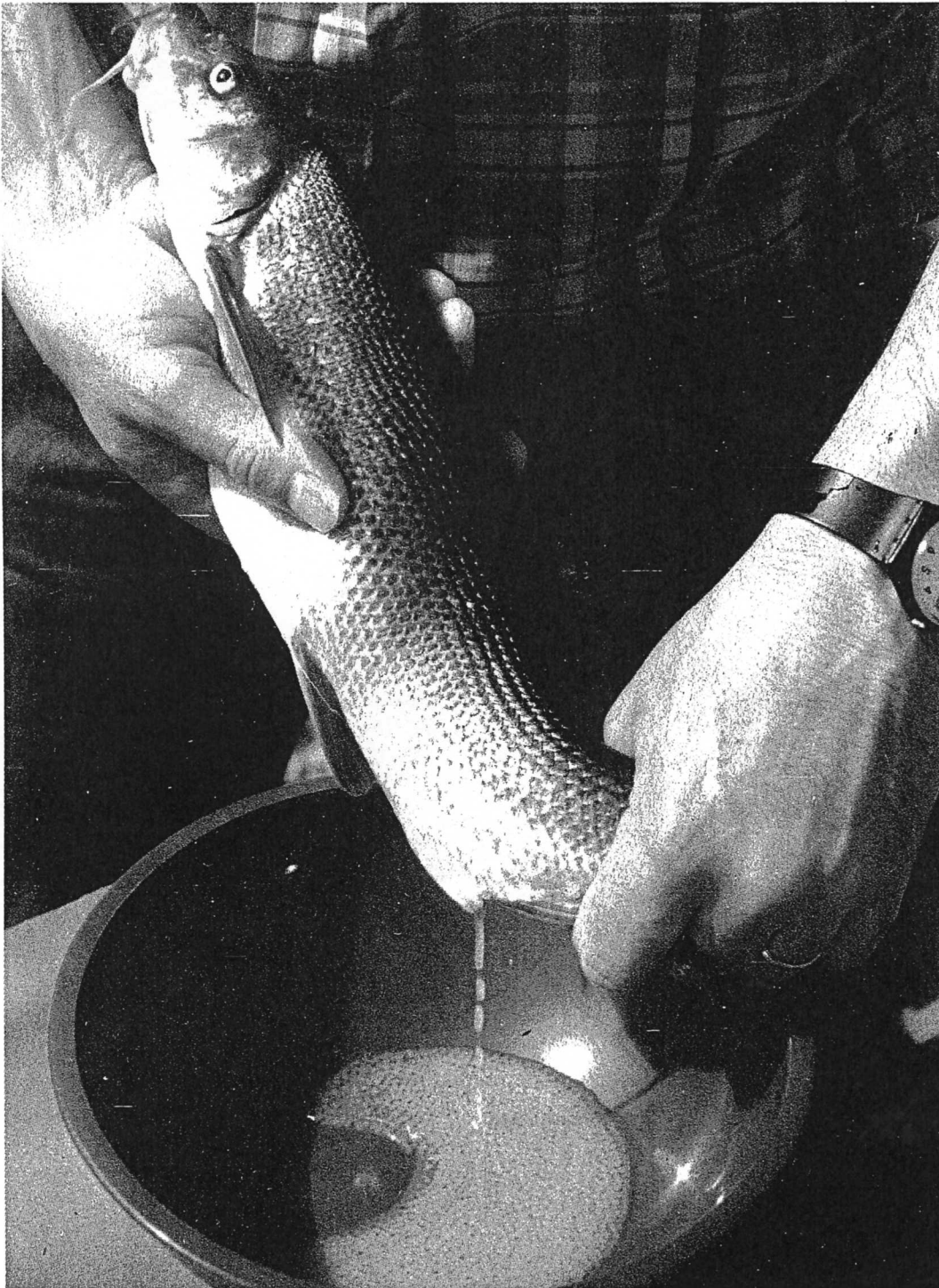


CAHIERS d'ETHOLOGIE APPLIQUEE

à la protection et à la conservation de la vie sauvage, à la gestion
et au contrôle des ressources et productions animales
Collection Enquêtes et Dossiers : 12



Pascal PONCIN

**LE CONTROLE ENVIRONNEMENTAL ET
HORMONAL DE LA REPRODUCTION EN
CAPTIVITE DU BARBEAU ET DU CHEVAINE**

Le Service d'Éthologie et Psychologie animale de l'Institut de Zoologie de l'Université de Liège a commencé l'édition, en 1981, d'une revue trimestrielle consacrée à l'étude, la protection et à la conservation de la vie sauvage, à la gestion et au contrôle des ressources et productions animales. Elle s'intitule :

LES CAHIERS D'ETHOLOGIE APPLIQUEE

Le service, organisé autour de la chaire d'Éthologie, est composé essentiellement de zoologistes naturalistes se consacrant prioritairement à l'étude du comportement, des structures sociales et de la dynamique des populations des vertébrés sauvages. Il pratique donc la recherche de terrain, en milieu rural et forestier, comme dans les sites privilégiés que sont les réserves naturelles et parcs nationaux, en Europe et en Afrique. Il se voue à la conservation des milieux naturels et à la protection des espèces.

Le service a de lourdes charges d'enseignement et s'adresse à un large éventail d'étudiants susceptibles d'utiliser l'éthologie dans leur métier (zoologues, psychologues, sociologues, zootechniciens, vétérinaires). Il est l'émanation des milieux académiques et a d'étroits contacts avec des associations d'amateurs (ornithologues, aquariophiles, pêcheurs). Il côtoie des fondamentalistes, théoriciens et expérimentateurs, comme des praticiens, producteurs, gestionnaires, décideurs. De ce fait, le service a le souci de prolonger ses recherches fondamentales et réflexions théoriques par un engagement dans la pratique et l'action. Il aborde ainsi des problèmes liés à l'étude des animaux domestiques et du gibier, au contrôle et à la gestion des populations animales, à l'aménagement du milieu rural, à la valorisation des ressources et productions animales.

Dans sa composition, le service est d'ailleurs le point de rencontre d'individualités et d'unités de recherche qui traduisent différentes attitudes vis-à-vis de l'animal sauvage ou domestique, libre ou captif, protégé ou contrôlé, menacé ou produit. Il est ainsi un creuset où s'affrontent et se fécondent opinions et travaux au carrefour de l'écologie et de l'éthologie, de la Zoologie et de la Zootechnie, de la Protection et de la Production, des Sciences naturelles, économiques ou humaines, des Sciences douces, fondamentales ou appliquées.

C'est pour faire connaître cette part de notre activité qui prolonge nos recherches à caractère plus fondamental par des engagements dans le concret, et pour dégager les problèmes déontologiques et éthiques du chercheur et du praticien que ces engagements supposent que sont créés les **CAHIERS D'ETHOLOGIE APPLIQUEE**. Ils s'adressent à tous ceux - naturalistes, zoologues, zootechniciens, vétérinaires, agronomes, forestiers, aquariophiles, ornithologues, pêcheurs, pisciculteurs, producteurs, éleveurs, amateurs ou professionnels - qui recherchent un contact constructif avec les animaux sauvages ou domestiques, qu'intéressent la conservation et la protection des espèces sauvages et de leur habitat, la gestion des parcs et réserves, l'aménagement du milieu rural, l'utilisation rationnelle des ressources animales, la promotion raisonnable des productions animales, le bien-être des animaux domestiques.

La langue des **CAHIERS D'ETHOLOGIE APPLIQUEE** est le français. Notre engagement scientifique et déontologique se double en effet d'un engagement pour la défense et l'illustration de notre langue comme instrument de conception et de diffusion de la pensée et de l'action. Si notre revue est prévue avant tout pour assurer la publication des travaux du laboratoire d'Éthologie et de ses associés et collaborateurs, ses pages sont ouvertes et accessibles à tous ceux qui partagent nos idéaux.

LES CAHIERS D'ETHOLOGIE APPLIQUEE

Sous le haut patronage d'un

COMITE D'HONNEUR INTERNATIONAL

G.P. BAERENDS (Gröningen, Pays-Bas), G.W. BARLOW (Berkeley, USA), F. BOURLIERE (Paris, France), J. BOVET (Québec, Canada), Mme M.C. BUSNEL (Paris, France), R. CAMPAN (Toulouse, France), R. CHAUVIN (Yvoy-le-Pré, France), B. CONDE (Nancy, France), D.W. FÖLSCH (Zürich, Suisse), M. FOX (Washington, USA), T. HIDAKA (Kyoto, Japon), K. IMMELMAN (Bielefeld, RFA), B. KRAFFT (Nancy, France), J. de L'ANNOY (Genève, Suisse), T. LOVEL (Andover, UK), D. MAINARDI (Parma, Italie), H. MONTAGNER (Besançon, France), J.P. SIGNORET (Nouzilly-Monnaie, France), R. WARNER (Santa Barbara, USA), P.R. WIEPKEMA (Wageningen, Pays-Bas).

Avec la collaboration d'un

COMITE DE LECTURE

L. BODSON (Liège), J.C. BREMONT (Nogent le Roi), J. BURTON (Namur), W. DELVINGT (Namur), A. DEMARET (Liège), S. FETTER (Liège), J.Ch. GUYOMARCH (Rennes), M. LETOCART (Malmédy), R.M. LIBOIS (Liège), G. MEES (Cureghem-Bruxelles), J.C. MICHA (Namur), F. MOUTOU (Maisons Aifort), B. NICKS (Cureghem-Bruxelles), J.M. PASTEELS (Bruxelles), P.P. PASTORET (Cureghem-Bruxelles), J.C. PHILIPPART (Liège), J. VOSS (Liège).

DIRECTEUR DE LA PUBLICATION :

J.CI. RUWET
Chaire d'Éthologie et Psychologie animale
Aquarium-Musée de Zoologie, Liège

CONDITIONS DE PUBLICATION :

Abstraction faite des articles sollicités par la rédaction, et sous réserve d'acceptation du manuscrit par celle-ci,

1. Être titulaire d'un abonnement à titre personnel, ou être présenté par un laboratoire ayant souscrit un abonnement à titre institutionnel;
2. Participer aux frais de composition et d'impression au prorata du nombre de pages publiées, au tarif de 200 FB/page.

Les Cahiers sont indexés et répertoriés dans :

Cambridge Animal Behaviour Abstracts, Aquatic Sciences and Fisheries Abstracts, Ecological Abstracts; Centre National de la Recherche Scientifique; Centre National de Recherches Zootechniques; Institut d'Information scientifique de l'Académie des Sciences de l'URSS; Institut National de Recherches Agronomiques; Swiss Wildlife Information Service; Zoological Record.

CAHIERS D'ETHOLOGIE APPLIQUEE

à la protection et à la conservation de la vie sauvage, à la gestion
et au contrôle des ressources et productions animales
Collection Enquêtes et Dossiers : 12

LE CONTROLE ENVIRONNEMENTAL ET HORMONAL DE LA REPRODUCTION EN CAPTIVITE DU BARBEAU ET DU CHEVAINE

par
Pascal PONCIN
Docteur en Sciences Zoologiques
Laboratoire de Démographie des Poissons et de Pisciculture.
Service d'Ethologie, Aquarium, Université de Liège

citation complète :

Le contrôle environnemental et hormonal de la reproduction du barbeau, *Barbus barbus* (L.) et du chevine, *Leuciscus cephalus* (L.) (Pisces cyprinidae), en captivité

Dissertation présentée et défendue publiquement le 30 mai 1988
à l'Université de Liège devant le jury d'examen composé de :
MM. Ch. JEUNIAUX (Ulg), Président;
R. BILLARD (Muséum National d'Histoire Naturelle à Paris);
M. CHARDON (Ulg); E.R. KUHN (KUL).
J.C. PHILIPPART (Ulg), directeur de la recherche;
J.CI. RUWET (Ulg), promoteur.

Edités par le service d'Ethologie et Psychologie animale
Musée de Zoologie - Aquarium
Institut de Zoologie de l'Université de Liège
Quai Van Beneden, 22
B-4020 LIEGE
BELGIQUE

Les Cahiers d'Ethologie appliquée paraissent en 4 livraisons annuellement : deux fascicules d'articles et chroniques (sous couverture verte) et deux fascicules d'une collection "Enquêtes et Dossiers" traitant un sujet d'une manière approfondie (sous couverture bleue). L'ensemble est numéroté de 1 à 4.

Toute correspondance relative aux Cahiers (Administration, Abonnements, Echanges, Recensions d'ouvrages, etc.) doit être adressée à :

Cahiers d'Ethologie appliquée - Service d'Ethologie - Institut de Zoologie de l'Université - Quai Van Beneden, 22, B-4020 Liège, Belgique.

ABONNEMENTS (en F.B.) :

Institutions, Associations, Laboratoires 2.500
Particuliers 1.000
Etudiants 750

Hors Marché Commun, le prix de l'abonnement est majoré du montant des frais de port par voie de surface (envoi par avion sur demande uniquement) soit :

Institutions 2.750
Particuliers 1.250
Etudiants (et diplômés depuis moins de deux ans) 1.000

PRIX DE VENTE AU NUMERO :

Fascicules sous couverture verte : Marché Commun : 350
Hors Marché Commun : 400
Fascicules sous couverture bleue : variable suivant les coûts

MODE DE PAIEMENT :

Belgique : Par chèque bancaire ou par virement postal ou bancaire au compte n° 340-0000044-82 du Patrimoine de l'Université de Liège chez la Banque Bruxelles-Lambert, siège de Liège-Opéra, avec la mention : "Cpte 6114/P07 Cahiers d'Ethologie appliquée"

Etranger : La majoration éventuelle (hors Marché Commun) du prix ne couvre que les frais de port. Paiement exclusivement par mandat postal international; en cas de paiement par chèque bancaire, augmenter le montant de 250 F.B.

APPEL AU MECENAT : Abonnement annuel de soutien : 5.000 F.B.

Rédacteur en chef - Editeur responsable :

Prof. J.CI. RUWET
Chaire d'Ethologie et Psychologie animale
Université de Liège - Institut de Zoologie
Quai Van Beneden, 22, B-4020 Liège, Belgique

Secrétariat-Administration : Mme M. KEIRSSCHIETER-RENNOTTE

Ce fascicule des Cahiers a été réalisé par une équipe du personnel des services Ethologie - Aquarium - Musée de Zoologie de l'Université de Liège et du Troisième Circuit de Travail TCT n° 6239 du Ministère du Travail près l'Association Faune Education Ressources Naturelles FERN, et comprenant : Dominique CASEAU (dactylographie-graphisme TCT), Maggy KEIRSSCHIETER-RENNOTTE (secrétariat U.L.g.), Véronique MAES-HUSTINX (dessinatrice U.L.g.).

Dépôt légal : D/1988/0480/13

TABLE DES MATIERES

Remerciements	173
ABSTRACT	175
AVANT-PROPOS	176
INTRODUCTION GENERALE	178
PREMIERE PARTIE : COMPARAISON DE LA BIOLOGIE DE LA REPRODUCTION DU BARBEAU (<i>BARBUS BARBUS</i>) ET DU CHEVAIN (<i>LEUCISCUS CEPHALUS</i>), DANS LA NATURE ET EN CAPTIVITE	181
CHAPITRE I : Rappel des principaux aspects de la biologie de la reproduction du barbeau (<i>Barbus barbus</i> L.) en captivité	183
CHAPITRE II : Biologie de la reproduction du chevaine (<i>Leuciscus cephalus</i> L.) en captivité	191
CHAPITRE III : Biométrie et histologie comparées des ovaires de barbeaux, <i>Barbus barbus</i> et de chevaines <i>Leuciscus cephalus</i> , élevés en captivité	203
DEUXIEME PARTIE : ETUDE EXPERIMENTALE DE L'INFLUENCE DE FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX (PHOTOPERIODE, TEMPERATURE ET NOURRITURE) ET HORMONAUX SUR LA REPRODUCTION DES BARBEAUX CAPTIFS	217
CHAPITRE IV : Effets de différentes photopériodes sur la reproduction de barbeaux (<i>Barbus barbus</i> L.) élevés à température constante (20 °C)	219
CHAPITRE V : Contribution à la mise en évidence d'un rythme journalier de photosensibilité chez le barbeau fluviatile <i>Barbus barbus</i> (L.)	235
CHAPITRE VI : Cycle annuel de reproduction du barbeau <i>Barbus barbus</i> (L.) en conditions constantes	245
CHAPITRE VII : Reproduction en captivité de barbeaux <i>Barbus barbus</i> (L.) soumis à un régime thermique naturel	255
CHAPITRE VIII : Croissance somatique, production sexuelle et efficacité de conversion alimentaire de femelles barbeaux <i>Barbus barbus</i> (L.) élevées en captivité	263
CHAPITRE IX : Etude des paramètres hormonaux (testostérone, œstradiol-17B, thyroxine et triiodothyronine) régulant le cycle reproducteur du barbeau <i>Barbus barbus</i> (L.) (poisson cyprinidé), dans la nature et en conditions d'élevage	279
CHAPITRE X : Synthèse des principaux aspects du comportement de reproduction du barbeau <i>Barbus barbus</i> (L.) en aquarium	299
TROISIEME PARTIE : CONCLUSIONS GENERALES	303
SUMMARY - RESUME	311
BIBLIOGRAPHIE	317

Remerciements

Ce travail, même s'il est le fruit d'un effort personnel, a vu sa réalisation facilitée par l'intervention de diverses personnes et institutions. C'est avec grand plaisir que je leur adresse ces remerciements.

J'exprime ma profonde gratitude au Professeur J.C. RUWET, pour son accueil au sein de son Service d'Ethologie et Psychologie animales ainsi que pour m'avoir apporté son soutien à chacune de mes sollicitations. Je le remercie d'avoir permis la réalisation de ce fascicule.

Je tiens à remercier tout particulièrement le Dr J.C. PHILIPPART (chercheur qualifié au FNRS), directeur du projet, et animateur (au sein du Service d'Ethologie) du Laboratoire Démographie des poissons et de Pisciculture. Tout au long des quatre années nécessaires à la réalisation de cette dissertation, J.C. PHILIPPART s'est toujours montré plus qu'attentif à mon égard et m'a fourni toutes les facilités logistiques et financières. Merci de m'avoir notamment intégré dans "l'univers piscicole" Wallon.

Un grand merci au Dr Ch. MELARD, compagnon de tous les jours, et responsable du "Département Pisciculture" du CERER (Centre d'Etude pour la Récupération des Energies Résiduelles) à Thirange, à qui je dois une grande part de ma formation en matière de pisciculture et mon initiation à la statistique.

Je remercie également le Professeur Ch. JEUNIAUX des Laboratoires de Morphologie, Systématique et Ecologie animales, pour ses conseils judicieux lors de mes entretiens à l'I.R.S.I.A. et pour avoir accepté d'assurer la présidence de mon jury. Merci au Professeur R. BILLARD du Laboratoire d'Ichtyologie Générale et Appliquée du Muséum National d'Histoire Naturelle à Paris, au Professeur M. CHARDON du Service de Morphologie Fonctionnelle à l'U.L.g. et au Professeur E.R. KÜHN du Laboratorium voor vergelijking Endocrinologie à la KUL, de m'avoir fait l'honneur de faire partie de ce jury.

A diverses reprises j'ai bénéficié de l'aide ponctuelle de plusieurs doctorants, techniciens, ingénieurs et stagiaires de "l'Unité de Recherche Piscicole" qui ont contribué à la partie expérimentale de ce travail. Je pense entre autres à E. BARAS, M. CASTELLI, Y. GIBARD, S. HOUBART, J.M. LIBOULLE, M. LIBOIS et G. RIMBAUD. Merci également à P. MONVOISIN pour l'aide apportée à la réalisation de la thèse annexe à ce travail.

Dans le service d'Ethologie et à l'Aquarium (conservateur Dr J. VOSS), j'ai rencontré des personnes qui se sont toujours montrées disponibles à mon égard. Je les remercie d'avoir favorisé la concrétisation finale de ma dissertation. Je citerai notamment M. BOCKIAU, M. KEIRSSCHIEFER, V. MAES et A.M. MASSIN qui ont pris part à la réalisation des figures et diapositives et R. LIBOIS qui a effectué certains tests statistiques. Un vif remerciement à D. CASEAU qui a assuré la dactylographie de ce fascicule d'une manière remarquable.

Les dosages hormonaux ont été réalisés dans le "Laboratorium voor vergelijking Endocrinologie" du Professeur KÜHN, que je remercie pour son accueil chaleureux. Un grand merci à L. NOTERDAEME et G. VANDORPE pour m'avoir initié aux techniques de dosage.

J'exprime aussi ma reconnaissance au Dr A. LEPOINT du Service de Cytologie, Histologie animale du Professeur GOESSENS, pour avoir permis la réalisation des coupes histologiques.

Je remercie les Dr J. BALTAZART et P. KESTEMONT d'avoir bien voulu relire certains chapitres de cette dissertation.

Il m'est aussi agréable de remercier les organismes qui par leur appui financier ou logistique, direct ou indirect, ont permis l'exécution de cette recherche.

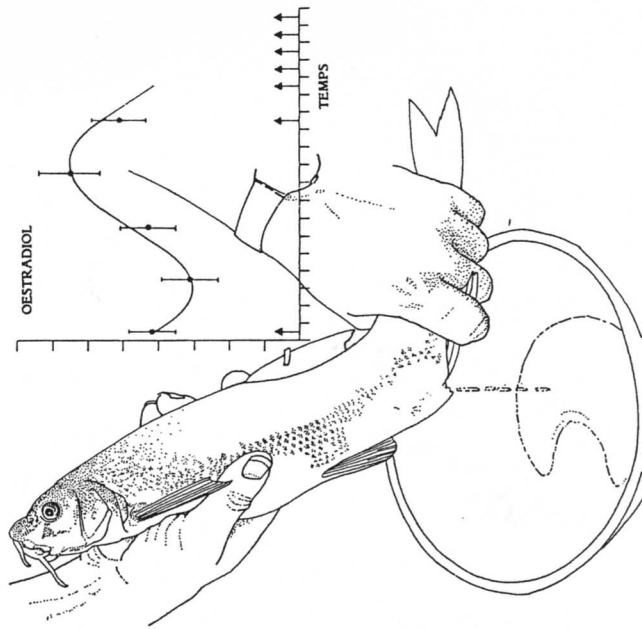
Ce travail a été réalisé en tant que boursier de l'I.R.S.I.A. (Institut pour l'encouragement de la Recherche Scientifique dans l'Industrie et l'Agriculture), que je remercie de m'avoir octroyé une bourse de spécialisation, pendant trois ans.

Les expériences ont été menées dans les installations du CERER-Tihange, avec l'appui financier de la société productrice d'électricité INTERCOM et de PISCIMEUSE S.A. (Responsables : C. DUCARME et R. GILSON).

Les frais de fonctionnement ont été couverts par la Commission Provinciale de Liège du Fonds Piscicole et la Région Wallonne, au travers de conventions pour la mise au point de la pisciculture du barbeau.

C'est à ma femme MONIQUE que va ma plus vive admiration, à elle qui a su participer à cette dissertation et supporter les conséquences parfois pénibles d'un travail de longue haleine.

Enfin, je pense à mes parents et tiens à dédier cet ouvrage à ma mère.



ABSTRACT

THE ENVIRONMENTAL AND HORMONAL CONTROL OF THE REPRODUCTION OF THE BARBEL, *BARBUS BARBUS* (L.) AND THE CHUB, *LEUCISCUS CEPHALUS* (L.) (PISCES CYPRINIDAE), IN CAPTIVITY.

The barbels and the chubs are reared in heated water (20-25 °C) and under natural or controlled photoperiod. The female barbels can ovulate spontaneously 15 times (maximum) during a reproductive season (January-July). The female chubs ovulate (after hypophysation) 2 times (perhaps 3) in a year (January and May-July). The distribution of intraovarian oocytes of female barbels, just after ovulation, is quadrimodal (including primary oocytes, oocytes with vacuoles, vitellogenic oocytes and ova). The ovarian structure of the chub, just after hypophysation is trimodal (including primary oocytes, oocytes with vacuoles and ova). When barbels are submitted to an annual photoperiodic cycle contracted to 6 months (2 cycles in a year), two reproductive periods are observed (January-May and September-November). This phenomenon is certainly the consequence of the inhibiting effect of a decreasing photoperiod on the sexual maturity of both males and females. The maturity of female and male barbels (previously maintained under 10L/14D or 16.5L/7.5D) remains a longer time under 6L/2D/2L/14D or 6L/8.5D/2L/7.5D than under 8L/16D. Under constant photoperiod (8L/16D), the reproduction of the barbels begins spontaneously but, the average number of spawnings for each female decreases and the reproductive periods are shorter. In natural water temperature (in tank) the female barbels spawn two times during the reproductive period (June-July). While reproducing, the somatic growth of the barbels is low, sometimes null or negative (loss of weight). Somatic growth begins once reproduction is ended. It seems that some females are more efficient. In female barbels the period between two successive ovulations is characterized by high E2 levels (> 300 pg/ml) and a sinusoidal variation of these E2 levels. There is a significant linear correlation between the testosterone levels and the gonadosomatic index in the males. The thyroxine (T4) concentrations of the males and females are low during reproduction. They are high outside reproductive periods. The opposite is noticed for the plasma triiodothyronine (T3) concentrations. The barbels exhibit a spontaneous and synchronized expelling of sexual products if there is a spawning substrate.

P. PONCIN

AVANT-PROPOS

Que le lecteur me permette, en introduction au travail de P. PONCIN dont j'ai assuré la direction scientifique, de faire quelques brèves remarques concernant le sujet principal de la recherche - le barbeau - et les conditions dans lesquelles elle a été menée.

Faut-il rappeler que le barbeau fluviatile est le plus grand poisson Cyprinidé indigène en Europe où il constitue une part importante de l'ichtyofaune des rivières dites de la "zone à barbeau" selon la classification de HUET. Le rôle majeur que joue le barbeau dans la structure et le fonctionnement de l'écosystème rivière justifie que le zoologiste éco-éthologiste s'intéresse de près à cette espèce. C'est ce qui a été fait depuis 1970 dans notre laboratoire, à travers un ensemble d'études sur l'écologie des populations et la biologie du barbeau dans les cours d'eau du bassin de la Meuse. Dans le contexte de ce programme "biologie des populations et éco-éthologie du barbeau", il était donc particulièrement intéressant d'aborder les problèmes de la reproduction et, plus spécialement, de tenter d'éclaircir les mécanismes de son contrôle. C'est ce travail qui a été confié à P. PONCIN.

Au plan de la recherche fondamentale, cet intérêt était d'autant plus grand que le genre *Barbus* apparaît comme un matériel de valeur pour l'étude des problèmes d'évolution, du fait, notamment, des possibilités d'hybridation entre espèces (*Barbeau fluviatile* x *Barbeau méridional*) et de l'existence de nombreuses espèces et sous-espèces qui couvrent un domaine biogéographique étendu et un large éventail de conditions écologiques. D'où l'idée, formulée récemment avec nos collègues généticiens et parasitologues de l'Université de Montpellier d'entreprendre un programme de recherches fondamentales pluridisciplinaires sur le "modèle barbeau".

Cela dit, l'étude de P. PONCIN sur la reproduction du barbeau en captivité, met en évidence chez cette espèce des potentialités d'adaptation dépassant tout ce qu'on pouvait logiquement attendre. En effet, les études sur la biologie des barbeaux de l'Ourthe avaient permis de le considérer comme une espèce à stratégie K, c'est-à-dire caractérisée par une maturation sexuelle tardive (8 ans et 35 cm) et une production d'oeufs relativement faible. En captivité, au contraire, le barbeau se met à fabriquer des oeufs à un rythme effréné, au point d'être plus performant que l'épinoche ou les tilapias; de plus, il se met à parader et à pondre en aquarium. La mise en évidence de l'existence d'une telle plasticité éco-éthologique chez une espèce considérée comme assez "rigide" constitue en soi un apport majeur de l'étude de P. PONCIN, qui ouvre de nombreuses perspectives de discussion sur l'avenir des espèces de poisson.

