronectes platessa* (d'après Wingfield et Grimm, 1977). La charge hypophysaire (GtH hyp.) est reprise de Barr et Hobson (1964) et correspond au nombre d'hypophyse nécessaire pour induire la spermiation de la grenouille (F : période de fraie).

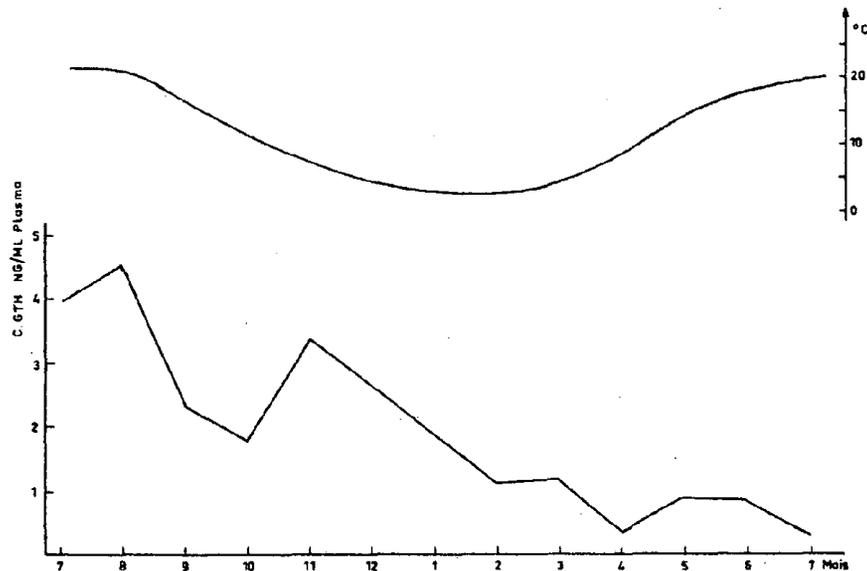


Figure 20 – Evolution de la c-GTH circulante immunoréactive chez la carpe au cours du cycle reproducteur (d'après Bienniarz *et al.*, 1978).

D) Cyprinidés.

Chez la Carpe les données de Bienniarz *et al.*, (1978) montrent que les niveaux gonadotropes circulants sont élevés pendant la vitellogénèse en été, et au début d'automne (Fig. 20) ; ils chutent en été jusqu'à l'été suivant. La fréquence des prélèvements n'a pas permis de déceler d'augmentation de c-GtH, lors de la fraie, mais de nombreuses informations montrent qu'une décharge gonadotrope se produit au moment de l'ovulation (Fig. 21).

Chez la Tanche l'évolution des composants gonadotropes plasmatiques et hypophysaires est mise en relation avec le cycle spermatogénétique (Fig. 7). Comme chez les salmonidés on observe une augmentation de la c-GtH circulante qui se produit en fin d'hiver lors de l'initiation de la spermatogénèse (début des multiplications des spermatogonies de type B). Ensuite, les niveaux sont à nouveau élevés lors de la spermiation avec de fortes fluctuations au niveau hypophysaire. De telles fluctuations se retrouvent aussi au niveau plasmatique lorsque les mâles sont maintenus en eau réchauffée (6°C au-dessus de la température ambiante) (Fig. 22). A cette température la spermatogénèse est accélérée ainsi qu'en témoigne l'augmentation plus rapide du RGS. Chez la

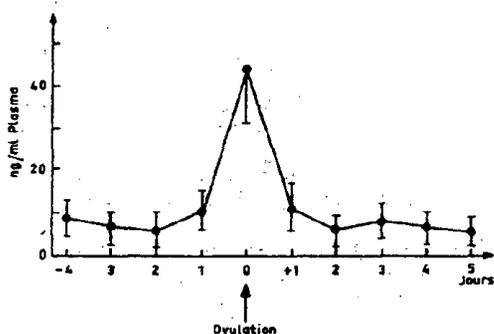


Figure 21 – Variation de la gonadotropine (équivalent c-GTH) au cours de l'ovulation chez le poisson rouge (d'après Bréton *et al.*, 1972).

femelle élevée dans les mêmes conditions le développement des ovaires est plus rapide en eau réchauffée, et la durée de fraie plus longue (cf. Fig. 9).

Conclusion générale

La plupart des espèces de poissons téléostéens présentent un rythme annuel de reproduction, dont les phases successives apparaissent très dépendantes des variations climatiques. Les deux facteurs les plus importants sont sans nul doute la température et la photopériode au moins dans les régions tempérées. Dans les zones tropicales et équatoriales de très nombreuses espèces ont aussi une reproduction cyclique annuelle, et d'autres facteurs de l'environnement paraissent intervenir dans le déterminisme du cycle sexuel : richesse alimentaire du milieu, pluies (et changements physico-chimiques des eaux qui s'ensuivent), durée d'insolation et probablement beaucoup d'autres facteurs. Dans ces régions l'importance du rôle de la température demeure, de même que celui de la photopériode, puisque Sundararaj et Vasal (1976) ont montré que le poisson chat indien était capable de discriminer les faibles changements de photopériodes qui existent dans ce pays. Dans cette espèce de même que chez l'Epinoche (Baggerman, 1972) et *Oryzias latipes* (Chaw, 1976), toutes se reproduisant en jours longs, on a pu identifier un rythme circadien de photosensibilité qui serait comme chez les oiseaux responsable du rythme annuel de reproduction, et qui serait lié à un rythme endogène de la réceptivité à la lumière des structures centrales.

La gamétogénèse proprement dite apparaît dépendante de changements climatiques à long terme (circannuel) comme la température ou la photopériode pour certaines espèces ou les 2 associées, quelquefois avec interaction pour d'autres espèces. Les résultats obtenus sur l'endocrinologie de la reproduction montrent que la gamétogénèse se déroule sous des niveaux circulants de GtH relativement bas, augmentant légèrement vers la fin, ce

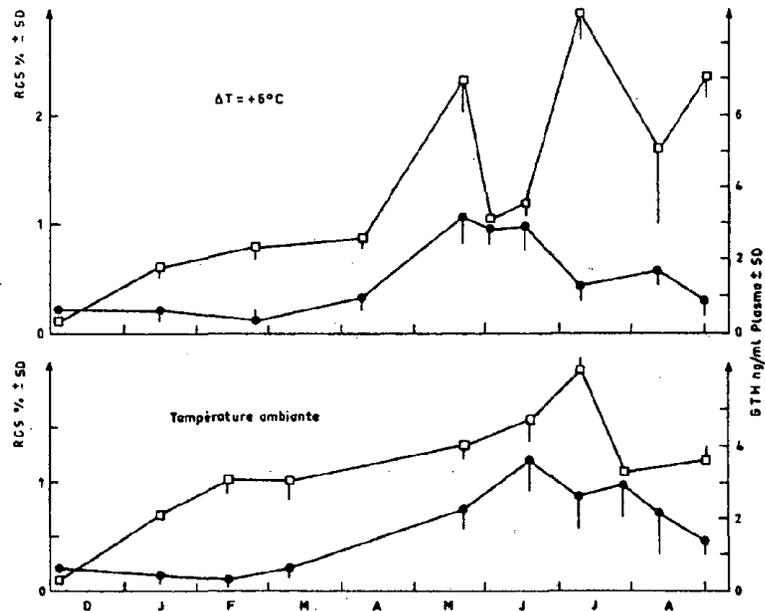


Figure 22 — Evolution du RGS ● et de la GTH plasmatique chez la Tanche mâle au cours du cycle reproducteur.

qui correspond à une sécrétion de type tonique qui est compatible avec ces changements à long terme de l'environnement. Au contraire, la séquence maturation-ovulation, la spermiation et la fraie semblent nécessiter des stimuli plus spécifiques et plus ponctuels, même pour les poissons à reproduction continue. Il s'agit là de la période la plus critique du cycle reproducteur. Les stimuli correspondent souvent à un choc thermique ou à la présence de végétation ou de substrat de ponte, et d'autres facteurs beaucoup plus variés : pluies, inondations en zones tropicales et équatoriales. Ces stimuli viennent initier la décharge de GtH et induire l'ovulation. En définitive les mécanismes endocriniens et neuroendocriniens vont constituer le lien entre les changements de l'environnement et la fraie. Dans le cas des espèces chez lesquelles le développement embryonnaire est court, la ponte se produit ainsi dans des conditions de milieu plus favorables à la survie des jeunes.