Tout en étant très intéressant pour la recherche fondamentale sur le modèle *Barbus*, le barbeau fluviatile doit aussi retenir l'attention des zoologistes soucieux de conservation, parce qu'il se trouve dans la catégorie des espèces de poissons menacées dans beaucoup de régions d'Europe, spécialement dans les fleuves et rivières affectés par la pollution et par les travaux d'aménagement qui font disparaître les frayères. Le développement de l'élevage contrôlé de l'espèce apparaît donc comme un objectif pratique à atteindre. C'est ainsi que, suite au constat de la régression démographique du barbeau dans le bassin de la Meuse belge, notre laboratoire s'est engagé dès 1982 dans la mise au point de la pisciculture de cette espèce en vue de la restauration des populations disparues. Le travail entrepris par P. PONCIN ne pouvait donc que s'inscrire aussi dans ce cadre de recherche appliquée, d'abord, parce qu'il fallait optimiser la méthode de reproduction artificielle - notamment en produisant, par contrôle environnemental, des individus sexuellement mûrs pendant toute l'année -

ensuite, parce que c'est grâce à ce programme "pisciculture du barbeau en vue du repeuplement des rivières wallonnes" qu'ont pu être obtenus, à l'extérieur de l'Université, les moyens (personnel technique et budget de fonctionnement) indispensables à la réalisation des recherches. Et l'on peut douter que la Commission provinciale de Liège du Fonds piscicole (association regroupant les pêcheurs de la province de Liège) ou les Pouvoirs Publics (Région wallonne, Service de la Pêche) auraient libéré de tels moyens pour réaliser une recherche sur un autre poisson, peut-être super-intéressant pour la recherche académique, mais qui n'aurait présenté aucun intérêt pratique. D'aucuns regretteront certainement cet état de chose mais, dans le contexte actuel de la subside de la recherche scientifique en Belgique, la réalité est telle et le jeune chercheur n'a souvent guère le choix : il doit impérativement insérer sa recherche fondamentale dans un projet de recherche appliquée.

Concernant les contraintes logistiques, il est bon de rappeler aussi que les recherches sur la biologie du barbeau en captivité n'ont été rendues possibles que grâce à l'accès aux installations de la station d'essais piscicoles du CERER à Tihange, conçue initialement pour la mise au point de l'élevage intensif des tilapias africains. Cet objectif ayant été atteint vers 1983, les installations ont progressivement été "récupérées" pour développer l'élevage des espèces indigènes, principalement le barbeau mais aussi le cheveine, le goujon et l'ide mélanote. Ces installations constituées de bassins de 4 m² - 1,5 m³ alimentés soit en eau de circuit fermé, soit en eau de Meuse naturelle ou réchauffée se sont révélées idéales pour la maintenance à long terme (3-4 ans) et en toute sécurité, de lots de barbeaux reproducteurs de grande taille. Mais en revanche, une certaine limitation du nombre de bassins disponibles n'a pas permis d'organiser les expériences selon un plan aussi rigoureux (duplication, témoins systématiques) que si l'on avait pu travailler en aquarium et sur une espèce de petite taille comme l'épinoche ou le guppy, par ailleurs matériel remarquable pour certaines études biologiques fondamentales. Mais c'est le barbeau (et le cheveine) qu'il fallait étudier, pas d'autres espèces.

Tirant parti des moyens disponibles et s'adaptant aux diverses contraintes imposées, P. PONCIN a su rassembler une masse d'informations qui, prises isolément ne révolutionnent sans doute pas la biologie, mais qui, ensemble, apportent un éclairage assez complet sur la manière dont une espèce répond aux conditions de l'environnement en ajustant ses différentes fonctions biologiques (production d'oeufs, croissance, comportement) et les mécanismes sous-jacents (dynamique de la structure ovarienne, photosensibilité, cycles hormonaux). Toutes les questions n'ont pas été abordées et certaines l'ont été de manière incomplète. C'est évidemment le temps qui a manqué. Car il faut souligner à ce sujet qu'un chercheur sous statut de boursier docteur de l'IRISA (Institut pour l'Encouragement de la Recherche Scientifique dans l'Industrie et l'Agriculture), comme le fut P. PONCIN d'octobre 1984 à octobre 1987, dispose d'un maximum trois ans pour mener à bien sa recherche et la concrétiser par la présentation d'un doctorat. C'est peu, très peu, quand on travaille sur des animaux sauvages et vivants, que l'on est soumis au rythme des saisons de reproduction et que l'on programme des expériences à long terme. Le droit à l'erreur (ou à l'accident technique de parcours) n'existe pas. On reconnaîtra donc aussi à P. PONCIN le mérite d'avoir accompli sa mission dans les délais impartis.

J.C. PHILIPPART
Chercheur qualifié du FNRS
Laboratoire de démographie des poissons et de pisciculture
14 juillet 1988

AVANT-PROPOS

Que le lecteur me permette, en introduction au travail de P. PONCIN dont j'ai assuré la direction scientifique, de faire quelques brèves remarques concernant le sujet principal de la recherche - le barbeau - et les conditions dans lesquelles elle a été menée.

Faut-il rappeler que le barbeau fluviatile est le plus grand poisson Cyprinidé indigène en Europe où il constitue une part importante de l'ichtyofaune des rivières dites de la "zone à barbeau" selon la classification de HUET. Le rôle majeur que joue le barbeau dans la structure et le fonctionnement de l'écosystème rivière justifie que le zoologiste éco-éthologiste s'intéresse de près à cette espèce. C'est ce qui a été fait depuis 1970 dans notre laboratoire, à travers un ensemble d'études sur l'écologie des populations et la biologie du barbeau dans les cours d'eau du bassin de la Meuse. Dans le contexte de ce programme "biologie des populations et éco-éthologie du barbeau", il était donc particulièrement intéressant d'aborder les problèmes de la reproduction et, plus spécialement, de tenter d'éclaircir les mécanismes de son contrôle. C'est ce travail qui a été confié à P. PONCIN.

Au plan de la recherche fondamentale, cet intérêt était d'autant plus grand que le genre *Barbus* apparaît comme un matériel de valeur pour l'étude des problèmes d'évolution, du fait, notamment, des possibilités d'hybridation entre espèces (Barbeau fluviatile x Barbeau méridional) et de l'existence de nombreuses espèces et sous-espèces qui couvrent un domaine biogéographique étendu et un large éventail de conditions écologiques. D'où l'idée, formulée récemment avec nos collègues généticiens et parasitologues de l'Université de Montpellier d'entreprendre un programme de recherches fondamentales pluridisciplinaires sur le "modèle barbeau".

Cela dit, l'étude de P. PONCIN sur la reproduction du barbeau en captivité, met en évidence chez cette espèce des potentialités d'adaptation dépassant tout ce qu'on pouvait logiquement attendre. En effet, les études sur la biologie des barbeaux de l'Ourthe avaient permis de le considérer comme une espèce à stratégie K, c'est-à-dire caractérisée par une maturation sexuelle tardive (8 ans et 35 cm) et une production d'oeufs relativement faible. En captivité, au contraire, le barbeau se met à fabriquer des oeufs à un rythme effréné, au point d'être plus performant que l'épinoche ou les tilapias; de plus, il se met à parader et à pondre en aquarium. La mise en évidence de l'existence d'une telle plasticité éco-éthologique chez une espèce considérée comme assez "rigide" constitue en soi un apport majeur de l'étude de P. PONCIN, qui ouvre de nombreuses perspectives de discussion sur l'avenir des espèces de poisson.

Tout en étant très intéressant pour la recherche fondamentale sur le modèle *Barbus*, le barbeau fluviatile doit aussi retenir l'attention des zoologistes soucieux de conservation, parce qu'il se trouve dans la catégorie des espèces de poissons menacés dans beaucoup de régions d'Europe, spécialement dans les fleuves et rivières affectés par la pollution et par les travaux d'aménagement qui font disparaître les frayères. Le développement de l'élevage contrôlé de l'espèce apparaît donc comme un objectif pratique à atteindre. C'est ainsi que, suite au constat de la régression démographique du barbeau dans le bassin de la Meuse belge, notre laboratoire s'est engagé dès 1982 dans la mise au point de la pisciculture de cette espèce en vue de la restauration des populations disparues. Le travail entrepris par P. PONCIN ne pouvait donc que s'inscrire aussi dans ce cadre de recherche appliquée, d'abord, parce qu'il fallait optimiser la méthode de reproduction artificielle - notamment en produisant, par contrôle environnemental, des individus sexuellement mûrs pendant toute l'année -

ensuite, parce que c'est grâce à ce programme "pisciculture du barbeau en vue du repeuplement des rivières wallonnes" qu'ont pu être obtenus, à l'extérieur de l'Université, les moyens (personnel technique et budget de fonctionnement) indispensables à la réalisation des recherches. Et l'on peut douter que la Commission provinciale de Liège du Fonds piscicole (association regroupant les pêcheurs de la province de Liège) ou les Pouvoirs Publics (Région wallonne, Service de la Pêche) auraient libéré de tels moyens pour réaliser une recherche sur un autre poisson, peut-être super-intéressant pour la recherche académique, mais qui n'aurait présenté aucun intérêt pratique. D'aucuns regretteront certainement cet état de chose mais, dans le contexte actuel de la subordination de la recherche scientifique en Belgique, la réalité est telle et le jeune chercheur n'a souvent guère le choix : il doit impérativement insérer sa recherche fondamentale dans un projet de recherche appliquée.

Concernant les contraintes logistiques, il est bon de rappeler aussi que les recherches sur la biologie du barbeau en captivité n'ont été rendues possibles que grâce à l'accès aux installations de la station d'essais piscicoles du CERER à Tihange, conçue initialement pour la mise au point de l'élevage intensif des tilapias africains. Cet objectif ayant été atteint vers 1983, les installations ont progressivement été "récupérées" pour développer l'élevage des espèces indigènes, principalement le barbeau mais aussi le chevine, le goujon et l'ide mélanote. Ces installations constituées de bassins de 4 m² - 1,5 m³ alimentés soit en eau de circuit fermé, soit en eau de Meuse naturelle ou réchauffée se sont révélées idéales pour la maintenance à long terme (3-4 ans) et en toute sécurité, de lots de barbeaux reproducteurs de grande taille. Mais en revanche, une certaine limitation du nombre de bassins disponibles n'a pas permis d'organiser les expériences selon un plan aussi rigoureux (duplication, témoins systématiques) que si l'on avait pu travailler en aquarium et sur une espèce de petite taille comme l'épinoche ou le guppy, par ailleurs matériel remarquable pour certaines études biologiques fondamentales. Mais c'est le barbeau (et le chevine) qu'il fallait étudier, pas d'autres espèces.

Tirant parti des moyens disponibles et s'adaptant aux diverses contraintes imposées, P. PONCIN a su rassembler une masse d'informations qui, prises isolément ne révolutionnent sans doute pas la biologie, mais qui, ensemble, apportent un éclairage assez complet sur la manière dont une espèce répond aux conditions de l'environnement en ajustant ses différentes fonctions biologiques (production d'oeufs, croissance, comportement) et les mécanismes sous-jacents (dynamique de la structure ovarienne, photosensibilité, cycles hormonaux). Toutes les questions n'ont pas été abordées et certaines l'ont été de manière incomplète. C'est évidemment le temps qui a manqué. Car il faut souligner à ce sujet qu'un chercheur sous statut de boursier docteur de l'IRSIJA (Institut pour l'Encouragement de la Recherche Scientifique dans l'Industrie et l'Agriculture), comme le fut P. PONCIN d'octobre 1984 à octobre 1987, dispose d'un maximum trois ans pour mener à bien sa recherche et la concrétiser par la présentation d'un doctorat. C'est peu, très peu, quand on travaille sur des animaux sauvages et vivants, que l'on est soumis au rythme des saisons de reproduction et que l'on programme des expériences à long terme. Le droit à l'erreur (ou à l'accident technique de parcours) n'existe pas. On reconnaîtra donc aussi à P. PONCIN le mérite d'avoir accompli sa mission dans les délais impartis.

J.C. PHILIPPART
Chercheur qualifié du FNRS
Laboratoire de démographie des poissons et de pisciculture
14 juillet 1988

INTRODUCTION GENERALE

I. PRESENTATION GENERALE DE L'ETUDE ET DES OBJECTIFS PRINCIPAUX

Les études visant à établir l'influence des facteurs environnementaux sur la reproduction des poissons sont actuellement en plein essor (BYE, 1984). Elles sont souvent associées à des travaux endocrinologiques qui en complètent l'apport (PETER, 1981; BILLARD, 1986).

Les derniers développements de l'aquaculture, dans le contexte économique actuel, vont de pair avec ceux de la recherche fondamentale, laquelle trouve là un terrain favorable à l'élaboration de projets mixtes qui rapprochent ces deux disciplines (recherche fondamentale et appliquée) (LAM, 1982).

C'est dans ce cadre général que se situe notre étude. Elle est, au départ, éconéthologique. Son objectif consiste à mettre en évidence les variations intervenant dans la reproduction de deux espèces de poissons Cyprinidés (le barbeau et le chevin) soumis à des conditions environnementales définies.

Ce but initial nous a amené à développer des aspects se rapportant à la physiologie et à l'histologie des poissons. Nous avons pu trouver dans ces disciplines des éléments indispensables à la discussion.

Les apports fondamentaux de notre dissertation se situent à trois niveaux.

Il s'agit de :

- 1° l'étude en captivité et en conditions expérimentales, de la biologie de reproduction d'espèces "nouvelles" pour la pisciculture, *Barbus barbus* et *Leuciscus cephalus*. Ces poissons ont déjà fait l'objet, de travaux détaillés. On trouvera des informations concernant la systématique et l'écologie de ces espèces dans des ouvrages de synthèse (PHILIPPART, 1977; PHILIPPART, 1987; PHILIPPART et VRANKEN, 1983; SPILLMAN, 1961) ainsi que dans des articles spécialisés (HANCOCK, 1979; LIBOSVARSKY, 1979, ...). Leur biologie de reproduction y apparaît comme très similaire (mêmes dates et lieux de ponte), ce qui confère à notre étude un intérêt comparatif, outre l'intérêt spécifique évident.
- 2° l'étude de problèmes biologiques rarement abordés chez les poissons : rôles des cycles photopériodiques décroissants, cycles hormonaux entre pontes rapprochées, photosensibilité, pontes annuelles en conditions constantes.
- 3° l'intégration générale de données, différentes mais complémentaires, sur le contrôle environnemental et hormonal de la reproduction des poissons (influences respectives de la température, de la photopériode, du comportement, ...).

Le choix des espèces a été dicté par deux types de considérations :

- 1° la menace de disparition (LELEK, 1980; PHILIPPART et VRANKEN, 1983) pesant sur le barbeau.
- 2° les premiers essais, positifs, de domestication (PHILIPPART *et al.*, 1984).

Outre sa contribution aux connaissances biologiques fondamentales, notre recherche a permis le développement de la pisciculture de repeuplement des deux espèces étudiées (PHILIPPART *et al.*, 1987 a et b). Ainsi, depuis 1984, le CERER-Université de Liège exécute, sous notre direction, une production continue de barbeaux. L'aspect appliqué ne sera pas traité dans cet ouvrage. Cependant, le lecteur comprendra aisément que certaines expériences aient pu déboucher sur des réalisations concrètes.

II. STRUCTURATION DE L'ETUDE

La présentation de ce travail est particulière et quelque peu inhabituelle. En effet, cette dissertation est constituée de deux parties distinctes, comprenant chacune une succession ordonnée de chapitres autonomes. Une troisième partie est consacrée aux conclusions générales, suivies des références bibliographiques. Chaque chapitre est construit comme un article scientifique, comprenant :

- un titre,
- une introduction,
- la présentation des matériels et méthodes,
- les résultats,
- les discussions et conclusions.

Ce type de présentation, souvent adopté dans les pays étrangers (HOGENDOORN, 1983; SCHWANCK, 1987), offre deux avantages :

- 1° la publication "éclatée" des résultats est plus aisée. Certains chapitres (I, II, IV et IX) font d'ailleurs déjà l'objet d'une publication dans des revues spécialisées dans chacun de ces aspects.
- 2° la lecture du travail est facilitée, l'autonomie de chaque chapitre permettant une lecture fractionnée.

Bien que chaque chapitre soit indépendant, son contenu est toujours en étroite relation avec le contexte général du travail. Chacun constitue une "brique" au sein de "l'édifice".

La jonction entre les différents chapitres est assurée par un résumé, placé en tête de chacun.

III. PRESENTATION SUCCINCTE DES TROIS PARTIES DU TRAVAIL

PREMIERE PARTIE : COMPARAISON DE LA BIOLOGIE DE LA REPRODUCTION DU BARBEAU (*BARBUS BARBUS*) ET DU CHEVIN (*LEUCISCUS CEPHALUS*), DANS LA NATURE ET EN CAPTIVITE.

Cette partie souligne et explique les adaptations des deux espèces à des conditions environnementales définies.

Elle comprend trois chapitres. Les deux premiers (I et II) consistent en une comparaison de la biologie reproductrice du barbeau et du chevin en captivité. Les données concernant le milieu naturel sont intégrées dans les discussions.

Dans le troisième chapitre, nous tentons d'expliquer les "stratégies" reproductrices décrites dans le premier et le second, en nous référant à la structure biométrique et histologique des ovaires des deux espèces.

DEUXIEME PARTIE : ETUDE EXPERIMENTALE DE L'INFLUENCE DE FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX (PHOTOPERIODE, TEMPERATURE, NOURRITURE ET COMPORTEMENTS) ET HORMONAUX SUR LA REPRODUCTION DES BARBEAUX CAPTIFS.

Le barbeau présente un grand intérêt, pour des recherches visant à comprendre l'action spécifique de différents facteurs environnementaux ou hormonaux sur sa biologie reproductrice. Cet intérêt lui est conféré par le comportement de "pontes" répétées qu'il adopte en captivité. Ce comportement original est décrit et expliqué dans la première partie de ce travail.

La 2ème partie de notre travail débute par trois chapitres (IV, V et VI) consacrés à l'influence de la photopériode sur la reproduction des barbeaux (durée et fin de la période de maturité; photosensibilité; cycle reproducteur endogène annuel).

Dans le chapitre VII, nous étudions l'influence de la température, en soumettant les poissons au régime naturel d'une rivière (la Meuse à Huy).

Nous décrivons ensuite la croissance somatique, la production sexuelle et l'efficacité de conversion alimentaire des barbeaux domestiques (CH VIII).

Le chapitre IX est consacré à l'étude des cycles hormonaux liés à la reproduction des barbeaux sauvages et captifs.

Enfin, nous terminons cette partie par le chapitre X, dans lequel nous avons synthétisé les résultats d'expériences sur le comportement reproducteur des barbeaux. Cette étude a été réalisée en collaboration avec I. GOUGNARD, J.C. RUWET ET J.C. PHILIPPART.

TROISIEME PARTIE : CONCLUSIONS GENERALES

Cette partie dégage les principaux résultats mis en évidence dans ce travail. Une vision générale de l'étude est donnée, rappelant le lien entre les différents thèmes abordés.

PREMIERE PARTIE

**Comparaison de la biologie de la reproduction
du barbeau (*Barbus barbus*) et du cheveine
(*Leuciscus cephalus*), dans la nature
et en captivité**

CHAPITRE I

Rappel des principaux aspects de la biologie de la reproduction du barbeau (*Barbus barbus* L.) en captivité

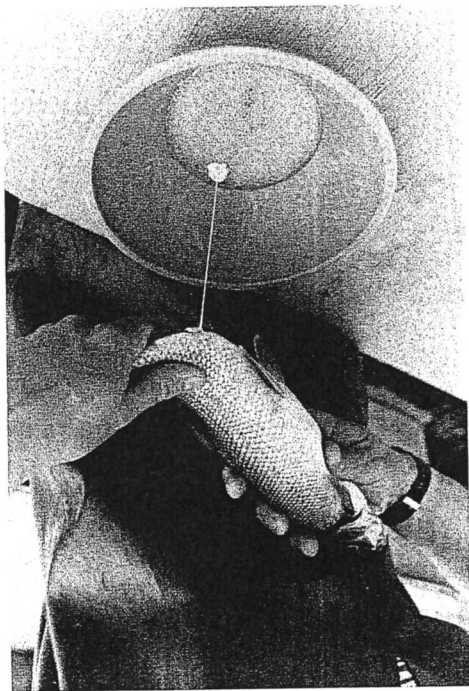


Photo 2. Extraction de la laitance d'un mâle barbeau.

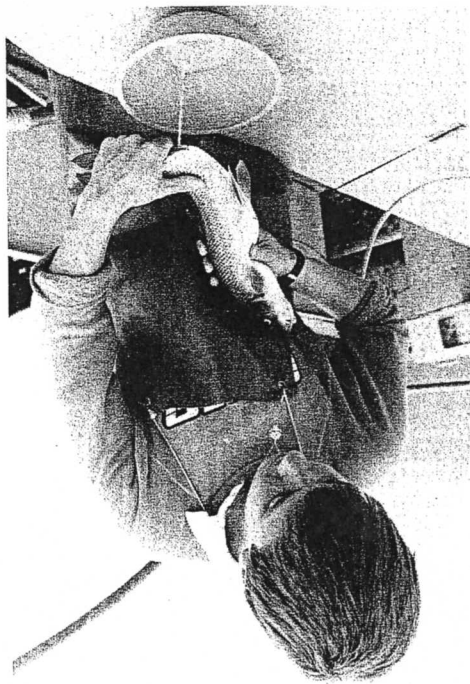


Photo 1. Extraction des ovules d'une femelle barbeau, en vue de leur fécondation artificielle.

RESUME

Dans ce chapitre, nous rappelons la biologie de la reproduction des barbeaux captifs. Dans des conditions de captivité (bassins en circuit semi-fermé, alimentation à sauté), en eau réchauffée (20 °C) et en photopériode naturelle, la maturité des barbeaux se produit tôt dans la saison (février-mars) par rapport à la reproduction dans la nature (mai-juin). La maturité est précoce en âge et en taille tant chez les mâles que chez les femelles, par rapport aux individus sauvages. Le nombre de maturations annuelles peut être multiplié. Nous avons observé un maximum de 8 pontes répétées par femelle (1 ponte tous les 18 jours). Enfin, il apparaît que le nombre de jours séparant deux pontes successives diminue parallèlement à l'augmentation de durée d'éclaircissement, pour les femelles ayant pondu sous des photopériodes inférieures à 14,8L/9,2N.

I. INTRODUCTION

Cette étude rassemble des observations sur le contrôle environnemental de la reproduction du barbeau, en captivité, à 20 °C et en photopériode naturelle.

Il est établi que la température joue un rôle primordial chez les Cyprinidés dits "d'eau chaude", comme la carpe *Cyprinus carpio* (GUPTA, 1975; HORVATH, 1986) ou la tanche *Tinca tinca* (BREYTON *et al.*, 1980; HOROSZEWICZ, 1981), en contrôlant leur reproduction. Son rôle est moins connu chez des Cyprinidés tel le barbeau fluviatile, *Barbus barbus*, qui se reproduit naturellement en mai-juin, quand la température atteint 14-18 °C (HANCOCK *et al.*, 1976; HANCOCK, 1979; PHILIPPART, 1982).

En outre, l'influence de la photopériode sur la reproduction des Cyprinidés a été beaucoup moins étudiée (BILLARD *et al.*, 1978). Ce thème fait l'objet d'une recherche approfondie, présentée dans la deuxième partie de ce travail, et ayant pour base les observations préliminaires décrites dans ce chapitre.

II. MATERIEL ET METHODES

La population expérimentale de barbeaux (n = 200) était composée de poissons produits par reproduction artificielle à partir d'ovules et de sperme recueillis sur des géniteurs sauvages capturés à l'électricité dans l'Ourthe, le 19 mai 1982 (PHILIPPART, 1982). Les alevins ont été élevés dans des bassins alimentés en eau réchauffée, dans un circuit semi-fermé, à la pisciculture expérimentale de Tihange.

Des températures optimales (20-24 °C), de l'oxygène en suffisance (7-9 mg/l à la sortie des bassins) et de la nourriture à satiété ont permis une croissance des alevins 3-4 fois plus rapide qu'en rivière. Les mâles ont atteint 16-20 cm et les femelles 25-30 cm à l'âge de 22 mois, fin janvier 1984. A ce moment, 3 lots de mâles spermants et de femelles ont été constitués (1 mâle / 1 femelle, à une densité de peuplement de 17 poissons par m²). Les poissons étaient maintenus dans des bassins expérimentaux de 1,5 m³ - 4 m².

Tous les 2-3 jours, les femelles étaient contrôlées et leur état de maturité vérifié par pression abdominale, en vue de l'extraction des ovules ("pontes") (photos 1 et 2). Chaque femelle mère recevait une bague numérotée [marque ovale Presadom (photo 3)], insérée sur le rayon épineux de la nageoire dorsale.

Les observations ont été menées de la fin janvier au début août 1984.

La température était maintenue constante (moyenne : 19,7 °C; min. : 17,1 °C; max. : 23,2 °C) et la durée d'éclairement était naturelle (8 heures de lumière en début janvier et 16,5 heures à la fin juin).

La ration de nourriture (Tronvilt T2 à 46 % de protéines) était distribuée automatiquement (distributeur Ewos 505), à satiété (2 à 2,5 % du poids du corps par jour).

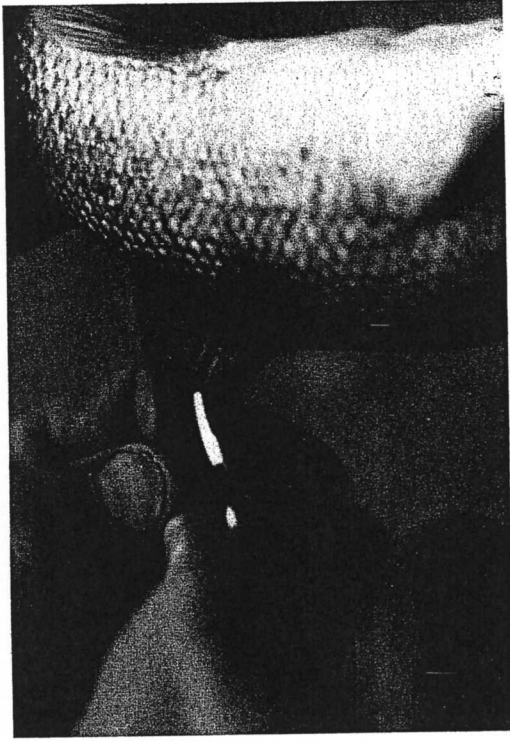


Photo 3. Insertion d'une bague numérotée sur le premier rayon durci de la nageoire dorsale d'une femelle barbeau.

III. RESULTATS

Les femelles élevées en captivité ont commencé à se reproduire le 2 février 1984, 3-4 mois plus tôt qu'en rivière. Du 2 février au 18 juillet 1984, 81 % (n = 73) des femelles ont produit des ovules au moins une fois (fig. 1). Leur âge était alors de 22-25 mois et leur taille variait entre 23 et 34 cm (mode 27-28 cm). En rivière, les premières reproductions s'observent à 7 ans, pour une taille de 30 cm (PHILIPPART, 1977).

L'aspect le plus intéressant de ces observations réside dans le fait que les femelles captives ont adopté un comportement de pontes répétées (fig. 2), alors que le barbeau ne se reproduit qu'une fois par an en rivière. Ainsi, nous avons pu extraire jusqu'à 8 fois des ovules (4 pontes en moyenne; fig. 3) chez une même femelle, durant une saison de reproduction (mars à août) (fig. 1). Le nombre de jours compris entre deux "pontes" successives (intervalle de ponte) est d'environ 18. La production d'ovules est approximativement identique d'une ponte à l'autre. Elle dépend de la taille du poisson (voir CH VIII pour détails).

Nous avons montré, sans l'expérimenter, que les femelles qui pondent pour la même fois, sous une photopériode courte (< 14,8 heures de lumière, le 01/05/1984), présentent une (n + 1)ème ponte plus tardive que celles qui ont mûri sous une photopériode longue (> 14,8 heures). Chez les femelles ayant pondu sous des photopériodes > 14,8 heures, l'intervalle (nombre de jours) séparant deux pontes est très constant (18 ± 5 jours) (fig. 4).