Remerciements

Nous remercions nos collègues, Claudine Weil, Pierrette Reynaud, A. Fostier auxquels nous avons emprunté un certain nombre de données rapportées dans cette étude. Les travaux ont été en partie supportés par E.D.F. (Convention n° 8375).

Bibliographie

- AHSAN S.N., 1964. — The central of cylinal changes in the testicular activities of the lake chub *Conesius plumbeus*. Ph. D. Thesis Univ. Columbia, 132.
- BAGGERMAN B., 1972. — Photoperiodic responses in stickleback and their control by a daily rhythm of photosensitivity. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 3, 466-476.
- BARA G., 1960. — Histological and cytological changes in the ovaries of the mackerel *Scomber scomber* during the annual cycle. *Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul, Serie B*, 25, 49-91.
- BARNABE G., 1976. — Contribution à la connaissance de la biologie du Loup *Dicentrarchus labrax* (Poisson serranidae). *Thèse Univ. Sci. Tech. du Languedoc*, 426 p.
- BARNEY R.L., ANSON B.J., 1921. — The seasonal abundance of the Mosquitodestroying Top-Minnow *Gambusia affinis*, especially in relation to fecundity. *Annat. Rec.*, 23, 317-335.
- BARR W.A., HOBSON B.M., 1964. — Endocrine control of the sexual cycle in the Plaice *Pleuronectes platessa* L. IV. Gonatropic activity of the pituitary gland. *Gen. comp. Endocrinol.*, 4, 606-613.
- BELSARE D.K., 1963. — Studies on some endocrine glands in *Ophiocephalus punctatus* (Black). Ph. D. Ujjain Univ. INDIA.
- BIENIARZ K., EPLER P., BRETON B., THUY L.N., 1978. — The annual reproduction cycle in adult carp in Poland : ovarian state and serum gonadotropin level. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, 18, 917-921.
- BILLARD R., DUPONT J., BARNABE G., 1977. — Diminution de la mobilité et de la durée de conservation du sperme de *Dicentrarchus labrax* L. (Poisson, téléostéen) pendant la période de spermiation. *Aquaculture*, 11, 363-367.
- BILLARD R., 1966. — Contribution à l'étude de la reproduction chez le poisson téléostéen *Lebistes reticulatus* au moyen de l'insémination artificielle. *Fac. Sci. Lyon, Thèse 3^e cycle*.
- BILLARD R., BRETON B., 1977. — Sensibilité à la température des différentes étapes de la reproduction chez la Truite arc-en-ciel. *Cahiers Lab. Montereau*, 5, 5-24.
- BRETON B., BILLARD R., JALABERT B., KANN G., 1972. — Dosage radioimmunologique des gonadotropines plasmatiques chez *Carassius auratus* au cours du nyctémère et pendant l'ovulation. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 18, 463-468.
- BRETON B., JALABERT B., FOSTIER A., BILLARD R., 1975. — Etude sur le cycle reproducteur de la Truite arc-en-ciel et de la Tanche. Effet de variations expérimentales de la température. *J. Physiol.*, Paris, 70, 561-564.
- BULLOUGH W.S., 1939. — A study of the reproductive cycle of the minnow in relation to the environment. *Proc. Zool. Soc. London*, 109, 79-102.
- BURGER J.W., 1939. — Some experiments on the relation of the external environment of the spermatogenic cycle of *F. heteroclitus* L. *Biol. Bull.*, 77, 96-103.
- BUTSKAYA N.A., 1955. — Particularité de fonctionnement du testicule chez les poissons selon le type différent de fraie (Russe). — *Dokl. Akad. Nauk.*, SSSR 100, 809-812.
- CAMPBELL C.M., WALSH J.M., IDLER D.R., 1975. — Steroids in the plasma of the winter Flounder, *Pseudopleuronectes americanus* Walbaum. A seasonal study and investigation of steroid involvement in Ovocyte maturation. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 29, 14-20.

- FORICCIO B., 1976. - Etude ultrastructurale et cytochimique de l'ovogénèse du Loup *Dicentrarchus labrax* L. Thèse 3e cycle, Univ. Sci. Tech. du Languedoc.
- CHAN K. K.S., 1976. - A photosensitive daily rhythm in the female medaka *Oryzias latipes*. *Can. J. Zool.*, 54, 852-856.
- CHEMAYEL M., 1975. - Etude de la variabilité du pouvoir fécondant du sperme en relation avec ses caractéristiques chez la Truite arc-en-ciel *Salmo gairdneri* Richardson. Thèse 3e cycle, Univ. Paris VI, 1-52.
- CONTINI A., DONATO A., 1973. - The reproductive cycle of the teleost *Chromis chromis* L. *Mem. Biol. Mar. Oceanogr.*, Messina, 3, 173-184.
- CRAIG-BENNET A., 1931. - The reproductive cycle of the three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus*. *Phil. Trans. Roy. Soc.*, London, B 219, 197-280.
- CRIM L.W. WATTS E. G., EVANS D.M., 1975. - The plasma gonadotropin profile during sexual maturation in a variety of salmonid fishes. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 27, 62-70.
- CRIM L. W., PETER R.E., BILLARD R., 1976. - Stimulation of gonadotropin secretion by intraventricular injection of hypothalamic extracts in the Gold-fish *Carassius auratus*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 30, 77-83.
- ESCAFFRE A-M., BILLARD R., 1976. - Le cycle spermatogénétique du Gardon *Rutilus rutilus*. *Cahiers du lab. Montereau*, 3, 43-46.
- ESCAFFRE A-M., PETIT J., BILLARD R., 1977. - Evolution de la quantité d'ovules récoltés et conservation de leur aptitude à être fécondés au cours de la période post ovulatoire chez la Truite arc-en-ciel. *Bull. Fr. Piscic.*, 265, 135-142.
- FOURNIER P. MAGNIN E., 1975. - Reproduction of the banded killifish *Fundulus diaphanus diaphanus*. *Nat. Can.*, 102, 181-188.
- GOKHALE S.V., 1957. - Seasonal histological changes in the gonads of the whiting *Gadus merlangus* L. and the Norway pout *Gadus esmarki* Nilson. *Ind. J. Fish.*, 4, 92-112.
- GRAHAM J.B., 1972. - Low temperature acclimation and the seasonal temperature sensitivity of some tropical marine fishes. *Physiol. Zool.*, 45, 2-13.
- HANN H. W., 1927. - The history of the germ cells of *Cottus bairdii* G. *J. Morph.*, 43, 427-297.
- HARRINGTON R.W., 1950. - Preseasonal breeding by the Bridlet Shiner *Notropis bifrenatus* induced under light temperature control. *Copeia*, 4, 304-311.
- HEINS D.C., CLEMMER G.H., 1976. - The reproductive biology, age and growth of the North American cyprinid, *Notropis longirostris* (Hay). *J. Fish Biol.*, 8, 365-379.
- HENDERSON N. E., 1962. - The annual cycle in the testis to the eastern brook trout *Salvelinus fontinalis* (Mitchell). *Can. J. Zool.*, 40, 631-641.
- HESTER F.J., 1964. - Effects of food supply on fecundation in the female Guppy *Breistes reticulatus* (Peters). *J. Fish. Res. Bol. Can.*, 21, 757-764.
- NMA, TAMURA, 1962. - Seasonal changes in the gonads of the land-locked salmonoid fish, Ko-ayu, *Plecoglossus altivelis* Temminck et Schlegel. *Jap. J. Ichthyol.*, 9, 135-152.
- HYDER M., 1970. - Gonadal and reproductive patterns in *Tilapia leucosticta* (Teleostei: cichlidae) in an equatorial lake Naivasha Kenya. *J. Zool. London*, 162, 179-195.
- JALABERT B., BRÉTON B., BILLARD R., 1975. - Dosage biologique des hormones gonadotropes de poissons par le test de maturation *in vitro* des ovocytes de truite. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, 15, 217-228.
- JAMES M.F. 1946. - Histology of gonadal changes in the bluegill *Lepomis macrochirus* and the large-mouth bass *Huro salmoides*. *J. Morph.*, 79, 63-92.
- JOHNSON P. O., 1977. - A review of spawning in the North Atlantic mackerel *Scomber scombrus* L. *Fish res. Tech. Rep. Dir. Fish. Res. (GB)*, 37, 0308-5589.
- JONES J.W., 1940. - Histological changes in the tests in the sexual cycle of male Salmon par *Salmo salar* L. *Proc. Roy. Soc. B*, 128, 499-509.
- KHANNA D. V., 1958. - Observations on the spawning of the magar carps at a fish farm in the Punjab. *Indian J. Fisheries*, 5, 282-290.