Les femelles ont arrêté de pondre début août 1984 (fig. 1), laissant suspecter l'effet inhibiteur d'une durée d'éclairement décroissante (16,5L/7,5N → 15L/9N), les autres facteurs environnementaux (température, nourriture, ...) étant restés constants.

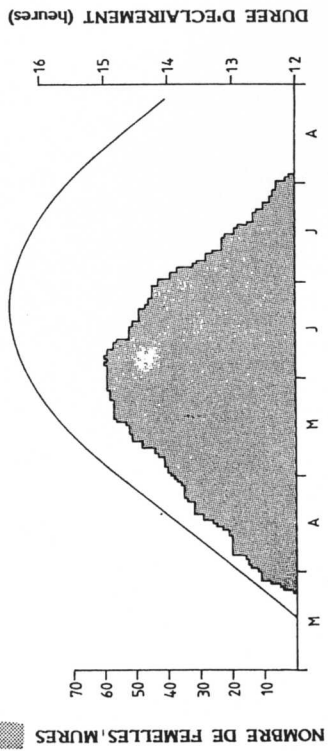


Fig. 1. Nombre journalier de femelles mûres au cours de la saison de reproduction, mars-août 1984. Les données concernant les toutes premières pontes, en février, ne sont pas reprises sur le graphique.

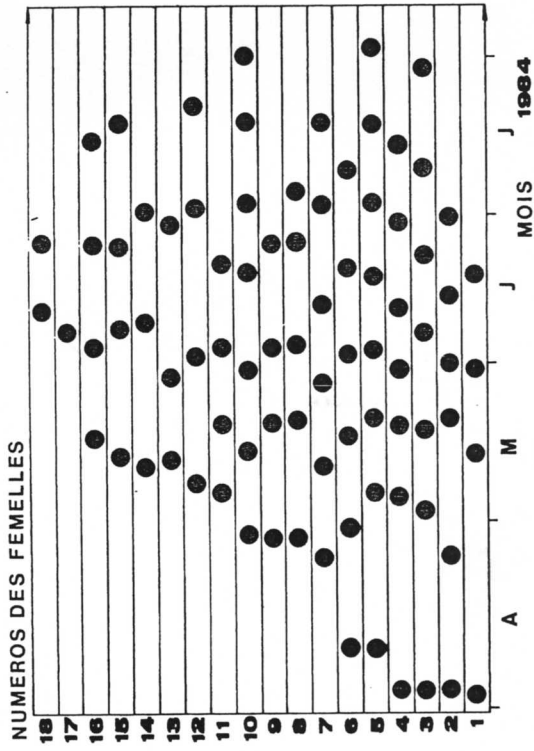


Fig. 2. Représentation des différentes pontes pour 18 femelles d'un lot expérimental en 1984. Chaque point représente une ponte.

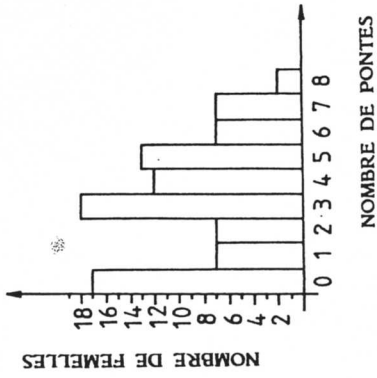


Fig. 3. Nombre de femelles barbeaux ayant pondu de 0 à 8 fois durant une saison de reproduction, mars-août 1984.

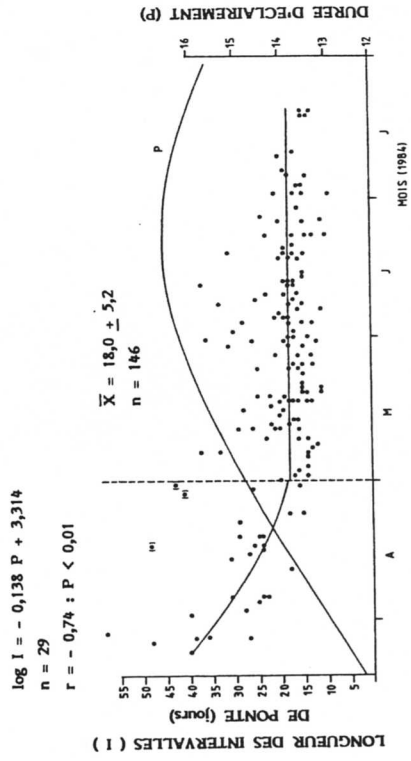


Fig. 4. Répartition temporelle de la longueur des intervalles de ponte chez les femelles. La longueur (en jour) du même intervalle (entre xème et x+1ème ponte) est restituée le jour de la xème ponte.

IV. DISCUSSIONS

MATURITE PRECOCE DANS LA SAISON

Il est possible d'obtenir des maturités précoces chez les barbeaux (février-mars). Ce phénomène est principalement dû au maintien pendant toute l'année d'une température élevée qui induit la maturité du barbeau, juste après l'hiver, quand la photopériode faible (9 à 10 heures de lumière en février) mais croissante ne peut jouer aucun rôle inhibiteur (voir CH IV de ce travail). Le rôle de certains autres facteurs environnementaux (regroupement des sexes, nourriture à satiété) n'est évidemment pas à négliger.

Des maturités précoces dans la saison ont déjà été observées chez la tanche (BRETON *et al.*, 1980; HOROSZEWICZ, 1981), le gardon (*Rutilus rutilus*) (MATTHEEUBUS *et al.*, 1981), la perche (*Perca fluviatilis*) (PARENT *et al.*, 1976) et de nombreuses autres espèces (carpes, carassins, goujons élevés à Tihange), lorsque celles-ci étaient soumises à un réchauffement artificiel de leur milieu (rivière ou étang).

MATURITE PRECOCE EN AGE ET EN TAILLE

La maturité précoce, en âge et en taille, des barbeaux mâles et femelles n'est pas propre à cette espèce. On rencontre ce phénomène chez un grand nombre de poissons d'élevage comme les Cyprinidés (ex. : chevaines, goujons, tanches, ...), les Cichlidés (Tilapia) (MELARD, 1986) ou encore les Sparidés (daurades) (ZOHAR *et al.*, 1984). Chez le tilapia (*Oreochromis niloticus*), ce sujet a été bien étudié. Les tilapias qui vivent en milieu lacustre présentent généralement des traits démographiques K : faible fécondité par ponte, maturité tardive et forte compétition intraspécifique (LOWE-MCCONNEL, 1982; NOAKES et BALON, 1982 : cités par MELARD, 1986). Par contre, lorsque le milieu devient plus instable (plaines inondées, étangs ou bassins de pisciculture) et livré à d'incessantes variations (température, niveau d'eau, nourriture, ...), ces poissons passent de la stratégie K à la stratégie r : fécondité élevée (pontes plus fréquentes), maturité précoce et faible compétition intraspécifique. Ce phénomène peut être comparé à une forme de néoténie (MELARD, 1986; RUWET *et al.*, 1969; NOAKES et BALON, 1982).

Nous pouvons rapprocher ces résultats de ceux obtenus chez le barbeau. En milieu naturel, cette espèce adopte une stratégie du type K (PHILIPPART, 1977), alors qu'en captivité, la stratégie adoptée est plutôt de type r (grand nombre de pontes, forte fécondité, maturité précoce, en âge et en taille). Le développement de cette "sorte" de "stratégie reproductrice" semble être une adaptation à des conditions environnementales nouvelles, reflet d'un milieu moins "stable" ou moins "prévisible" (MANN et MILLS, 1979). Une situation comparable s'observe aussi chez d'autres espèces, en rivière, face à des modifications du milieu colonisé [voir MANN et MILLS (1979) pour synthèse]. Dans le paragraphe suivant, nous développerons notamment le cas du chabot *Cottus gobio* (FOX, 1978). Chez le guppy (*Poecilia reticulata*), l'âge et la taille à la première reproduction diminuent lorsque la population est soumise à une prédation intense (REZNICK et ENDLER, 1982 : cités par WOOTTON, 1982). Par contre, lorsque la densité de peuplement augmente, la fécondité des femelles diminue mais, la taille moyenne des larves augmente, les rendant plus compétitives (DAHLGREN, 1979). Dans le même ordre d'idée, les études réalisées chez le saumon (*Salmo salar*) montrent que les individus issus de rivières à courant rapide migrent pour se reproduire, à un âge plus avancé que ceux provenant de rivières au cours lent (SCHAEFFER et ELSON, 1975). Ce type de stratégie augmente le succès de la reproduction dans les cours d'eau rapides puisque les individus les plus âgés sont aussi les plus grands, les meilleurs nageurs et ont, de surcroît, la fécondité la plus élevée.

MULTIPLICATION DES "PONTES" COMPLETES AU COURS D'UNE ANNEE

Le phénomène des pontes répétées observé chez les barbeaux femelles captifs n'est pas unique chez les poissons (voir CH III). La carpe peut aussi se reproduire plusieurs fois dans l'année, si la température est maintenue à 20 °C (GUPTA, 1975; HORVATH, 1986; KOSSMAN, 1975 : cité par BILLARD, 1979).

Des pontes multiples s'observent également chez l'épinoche (*Gasterosteus aculeatus*), qui peut se reproduire jusqu'à 15-20 fois au cours d'une saison de reproduction, lorsque le niveau alimentaire est suffisant (WOOTTON, 1977, 1984). De cette tactique de reproduction, adoptée par les barbeaux femelles d'élevage et par les épinoches, se rapproche aussi celle décrite chez le chabot (*Cottus gobio*) (FOX, 1978; MANN et MILLS, 1979). Dans les rivières calcaires très productives, cette espèce est capable de pondre 4 à 5 fois par saison, la durée moyenne de vie des individus étant de 2-3 ans. En rivière acide peu productive, le chabot ne pond qu'une seule fois par an et vit en moyenne 10 ans.

La multiplication des pontes d'un poisson au cours d'une saison dépend donc, à la fois de la quantité de nourriture disponible, et de la température élevée qui permet une plus grande consommation et une meilleure assimilation de l'aliment. Ainsi, chez le barbeau, la consommation de larves de Chironomidae vivantes est 5 fois plus importante à 20 °C qu'à 8 °C (PHILIPPART, communication personnelle).

Au vu de ces résultats, on peut se demander quelle sera la longévité des barbeaux d'élevage qui ont produit, en 2 à 3 saisons de reproduction, autant d'ovules que les barbeaux sauvages pendant toute leur vie.

INFLUENCE DE LA PHOTOPERIODE

Nous avons observé que la durée d'éclairement est susceptible de déterminer le nombre de jours séparant deux pontes successives chez les barbeaux femelles ayant pondu avant le 01/05/1984 (14.8L/9.2N).

Nous avons également souligné le fait que toutes les femelles barbeaux ont arrêté de pondre au début août, alors que la durée journalière d'éclairement était décroissante. Nous montrerons ultérieurement que cette décroissance est responsable de l'arrêt de la ponte des femelles (et des mâles) (CH IV).

V. CONCLUSIONS

Nous avons décrit et expliqué les principaux aspects de la biologie reproductrice des barbeaux captifs. Nous avons également souligné l'influence de plusieurs facteurs environnementaux (température, photopériode). Cette étude préliminaire est à la base des expériences présentées dans la deuxième partie de ce travail, où nous allons préciser les résultats en étudiant l'influence respective des différents facteurs qui régulent la reproduction des barbeaux.

CHAPITRE II

Biologie de la reproduction du cheveine (*Leuciscus cephalus* L.) en captivité

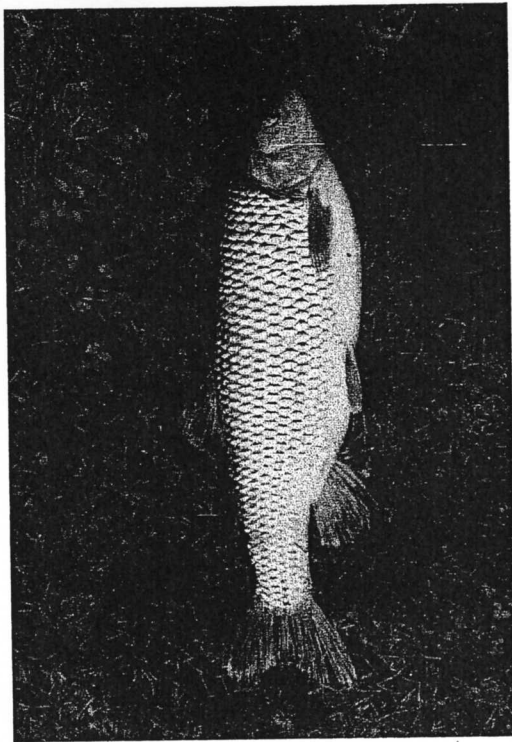


Photo. Un spécimen de cheveine *Leuciscus cephalus* (L.).

RÉSUMÉ

Ce chapitre synthétise des résultats obtenus de 1984 à 1986, sur la biologie reproductrice de cheveines captifs.

En conditions de captivité (bassin en circuit ouvert), en eau réchauffée (20-25 °C) et en photopériode naturelle, la croissance des cheveines est accélérée. Comme chez le barbeau, on observe une maturité précoce en âge et en taille chez les mâles et les femelles. Nous avons observé deux cycles annuels de reproduction (janvier et mai-juillet), permettant l'induction de l'ovulation des cheveines femelles (l'ovulation spontanée n'ayant pas lieu) par la technique d'hypophysation. La spermiation des mâles est spontanée. L'éventualité d'une troisième maturité annuelle et la possibilité d'un contrôle photopériodique des processus de reproduction sont discutés. Le poids total et le nombre des ovules produits à chaque ponte par les femelles captives sont comparables à ceux obtenus chez des cheveines du milieu naturel.

I. INTRODUCTION

Le chevine *Leuciscus cephalus* est une espèce de Cyprinidae largement répandue dans toute l'Europe (PHILIPPART et VRANKEN, 1983). Sa biologie de reproduction, en milieu naturel, a déjà été décrite par plusieurs auteurs (LIBOSVARSKY, 1979; MANN, 1976; PENAZ, 1968; PENAZ et STERBA, 1969; PHILIPPART, 1977).

Par contre, jusqu'à ce jour, aucune recherche n'avait été réalisée en conditions d'élevage. Dans ce chapitre, nous nous proposons de présenter des résultats obtenus dans de telles conditions.

Notre étude implique l'expérimentation des potentialités d'adaptation du chevine à la captivité et à l'élevage intensif, et l'analyse du rôle joué par des facteurs environnementaux (température, photopériode) sur la reproduction de cette espèce. Nous décrivons la croissance, la "reproduction" et la production sexuelle des chevines élevées en captivité et soumis toute l'année à des températures (20-24 °C) rencontrées uniquement en été, dans certaines rivières de Belgique où ce poisson est présent.

L'étude de la biologie reproductrice constitue une étape primordiale du développement de la pisciculture d'espèces nouvelles comme le chevine. Les recherches effectuées sur ce poisson (apprécié dans les milieux halieutiques pour sa résistance et sa vivacité) ont débouché sur une production massive d'individus destinés au repeuplement des rivières (PHILIPPART et MELARD, 1983; PHILIPPART *et al.*, 1986). Accessoirement, des "poissons amorces" destinés à la pêche sportive des espèces carnassières (brochets, perches, sandres, ...) ont aussi été produits.

II. MATERIEL ET METHODES

ORIGINE DE LA POPULATION DE GENITEURS

Les chevines sont nées par fécondation artificielle à partir de géniteurs capturés à l'électricité, dans l'Ourthe (rivière belge : latitude 51° Nord, longitude 5° Est), le 07/06/1983. Un lot expérimental de 2000 larves pélagiques a été constitué le 19/06/1983. Ce lot a été suivi jusqu'au 14/07/1986, ce qui couvre une période de 37 mois.

CONDITIONS D'ELEVAGE

Nous avons mené l'expérience en circuit ouvert (apport d'eau réchauffée par une centrale nucléaire située sur la Meuse à Tihange) à la pisciculture expérimentale de l'Université de Liège (CERER). Les bassins d'élevage ont une superficie de 4 m² et un volume de 1,5 m³; ils sont munis d'une oxygénation d'appoint (MELARD et PHILIPPART, 1981).

Les variations mensuelles (moyennes) de la température (enregistrée au moyen d'un thermographe) sont représentées sur la figure 5. La température est maintenue artificiellement entre 20 °C et 25 °C, mais descend parfois en dessous de 20 °C, lorsque les centrales nucléaires, fournissant l'eau réchauffée, sont à l'arrêt.

La photopériode est naturelle tout au long de l'expérience, avec un maximum (16,5L/7,5N) fin juin et un minimum (8L/16N) fin décembre.

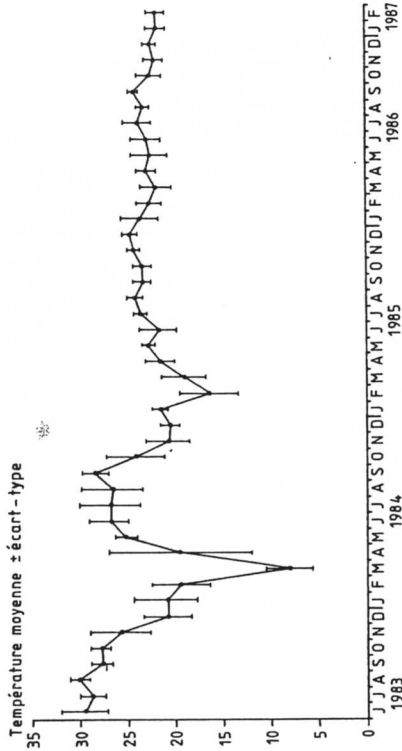


Fig. 5. Variations mensuelles de la température (moyenne \pm écart-type) du lot expérimental de chevines, de 1983 à 1987.

Les rations journalières de nourriture varient entre 1,5 % et 2,5 % du poids moyen corporel des poissons. Elles sont distribuées automatiquement (nourisseurs Ewos 505) durant la journée. L'aliment est du "Trouvit" pour truites, dont la teneur en protéines varie de 50 % (farines pour les alevins) à 46 % (TZ pour les adultes). Dans les limites des expériences réalisées à ce jour, on peut considérer que ces rations sont suffisantes pour couvrir les besoins des poissons. Nous ne connaissons pas la quantité de nourriture consommée par les poissons juste après les reproductions.

METHODES D'ETUDE DES POISSONS

Les mâles spermants sont marqués (ablation partielle d'une nageoire pelvienne) dès leur première maturité (mai-juin 1984).

Dès octobre 1984, les chevines sont anesthésiées (MS 222) puis pesées et mesurées individuellement tous les trois mois. Un échantillon de 10 poissons, représentatif de la population par la taille, est prélevé pour dissection et analyse du degré de développement des gonades (indice gonadosomatique = I.G.S. = poids de la gonade \times 100 / poids total du corps). La ponte est induite lorsque 1° les gonades des femelles sont développées (I.G.S. > 8 %) et que la plupart d'entre elles présentent de l'embonpoint et 2° les mâles sont spermants.

Pour induire la ponte des femelles et stimuler la spermiation des mâles mûrs, nous utilisons une technique basée sur l'injection d'extraits hypophysaires de carpes (WOYNAROVICH et HORVATH, 1981; HORVATH et LUKOWICZ, 1982). La réponse d'une femelle à l'hypophysation est considérée comme positive si celle-ci produit des ovules, même en faible quantité. Les ovules et le sperme sont extraits par pression abdominale (photo 4). La totalité des ovules est pesée à 0,1 g près. Un sous-échantillon (2-3 g) est prélevé, pesé à 0,01 g près et fixé dans une solution contenant 5 % de formaldéhyde afin de déterminer, à posteriori, la fécondité de femelles ayant complètement répondu à l'induction de la ponte.

III. RESULTATS

COURBES DE CROISSANCE

La croissance moyenne en poids des mâles et femelles et de la population est représentée sur la figure 6. Pour la période du 22/01/1985 au 14/07/1986, le taux instantané de croissance pondérale [$G = 100 \times (\ln \text{ poids final} - \ln \text{ poids initial}) / \text{nombre de jours entre les deux mesures}$] est de 0,23 % par jour chez les mâles et de 0,32 % par jour chez les femelles. Ce dimorphisme sexuel de croissance en poids commence à se marquer après les 15 premiers mois d'élevage. La figure 7 représente la distribution des fréquences de tailles des mâles et des femelles le 09/10/1984, quand le dimorphisme sexuel de croissance commence à se marquer. La taille moyenne des mâles et des femelles le 14/07/1986, lorsque celui-ci est tout à fait apparent, est respectivement de 231 ± 11 (n = 34) et de 293 ± 19 (n = 36).

CYCLES DE L'I.G.S. ET REPRODUCTION

L'évolution de l'indice gonadosomatique (I.G.S.) des mâles et des femelles, à partir d'octobre 1984, est représentée sur la figure 8.

L'I.G.S., toujours moins élevé chez les mâles que chez les femelles (développement plus important des ovaires), reste faible jusqu'en avril 1985, puis il atteint sa valeur maximale pour les deux sexes en juillet de la même année. A ce moment, une première hypophysation est réalisée avec succès sur un échantillon de quelques femelles (n = 18) dont la taille (200-231 mm) est nettement inférieure à la taille de maturité des femelles sauvages dans l'Ourthe (PHILIPPART, 1977).

Après la première ponte induite, l'I.G.S. reste faible jusqu'en automne 1985. Il suggère un effet inhibiteur de la photopériode décroissante (PONCIN *et al.*, 1987). En effet, en décembre, l'hypophysation d'un échantillon de femelles (n = 10) ne donne aucun résultat. Mais, un mois plus tard, 84 % des femelles (sur un total de n = 50, soit toute la population) répondent positivement à l'induction hormonale de la ponte, soit 5 mois avant la ponte naturelle du cheveine en Belgique. La perte moyenne de poids relatif des ovaires après la ponte (pointillés sur la fig. 8) est calculée à partir des tailles des individus disséqués, grâce aux relations "poids des ovules / taille du poisson" présentées dans le tableau I. En avril 1986, les ovaires et testicules ont régressé. L'I.G.S. atteint une valeur maximale fin mai, ce qui permet d'induire l'ovulation chez toutes les femelles (n = 41). Un mois et demi plus tard, une nouvelle maturation a lieu chez toutes les femelles (n = 32), ce qui constitue un phénomène assez surprenant (discuté ultérieurement) par rapport aux observations antérieures. L'I.G.S. des mâles et des femelles régresse ensuite, en automne.

PRODUCTION D'OEUF

La figure 9 représente les fréquences de distribution du poids relatif (poids total des ovules x 100 / poids total du corps du poisson) des ovules extraits chez les femelles hypophysées, aux quatre périodes de reproduction. Excepté pour les très faibles valeurs (< 2 %) correspondant à des pontes incomplètes, cette distribution est du type "normale". La production moyenne d'ovules en juillet 1986 est inférieure ($P < 0,001$; t-test) de 46 % à celle attendue d'après les résultats du mois de juin. Il semble donc que le rapprochement temporel des deux reproductions se fasse au détriment d'une production maximale d'ovules. Cependant, il est aussi possible qu'en juillet les hormones inductrices n'aient pas été administrées au moment le plus favorable (trop tôt ou trop tard), entraînant des réponses faibles et des pontes incomplètes.

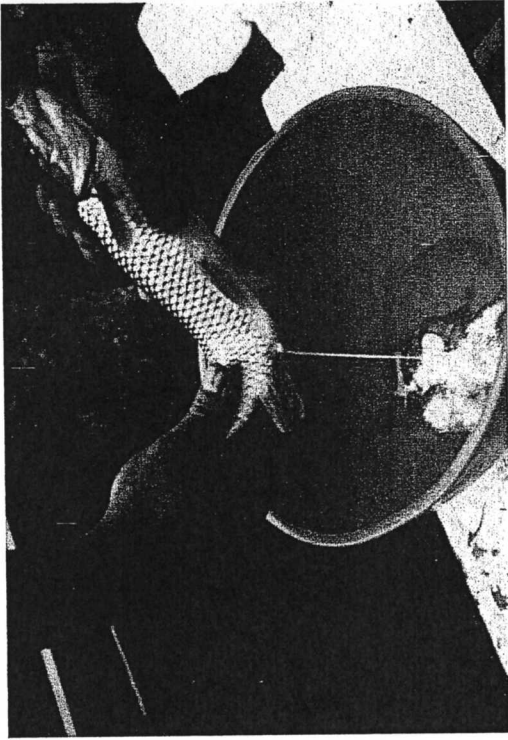


Photo 4. Extraction de la laitance d'un cheveine (*Leuciscus cephalus*) mâle, en vue d'effectuer l'insémination des ovules d'une femelle.

La reproduction artificielle est réalisée avec les ovules restants et se fait par la méthode sèche (HUET et TIMMERMANS, 1970; PHILIPPART, 1982). Les œufs fécondés sont traités au moyen de protéase, qui enlève leur "adhésivité", puis incubés à 20 °C en bouteilles de Zug, dans une éclosérie pourvue d'un système de traitement bactéricide (U.V.). Le pourcentage de survie à l'éclosion est estimé par sous-échantillonnage, le deuxième jour après la fécondation.

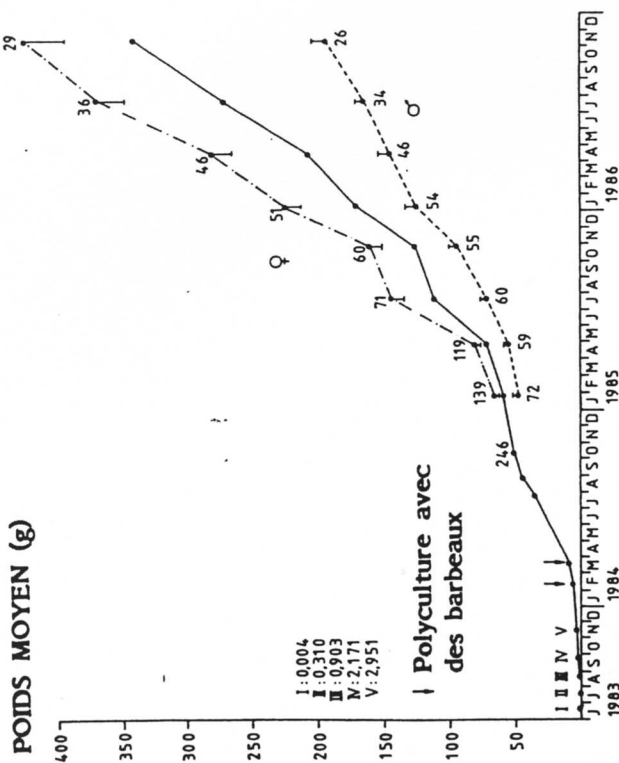


Fig. 6. Croissance moyenne (\pm IC à 95 %) en poids des chevaines mâles (♂) et femelles (♀) [mâles + femelles (//)] de la population expérimentale étudiée, au cours des 3 premières années d'élevage. Les nombres d'individus sont indiqués.

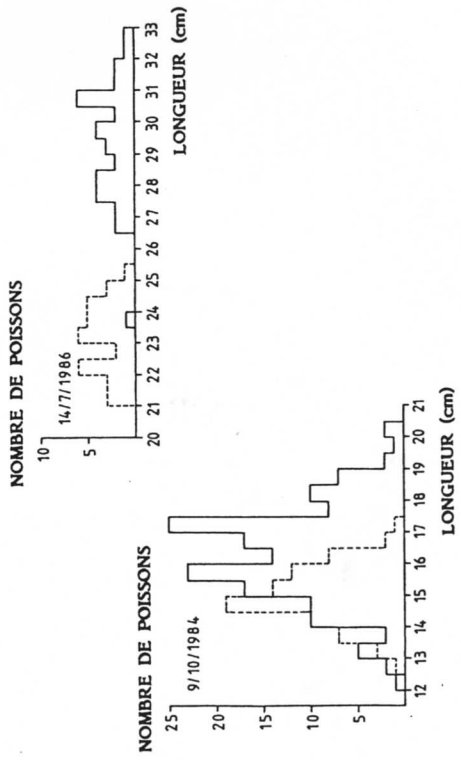


Fig. 7. Distribution des fréquences des tailles des chevaines mâles (♂) et femelles (♀) de la population expérimentale, le 09/10/1984 et le 14/07/1986.