- KOSHELEV B. V., 1966. - Some characteristics of the reproduction cycle of Fishes with synchronous and asynchronous oocyte development in water of different latitudes. *In*: Abundance dynamic patterns of Fish of the white sea and of its basin, *Nauka Moscow*, 79-92.
- KOSSMAN H., 1975. - Reproduction experiments on Carp *Cyprinus carpio*. *EIFAC Tech. Pap.* 25, 122-126.
- LAGIOS D., 1965. - Seasonal changes in the cytology of the adenohippophysis, testes, and ovaries of the black Surfperch *Embiotoca jacksoni*, a viviparous percomorph fish. *Endocrinol.*, 5, 207-221.
- LAMBERT J. G.D., BOSMAN G., VAN DEN HURK R., VAN OORDT P. G., 1978. - Annual cycle of plasma oestradiol-17 β in the female trout *Salmo gairdneri*. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, 18, 923-927.
- LE GALL S., 1969. - Croissance d'un poisson téléostéen, l'Agonus cataphractus Linné Rapports avec le cycle sexuel et le cycle de l'activité thyroïdienne. *Vie et Milieu XX*, 1-A, 153-234.
- LOFTS B. MARSHALL A. J., 1957. - Cyclical changes in the distribution of the testis lipids of a teleost fish *Esox lucius*. *Quart. J. Micr. Sci.*, 98, 79-88.
- MENDOZA G., 1962. - The reproductive cycles of three viviparous teleosts *Alloophorus robustus*, *Goodea luitpodii* and *Neophorus diazi*. *Biol. Bull.*, 123, 351-365.
- MERRIMAN F., SCHEDI H.P., 1941. - The effects of light and temperature: on gametogenesis in the four spined stickleback *Apeltes quadratus* (Mitchell). *J. exp. Zool.*, 88, 31.
- MERRINER V., 1975. - Aspects of the reproductive biology of the weakfish *Cynoscion regalis* Sciaenidae in north Carolina. *Fish. Bull.*, 74, 18-26.
- MOREAU J., 1970. - Biologie comparée de *Tilapia rendalli* Boulanger au lac Itasy et au lac de Mantasoa. Thèse 3e cycle, *Fac. Sci. Paris*, 112 pp.
- MOSER H. G., 1967. - Seasonal histological changes in the gonads of *Sebastes paucispinis* Ayres an ovoviviparous teleost (family scorpaenidae). *J. Morphol.*, 123, 329-353.
- MUNRO J. L. GAUT V. C. THOMPSON R., REESON P. H., 1973. - The spawning seasons of Caribbean reef fishes. *J. Fish Biol.*, 5, 69-84.
- PAPADODOL M., 1962. - Nouvelles données concernant la biologie de la reproduction de la Brème *Abramis brama* L. au cours inférieur du Danube. *Stud. Cercet. Biol. Ser. Biol. anim.*, 14, 393-400.
- PAYNE A. I., 1975. - The reproductive cycle, condition and feeding in *Barbus liberiensis*, a tropical stream-dwelling cyprinid. *J. Zool., London*, 176, 247-269.
- RAI B.P., 1965. - Cyclical changes in the testes of the Mahseer barbus *Tor Acta. Anat.*, 62, 461-475.
- SANCHEZ-RODRIGUEZ M., ESCAFFRE A-M., MARLOT S., REINAUD P., 1978. - The spermiation period in the rainbow trout *Salmo gairdneri*. Plasma gonadotropin and androgen levels, sperm production and biochemical changes in the seminal fluid. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, 18, 943-948.
- SANDOR T., IDLER D.R., 1972. - *In* steroids in nonmammalian vertebrates. *Acad. Press*, 6-36.
- SANLANG G. B., FREEMAN H.C., 1974. - Effects of sublethal cadmium on maturation and Testosterone an 11-Ketotestosterone production in Vivo in Brook trout. *Biol. Repro.* 11, 429-435.
- SATHYANESAN A. G., 1963. - Ovarian cycle in the catfish *Mystus seenghala* Sykes. *Prac. Nat. Sci. India*, 28, 497-506.
- SAWARA Y., EGAMI N., 1977. - Note on the differences in the response of the gonad to the photoperiod among populations of *Oryzias latipes*, collected in different localities. *Annot. Zool. Jap.*, 50, 147-150.
- SHIKHSHABEKOV M., 1974. - Features of the sexual cycles of some Semi-diadromous fishes in the lower reaches of the terek. *J. Ichthyol.*, 14, 79-87.
- SMITH C.L., YOUNG P. H., 1966. - Gonad structure and reproductive cycle of the kelp bass, *Paralabrax clathratus* Girard, with comments on the relationships of the Serranid genus *Paralabrax*. *Calif. Fish and Game*, 52, 283-292.
- SUMMERFELT R.C., MINCKLEY C.O., 1969. - Aspects of the life history of the Sand shiner *Notropis stramineus* Cope, in the smoky Hill river, Kansas. *Trans. American Fisher. Soc.*, 98, 444-453.