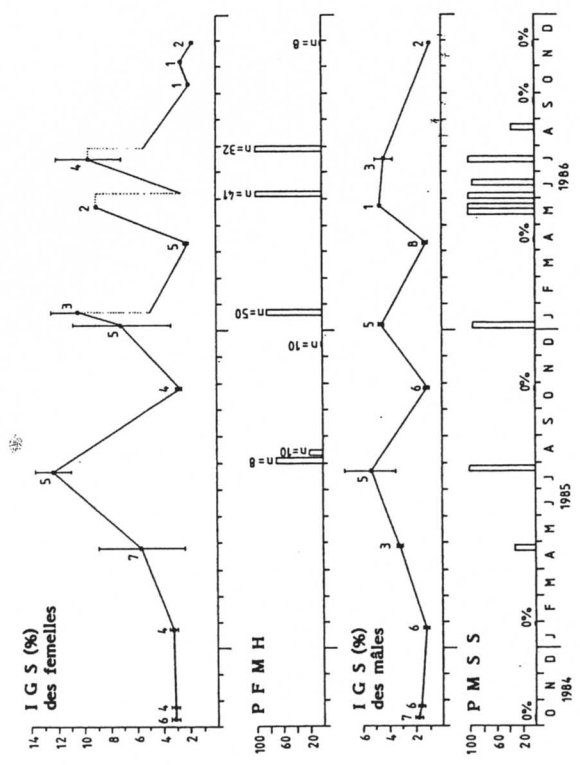


Fig. 8. - Evolution de l'I.G.S. moyen (\pm écart-type) chez les chevaines femelles, d'octobre 1984 à novembre 1986. Les chiffres indiquent le nombre de poissons disséqués.
 - Evolution de l'I.G.S. des mâles.
 - PFMH : pourcentage de femelles mûres après hypophysation (le nombre de femelles hypophysées est indiqué).
 - PMSS : pourcentage de mâles spermianis, spontanément.

La relation (A) entre la production d'ovules et la taille des femelles, aux quatre périodes de reproduction, est représentée sur la figure 10. Cette relation se rapporte aux individus sur lesquels un échantillon d'ovules a été prélevé pour déterminer la relation (B) existant entre la longueur corporelle du poisson et le nombre d'ovules par ponte (fig. 11). Ces deux relations (A et B) ne prennent pas en compte les femelles qui ne répondaient que très partiellement à l'induction de la ponte (poids des ovules extraits inférieur à 2 % du poids corporel).

Tabl. I. Relations entre le poids des ovules extraits (PO) et la longueur corporelle (L), pour chaque période de reproduction. Les réponses partielles (poids des ovules extraits inférieur à 2 % du poids corporel) ne sont pas prises en considération pour les calculs. r = coefficient de corrélation.

JANVIER 1986	JUIN 1986	JUILLET 1986
Log PO = 2,714 Log L - 5,448 r = 0,50 ; P < 0,01 n = 33	Log PO = 2,257 Log L - 4,195 r = 0,36 ; P < 0,05 n = 39	Log PO = 4,993 Log L - 11,116 r = 0,79 ; P < 0,01 n = 20

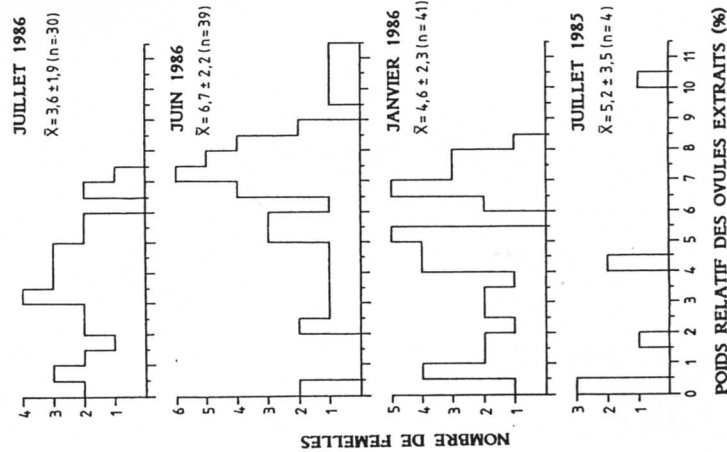


Fig. 9. Répartition des fréquences de distribution du poids relatif (poids total des ovules x 100 / poids total du corps) des ovules des femelles chevaïnes, lors des quatre reproductions successives. La classe de 0 à 0,49 % n'est pas prise en considération pour le calcul des moyennes.

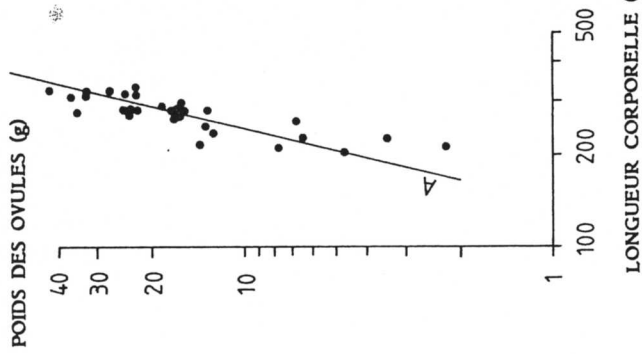


Fig. 10. Relation entre le poids des ovules extraits (PO) et la longueur corporelle (L) chez les chevaïnes élevés en captivité (poids relatif des ovules > 2 %).

A : log PO = 4,195 log L - 8,978
r² = 0,65 ; n = 30 ; P < 0,01

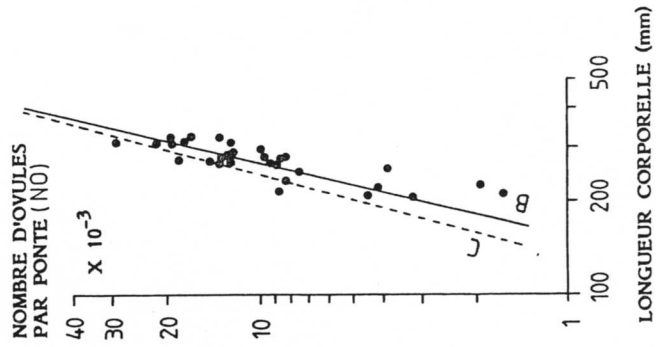


Fig. 11. Relation entre la fécondité absolue (Fa) et la longueur corporelle (L) chez les chevaïnes élevés en captivité* (B) et chez les chevaïnes du milieu naturel (rivière Ourthe) (C).
* Poids relatif des ovules > 2 %.

B : log NO = 4,089 log L - 5,938
r² = 0,67 ; n = 30 ; P < 0,01

C : log Fa = 3,737 log L - 4,916
n = 16 (PHILIPPART, 1977)

POIDS INDIVIDUELS ET QUALITE DES OVULES

Il n'existe pas de relation entre la taille d'une femelle et le poids d'un ovule, calculé à partir des échantillons conservés dans une solution de formaldéhyde. Ce poids varie entre 1,3 mg (minimum) et 1,9 mg (maximum). Le nombre d'ovules par g se situe entre 524 (min.) et 768 (max.) (moyenne : 611 ± 63 , $n = 32$). Ces résultats préliminaires devront être confirmés ultérieurement, grâce à des échantillons prélevés sur des femelles de taille plus élevée (> 400 mm).

Les quelques taux de survie, estimés à partir de lots regroupant les pontes de plusieurs poissons, sont toujours élevés (tabl. II), reflétant la qualité très acceptable des ovules et de la laitance.

Tabl. II. Taux de survie, estimés à partir de lots regroupant les pontes de plusieurs poissons, pour trois des quatre périodes de reproduction.

Dates de reproduction	Taux de survie (%)
JUILLET 1985	97,1 96,8 99,4
JANVIER 1986	/
JUIN 1986	94,0 90,0 91,0
JUILLET 1986	87,7 89,5 87,6

IV. DISCUSSIONS ET CONCLUSIONS

Grâce à des conditions thermiques et nutritives favorables, la croissance des cheveines captifs est deux fois plus rapide que celle des individus du milieu naturel dont ils sont issus (160 mm à 1,5 ans en captivité contre 3 ans dans l'Ourthe, PHILIPPART, 1977). Cette croissance rapide permet l'apparition anticipée (15-16 mois en captivité contre 4 ans accomplis dans l'Ourthe, PHILIPPART, 1977) du dimorphisme sexuel de croissance caractéristique de cette espèce (MANN, 1976; PHILIPPART, 1977). Cependant, il est peu marqué, par exemple, chez *Leuciscus cephalus cabeda*, une sous espèce méridionale (VITALI et BRAGHIERI, 1984).

Les conditions de captivité (température élevée, nourriture abondante, sexes regroupés) sont également responsables de la maturation précoce, en taille et en âge, des cheveines. Ce phénomène n'est pas propre au cheveine mais a également été observé chez de nombreuses autres espèces de Cyprinidés dont le barbeau (*Barbus barbus*) (PONCIN *et al.*, 1985; voir discussions du CH I).

Contrairement à ce qui s'observe chez le barbeau (ou la tanche, dans certains cas), l'ovulation des femelles cheveines n'a pas lieu spontanément mais doit être induite par hypophysation. Dans l'état actuel des recherches, il est difficile de préciser les causes de cette particularité. On peut toutefois suspecter un manque de substrat de ponte, une densité de population trop élevée ou encore un dérèglement du cycle hormonal naturel (STACEY *et al.*, 1979; STACEY, 1984).

Nous avons obtenu, par induction chez les femelles et spontanément chez les mâles, une maturité précoce dans la saison (en janvier). En rivière, les pontes des femelles s'étaient de mai à juin, quand la température atteint 15-18 °C (LIBOSVARSKY, 1979; MANN, 1976; PENAZ, 1968; PENAZ et STERBA, 1969; PHILIPPART, 1977). Ce phénomène de précocité saisonnière des pontes se rencontre chez d'autres espèces telles le gardon (*Rutilus rutilus*) (MATTHEEUWS *et al.*, 1981), la tanche (*Tinca tinca*) (HOROSZEWICZ *et al.*, 1981) et le barbeau (*Barbus barbus*) (PONCIN *et al.*, 1985; CH I) quand ces poissons sont soumis naturellement (rivière réchauffée) ou artificiellement (laboratoire) à un régime de hautes températures (voir discussions du CH I).

La possibilité d'induire (en un an) deux cycles naturels de maturation, chez les mâles et chez les femelles, constitue sans doute l'apport le plus original de cette étude. Le fait que nous ayons obtenu une troisième maturité chez les femelles (qui n'étaient pas individualisées) ne signifie pas nécessairement qu'il s'agit d'un troisième cycle reproducteur complet. Il est fort probable que des femelles, n'ayant ovulé que partiellement au mois de juin, ovulent à nouveau en juillet. Cette hypothèse est confortée par le fait que les mâles sont restés spermatisés de juin à juillet 1986 (fig. 8). La troisième maturité des femelles, en juillet, pourrait aussi être interprétée comme une seconde ponte d'un même cycle reproducteur. En effet, certains auteurs, comme LIBOSVARSKY (1979), signalent qu'en rivière le cheveine peut pondre plusieurs fois (2-3 pontes de mai à juin) au cours d'une saison de reproduction. Une situation comparable s'observe chez d'autres espèces à pontes multiples (voir CH III). La multiplication des cycles reproducteurs complets peut être induite chez plusieurs espèces lorsqu'elles sont soumises à des manipulations photopériodiques (cycles annuels condensés en 6 mois). C'est le cas des salmônidés (BRETON *et al.*, 1983 b) ou de certains cyprinidés (exemple : le barbeau, PONCIN et PHILIPPART, 1986, CH IV). Toutefois, l'élément le plus intéressant de comparaison avec le cheveine est apporté par MELARD *et al.* (en préparation), dans une étude sur le goujon *Gobio gobio*. Lorsque les mâles et femelles de cette espèce sont maintenus dans des conditions similaires à celles imposées aux cheveines, ils présentent deux cycles annuels de pontes (décembre-avril et mai-juillet). Chaque cycle comprend des "pontes multiples" (2-4 ovulations spontanées par femelle).

La production d'ovules chez les femelles captives, répondant complètement à l'hypophysation, confirme les résultats recueillis par PHILIPPART (1977) (fig. 11, courbe C) sur des femelles de grande taille (> 300 mm) capturées dans le milieu naturel. LIBOSVARSKY (1979) obtient une "fécondité" comparable chez des femelles plus petites (150 à 250 mm).

Le fait que les cheveines n'atteignent jamais la maturité, du mois d'août au mois de janvier, semble être causé par la diminution de la durée du jour intervenant pendant cette période (fig. 12). Cette hypothèse a pu être vérifiée, lors d'autres expériences, chez le barbeau *Barbus barbus* et la tanche *Tinca tinca* (PONCIN *et al.*, 1987; CH IV).

En conclusion, nous pouvons dire que ce travail révèle des aspects inconnus de la biologie reproductrice du cheveine, dans des conditions de captivité et d'élevage intensif. Une étape ultérieure pourrait consister en une étude détaillée de l'influence des facteurs environnementaux (photopériode, température, nourriture) sur la reproduction de ce poisson. Toutefois, ce type de recherche est rendu difficile par le fait que les femelles cheveines n'ovulent pas spontanément en captivité. C'est une des raisons pour laquelle nous n'avons pas choisi cette espèce pour des études approfondies.

CHAPITRE III

Biométrie et histologie comparées des ovaires de barbeaux *Barbus barbus* L. et de chevaines *Leuciscus cephalus* L. élevés en captivité

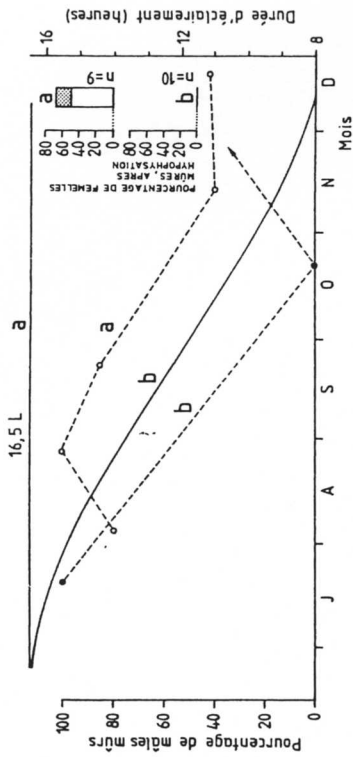


Fig. 12. Pourcentage de mâles mûrs spontanément (a) et de femelles mûres le 11/12/1985 (en pointillés : production de quelques ovules seulement) après hypophysation, dans deux lots expérimentaux de chevaines âgés de 1,5 ans et de 2,5 ans, élevés à la pisciculture expérimentale de Thiane (température 20-24 °C).
 Lot a (a) : en conditions de 16,5L/7,5N (a) (superposé à l'éclairement naturel : soleil) depuis la fin juin 1985,
 Lot b (b) : en photopériode naturelle (b) (soleil).
 Les géniteurs mâles et femelles mesuraient de 20 à 28 cm.
 Lot a : n = 34 mâles; lot b : n = 60 mâles (juillet) et n = 55 (octobre).
 (D'après PONCIN *et al.*, 1987.)

RESUME

Cette étude comparative tente d'expliquer, au moyen des structures ovariennes, les stratégies reproductrices différentes adoptées par les femelles barbeaux et chevaines, en captivité (8 pontes par an chez le barbeau et 2 ou 3 seulement chez le chevaine) (CH I et II). Nous avons confronté nos résultats avec ceux obtenus chez d'autres espèces.

La structure ovarienne des femelles barbeaux, après une ovulation spontanée, est quadrimodale (ovocytes primordiaux, prévitellogéniques, vitellogéniques et ovules). Le développement ovocytaire est donc asynchrone. En période de reproduction (pontes répétées), les ovaires possèdent en permanence tous les types d'ovocytes (dont certains en vitellogénèse avancée) ce qui permet les pontes répétées. Chez le chevaine, la structure ovarienne, juste avant une hypophysation, est trimodale (ovocytes primordiaux, prévitellogéniques et vitellogéniques ou futurs ovules). Lorsque les ovocytes prévitellogéniques sont présents en suffisance, cette structure ovarienne pourrait aussi permettre des pontes rapprochées. Cette éventualité est discutée.

I. INTRODUCTION

Des études détaillées ont déjà été consacrées à l'évolution biométrique des ovaires des barbeaux *Barbus barbus* du milieu naturel, en relation avec la ponte annuelle (PHILIPPART, 1977; HANCOCK, 1979). LIBOSVARSKY (1979) et LIBOSVARSKY et STERBA (1981) ont intégré des données histologiques aux données biométriques chez les femelles sauvages de barbeaux et chevaines, dont ils établissaient les processus de régression ovarienne. Notre travail complète ces recherches, en superposant à la caractérisation biométrique des ovaires de ces deux espèces, une illustration des différents types d'ovocytes identifiés.

Nos observations ont porté sur des individus domestiqués qui se reproduisent en captivité 8 à 10 fois par an chez les barbeaux et deux fois par an (peut-être trois) chez les chevaines (PONCIN *et al.*, 1987, 1988; CHI et CH II) au lieu d'une seule fois par an dans les rivières belges (PHILIPPART, 1977).

L'objectif de notre étude est d'expliquer, au moyen des structures ovariennes, les deux stratégies reproductrices différentes adoptées par les barbeaux et les chevaines, en captivité.

II. MATERIEL ET METHODES

Les barbeaux et chevaines utilisés sont issus d'un élevage réalisé depuis 1984, à la pisciculture expérimentale de l'Université de Liège, au CERER, à Tihange (Belgique). Ils étaient maintenus dans des conditions contrôlées d'environnement (température, photopériode, nourriture) permettant la manipulation des cycles de reproduction (PONCIN *et al.*, 1987; CHI et II).

Nous avons disséqué des femelles à divers moments de leur cycle reproducteur et calculé leur index gonadosomatique (I.G.S. = poids de la gonade x 100 / poids total du corps). Des individus immatures ont aussi été pris en considération. Les ovaires ont été pesés à 0,1 g près. Des échantillons ont ensuite été fixés dans une solution de liquide de Gilson ou une solution de Bouin (parfois du Carnoy), respectivement en vue des études biométriques et histologiques.

Les mesures du diamètre de plusieurs centaines d'ovocytes par individu (après dissociation dans le liquide de Gilson) ont été réalisées au moyen d'un microscope à projection Nikon (grossissement 20 x et 50 x).

La technique des coupes histologiques est classique, elle fait appel à une coloration double (hématoxyline - éosine).

Les résultats sont basés sur l'analyse biométrique de 8 ovaires de barbeaux et de 17 ovaires de chevaines et sur l'analyse histologique d'une vingtaine d'échantillons par espèce.

III. RESULTATS

STRUCTURE OVARIENNE CHEZ LE BARBEAU

a) Description

La figure 13 illustre l'évolution des tailles des ovocytes et des ovules présents dans les ovaires du barbeau, depuis l'individu immature jusqu'à l'adulte et entre deux maturités successives chez une même femelle. Trois catégories arbitraires de types d'ovaires peuvent être distinguées. La première catégorie se rencontre chez les femelles immatures dont l'I.G.S. est inférieure à 1,3 (0,2 à 1,3 %). L'ovaire apparaît transparent et il n'est pas possible d'y distinguer des ovocytes I à l'œil nu. Sur coupe histologique, il ne contient que des ovocytes primordiaux, ovales, pourvus d'un gros noyau et contenant peu de nucléoles (phase protoplasmique; KESTEMONT, 1987 a) (photo 5)*.

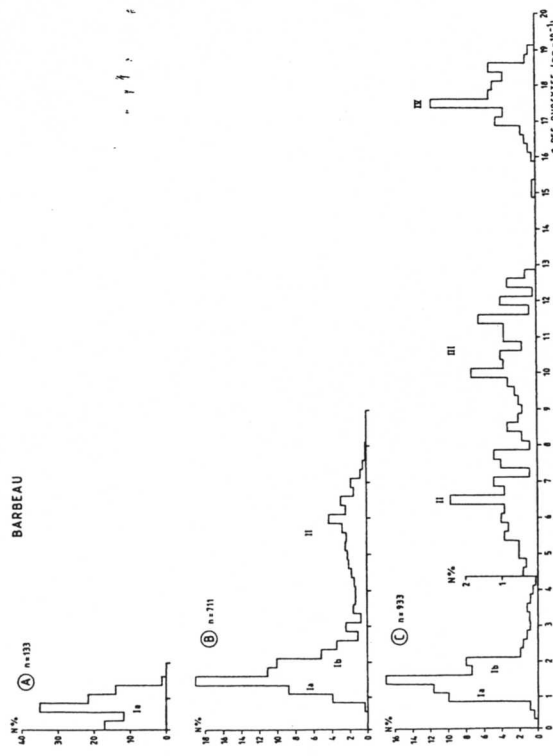


Fig. 13. Distribution des fréquences des diamètres des ovocytes et des ovules chez les barbeaux femelles, pour trois catégories de structures ovariennes différentes. N : nombre d'ovocytes ou d'ovules en % du nombre total mesuré (n).

A) Ovaire immature (I.G.S. = 1,3 %), à distribution unimodale.
B) Ovaire en maturation (I.G.S. = 1,95 %). Distribution bimodale. Stade de la vacuolisation du cytoplasme (classe II).
C) Ovaire au maximum de son développement (I.G.S. = 12,9 %), juste après l'ovulation (voir explications dans le texte).

* Une description plus précise des ovaires immatures, classant les ovocytes, à partir d'observations optiques et ultrastructurales, en différents "sous stades", est actuellement à l'étude (LEPOINT *et al.*, en préparation).

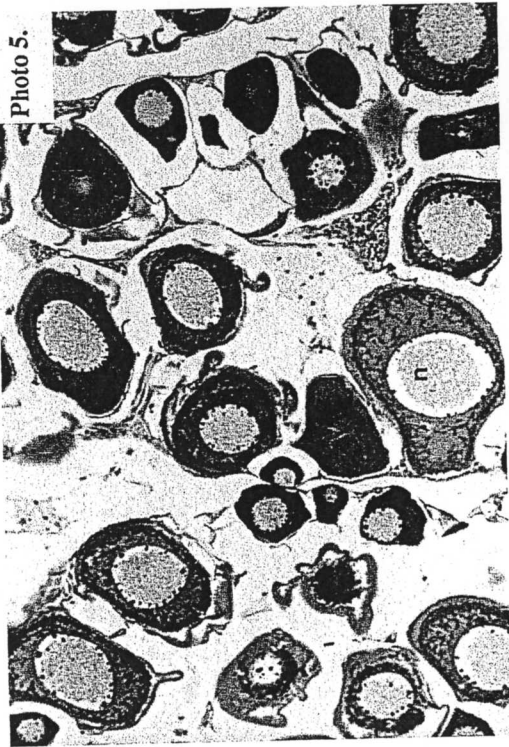


Photo 5.

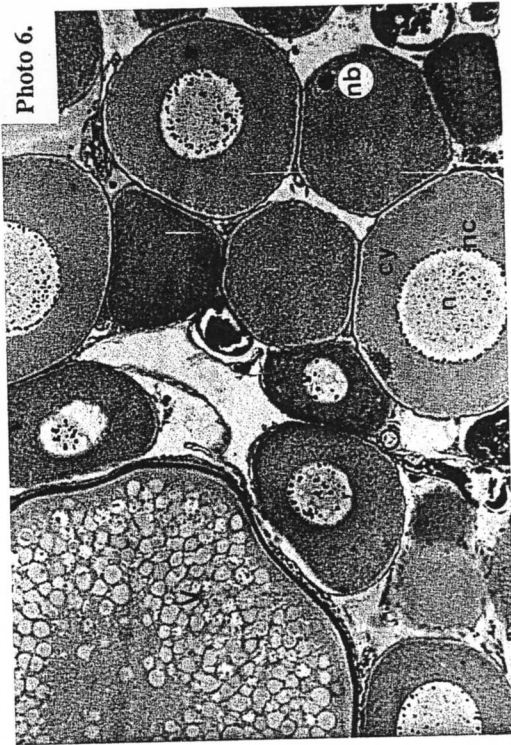


Photo 6.

Photos 5 et 6. Ovocytes I de barbeaux, correspondant aux tailles Ia et Ib de la fig. 13.
 ϕ : 0,06 à 0,15 mm et 0,17 à 0,27 mm (G : 158 X).
 n : noyau.
 cy : cytoplasme
 nc : nucléole.
 Nb : noyau de Balbiani.
 V : ovocyte déjà vacuolisé (classe II).

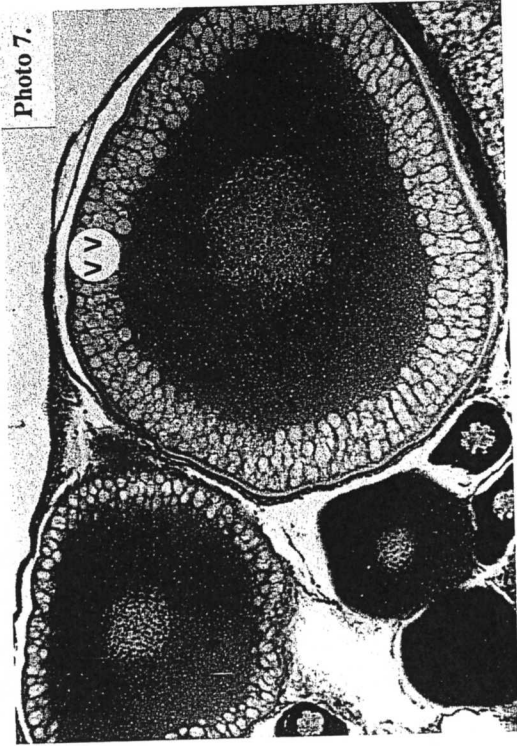


Photo 7.

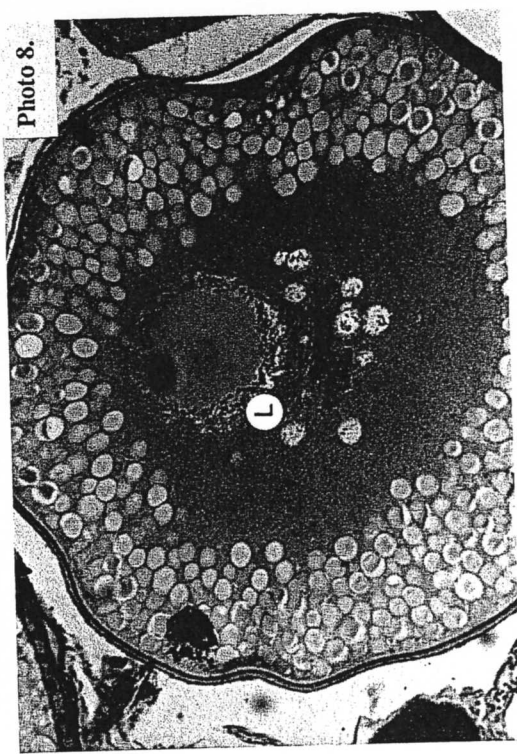


Photo 8.

Photos 7 et 8. Ovocytes II de barbeaux au stade de la vacuolisation du cytoplasme.
 ϕ : 0,28 à 0,47 mm et 0,7 mm (G : 158 X).
 Le début du dépôt de globules de vitellus (GV) est visible sur la photo 8.
 VV : vésicules vitellines
 L : gouttelettes lipidiques.

Des ovocytes plus volumineux, ronds et à cytoplasme moins granuleux sont visibles à la fin de ce stade (photo 6). On y distingue un "noyau de Balbiani" (MALSERVISI et MAGNIN, 1968).

Dans ces ovocytes, qui vont ensuite grossir, des nucléoles très nombreux apparaissent, accolés à la membrane nucléaire ou dispersés dans le nucléoplasme. Une couche de vésicules vitellines, puis plusieurs, s'organisent à la périphérie du cytoplasme pour finalement former une couronne. Ce stade de "vacuolisation" du cytoplasme (prévitellogénèse endogène; KESTEMONT, 1987 a) est caractéristique du deuxième type d'ovaire rencontré (fig. 13 B) (photo 7) dont les ovocytes ont une répartition en taille bimodale. A la dissection, ce type d'ovaire est toujours transparent mais on y distingue aisément les ovocytes II vacuolisés. L'I.G.S. est inférieur à 2 % (1,3 à 2,0 %).