- SUNDARARAJ B. I., VASAL S., 1976. - Photoperiod and temperature control in the regulation of reproduction in the female Catfish *Heteropneustes fossilis*. *J. Fish Res. Board Can.*, 33, 959-973.
- VAN DEN EKHOUDT J.P., 1946. - Recherches sur l'influence de la lumière sur le cycle sexuel de l'Épinoche *Gasterosteus aculeatus*. *Ann. Soc. Zool. B.*, 77, 83-89.
- WHITEHEAD C., BROMAGE N. R., FORSTER J. R. M., MATTY A. J., 1978. - The effects of alteration in photoperiod on ovarian development and spawning time in the rainbow trout *Salmo gairdneri*. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, 18, 1035-1043.
- WIEBE J. P., 1968. - The reproductive cycle of the viviparous Seaperch *Cymatogaster aggregata*, Gibbons. *Canada. J. Zool.*, 46, 1221-1234.
- WIEBE J. P., 1969. - Endocrine controls of spermatogenesis and oogenesis in the viviparous Seaperch *Cymatogaster aggregata* Gibbons. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 12, 267-275.
- WINGFIELD J. C., GRIMM A. S., 1977. - Seasonal changes in plasma cortisol, testosterone and oestradiol-17 β in the plaice. *Pleuronectes platessa* L. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 31, 1-11.
- WOOTTON R. J., 1973. - The effect of size of food ration on egg production in the female three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. *J. Fish Biol.*, 5, 89-96.
- YAMAZAKI F., 1965. - Endocrinological studies on the reproduction of the female Goldfish *Carassius auratus* L., with special reference to the function of the pituitary gland. *Mem. Fac. Fish Hokkaido Univ.* 13, 1-64.