Dans le cytoplasme encore rempli de vésicules vitellines, de petites gouttelettes lipidiques (MALSERVISI et MAGNIN, 1968) se forment près de la membrane nucléaire (photo 8). On assiste alors à l'apparition de globules de vitellus qui vont progressivement envahir l'espace situé autour du noyau, repoussant les vésicules vitellines à la périphérie du cytoplasme (photos 9, 10 et 11). Ces ovocytes III constituent une classe de taille supplémentaire dans l'ovaire de barbeau. Ils sont jaunâtres à la dissection. Ensuite, l'ovocyte se charge d'eau et accroît son volume de manière considérable (photo 12). Les ovules (IV) libérés dans la cavité ovarienne forment alors une quatrième classe de taille. Leur aspect extérieur est redevenu transparent.

b) Evolution entre 2 pontes rapprochées

Entre deux pontes successives, des ovocytes III en vitellogénèse évoluent jusqu'à l'ovulation (stade IV) mais comme le montre la figure 13, les ovaires contiennent en permanence les 3 classes d'ovocytes décrites précédemment (I, II et III) : cette structure ovarienne permet une mobilisation rapide d'ovocytes déjà riches en vitellus.

Sur la base de nos résultats, il est probable que le nombre d'ovocytes présents dans l'ovaire d'une femelle barbeau juste avant la saison de reproduction détermine le nombre de pontes réalisables à intervalles rapprochés. Ainsi, pour la femelle mûre étudiée (fig. 13), un total de 9 pontes aurait été possible (+ 1 ponte déjà effectuée avant la dissection du poisson), si on prend en considération toutes les catégories ovocytaires décrites précédemment. Ce nombre de pontes calculé, correspond aux observations couramment réalisées (PONCIN *et al.*, 1987; CH I). Toutefois, deux remarques s'imposent : 1° nous ne connaissons pas exactement les catégories d'ovocytes susceptibles d'être mobilisées pour une ponte rapprochée (faut-il prendre en considération tous les ovocytes primordiaux ?); 2° nous n'avons aucune information sur le recrutement de la lignée primordiale.

STRUCTURE OVARIENNE CHEZ LE CHEVAINE

a) Description

En ce qui concerne les femelles immatures, les constatations précédentes relatives au barbeau sont applicables au chevine (fig. 14; photos 13, 14 et 15). Le début de la vitellogénèse exogène chez le chevine s'observe toutefois pour des ovaires plus volumineux (I.G.S. > 3,5 %) (photo 16) car le stade de vacuolisation du cytoplasme couvre une plus large gamme d'I.G.S.

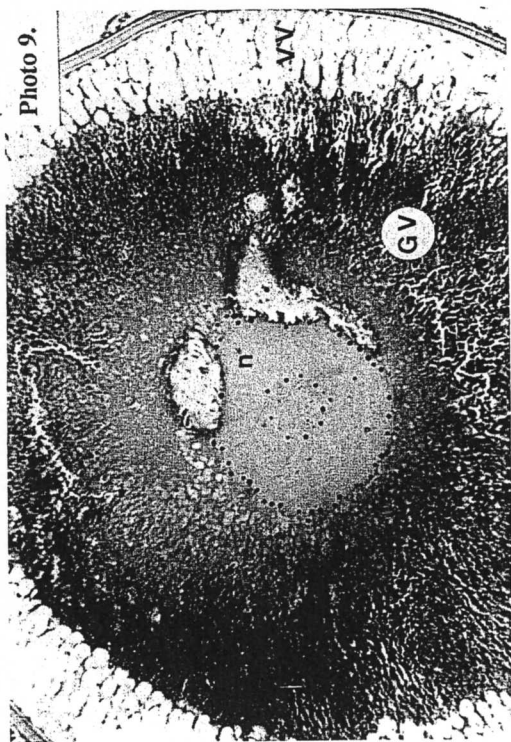


Photo 9.



Photo 10.

Photos 9 et 10 et 11. Ovocytes III de barbeaux accusant un important dépôt de vitellus.

ø : 0,91; 0,95 et 1,3 mm (G : 158 X, 60 X et 60 X)

n : noyau.

VV : vésicules vitellines.

GV : globules de vitellus.

(Photo 11 : voir page suivante).



Photo 12. Ovocyte IV de barbeau en fin de vitellogénèse, après l'accroissement en taille du cytoplasme et avant la migration du noyau et l'ovulation.
 ϕ : 1,62 mm (G : 60 X).
 V : vitellus.

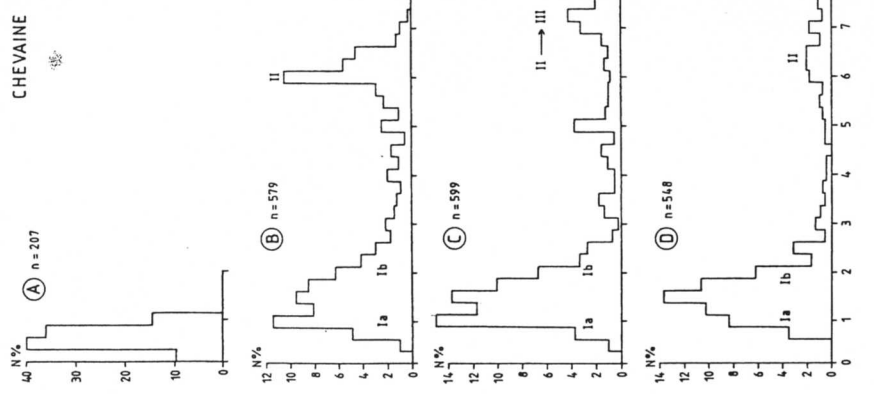


Fig. 14. Distribution des fréquences des diamètres des ovocytes chez les chevaines femelles, pour trois catégories (+ 1 intermédiaire) de structures ovariennes différentes. N : nombre d'ovocytes en % du nombre total mesuré (n).

A) Ovaire immature (I.G.S. = 0,54 %). Distribution unimodale.
 B) Ovaire en maturation (I.G.S. = 2,9 %). Distribution bimodale. Stade de la vacuolisation du cytoplasme (classe II).
 C) Stade intermédiaire entre le B) et le D) (I.G.S. = 2,6 %). Début du dépôt des globules de vitellus.
 D) Ovaire en vitellogénèse avancée, rendant possible l'ovulation induite. Distribution trimodale. I.G.S. = 12,9 %.

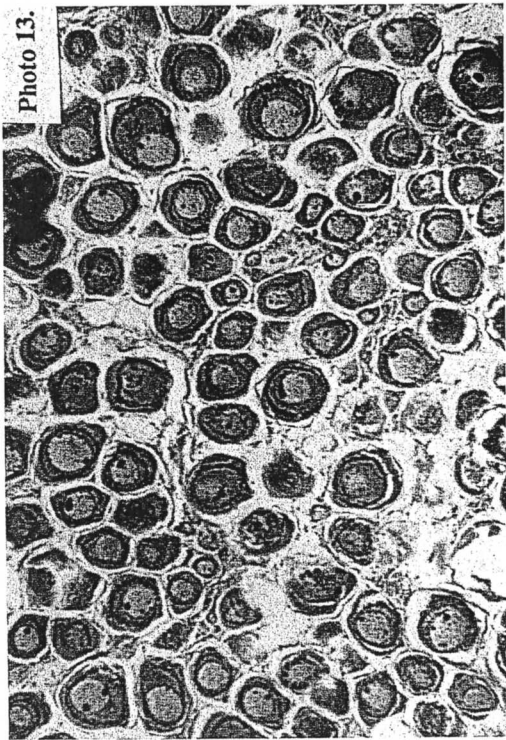


Photo 13.

Photo 13. Ovocytes primordiaux de chevaines, correspondant à la classe de taille "< la" de la figure 14.
 ϕ : 0,03 à 0,09 mm (G : 137 X).
 I.G.S. de la femelle = 0,54 %.

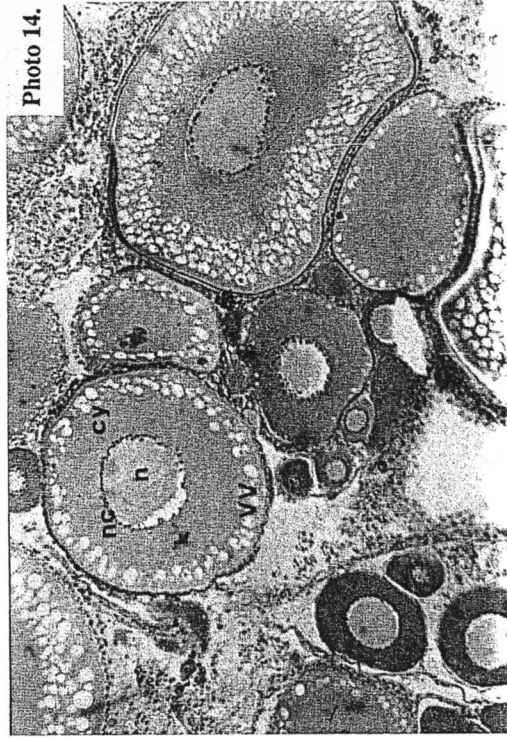


Photo 14.

Photos 14 et 15. Ovocytes de chevaines au début et à la fin du stade de vacuolisation du cytoplasme. Classes de tailles Ib et II de la figure 14.
 ϕ : 0,13 à 0,29 et 0,63 (G : 137 X).
 n : noyau.
 cy : cytoplasme.
 nc : nucléole.
 VV : vésicules vitellines.

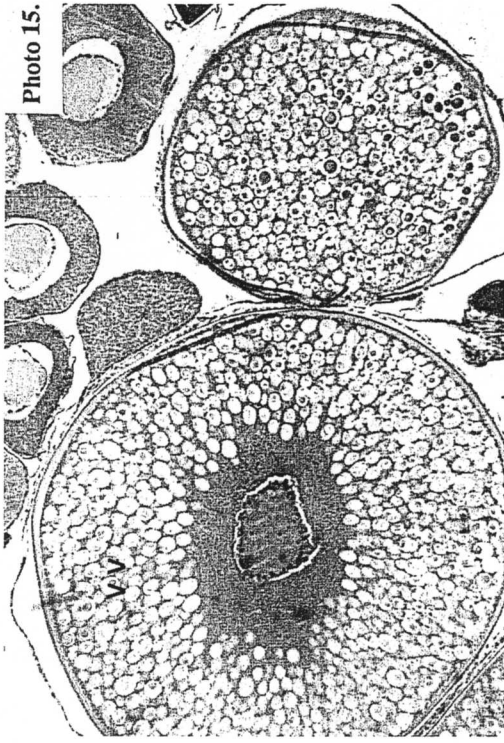


Photo 15.

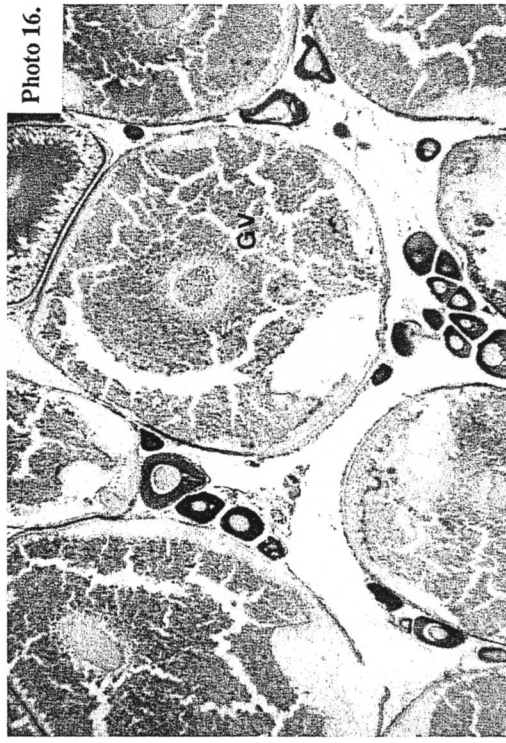


Photo 16.

Photo 16. Ovocytes de chevaines en vitellogénèse avancée (ϕ : 1,0 mm) (G : 60 X). Après un léger accroissement en taille, ces ovocytes correspondront à la classe de taille III de la figure 14.
 GV : globules de vitellus.

b) Evolution entre 2 pontes

La structure ovarienne des femelles au moment de la reproduction est différente de celle décrite chez le barbeau. Trois classes de diamètres d'ovocytes sont présentes juste avant l'ovulation (fig. 14) : des ovocytes I primordiaux, des ovocytes II vacuolisés et des futurs ovules III. Avec une telle structure, il ne reste dans l'ovaire, après la ponte, qu'un nombre variable (souvent peu) d'ovocytes au stade de la vacuolisation : la réalisation de la ponte suivante exige donc une reprise complète du processus de vitellogenèse (exogène), nonobstant les phénomènes de régression qui peuvent intervenir à ce niveau (LIBOSVARSKY et STERBA, 1981).

La proportion relative des ovules libérés par rapport aux autres classes d'ovocytes est nettement plus importante chez le cheveine que chez le barbeau, ce qui explique notamment la plus grande fécondité de la première espèce (PHILIPPART, 1977).

Il semble que le nombre des ovocytes au stade de la vacuolisation qui entrent en vitellogenèse, varie d'un individu à l'autre. Dans certains cas, la majorité des ovocytes vacuolisés entrent en vitellogenèse (fig. 15).

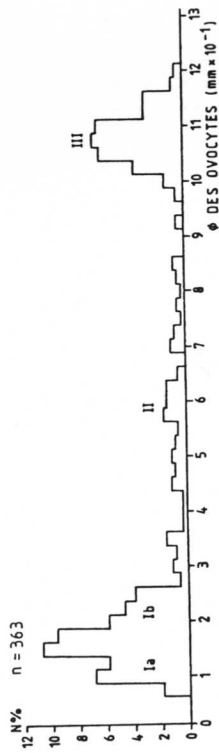


Fig. 15. Distribution des fréquences des diamètres des ovocytes d'une femelle cheveine où la proportion relative d'ovocytes de la classe III (futurs ovules) est importante.

N : nombre d'ovocytes en % du nombre total mesuré (n).

IV. DISCUSSIONS ET CONCLUSIONS

STRUCTURE OVARIENNE CHEZ LE BARBEAU

En établissant une correspondance entre la biométrie et l'histologie des ovaires, nous avons montré que la répétition rapprochée (15 jours) des pontes, observée chez les barbeaux élevés en captivité, est possible grâce à la présence permanente, dans les ovaires des femelles, de tous les stades ovocytaires. C'est ainsi que des ovocytes en vitellogenèse avancée peuvent évoluer rapidement (principalement par absorption d'eau) pour donner des ovules.

Ce type de structure ovarienne, qui implique un recrutement permanent des différentes lignées ovocytaires ("ovaire à évolution asynchrone"), se rencontre chez d'autres espèces à pontes multiples. Parmi ces espèces nous retiendrons l'épinoche

Gasterosteus aculeatus qui peut pondre jusqu'à 15-20 fois au cours d'une saison de reproduction (WOOTTON, 1976, 1984), le chabot *Cottus gobio* qui se reproduit jusqu'à 4 fois (tous les mois) dans les rivières productives (FOX, 1978), l'ablette *Alburnus alburnus* qui peut pondre 2-3 fois (MACKAY et MANN, 1969), la carpe *Cyprinus carpio* qui pond 5 fois par an en eau réchauffée (BIENIARZ *et al.*, 1977; GUPTA, 1975; HORVATH, 1986), le goujon qui peut aussi pondre plusieurs fois (KESTEMONT, 1987 a) et peut-être le vairon (BULLOUGH, 1939; WOOTTON et MILLS, 1979). Nous citerons également le cas des Cichlidae comme *Tilapia nilotica* (BABIKER et IBRAHIM, 1979) et *Aequidens paraguayensis* (POLDER, 1971) qui sont susceptibles de pondre respectivement une et deux fois par mois en moyenne.

Nos résultats rejoignent ceux de LIBOSVARSKY et STERBA (1981) qui classent les barbeaux dans la catégorie des pondreurs "intermittents", capables de déposer plusieurs lots ("batches", "portions") d'œufs au cours d'une saison de reproduction, dans les rivières de Tchécoslovaquie.

Nous avons souligné que chez le barbeau, juste avant la ponte, la structure ovarienne décrite comme trimodale par PHILIPPART (1977) et HANCOCK (1979), chez des individus issus du milieu naturel, peut être considérée comme quadrimodale en captivité. En effet, les ovocytes prévitellogéniques et vitellogéniques constituent deux classes de tailles distinctes. Ce phénomène qui tend à séparer les groupes d'ovocytes destinés aux différentes pontes, peut être lié au rapprochement de celles-ci.

Il faut noter qu'un barbeau parvenu au terme d'une période de reproduction (1 cycle de 4-10 pontes répétées), présente des ovaires "épuisés" (I.G.S. < 3 %; CH IX), c'est-à-dire dépourvus d'ovocytes en vitellogenèse (on peut y observer des processus intenses de régression). Cette constatation pourrait expliquer pourquoi les femelles arrêtent spontanément leurs cycles de pontes répétées après 4-10 pontes en moyenne (PONCIN *et al.*, 1987; CH IV). En milieu naturel, après l'unique ponte, les ovaires des femelles sont bimodaux et dépourvus d'ovocytes en vitellogenèse (exogène), si l'on en juge par la distribution des tailles d'ovocytes présentée par HANCOCK (1979).

Enfin, le nombre de pontes des femelles barbeaux semble déterminé par le recrutement d'ovocytes primordiaux (ou ovogonies ?) qui peuvent avoir été formés une ou deux années auparavant et dont la quantité produite a été sous le contrôle de divers facteurs environnementaux (KIPLING et FROST, 1969). Un parallèle intéressant peut être réalisé avec la tanche (*Tinca tinca*). Chez cette espèce, en milieu naturel, le nombre de pontes et la fécondité totale des femelles peuvent être déterminés par l'analyse de la structure ovarienne avant la ponte, en ne considérant que les ovocytes II et III (EPLER *et al.*, 1981; MORAWSKA, 1981). Toutefois, en eau réchauffée, MORAWSKA (1981) note un recrutement d'ovocytes primordiaux, permettant des pontes supplémentaires et une fécondité accrue.

STRUCTURE OVARIENNE CHEZ LE CHEVAINE

Chez les cheveines, les résultats observés peuvent donner lieu à deux interprétations différentes.

Si l'on observe la figure 14, on constate que les femelles qui ont pondu, ne possèdent plus d'ovocytes en vitellogenèse (excepté ceux en phase de régression) mais ont toujours des ovocytes vacuolisés qui pourraient évoluer et donner lieu à une seconde ponte dans un laps de temps réduit (1-2 mois). Dans ce cas, le cheveine se comporterait comme un pondreur "intermittent", ou multiple, comme les espèces envisagées précédemment. Cette interprétation rejoint celle de LIBOSVARSKY (1979) et LIBOSVARSKY et STERBA (1981). Elle pourrait notamment expliquer pourquoi il a été possible d'induire deux pontes consécutives, à 1,5 mois d'intervalle, dans une population de femelles (PONCIN *et al.*, 1988; CH II).

Une deuxième interprétation est basée sur l'étude de la fig. 15, où l'on observe qu'après la ponte, il ne reste pratiquement plus d'ovocytes II dans les ovaires des femelles ce qui leur impose une période de "repos" de 4 mois minimum avant qu'une nouvelle ponte puisse avoir lieu ou être déclenchée (PONCIN *et al.*, 1988; CH II). Dans ce dernier cas, le chevine adopterait un mode de reproduction que l'on peut rapprocher de celui observé chez le gardon *Rutilus rutilus* (MACKAY et MANN, 1969), chez le brochet *Esox lucius* (SHIKSHABEKOV, 1978), chez la perche *Perca fluviatilis* (MALSERVIST et MAGNIN, 1968) et chez la truite *Salmo gairdneri* (SCOTT, 1961). En effet, chez ces espèces, une reprise complète de la vitellogénèse (endogène et exogène) est nécessaire à l'accomplissement d'une nouvelle ponte. Ce phénomène s'observe aussi chez les espèces à pontes multiples, mais après un cycle de pontes rapprochées.

En conclusion, nous avons montré que l'accomplissement de pontes répétées chez les barbeaux femelles est étroitement lié à leur type de structure ovarienne.

Chez le chevine, il semble aussi que dans certains cas, la structure ovarienne puisse permettre des pontes rapprochées. Ce phénomène, suspecté lors d'expériences réalisées en 1986 (CH II), reste à établir sans équivoque, en tenant compte du fait que l'expérimentation chez cette espèce est rendue d'autant plus difficile que, contrairement au barbeau, les femelles n'ovulent pas spontanément.



Photo. Vue partielle d'une "mini" écloserie permettant l'incubation de petits lots d'œufs de barbeaux et de chevaines.

DEUXIEME PARTIE

Etude expérimentale de l'influence de facteurs environnementaux (photopériode, température et nourriture) et hormonaux sur la reproduction des barbeaux captifs

CHAPITRE IV

Effets de différentes photopériodes sur la reproduction de barbeaux (*Barbus barbus* L.) élevés à température constante (20 °C)

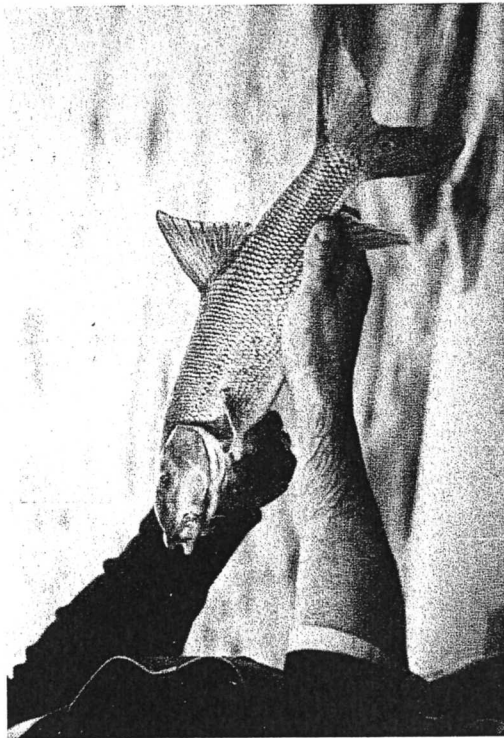


Photo. Un spécimen de barbeau *Barbus barbus* (L.).

RESUME

Sur base des observations préliminaires recueillies en 1984 (CH I), nous avons émis des hypothèses relatives à l'influence de la photopériode sur la reproduction (pontes répétées) des barbeaux d'élevage. Ces hypothèses constituent le point de départ des recherches expérimentales présentées dans ce chapitre. Grâce à des expériences rarement réalisées chez les poissons Cyprinidés, nous avons mis en évidence le rôle prédominant que peut jouer la photopériode, en tant que facteur de contrôle de la reproduction de barbeaux maintenus à une température constante de 20 °C.

En soumettant les poissons à un cycle photopériodique condensé en 6 mois (2 cycles par an) nous observons deux périodes de reproduction (janvier-mai et septembre-novembre). Nous pensons que ce phénomène provient du fait qu'une photopériode décroissante inhibe la maturité des mâles et des femelles. Nous croyons également avoir montré qu'une diminution de 2 heures (10L/14N → 8L/16N) d'éclairage inhibe 25 % des femelles, provoque un allongement du nombre de jours séparant deux pontes successives chez les autres et entraîne une diminution du nombre de mâles spermiant.

I. INTRODUCTION

De nombreuses études ont mis en évidence le rôle primordial que joue la photopériode comme facteur de contrôle de la reproduction des Salmonidés (BRETON *et al.*, 1976; WHITEHEAD *et al.*, 1978; BROMAGE *et al.*, 1982 b; BROMAGE *et al.*, 1984; ELLIOTT *et al.*, 1984; MacQUARRIE *et al.*, 1978; ...). Certains de ces travaux ont même débouché sur des applications en pisciculture industrielle (BRETON *et al.*, 1983 b; BROMAGE et DUSTON, 1985) où il est toujours intéressant de disposer de géniteurs mâles sur demande.

Plusieurs études ont également été consacrées à l'effet de la photopériode sur la reproduction des Cyprinidae (articles de synthèse : BILLARD, 1979, 1980, 1986; BYE, 1984; CRIM, 1982; DE VLAMING, 1972, 1974; VIVIEN-ROELS, 1985; WOOTTON, 1982). Les principales espèces visées sont le vairon, *Phoxinus laevis* (BULLOUGH, 1941; SCOTT, 1979), la tanche *Tinca tinca* (QUILLER et LABAT, 1981), le carassin *Carassius auratus* (VODICNICK *et al.*, 1978; STACEY *et al.*, 1979; PETER *et al.*, 1982), la carpe "crusienne" *Carassius carassius* (SEYMOUR, 1981), une espèce de carpe indienne *Cirrhina reba* (VERGHESE, 1967), la carpe *Cyprinus carpio* (DAVIES et HANYU, 1986; DAVIES *et al.*, 1986, a et b), trois espèces de Bouvière ("Bitterlings") *Rhodeus ocellatus ocellatus*, *Acheilognathus tabira* et *Pseudoperilampus pypus* (HANYU *et al.*, 1982), le gardon *Rutilus rutilus* (WORTHINGTON *et al.*, 1982), *Conesius plumbeus* (ASHAN, 1966), *Notemigonus crysoleucas* (DE VLAMING, 1975), *Mitrogrex terra-sanctas* (YARON *et al.*, 1980), le goujon *Gobio gobio* (KESTEMONT, 1987 b; MELARD *et al.*, en préparation), le chevaine *Leuciscus cephalus* et la tanche *Tinca tinca* (PONCIN *et al.*, 1987).

Ce chapitre est consacré à l'influence de la photopériode sur la reproduction du barbeau fluviatile, *Barbus barbus*, un grand (maximum 90 cm) Cyprinidae rhéophile et reproducteur lithophile (HANCOCK *et al.*, 1976), naturellement très abondant dans les rivières "à barbeaux" (HUET, 1949) d'Europe occidentale et centrale. Les observations ont été réalisées en 1985 dans le cadre d'un programme de mise au point de la pisciculture de repeuplement de l'espèce (PHILIPPART *et al.*, 1987 b), très menacée en Belgique (latitude : 51° Nord, longitude : 5° Est) (PHILIPPART et VRANKEN, 1983) et en diverses régions d'Europe (LELEK, 1980).

L'originalité de notre étude provient du fait que 1° nous avons soumis des barbeaux qui pondent de manière répétée, à des photopériodes imposées, pendant toute une année et que 2° nous nous sommes principalement intéressés à l'étalement et à l'achèvement de la saison de reproduction des poissons, contrairement aux études précitées qui ont surtout évoqué la reprise de la maturation chez des espèces à ponte unique.

II. MATERIEL ET METHODES

POLUPATIONS EXPERIMENTALES

a) Barbeaux originaires de la rivière Ourthe (population I)

Cette population expérimentale comprend des poissons nés le 19 mai 1982 par insémination artificielle à partir de géniteurs capturés à l'électricité dans la rivière Ourthe (PHILIPPART, 1982). Elevés en eaux réchauffées (20 °C) et en photopériode naturelle, les barbeaux femelles ont atteint la maturité sexuelle en captivité dès janvier 1984, à une taille (au creux de la nageoire caudale) de 28-32 cm et à l'âge de 18 mois (contre 7-8 ans dans

la nature). Ils ont exprimé un comportement de pontes répétées (PONCIN, 1984; PHILIPPART *et al.*, 1984; PONCIN *et al.*, 1985; CH I) qui constitue un terrain exceptionnel pour étudier en détails l'influence de la photopériode, dont le rôle avait été suspecté lors des expériences préliminaires réalisées en 1984 (CH I). Au début des expériences (1985), les mâles atteignaient leur troisième maturité.

b) Barbeaux originaires de la rivière Berwinne (population II)

Cette population est constituée de barbeaux obtenus par reproduction artificielle à partir de géniteurs capturés à l'électricité, le 9 juin 1983, dans la rivière Berwinne (PHILIPPART, communication personnelle). Les conditions d'élevage ont été les mêmes que celles appliquées à la population I. Les mâles ont atteint leur première maturité en mai 1984. Au début des expériences, les femelles n'avaient encore jamais pondue.

LOTS EXPERIMENTAUX

A partir de ces deux populations, six lots expérimentaux ont été constitués, sur la base de 3 critères : la taille, le coefficient de condition ($K = 100 \cdot P/L^3$) et l'histoire du poisson (nombre de pontes antérieures et date de première ponte). Les principales caractéristiques de ces lots sont synthétisées dans le tableau III, qui montre bien l'absence de différences significatives entre les lots A, B, C (population I) et entre les lots a, b, c (population II).

Les mâles et les femelles des lots A, B et C ont été mis en présence le 29/12/1984. Dans les lots a, b et c ils étaient groupés depuis leur naissance.

Tabl. III. Tailles moyennes et poids moyens des barbeaux mâles et femelles des 6 lots expérimentaux (A, B, C, population I; a, b, c, population II) au début des expériences (29/12/1984).

* Femelles + mâles n'ayant pas encore atteint la maturité début 1985.

	FEMELLES		MALES	
	Tailles moyennes (± SD) mm	Poids moyens (± SD) g	Tailles moyennes (± SD) mm	Poids moyens (± SD) g
Lot A	333 ± 31 (n = 16)	426 ± 110	204 ± 15 (n = 19)	99 ± 25
Lot B	334 ± 32 (n = 16)	425 ± 116	205 ± 15 (n = 19)	98 ± 20
Lot C	331 ± 32 (n = 16)	421 ± 106	205 ± 13 (n = 19)	99 ± 19
Lot a	* 186 ± 20 (n = 32)	70 ± 22	156 ± 12 (n = 14)	41 ± 9
Lot b	* 186 ± 21 (n = 32)	68 ± 22	154 ± 11 (n = 14)	39 ± 9
Lot c	* 186 ± 21 (n = 32)	67 ± 24	155 ± 12 (n = 14)	38 ± 9

CONDITIONS EXPERIMENTALES

Les barbeaux ont été élevés dans 6 bassins en polyester de 4 m² - 1,5 m³ intégrés dans un circuit semi-fermé (MELARD et PHILIPPART, 1981) à la pisciculture expérimentale (CERER) de Tihange. Chaque bassin était occulté et muni d'un éclairage artificiel (tubes "true lite" : 2 x 65 W) dont la durée pouvait être réglée au moyen d'une minuterie (theben, graduations de 15 minutes) (photo 17).

A partir du 29/12/1984, nous avons soumis les six lots à des conditions de photopériode représentées graphiquement en regard des résultats :

- lots A et a, cycle de photopériode naturelle simulée;
- lot B, cycle naturel contracté en 6 mois;
- lot C, photopériode croissante de manière ralentie jusqu'en 10L/14N où elle est maintenue constante;
- lot b, photopériode constante au-delà de 10L/14N suivie de 8L/16N le 26 juin 1985;
- lot c, photopériode constante de 8L/16N.

La température de l'eau du circuit fermé était maintenue à 20-21 °C au moyen de résistances chauffantes. Les autres facteurs environnementaux (oxygène dissous > 8 mg/l; débit = 2 m³/heure; pH = 8,2; NH₄ < 0,6 mg/l; NO₂ < 0,08 mg/l) étaient maintenus à des valeurs acceptables pour le barbeau.

Nous ajustons les rations alimentaires journalières ("Trouvit" T2 à 46 % de protéines) en fonction du poids moyen corporel des poissons (1 à 1,5 % du poids corporel, d'après PHILIPPART, communication personnelle, CH VIII). Elles étaient distribuées automatiquement (distributeurs Ewos 505) pendant la nuit (18 h PM à 7 h AM; GMT + 2).

MANIPULATIONS EFFECTUEES SUR LES POISSONS

Toutes les femelles étaient individualisées au moyen de marques (ovales n° 1 et 2, Presadom) fixées sur le rayon épineux de la nageoire dorsale. Nous vérifions leur état de maturité par pression abdominale :

- 1° tous les 2-3 jours pendant les périodes de reproduction.
- 2° toutes les semaines en dehors des périodes de reproduction. Les mâles, non bagués, étaient contrôlés moins souvent : 1 fois par semaine ou par mois.

Nous déterminons le jour exact de maturité (ovulation) d'une femelle d'après la morphologie des ovules extraits. Lorsque ceux-ci apparaissent légèrement déformés (parfois blancs) et entourés de quelques excréments, nous considérons que la femelle était arrivée à maturité la veille du contrôle. Un liquide jaunâtre (résultant de la décomposition des ovules), mêlé d'excréments se rencontre chez les femelles arrivées à maturité deux jours avant leur contrôle. Cette méthode se base sur des expériences d'extractions fractionnées des ovules d'une même femelle, réalisées ponctuellement (toutes les 12 h environ) dès le début de l'ovulation (PONCIN, 1984).

TERMINOLOGIE

Le terme "ponte" est employé pour signifier l'arrivée à maturité d'une femelle avec possibilité d'extraction manuelle (stripping) de ses ovules. "Intervalle de ponte" signifie le nombre de jours séparant deux pontes successives d'une même femelle.

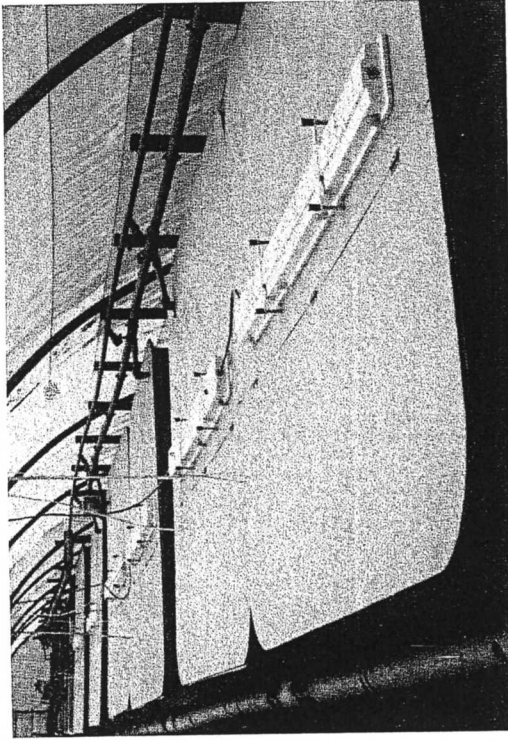


Photo 17. Vue partielle des installations expérimentales du CERER-pisciculture, à Tihange. Les bassins sont spécialement aménagés pour le contrôle photopériodique de la reproduction des poissons.

METHODES STATISTIQUES

Pour mettre en évidence les résultats significatifs, nous avons utilisé des méthodes statistiques non paramétriques (test de X², tests de Kruskal-Wallis et de Mann-Whitney) et paramétriques (analyse de variance et t-test) (ouvrages de référence : D'HAINAUT, 1975; SIEGEL, 1956; SNEDECOR et COCHRAN, 1967). Les principaux tests ont été réalisés grâce à un ordinateur "Macintosh" ("programme Statfast I et 2").

III. RESULTATS

ETALEMENT DES PERIODES DE MATURITE DES BARBEAUX MALES ET FEMELLES

a) Barbeaux s'étant déjà reproduits en 1984 (population I)

La figure 16 montre le pourcentage de femelles mûres et de mâles spermants, au cours de l'année 1985, pour les trois conditions d'éclairage. Les mâles sont spermants approximativement un mois avant les femelles, fin décembre - début janvier, quand la durée d'éclairage n'augmente pas encore de manière perceptible. L'accroissement de la photopériode ne semble pas nécessaire à la reprise de la spermiation. Il apparaît également que le pourcentage de mâles mûrs augmente de la même manière (test de X²) dans les trois lots A, B et C, indépendamment de l'accroissement plus ou moins rapide de la durée d'éclairage.

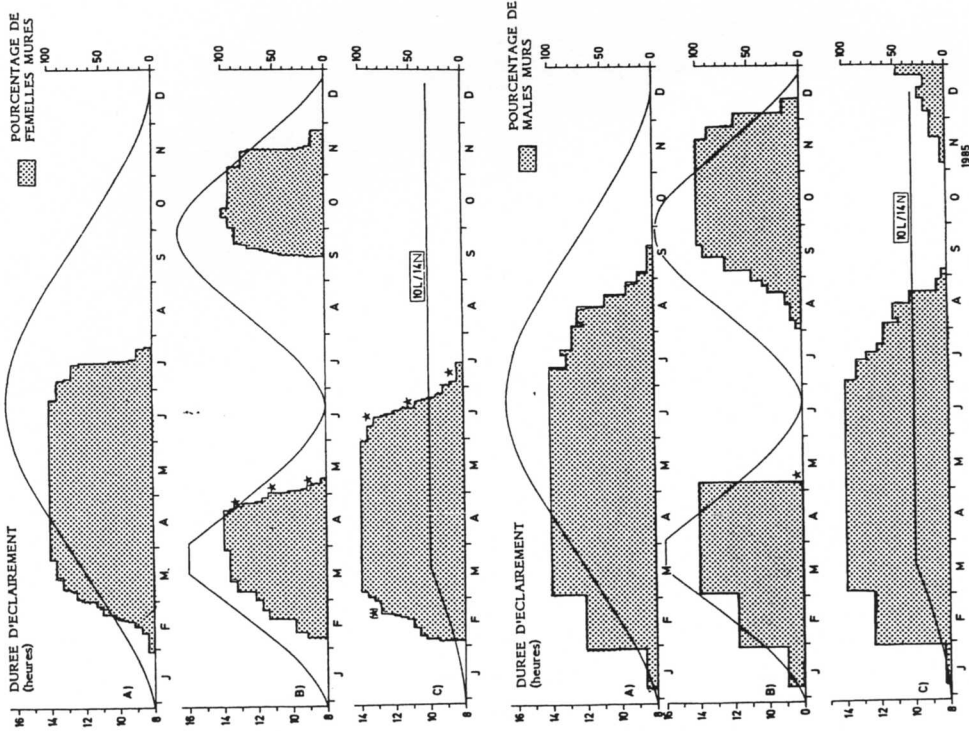


Fig. 16. Pourcentage journalier de femelles mures et hebdomadaire de mâles spermianis, dans les trois lots expérimentaux de la population I.
 A) photopériode naturelle simulée (latitude de la Belgique).
 B) cycle annuel condensé en 6 mois;
 C) photopériode croissante de manière ralentie jusqu'en 10L/14N où elle est maintenue constante.
 * $P < 0,05$ (test de X²).
 (*) $P < 0,05$ (comparaison entre A et C).

Les premières femelles pondent en fin janvier - début février 1985 (environ 1 mois après la mise en présence des mâles). Les pourcentages, non significatifs ($P > 0,05$; test de X²), de femelles mures aux mêmes dates (10, 15 et 25 février) suggèrent que la vitesse d'accroissement de la photopériode n'a pas d'effet sur la maturation des femelles.

Dans le lot B, la décroissance de la durée d'éclairage entraîne l'arrêt hors saison (en mai) de la ponte des femelles ($P < 0,05$ à partir du 26 avril; test de X²) et de la spermiation des mâles. Les premières femelles cessent de pondre en 13.5L/10.5N et toutes sont inhibées en 11.5L/12.5N. Cette inhibition n'est causée que par la diminution de la durée d'éclairage puisque, dans les 2 autres lots la ponte des femelles et la spermiation des mâles continuent encore pendant deux mois.

Au cours du deuxième cycle de maturité des poissons du lot B, le même phénomène d'inhibition de la ponte se produit en novembre, quand la photopériode décroît. En septembre, l'activité reproductrice reprend sous une photopériode plus longue qu'en février (les premières pontes des femelles s'observent en 16L/8N et les premiers mâles spermianis en 11L/13N). Nous pouvons donc en déduire qu'une période de "repos reproducteur" de 3-4 mois est nécessaire, entre l'arrêt et la reprise des pontes. Le pourcentage de femelles mures augmente très rapidement (100 % de femelles mures en 15 jours, contre 2 mois en février), conséquence possible de la photopériode élevée au début du nouveau cycle reproducteur.

Dans le lot A, l'arrêt de la ponte, en juillet 85, ne résulte pas de la décroissance de la durée d'éclairage puisque dans le lot C, le même phénomène s'observe alors que la photopériode reste constante (10L/14N). Il semble que, dans les deux cas, les poissons "épuisés" n'ont pu continuer ce type de maturations répétées. Ainsi, la figure 17 et le tableau IV montrent que les femelles des deux lots avaient déjà atteint la maturité 10 fois en moyenne avant d'être épuisées. Il est difficile de préciser avec certitude les causes de cet "épuisement". Toutefois, il semblerait que le tarissement d'ovocytes (primordiaux ?) en soit en partie responsable (CH III).

Le pourcentage de mâles spermianis décroît de façon similaire ($P > 0,05$ les 12 et 24 juillet et le 16 août; test de X²) dans les deux lots expérimentaux A et C, mais plus tard que le nombre de femelles mures. Il existe peut-être une relation entre la diminution du nombre de femelles mures et la diminution du nombre de mâles spermianis (influence du comportement reproducteur ?).

Dans le lot C, le pourcentage de femelles mures décroît environ 20 jours plus tôt que dans le lot A ($P < 0,05$ les 15 et 20 juin et le 10 juillet; test X²). Les femelles du lot A, qui semblaient "épuisées" en début juillet (période d'arrêt des pontes dans le lot C) ont pondu une dernière fois fin juillet. Ce phénomène s'explique par l'allongement significatif ($P < 0,05$, t-test) du nombre moyen de jours entre les deux dernières pontes des femelles ($22,3 \pm 7,9$ jours dans le lot A, $16,5 \pm 3,1$ jours dans le lot C), conséquence de la diminution de la durée d'éclairage affectant le lot A dès le début juillet.

Enfin, nous signalerons que, dans le lot C (10L/14N), un nouveau cycle de reproduction débute en novembre pour les mâles et en janvier pour les femelles, soit 10 et 11 mois après les premières pontes du début 1985. Cette observation suggère l'existence, chez les barbeaux, d'un rythme circannuel de reproduction (voir CH VI pour plus de détails).

b) Barbeaux se reproduisant pour la 1ère fois en 1985 (population II)

Les premiers mâles sont spermianis début janvier 1985 (quelques uns émettraient déjà de la laitance fin décembre) (fig. 18). Ils sont tous mûrs en début mars. Quel que soit le régime d'éclairage, et compte tenu de la faible fréquence de contrôle des poissons, il semble que le nombre de mâles mûrs évolue de la même manière dans chaque

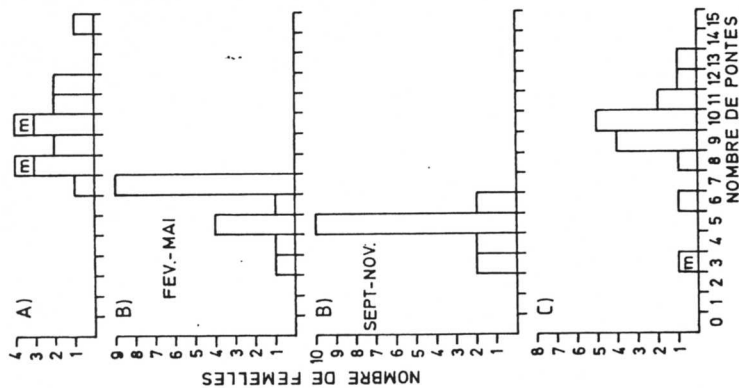


Fig. 17. Nombre de femelles ayant pondu de 0 à 15 fois, au cours de l'année 1985, dans les trois lots expérimentaux de la population I (A, B, C).
m = femelle morte en cours d'expérience.

Tabl. IV.

- Nombre moyen (max-min) de pontes par femelle au cours de la saison de reproduction des trois lots expérimentaux A, B et C (population I).
- Longueur moyenne (\pm écart-type) des intervalles de ponte des femelles des trois lots expérimentaux.

* Résultats significatifs.

1. A-BF-M-C : test de Kruskal-Wallis : $H(2, N = 45) = 27,3; P < 0,001$.

2. BF-M-B-S-N : test U de Mann-Whitney : $U = 57; P < 0,01$.

3. A-BF-M-C : analyse de variance : $F(2, 42) = 7,2; P < 0,01$.

BF-M-B-S-N : t-test : $t = 2,2; ddf = 30; P < 0,05$.

Lots expérimentaux	Nombre moyen (max.-min.) de pontes par femelle	Longueur moyenne \pm SD des intervalles de ponte (jours)
Lot A	10,0 (7 - 15) n = 14	15,6 \pm 2,0
Lot B (Févr.-Mai)	6,0 (3 - 7) n = 16 *1	13,4 \pm 1,3 *3
Lot B (Sept. - Nov.)	4,8 (3 - 6) n = 16 *2	14,9 \pm 2,4
Lot C	9,8 (6 - 12) n = 15	14,5 \pm 1,3

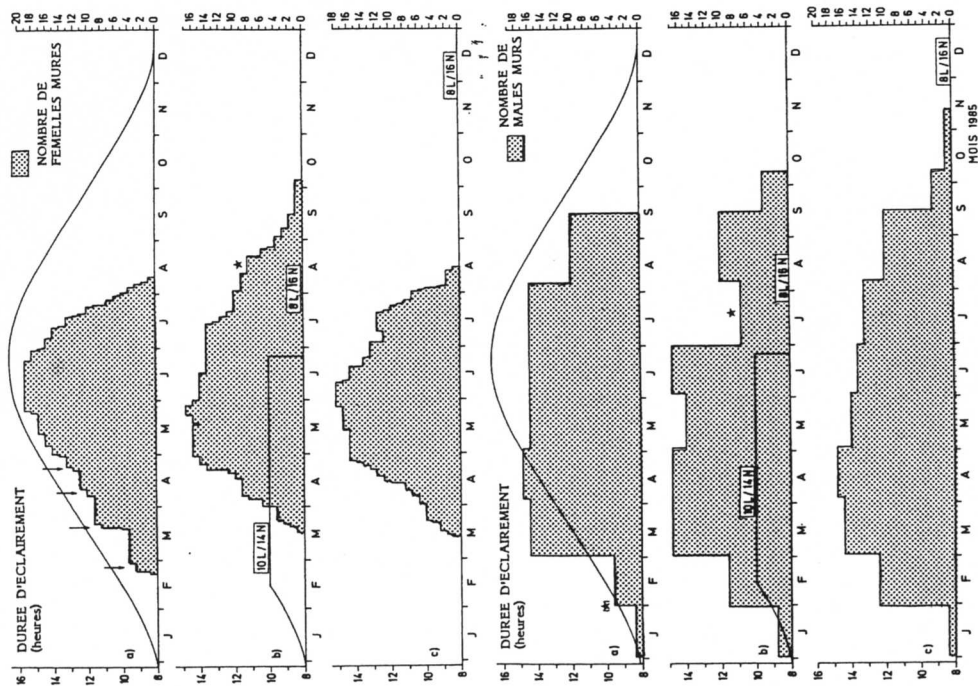


Fig. 18. Nombre journalier de femelles mûres et nombre mensuel de mâles spermants, pour les trois lots expérimentaux a, b et c de la population II.

a) photopériode naturelle simulée;

b) photopériode stabilisée en 10L/14N, suivie de 8L/16N en juin.

c) photopériode constante 8L/16N.

* Résultats significatifs (test de X²).

Les flèches indiquent les "groupes" de femelles arrivant pour la première fois à maturité, à différents moments, en fonction du développement inégal de leurs ovaires, avant le début de l'expérience.

lot, ce qui suggère que l'augmentation post-hivernale de la photopériode n'est pas nécessaire à la reprise de la spermiation. Ces observations sont tout à fait comparables à celles décrites pour les mâles de la population I.

Les premières femelles arrivent à maturité le 20/02/1985 dans le lot a (photopériode naturelle simulée) et une vingtaine de jours plus tard dans le lot b (photopériode naturelle simulée jusqu'à 10L/14N) et le lot c (8L/16N). Les proportions de femelles mûres observées dans les différents lots ne sont toutefois pas significatives ($P > 0,05$ les 10 et 25 mars et le 15 avril; test de X²).

Dans le lot a, en photopériode naturelle, les femelles qui arrivent pour la première fois à maturité sont associées en quatre groupes dont les dates moyennes de pontes se succèdent à intervalles respectifs de 22, 19 et 12 jours. Ces groupes de femelles sont difficiles à distinguer dans les lots b et c. Sur ce point, les études préliminaires réalisées en 1984 avec les femelles de la population I ont montré que les espacements entre les groupes de femelles atteignant la première maturité résultent du développement inégal de leurs ovaires, avant la mise en présence des femelles et des mâles (PONCIN, 1984). On peut donc supposer qu'un retard provoqué de la première maturité des femelles des lots b et c, atténué les différences individuelles portant sur le degré de développement des ovaires et, de ce fait, réduit le nombre de jours entre les dates moyennes de pontes des groupes de femelles atteignant la maturité pour la première fois.

La période de ponte des femelles et des mâles du lot a prend fin en juillet-août 1985, indépendamment de la décroissance de la durée d'éclaircissement puisqu'un même phénomène s'observe dans le lot c en photopériode constante. Il s'agit probablement d'un phénomène d'épuisement comparable à celui décrit pour les femelles de la population I. Les femelles du lot b arrêtent de pondre plus tard (2 mois) que celles des lots a et c ($P < 0,05$ le 16 août; test de X²), essentiellement à cause d'un allongement de l'intervalle résultant du passage de 10L à 8L (voir plus loin). On note également que le nombre de mâles spermatisants du lot b diminue ($P < 0,05$; test de X²) après le passage de 10L à 8L.

Au moment de l'arrêt des pontes, les femelles des trois lots expérimentaux avaient pondu un même nombre de fois en moyenne [$P > 0,7$; test de Kruskal-Wallis : H (2, N = 62) = 0,5] soit respectivement 5,3 ± 2,4; 4,8 ± 2,4 et 5,1 ± 2,2 dans les lots a, b et c (fig. 19).

PERIODICITE DES PONTES REPETEEES DES BARBEAUX FEMELLES

a) Barbeaux s'étant déjà reproduits en 1984 (Population I)

Le phénomène des maturations répétées observé dans les trois lots de la population I (tableau IV et fig. 20), se caractérise par sa grande régularité (1 ponte tous les 15 jours environ), si l'on excepte un allongement du nombre de jours entre les deux dernières maturités des femelles du lot a résultant d'une décroissance de la durée d'éclaircissement.

On note également des intervalles de ponte légèrement inférieurs ($P < 0,01$) dans le lot B (février-mai) (tabl. IV). Il est difficile d'attribuer une signification biologique à ce résultat, puisqu'il ne s'observe pas lors de la deuxième période de reproduction du même lot B (septembre-novembre).

b) Barbeaux se reproduisant pour la première fois en 1985 (Population II)

Les variations de la longueur des intervalles de ponte des femelles des trois lots expérimentaux sont représentées sur la figure 21. Le graphique est construit de la manière suivante : la longueur du premier intervalle de ponte (nombre de jours séparant la

Fig. 19. Nombre de femelles ayant pondu de 0 à 9 fois, au cours de l'année 1985, dans les trois lots expérimentaux (a, b, c) de la population I. m : femelle morte en cours d'expérience.

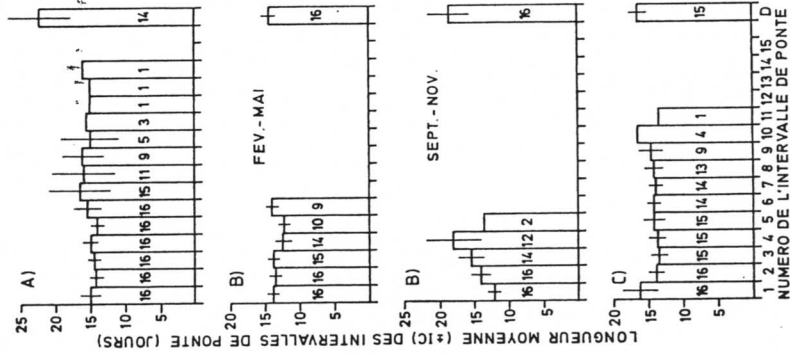
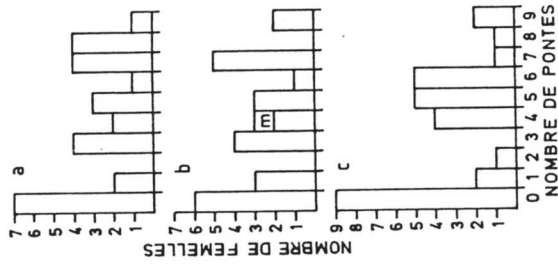


Fig. 20. Longueurs moyennes (± intervalle de confiance à 95 %) des intervalles de ponte (du 1er au 15ème + dernier intervalle D) dans les trois lots expérimentaux de la population I. Les chiffres indiquent le nombre d'intervalles considérés pour le calcul.

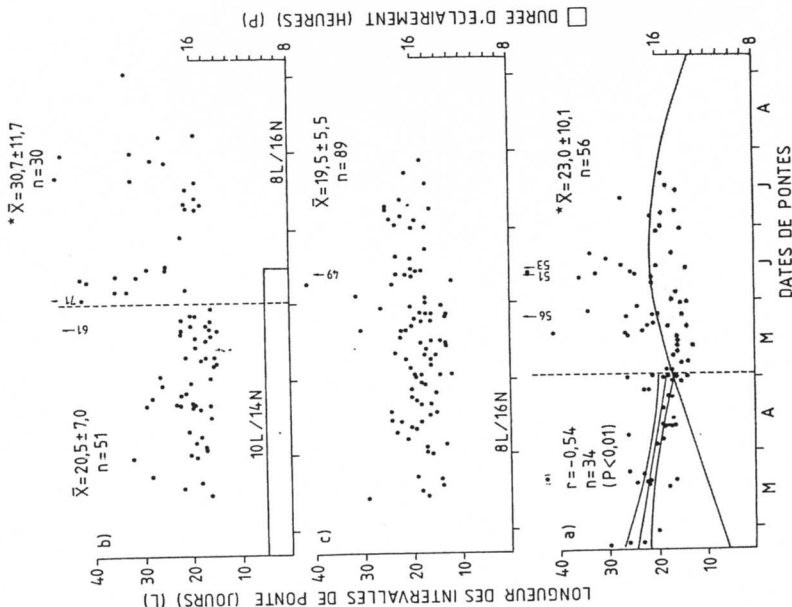


Fig. 21. Répartition temporelle de la longueur des intervalles de ponte des femelles de la population II (explications dans le texte).
 a) photopériode naturelle simulée.
 b) photopériode stabilisée en 10L/14N, puis 8L/16N en juin.
 c) 8L/16N.
 Les chiffres indiquent des valeurs particulièrement élevées, qui n'ont pu être représentées. Les chiffres significatifs : analyse de variances, $F(3,222) = 15,1$; $P < 0,001$.

* Valeurs significatives : analyse de variances. Comparaisons individuelles:
 $a_2 - c$: $P < 0,05^*$
 $a_2 - b_1$: $P > 0,05$
 $a_2 - b_2$: $P < 0,001^*$
 $c - b_1$: $P > 0,05$
 $c - b_2$: $P < 0,05^*$
 $b_1 - b_2$: $P < 0,001^*$

a_1 : lot a, situation antérieure au 1/5 (pointillés)
 $L = -1,474 P + 39,776$ ($n = 34$) (l'intervalle de confiance à 95 %, de la droite, est aussi représenté).
 a_2 : lot a, situation postérieure au 1/5 (pointillés).
 b_1 : lot b, situation antérieure aux pointillés (avant la perte de 2 heures de lumière).
 b_2 : lot b, situation postérieure aux pointillés (après la perte de 2 heures de lumière).

première et la deuxième ponte) est reportée le jour de la première ponte, la longueur du deuxième intervalle de ponte (nombre de jours entre la deuxième et la troisième maturité) est reportée le jour de la deuxième ponte, et ainsi de suite. Ce mode de représentation permet de visualiser les variations temporelles du nombre de jours séparant les maturités successives des femelles et ainsi de juger du rôle que jouent les trois cycles lumineux, comme agents modulateurs de l'aspect répété des pontes.

Dans le lot a, les femelles qui arrivent à maturité précocement dans l'année, donc sous de courtes photopériodes, pondent à nouveau après un intervalle plus long que celui des femelles arrivées tardivement à maturité, mais ceci uniquement pour les situations antérieures au 01/05/1985 (environ 14,8L/9,2N). En d'autres termes, plus une femelle pond sous une courte photopériode, plus elle répondra tard (allongement de l'intervalle de ponte). Il existe une corrélation simple significative ($P < 0,01$) entre la durée d'éclairage le jour de la n^{ème} ponte et la longueur de l'intervalle entre la n^{ème} et la (n+1)^{ème} ponte (fig. 21). Ce phénomène est comparable à celui décrit en 1984 (PONCIN, 1984; CH I), lorsque les femelles de la population I ont commencé à pondre.

Nous avons mis en évidence les différences (analyse de variances ANOVA) entre les longueurs des intervalles de ponte des lots : a (pour les valeurs observées après le 01/05/1985; a_2), b (avant et après passage en 8L/16N; b_1 , et b_2) et c (fig. 21).

Dans le lot a_2 , on observe un allongement ($P < 0,05$) des intervalles de pontes des femelles, par rapport au lot c. En effet, il semble que certaines femelles prêtes à pondre à la fin juin sont déjà influencées par la légère décroissance de la durée d'éclairage imposée au lot a_2 à ce moment.

Chez les femelles du lot c, soumises à une photopériode constante (8L/16N), l'intervalle de ponte est relativement constant tout au long de l'expérience (moyenne : $19,5 \pm 5,5$ jours; $n = 89$).

Dans le lot b_2 , un net allongement ($P < 0,001$; fig. 21) de l'intervalle de ponte des femelles se produit à la mi-juin. Il fait suite à la diminution brusque de la durée d'éclairage (10L/14N \rightarrow 8L/16N). Cette diminution de durée du jour inhibe complètement 25 % des femelles. Les autres femelles continuent à pondre de manière répétée, mais l'allongement de leur inter-ponte provoque une prolongation de la période de maturité de la population (fig. 18).

IV. DISCUSSIONS ET CONCLUSIONS

Cette étude expérimentale démontre que la photopériode joue un rôle déterminant dans le contrôle de la maturation sexuelle de barbeaux mâles et femelles élevés en captivité.

Pour ce qui est de l'effet de la photopériode sur l'initiation de la reproduction, les résultats sont différents selon que les femelles sont à leur première ou deuxième année de maturité.

A la première reproduction, les femelles sont sensibles à la phase croissante de la photopériode, en ce fait 1^o que cette phase détermine la longueur de l'intervalle entre deux maturités consécutives (confirmation des expériences de 1984; CH I) et 2^o qu'une photopériode stabilisée à 10L/14N ou constante en 8L/16N semble retarder la maturité. Ce dernier résultat reste à vérifier (statistiquement non significatif) sur des lots expérimentaux à effectifs plus importants. Il n'est toutefois pas dû à une vitesse de croissance (en poids ou en longueur) différente suivant les lots et qui aurait entraîné un retard de maturité des femelles.

Ce type d'effet de la photopériode croissante ne se rencontre pas chez les barbeaux femelles entrant dans leur deuxième année de maturité. Une réponse différente selon l'âge peut s'expliquer par le fait qu'en hiver les ovaires des femelles de deux classes d'âge ne sont pas au même stade de développement. En effet, les femelles les plus jeunes (population II) possédaient encore des ovaires immatures, au début des expériences (I.G.S. = $1,14 \pm 0,38$; $n = 6$).

Les résultats obtenus avec les barbeaux entrant dans leur deuxième année de maturité et soumis à une photopériode croissante, de manière ralentie, accélérée ou normale, s'opposent aux observations faites chez le gardon (*Rutilus rutilus*), dont la maturation sexuelle est positivement influencée par la vitesse d'augmentation post-hivernale de la durée d'éclairement (WORTHINGTON *et al.*, 1982).

En ce qui concerne l'effet de la photopériode sur l'achèvement de la saison de reproduction, nous pensons que notre étude démontre clairement :

- 1° que la **décroissance de la photopériode met un terme à la ponte** des barbeaux femelles et à la spermiation des mâles, sauf si préalablement un arrêt spontané (épousement physiologique) est intervenu et,
- 2° qu'une faible diminution de la durée d'éclairement (10L → 8L) inhibe 25 % des femelles, entraîne un allongement de l'inter-ponte chez les femelles qui continuent à produire des œufs et provoque une diminution du nombre de mâles spermatisés*.

Le premier phénomène est contraire de celui connu depuis longtemps chez la truite arc-en-ciel (*Salmo gairdneri*) (BRETON *et al.*, 1983 b; BROMAGE *et al.*, 1984; ...), le saumon de la Baltique (*Salmo salar*) (ERIKSSON et LUNDQVIST, 1980) et le saumon de fontaine (*Salvelinus fontinalis*) (HENDERSON, 1963), chez lesquels une décroissance de la durée d'éclairement (correspondant aux conditions automnales dans l'hémisphère nord) stimule la maturation et induit la ponte.

L'influence des photopériodes courtes sur la reproduction des Cyprinidés avait déjà été évoquée chez le vairon (*Phoxinus phoxinus*) (BULLOUGH, 1941; SCOTT, 1979), dont la maturation est retardée par des photopériodes courtes et constantes, appliquées après l'hiver, chez la tanche (*Tinca tinca*) où l'obscurité totale retarde la maturité des mâles (QUILLIER et LABAT, 1981) ou encore chez le carassin (*Carassius auratus*) où une courte photopériode associée à une haute température durant le printemps inhibe sa fonction reproductrice (VODICNIK *et al.*, 1978). Un phénomène différent est observé chez la carpe "crusienne" (*Carassius carassius*) où une courte photopériode appliquée dès l'hiver, associée à une haute température (18,5 °C), active la maturation (SEYMOUR, 1981). Chez la carpe (*Cyprinus carpio*), DAVIES et HANYU (1986) notent une reproduction plus intense (à 24 °C) chez des femelles maintenues en 16L/8N par rapport à d'autres en 12L/12N. Enfin, KESTEMONT (1987 b) et MELARD *et al.* (en préparation) mettent aussi en évidence une régression ovarienne chez des goujons (*Gobio gobio*) soumis à une photopériode décroissante, à 20 °C.

D'autres facteurs environnementaux sont susceptibles d'arrêter le cycle reproducteur des poissons. D'après KAYA (1973), la température joue un rôle marqué dans la régression des gonades chez *Lepomis cyanellus* mais la photopériode n'a qu'une influence secondaire. Le même auteur cite les résultats de SEHGAL et

* Ce 2ème résultat doit être considéré avec certaines réserves, dans la mesure où nous ne bénéficions pas d'un véritable lot "témoin", qui aurait été maintenu une année en 10L/14N, sans diminution de durée d'éclairement.

SUNDARARAJ (1970) selon lesquels, chez un poisson chat indien (*Heteropneustes fossilis*), la régression ovarienne est plus rapide sous une courte photopériode de 9 heures que sous une photopériode "control" de 12 h. Chez le *Tilapia zillii*, ce sont les photopériodes longues (12L/12N) qui retardent la maturation (CRIDLAND, 1962). DE VLAMING (1975) rapporte qu'une courte photopériode, associée à une haute température, cause la régression des gonades chez "the golden shiner" (*Notemigonus crysoleucas*). Chez l'épinoche (*Gasterosteus aculeatus*), c'est l'action conjuguée de la photopériode et d'un facteur endogène qui met un terme à la saison de reproduction (BAGGERMAN, 1985), si la ration alimentaire est maintenue suffisante (WOOTTON, 1982).

Toutefois, les plus intéressants éléments de comparaison avec les barbeaux sont apportés par HANYU *et al.* (1982) dans une étude sur trois espèces de bouvière. Chez les deux espèces (*Rhodeus ocellatus* et *Acheilognathus tabira*), qui se reproduisent au printemps et en été, c'est l'augmentation printanière de la température qui provoque la maturation et c'est la diminution post-estivale de la température qui stoppe la ponte. Mais chez l'espèce (*Pseudoperilampus typus*) qui se reproduit en automne, c'est la décroissance de la photopériode qui stimule la maturation et la chute de la température qui arrête la ponte.

Nous avons également établi qu'une décroissance artificielle de la durée d'éclairement inhibe la maturation de deux autres Cyprinidés : le chevaine (sous réserve d'expériences complémentaires) (*Leuciscus cephalus*) (CH II) (ponte fin mai - début juin) et la tanche (*Tinca tinca*) (PONCIN *et al.*, 1987, fig. 22).

Chez les barbeaux du milieu naturel, c'est très probablement l'élévation de la température (vers 14-15 °C) qui permet la ponte en mai-juin (HANCOCK *et al.*, 1976; PHILPPART, 1977), la photopériode ne jouant alors qu'un rôle accessoire. Mais, ce serait la diminution de la durée d'éclairement, intervenant en fin juin dans la nature, qui empêcherait la ponte de se poursuivre en août à un moment où la température est encore favorable (> 15 °C). Ce mode de contrôle de la reproduction peut être interprété comme une adaptation aux conditions environnementales naturelles dont la fonction biologique est d'empêcher la production de larves au mois d'août, ce qui ne laisserait pratiquement aucune chance à celles-ci de grandir suffisamment (au moins 4-5 cm) pour passer l'hiver dans les meilleures conditions (PHILPPART, 1977).

Enfin, nous avons montré que l'application d'un cycle photopériodique annuel condensé en 6 mois permet une deuxième période de ponte chez les barbeaux (en automne). Ce type de manipulation environnementale, qui, chez le barbeau, se base sur les résultats précédemment discutés, a déjà été appliqué d'une manière commerciale chez d'autres espèces de poisson comme la truite (*Salmo gairdneri*) (BRETON *et al.*, 1983 b), le bar (*Dicentrarchus labrax*) et la daurade (*Sparus aurata*) (BARNABE et PARIS, 1984; DEVAUCHELLE, 1984; GRIN et DEVAUCHELLE, 1978).

Quant aux mécanismes d'action de la photopériode, ils pourraient faire intervenir un cycle journalier de photosensibilité à la lumière, semblable à ceux connus chez les oiseaux (FOLLETT, 1978) et chez quelques espèces de poisson dont l'épinoche (*Gasterosteus aculeatus*) (BAGGERMAN, 1972). Ce type de recherche sera développé en détails dans le chapitre suivant.

CHAPITRE V

Contribution à la mise en évidence d'un rythme journalier de photosensibilité chez le barbeau fluviatile *Barbus barbus* (L.)

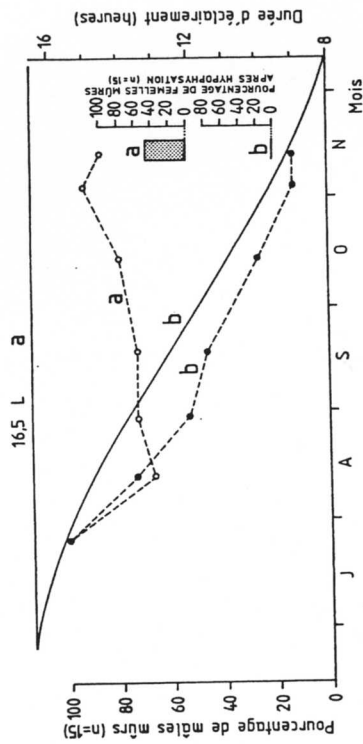


Fig. 22. Pourcentage de mâles ($n = 15$) mûrs spontanément (—) et de femelles ($n = 15$) mûres le 14/11/1985 après hypophysation dans deux lots expérimentaux de tanches élevées à la pisciculture de Thunnaide en bassins de 1,75 m³ (température 25-26 °C). Lot a (—) : en conditions de 16,5L/7,5N (—) depuis la fin juin 1985 ; Lot b (—) : en conditions d'éclairement naturel (normal) simulé (—). Les géniteurs mâles et femelles mesuraient 24,3 cm en moyenne. (D'après PONCIN *et al.*, 1987.)

Les résultats du chapitre précédent expliquent le rôle que joue la durée du jour en tant que facteur de contrôle de la reproduction chez le barbeau. Cependant, aucune preuve expérimentale relative aux mécanismes d'action de la durée d'éclairement n'est apportée. Ceci fait l'objet du présent chapitre.

Dans une première expérience, nous avons utilisé des mâles et des femelles mûrs maintenus en 10L/14N. Nous les avons soumis soit à un régime lumineux de 6L/2N/2L/14N soit à 8L/16N. Dans une deuxième expérience, nous avons utilisé des poissons mûrs, maintenus en 16,5L/7,5N. Nous les avons soumis soit à 6L/8,5N/2L/7,5N soit à 8L/16N. Les périodes de maturité des mâles et des femelles se prolongent plus longtemps en 6L/2N/2L/14N et en 6L/8,5N/2L/7,5N par rapport à celles des individus soumis à 8L/16N. Le nombre moyen de pontes par femelle (après le changement de photopériode) est significativement plus élevé en 6L/2N/2L/14N et en 6L/8,5N/2L/7,5N. Il apparaît donc que ce n'est pas la quantité totale de lumière reçue qui permet le maintien de l'activité reproductrice mais bien la distribution des périodes lumineuses au cours du nyctémère. Cette démonstration permet de supposer l'existence d'un rythme journalier de photosensibilité chez le barbeau.

Ce type de démonstration a été rarement réalisé chez les poissons, contrairement à ce qui existe chez les oiseaux (FOLLET, 1978), très bien étudiés à ce point de vue.

RESUME

I. INTRODUCTION

L'étude des phénomènes de photosensibilité a donné lieu à de nombreuses publications et livres de synthèse concernant la floraison des plantes, la diapause des insectes ainsi que la reproduction des oiseaux et des mammifères (DUMORTIER et BRUNNARIUS, 1987; PALMER, 1976; FOLLETT, 1978; ASCHOFF, 1981 a).

Chez les poissons, de telles recherches centrées sur la biologie de la reproduction sont peu nombreuses. BAGGERMAN (1972, 1982 et 1985), DAY et TAYLOR (1984) et CHAN (1976) ont mis en évidence un rythme journalier de sensibilité à la lumière, respectivement chez *Gasterosteus aculeatus*, *Fundulus heteroclitus* et *Oryzias latipes*. Chez le poisson chat, *Heteropneustes fossilis*, VASAL et SUNDARARAJ (1975) ont souligné l'importance du moment d'application des plages lumineuses au cours du nyctémère.

Cette étude sur le barbeau (*Barbus barbus*) fait suite à une recherche, réalisée en 1985, qui démontrait le rôle joué par la photopériode comme facteur contrôlant la reproduction de cette espèce (CH IV). L'hypothèse de l'existence d'un rythme journalier de photosensibilité avait alors été évoquée. Ce chapitre présente les résultats d'expériences qui contribuent à montrer l'existence d'un tel rythme chez le barbeau et qui permettent d'esquisser sa structure. Cette étude est originale car nous envisageons la fin de la saison de reproduction et non la reprise de la maturation, comme c'est généralement le cas dans les travaux précités.

II. MATERIEL ET METHODES

Les lots expérimentaux de géniteurs sont issus de reproductions artificielles réalisées à partir d'individus capturés dans le milieu naturel, le jour du frai, en mai 1982 (PHILIPPART, 1982). Ils ont été élevés en circuit semi-fermé (température 20 °C) à la pisciculture expérimentale de Tihange, dans des bassins de 4 m² - 1,5 m³ spécialement aménagés pour effectuer des expériences de contrôle de la photopériode. Chaque bassin est occulté et muni de 2 Tubes "true lite" (2 x 65 W par bassin) dont le spectre lumineux est proche de celui du soleil. Des minuteries permettent de choisir la durée d'éclairement de chaque bassin. Les rations alimentaires journalières ("Trouvit" T2 à 46 % de protéines), distribuées automatiquement (distributeurs Ewos 505), représentent 1 % du poids moyen corporel des poissons. Les autres facteurs environnementaux (oxygène dissous, débit, produits azotés) sont maintenus à des valeurs acceptables pour le barbeau (CH IV).

Dans ces conditions d'élevage, les barbeaux femelles adoptent un comportement de maturités répétées (PONCIN *et al.*, 1985; CH I) dont la répartition temporelle est sous le contrôle de la photopériode (CH IV).

Le t-test, le test de Mann-Whitney et le test de V2 (test de X2 adapté pour les échantillons de faible taille) ont été utilisés pour déterminer les résultats significatifs (programme "Statfast" pour Macintosh). Le test de Fisher (SIEGEL, 1956) a permis de confirmer le test de V2 calculé par ordinateur.

EXPERIENCE A (lots A1 et A2)

Un stock de géniteurs maintenus en 10L/14N depuis le 29/12/1984 a été scindé en deux lots identiques (A1 et A2) dont les caractéristiques en début d'expérience, le 20/03/1986, sont reprises sur le tableau V. Le lot A1 reçoit un régime lumineux journalier de 6L/2N/2L/14N; le lot A2 un régime de 8L/16N (perte de 2 heures de lumière en fin de période d'éclairement). Chaque lot perd donc deux heures d'éclairement par rapport à la situation initiale (10L/14N), mais la répartition des périodes lumineuses et obscures varie.

La nourriture est distribuée pendant la période de nuit commune aux deux lots.

Les femelles sont contrôlées tous les 2 ou 3 jours, afin de vérifier leur maturité par pression abdominale et d'évaluer le jour exact d'ovulation, selon une méthode mise au point antérieurement (CH IV). Les mâles sont contrôlés une fois par semaine.

Le terme "ponte" est employé dans le sens d'"arrivée à maturité" d'une femelle, permettant l'extraction de ses ovules par pression abdominale.

Tabl. V. Caractéristiques des lots expérimentaux A1, A2, B1, B2, au début des expériences :

- le 20/03/1986 (exp. A)
- le 21/04/1986 (exp. B).

	Taille moyenne des femelles mm (± SD)	Nombre moyen de pontes avant le début de l'expérience (± SD)	Taille moyenne des mâles mm (± SD)
Expérience A1	400 ± 30 n = 8	3,8 ± 2,1	257 ± 13 n = 9
A2	402 ± 33	3,9 ± 1,7	253 ± 12
Expérience B1	422 ± 19 n = 7	2,6 ± 0,5	257 ± 21 n = 9
B2	412 ± 28	2,7 ± 0,8	261 ± 17

EXPERIENCE B (lots B1 et B2)

Nous avons constitué, le 21/04/1986, deux lots identiques B1 et B2 (tabl. V) à partir d'un stock de géniteurs maintenus en 16,5L/7,5N depuis le 25/03/1986, moment où le cycle lumineux annuel condensé auquel il était soumis arrivait à son maximum. Le lot B1 est soumis à un régime lumineux de 6L/8,5N/2L/7,5N. Le lot B2 reçoit 8L/16N (perte de 4 heures de lumière le matin et 4 heures le soir). Les deux lots perdent donc 8,5 heures de lumière réparties différemment au cours du nyctémère.

La nourriture est distribuée pendant la période de nuit et de matinée commune aux deux lots.

Les contrôles des poissons s'effectuent de la même manière que pour l'expérience A.

III. RESULTATS

EXPERIENCE A (fig. 23)

La répartition temporelle du pourcentage de femelles mûres et du pourcentage de mâles spermants est plus étalée dans le lot A1 que dans le lot A2. Dans le lot A1, il reste 50 % de femelles mûres et de mâles spermants, respectivement après 1,5 mois et 3 mois d'expérience alors que dans le lot A2 ce pourcentage est atteint dès la première semaine pour les femelles et après 1 mois pour les mâles.

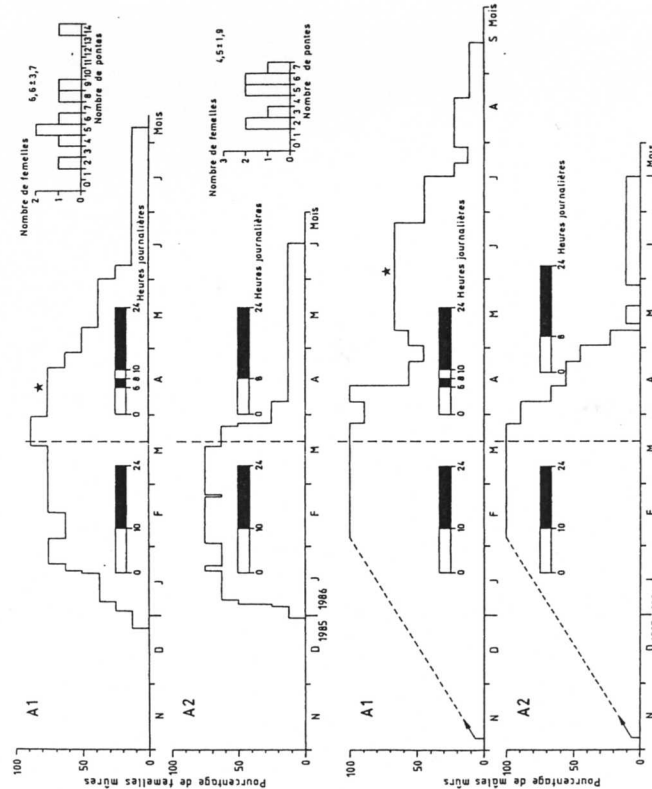


Fig. 23. Répartition temporelle du pourcentage de femelles et de mâles mûrs, avant et après le début des expériences A1 et A2, sur la photosensibilité. La répartition journalière des périodes d'éclairement est représentée, avant et après le début des expériences. Nous avons également indiqué le nombre de femelles ayant pondu de 0 à 14 fois pour chaque lot. * Résultats significatifs, $P < 0,05$.

Le nombre moyen de pontes après le début de l'expérience (changement de photopériode) est statistiquement supérieur ($P < 0,025$; test de Mann-Whitney, $U = 9, 0$) pour le lot A1 par rapport au lot A2 (tabl. VI). Dans le lot A1, les femelles ont exprimé 59 pourcents du nombre total de maturités possibles (pourcentage estimé d'après une expérience réalisée en 1986, sur un lot comparable, qui a exprimé tout son potentiel reproducteur; CH VI) après le changement de photopériode. Ce pourcentage n'est que de 13 dans le lot A2.

Enfin, il est probable que le traitement lumineux appliqué au lot A1, bien que permettant à la maturité de se prolonger, modifie l'aspect répétitif normal des pontes des femelles barbeaux. Il entraîne un allongement sensible, mais non significatif (t-test), du nombre de jours séparant deux maturités successives (tabl. VII).

Tabl. VI. Pourcentage de pontes observées après le début des expériences, en fonction du nombre maximum de pontes possibles estimé d'après une expérience réalisée en 1986 sur un lot comparable (CH VI).

D : Nombre moyen de pontes au début des expériences (voir tabl. V).

Nombre moyen de pontes après le début des expériences	Nombre max. de pontes possibles (exp. 1985)	Nombre max. de pontes possibles après expérience	Pourcentage de pontes après expérience
N	M	P = M - D	Z = N x 100 / P
Exp. A1 : 2,9 (n = 8)	8,7	4,9	59
Exp. A2 : 0,6 (n = 8)	8,7	4,8	13
Exp. B1 : 3,6 (n = 7)	8,7	6,1	59
Exp. B2 : 2,1 (n = 7)	8,7	6,0	35

Tabl. VII. Longueurs moyennes des intervalles de pontes (nombre de jours entre deux maturités successives) avant et après le début des expériences. Les intervalles répartis avant et après le début des expériences ne sont pas pris en considération pour les calculs. * $P < 0,05$ (t-test).

	Nombre moyen de jours entre deux pontes successives avant le début des expériences (\pm SD)	Nombre moyen de jours entre deux pontes successives après le début des expériences (\pm SD)
Exp. A1	17,8 \pm 4,8 (n = 7)	23,5 \pm 5,1 (n = 5)
Exp. A2	18,3 \pm 2,7 (n = 8)	/
Exp. B1	12,8 \pm 3,2 (n = 7)	16,9 \pm 2,7 (n = 7) *
Exp. B2	12,1 \pm 1,9 (n = 7)	18,8 \pm 8,1 (n = 7)

EXPERIENCE B (fig. 24)

Les résultats de l'expérience B confirment entièrement ceux présentés précédemment (exp. A) :

- 1° la maturité des femelles et des mâles du lot B1 se prolonge plus longtemps, après le début des expériences, que dans le lot B2 (fig. 24),
- 2° le nombre moyen de pontes, après le changement de photopériode, est supérieur ($P < 0.025$, test de Mann-Whitney, $U = 7, 0$) dans B1 par rapport à B2 (tabl. VI),
- 3° les femelles du lot B1 ont exprimé 59 pourcents de leurs potentialités reproductrices après le début de l'expérience, celles du lot B2 n'en ont exprimé que 35 pourcents (tabl. VI),
- 4° le traitement lumineux de B1 provoque un allongement significatif ($P < 0.05$; t-test) du nombre de jours entre deux maturités successives des femelles (tabl. VII).

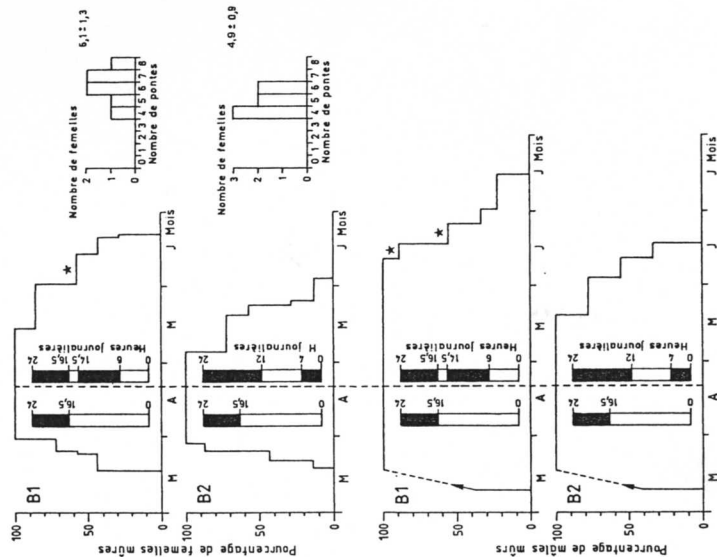


Fig. 24. Répartition temporelle du pourcentage de femelles et de mâles mûrs, avant et après le début des expériences B1 et B2, sur la photosensibilité. La répartition journalière des périodes d'éclairement est représentée, avant et après le début des expériences. Nous avons également indiqué le nombre de femelles ayant pondu de 0 à 8 fois pour chaque lot. * Résultats significatifs, $P < 0.05$.

IV. DISCUSSIONS ET CONCLUSIONS

Les résultats présentés dans cette étude démontrent que, chez le barbeau (*Barbus barbus*), ce n'est pas la quantité totale de lumière reçue qui permet le maintien de l'activité reproductrice mais bien la distribution des périodes lumineuses au cours du nyctémère. Cette démonstration permet de supposer l'existence d'un rythme journalier de photosensibilité chez le barbeau (sans toutefois mettre en évidence son caractère circadien). Un tel rythme a déjà été mis en évidence chez l'épinoche (*Gasterosteus aculeatus*) (BAGGERMAN, 1972, 1982, 1985), mais d'une manière différente, car il s'agissait d'inhiber et non d'augmenter (comme c'est le cas ici avec *B. barbus*) la maturité des mâles et femelles en appliquant une période de 2 heures de lumière 0, 2, 4, 6, 8 et 10 heures après une période constante de 6 heures de lumière (fig. 25). Des résultats semblables, obtenus également par fractionnement du régime lumineux journalier, ont été obtenus chez *Fundulus heteroclitus* (DAY et TAYLOR, 1984), chez *Heteropneustes fossilis* (VASAL ET SUNDARARAJ, 1975), et chez *Oryzias latipes* (CHAN, 1976).

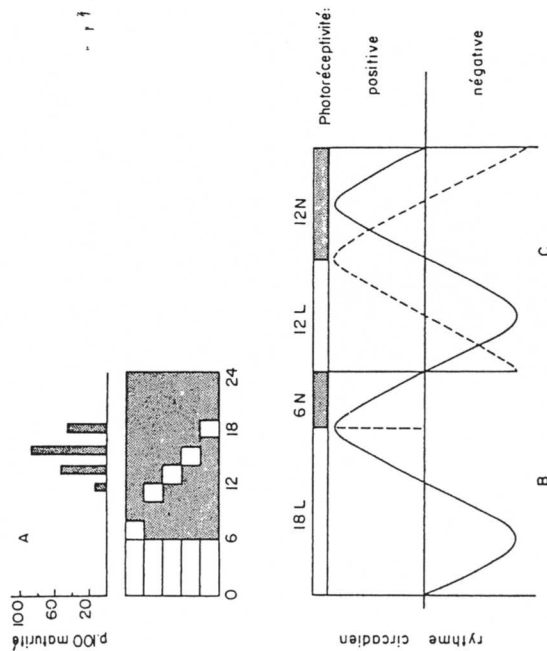


Fig. 25. Données expérimentales (d'après BAGGERMAN, 1972) sur le pourcentage d'épinoches atteignant leur maturité sexuelle après exposition à des photopériodes de 6 heures de lumière suivies par des "flashes" supplémentaires de 2 heures à des périodes variables de la période sombre. B. Interprétation de cette expérience selon la théorie du rythme circadien et la coïncidence entre la période claire et la phase de photo-réceptivité positive. C. Changement de position du cycle circadien au cours du nyctémère pendant le cycle photopériodique annuel montrant que la phase de photoréceptivité positive peut se trouver ou non en phase avec un nyctémère 12L/12N. (Légende et figure d'après BILLARD, 1980.)

Sur base des expériences présentes, il est encore difficile de décrire en détails la structure de la (des) période(s) de photosensibilité chez le barbeau. Une première approche peut toutefois être tentée (fig. 26), en s'inspirant du modèle le plus largement accepté chez les oiseaux (FOLLETT, 1978). Dans l'expérience A, la période de photosensibilité dépasserait légèrement 2 heures et serait synchronisée à la fin du jour (ce qui est en accord avec les résultats obtenus chez les espèces de poissons précitées). Cette hypothèse expliquerait le fait que les femelles cessent de pondre après passage de 10L/14N en 8L/16N (lot A2) (la ponte peut parfois continuer pour certaines femelles, voir CHIV) et le fait qu'elles continuent en 6L/2N/2L/14N (lot A1). Dans ce dernier cas, elles présentent toutefois un ralentissement car la période de photosensibilité n'est pas complètement exposée à la lumière. Dans cette interprétation, nous ne tenons pas compte d'un éventuel "stress" qui, provoqué par les conditions artificielles d'éclairement entraînerait un ralentissement des rythmes reproducteurs.

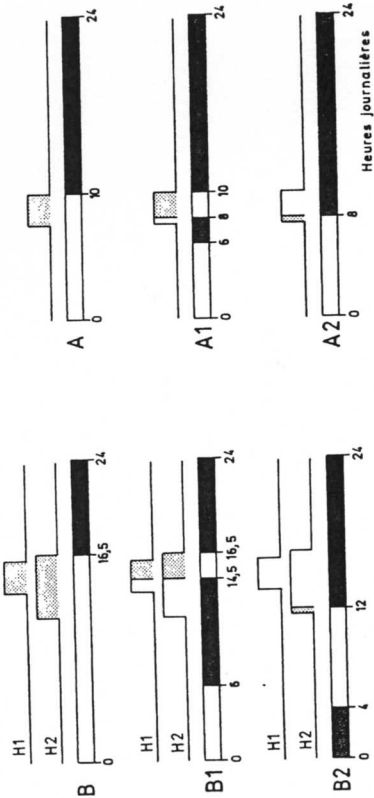


Fig. 26. Représentation schématique des périodes de photosensibilité chez les barbeaux femelles dans le cas des expériences A1, A2, B1, B2. Explications dans le texte.

Dans l'expérience B, deux hypothèses sont envisageables. Si le rythme de sensibilité à la lumière est du même type que celui décrit à propos de l'expérience A (hypothèse H1, fig. 26) la totalité de la période sensible reçoit la lumière en 16,5L/7,5N. Une majorité du cycle est aussi activée en 6L/8,5N/2L/7,5N (exp. B1), mais la lumière n'est pas active en 8L/16N (exp. B2). Cette hypothèse ne permet donc pas d'expliquer pourquoi les femelles du lot B2 ont exprimé 35 % de leur potentiel reproducteur (soit 2,1 pontes en moyenne) une fois l'expérience entamée.

En deuxième hypothèse, on peut supposer que la période de photosensibilité est plus étendue chez les barbeaux de l'expérience B (hypothèse H2, fig. 26) car ce lot était en 16,5L/7,5N avant le début des expériences, alors que le A était en photopériode courte de 10L/14N. Dans ce cas, la totalité du rythme est activée en 16,5L/7,5N, avant le début des expériences, tandis qu'une partie seulement du cycle est activée en 6L/8,5L/2L/7,5N. Ceci permet aux femelles d'exprimer 59 pourcents de leur potentiel reproducteur après le début des expériences (tabl. VI). En 8L/16N (B2), une petite partie du rythme serait activée par la lumière, expliquant les deux pontes successives (35 %) des femelles.

Il est actuellement prématuré de privilégier l'une ou l'autre de ces deux hypothèses. La première permet d'expliquer pourquoi, lors des expériences de 1985, toutes les femelles cessent de pondre en 11L/13N lors du passage progressif de 16,5L/7,5N en 8L/16N (CH IV). En revanche, la deuxième hypothèse tend à confirmer les conclusions de BAGGERMAN (1982) selon lesquelles l'étendue de la phase photosensible de l'épinoche varie en fonction des saisons. Si l'on admet un phénomène comparable chez le barbeau, on peut penser que cette étendue diminue parallèlement à la diminution de la durée d'éclairement. La durée de la période photosensible serait donc plus courte chez les barbeaux adaptés en 10L/14N (exp. A) par rapport à ceux adaptés en 16,5L/7,5N (exp. B). Il devient dès lors possible d'expliquer aussi pourquoi, en photopériode décroissante (CH IV), les femelles ont toutes cessé de pondre en 11L/13N.

Afin de compléter cette discussion, trois remarques s'imposent :

- 1° Nous ne connaissons pas l'effet "synchronisant" (Zeitgeber) qu'a pu jouer le nourrissage automatique régulier. La nourriture a toutefois été distribuée pendant des périodes de nuit communes aux deux lots de chaque expérience.
- 2° Dans les expériences en 8L/16N, nous n'avons pas soumis les poissons à une deuxième "aube", ce qui aurait donné 6L/2L/16N au lieu de 8L/16N.
- 3° Nous avons enlevé 4 heures de lumière le matin, pour l'expérience B2, ce qui a pu entraîner un déplacement latéral (vers la droite) du rythme de photosensibilité des poissons (voir hypothèses H1 et H2).

En guise de conclusion, nous rappellerons que les expériences décrites dans ce chapitre contribuent à mettre en évidence l'existence d'un rythme journalier de photosensibilité chez le barbeau. Ce type de démonstration est difficile chez des poissons de grande taille, utilisés en pisciculture. Ultérieurement, des expériences complémentaires pourraient être réalisées, afin de préciser, au départ des hypothèses précédentes, la structure du cycle journalier de photosensibilité du barbeau. Pour ce qui concerne le mode d'action physiologique de la lumière, via un tel rythme de photosensibilité, il s'agit très probablement d'une stimulation de la production d'hormones sexuelles ainsi que cela a été démontré chez les oiseaux (FOLLETT, 1978).

CHAPITRE VI

Cycle annuel de reproduction du barbeau *Barbus barbatus* (L.) en conditions constantes

RESUME

Les deux chapitres précédents étaient consacrés à des expériences sur l'effet de la photopériode, menées au cours d'une seule année. Ce chapitre décrit les résultats obtenus avec des barbeaux mâles et femelles maintenus durant trois années consécutives, dans des conditions environnementales constantes (photopériode : 8L/16N).

Il apparaît que, dans de telles conditions, la spermiation des mâles et l'ovulation des femelles débutent spontanément (en janvier chez les mâles et en mars chez les femelles), ce qui suggère l'existence d'un cycle reproducteur annuel endogène. Toutefois, au fil des années, cette reproduction perd progressivement de son "intensité" (diminution du nombre moyen de pontes par femelle; périodes de maturité moins étendues) et semble complètement terminée au bout de 3-4 ans.

Nous avons comparé ces résultats à ceux d'une expérience parallèle dans laquelle nous avons soumis les poissons, d'abord deux années consécutives à un cycle photopériodique annuel puis, une troisième année, à une photopériode stabilisée en 16,5L/7,5N. La troisième année, nous notons une diminution de l'étendue des périodes de maturité et du nombre moyen de pontes par femelle. Ces résultats confirment ceux de la première expérience en 8L/16N.

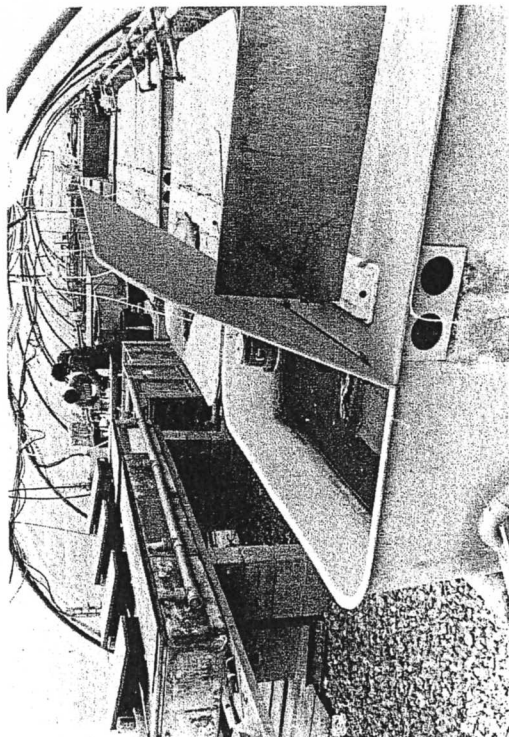


Photo. Vue générale des installations expérimentales du CERER-pisciculture, à Tihange.

I. INTRODUCTION

L'étude des cycles reproducteurs annuels des poissons et de leurs interactions avec les facteurs environnementaux et endocriniens a déjà fait l'objet de divers travaux (articles de synthèse : BILLARD, 1980, 1981, 1982; BILLARD et BRETON, 1981; CRIM, 1982; DE VLAMING, 1974). Mais, rares sont les recherches consacrées au suivi de plusieurs cycles reproducteurs annuels consécutifs, de poissons maintenus en conditions environnementales constantes.

Nous avons mis en évidence que les femelles barbeaux élevées en captivité (facteurs environnementaux constants mais photopériode naturelle) adoptent un comportement de "pontes" répétées (8-15 pontes par an) (PONCIN *et al.*, 1985; CH I et CH IV). Les pontes s'étalent du mois de février au mois d'août, moment où la diminution naturelle de la durée d'éclairement inhibe les mâles et les femelles (PONCIN *et al.*, 1987; CH IV). Dans ce chapitre, nous décrivons deux expériences permises par ce type de comportement. L'une (A) consiste à soumettre des barbeaux à une photopériode constante pendant trois années consécutives, afin de démontrer, chez l'espèce, l'existence d'un rythme endogène circannuel de reproduction. Les résultats sont confrontés à ceux obtenus lors d'une expérience parallèle (B), durant laquelle les poissons ont été maintenus en conditions naturelles d'éclairement pendant deux ans, avant d'être soumis à une photopériode constante.

L'étude de la périodicité annuelle de la reproduction des barbeaux en conditions constantes contribue à accroître les connaissances sur la physiologie reproductrice des poissons, discipline naissante par rapport aux nombreuses recherches déjà réalisées chez les oiseaux et mammifères (GWINNER, 1981, 1987).

II. MATERIEL ET METHODES

EXPERIENCE A

Nous avons constitué un lot expérimental (le 29/12/1984) composé de barbeaux, mâles et femelles, nés et élevés en captivité depuis mai 1983 (PHILIPPART, non publié). Les caractéristiques des poissons en début d'expérience sont reprises dans le tableau VIII. Nous avons maintenu les poissons dans des conditions environnementales constantes, depuis le 29/12/1984 jusqu'au 30/09/1987. Nous les avons élevés en circuit semi-fermé, dans un bassin de 1,5 m³ - 4 m² muni de 2 abris. Nous avons maintenu la température à 20 °C et stabilisé la photopériode en 8L/16N. Nous avons ajusté la ration journalière de nourriture en fonction du poids corporel des poissons (1,0 à 1,5 % d'aliment Trouvit T2 pour truites : 46 % de protéines) (PHILIPPART, non publié).

En période de reproduction, nous contrôlions les femelles tous les 2-3 jours. Lorsqu'elles présentaient des ovules (femelles mûres), ceux-ci étaient extraits par pression abdominale. Nous contrôlions les mâles tous les mois. En dehors des périodes de reproduction, les poissons étaient vérifiés tous les mois.

EXPERIENCE B

Nous avons constitué un lot de barbeaux, mâles et femelles, le 29/12/1984 avec des géniteurs nés, élevés et reproduits en captivité (CH I et CH IV). Les caractéristiques des poissons au début de l'expérience sont reprises dans le tableau IX.

Nous avons maintenu les poissons dans des conditions comparables à celles décrites dans l'expérience A mais le cycle lumineux différait. La première année (1985), nous avons soumis les poissons à un cycle photopériodique annuel s'inspirant du cycle naturel (16,5L/7,5N en juin; 8L/16N en décembre). La deuxième année (1986), nous avons imposé un cycle annuel jusqu'en juin, moment où nous avons stabilisé la photopériode en 16,5L/7,5N, jusqu'à la fin de l'expérience, en septembre 1987 (les poissons ont alors été reprogrammés en 8L/16N).

Bien que les poissons n'aient pas la même origine, le même âge et la même "expérience sexuelle" que ceux de l'expérience A, il est intéressant de comparer les résultats des deux lots, étant donné que nous les avons étudiés pendant trois années consécutives. De plus, le lot B n'a été soumis, à un régime lumineux conservant une périodicité constante, que pendant une seule année.

Pour déterminer les différences significatives, nous avons utilisé le t-test de Student, le test de χ^2 et les tests de Kruskal-Wallis et Mann-Whitney (programme Statfast pour Macintosh).

Tabl. VIII. Caractéristiques (taille moyenne, poids moyen et nombre) des barbeaux mâles et femelles au début de l'expérience A, le 29/12/1984.

	Taille moyenne (mm) ± écart-type	Poids moyen (g) ± écart-type
Femelles (n = 32)	186 ± 21	67 ± 24
Mâles (n = 14)	155 ± 12	38 ± 9

Tabl. IX. Caractéristiques (taille moyenne, poids moyen et nombre) des barbeaux mâles et femelles au début de l'expérience B, le 29/12/1984.

	Taille moyenne (mm) ± écart-type	Poids moyen (g) ± écart-type
Femelles (n = 16)	333 ± 31	426 ± 110
Mâles (n = 19)	204 ± 15	99 ± 25

III. RESULTATS

EXPERIENCE A

La figure 27 montre le nombre de femelles mûres (ayant débuté un cycle de pontes répétées en 1985 et 1986) ou le nombre journalier de "pontes" (en 1987, lorsque la majorité des femelles ne pondent plus qu'une fois) pour les trois années consécutives de reproduction.

Les première et deuxième années, les pontes débutent à la mi-mars et s'étalent jusqu'à la fin août. Le nombre moyen de pontes par femelle n'est plus que de $3,1 \pm 1,5$ (n = 16) la deuxième année, contre $5,1 \pm 2,2$ (n = 21) la première (fig. 28). Ce nombre moyen de pontes diminue encore la troisième année $1,3 \pm 0,6$ (n = 14). Au vu de ces résultats (fig. 28), il semble que si l'expérience avait continué en 1988, aucune femelle n'aurait plus pondu.

D'autre part, le nombre moyen de jours séparant deux maturités successives chez les femelles (intervalle de ponte) est significativement supérieur ($P < 0,05$; t-test) la deuxième année par rapport à la première (fig. 29). Le faible nombre d'intervalles de pontes observé la 3ème année ne permet aucune interprétation significative des résultats.

En ce qui concerne les mâles, leurs périodes de maturité sont représentées sur la fig. 30. La répartition temporelle du nombre de mâles spermiantes est identique la première et la deuxième année d'étude. Le nombre maximum de mâles spermiantes diminue toutefois la deuxième année (13 individus au lieu de 17; $X_2 = 4,5$; $DDL = 1$; $P < 0,05$). Cette diminution n'est pas attribuable à une mortalité de géniteurs, celle-ci étant nulle. Comme pour les femelles, on constate une nette diminution de la répartition temporelle des maturités des mâles au cours de la troisième année (mâles spermiantes de janvier à juin, au lieu de janvier à novembre). Le nombre maximum de mâles spermiantes est toutefois supérieur (non significatif; $P > 0,05$) à celui observé la deuxième année (16 individus).

Chez les mâles comme chez les femelles, il est difficile de mettre en évidence un déplacement temporel (aspect circannuel du cycle reproducteur) des différents cycles annuels.

EXPERIENCE B

Les figures 31 et 32 illustrent les répartitions temporelles de la maturité des mâles et des femelles barbeaux au cours des trois cycles d'expérimentation. Aucune différence n'est apparente entre la première et la deuxième année. De plus, le nombre moyen de pontes par femelle (fig. 33) n'est pas significativement ($P > 0,1$; Mann-Whitney U test) différent pour ces deux années.

Par contre, les résultats pour la troisième année (lorsque les poissons ont été soumis à un cycle lumineux constant, long) sont très différents de ceux décrits précédemment, puisque la répartition des périodes de maturité des mâles et des femelles s'est restreinte dans le temps (fig. 31 et 32). Quant au nombre moyen de pontes par femelle au cours de la troisième année ($2,5$ pontes en moyenne par femelle); il est significativement ($P < 0,0001$) inférieur à celui observé la seconde année ($8,7$ pontes). Un allongement du 1er intervalle de "ponte" est observé la 3ème année. Il n'est toutefois pas toujours significatif à cause de la grande variabilité des valeurs observées (fig. 34).

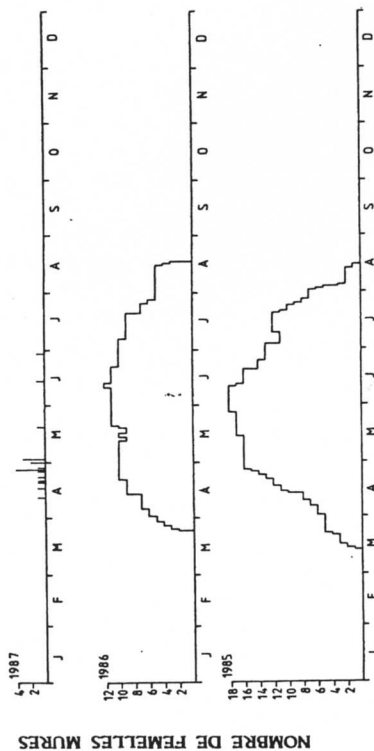


Fig. 27. Répartition temporelle des périodes de maturité des femelles barbeaux de l'expérience A (8L/16N) pour les trois années d'observation.

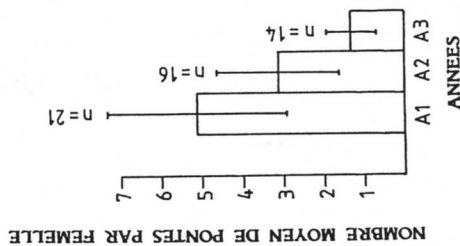


Fig. 28. Nombre moyen (\pm écart-type) de pontes par femelle et par an, pour les trois années d'expérimentation (expérience A); A1 (1985), A2 (1986), A3 (1987).

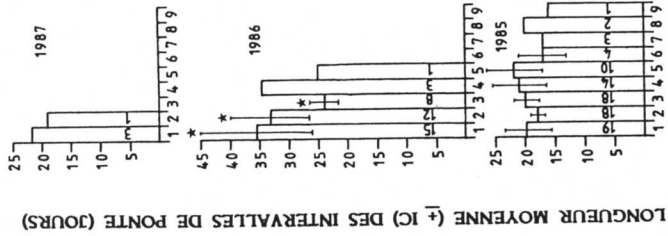


Fig. 29. Longueur moyenne (\pm intervalle de confiance à 95 %) des intervalles de ponte (nombre de jours séparant deux pontes successives) pour les trois années d'observation. Les chiffres indiquent le nombre d'intervalles considérés pour le calcul des moyennes. (*) Résultats significativement ($P < 0,05$; t-test) supérieurs à ceux observés la première année.

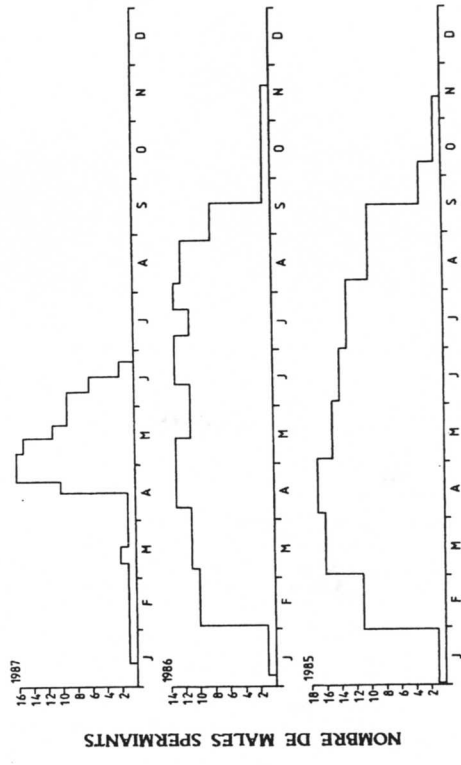


Fig. 30. Répartition temporelle des périodes de maturité des mâles de l'expérience A (8L/16N) pour les trois années d'observation.

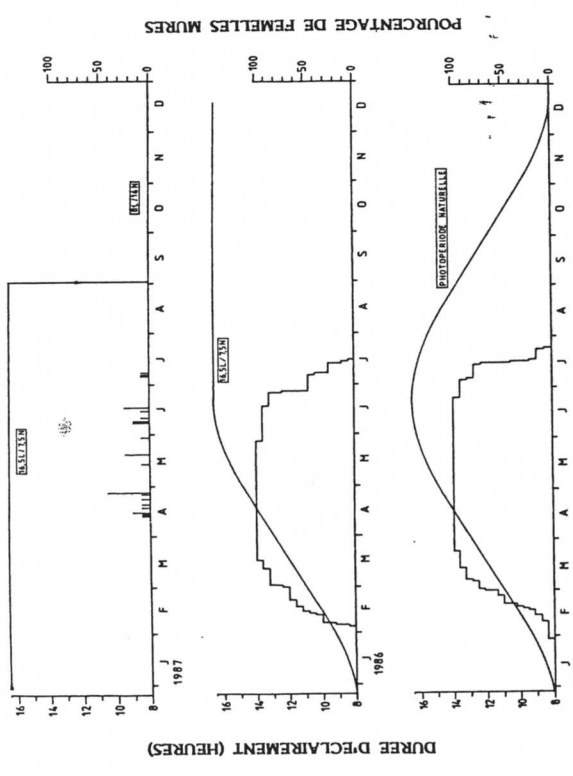


Fig. 31. Répartition temporelle des périodes de maturité des femelles de l'expérience B pour les trois années d'observation.

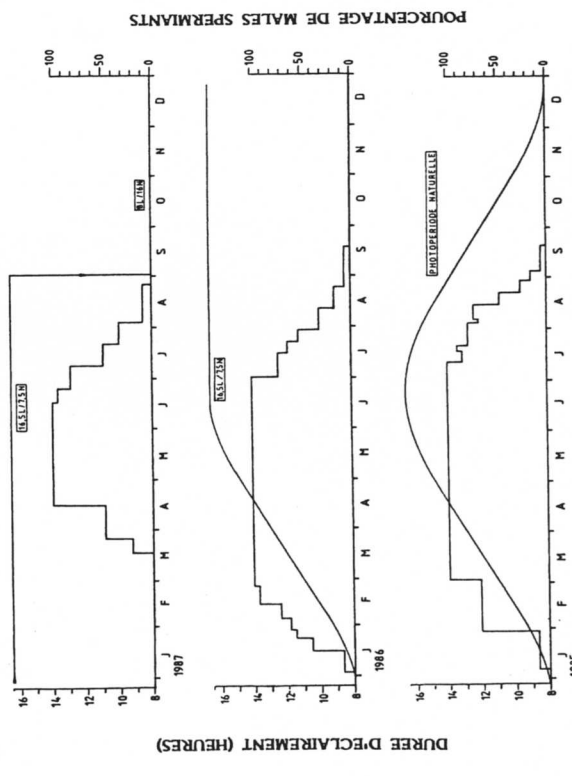


Fig. 32. Répartition temporelle des périodes de maturité des mâles de l'expérience B pour les trois années d'observation.

IV. DISCUSSIONS ET CONCLUSIONS

CYCLE ANNUEL DE REPRODUCTION

Les résultats montrent qu'il existe un cycle annuel de reproduction chez les barbeaux maintenus en conditions constantes de variations journalières des facteurs environnementaux (lumière, température, alimentation, ...). Des observations comparables, réalisées au cours d'une seule année, ont été décrites chez la truite arc-en-ciel *Salmo gairdneri* (WHITEHEAD *et al.*, 1978), le poisson chat *heteropneustes fossilis* (SUNDARARAJ et VASAL, 1976) et l'épinoche *Gasterosteus aculeatus* (BAGGERMAN, 1985). Les auteurs concluent à l'existence d'un rythme endogène circannuel de reproduction.

Chez le barbeau, il apparaît que le maintien des géniteurs en photopériode constante, pendant une ou plusieurs années, altère leurs processus de maturation. Il semblerait qu'après quatre années de maturité ne soit plus possible (surtout chez les femelles). Chez le goujon, KESTEMONT (1988) note également une régression ovarienne chez les individus maintenus en photopériode constante (12L/12N). Chez le vairon *Phoxinus phoxinus*, le recrutement gonadique est faible lorsque les poissons sont soumis à une haute température (15 °C) et une basse photopériode (8L/16N) (SCOTT, 1979).

Pour expliquer ce phénomène chez le barbeau, on peut imaginer qu'une diminution de durée d'éclairement (en automne-hiver dans la nature) est nécessaire à la restauration de certaines fonctions physiologiques de la reproduction (ovogénèse ?; spermatogénèse ?). En rivière, l'action de la lumière peut être conjuguée à celle d'autres facteurs environnementaux (température, nourriture).

Cette hypothèse n'est pas sans fondement étant donné que :

- 1° la photopériode joue un rôle important comme facteur de contrôle de la reproduction des barbeaux maintenus à 20 °C (une diminution de la durée d'éclairement inhibe les mâles et les femelles; CHIV).
- 2° dans la nature, le poids relatif des gonades (I.G.S.) des barbeaux mâles et femelles accuse une augmentation (reprise de la gamétogénèse ?) au mois d'août-septembre (PHILIPPART, 1977), alors que la température est toujours élevée (> 15 °C) et la photopériode décroissante (perte de 2-3 heures de lumière).
- 3° plusieurs études [voir BILLARD (1980) et DE VLAMING (1974) pour synthèses] ont souligné l'importance de la photopériode et/ou de la température en tant que facteurs de contrôle de la gamétogénèse des poissons.

NATURE CIRCANNUELLE DU RYTHME DE REPRODUCTION

Nos résultats ne démontrent pas avec certitude qu'il existe un rythme endogène circannuel de reproduction chez le barbeau, puisqu'en conditions stables (ou supposées telles; certains facteurs environnementaux étant difficilement contrôlables), les mâles et les femelles arrivent à maturité aux mêmes périodes de l'année (début janvier pour les mâles et début février pour les femelles). En effet, la nature circannuelle d'un rythme reproducteur se marque, en conditions stables, par une "déviaton" (ASCHOFF, 1981 b) entraînant une maturité annuelle plus précoce ou plus tardive dans l'année (1 à 3 mois de déviaton).

L'existence d'un tel rythme a été suspectée lors d'une expérience réalisée, de 1985 à 1986, (voir CH IV) avec un lot de poissons maintenus en 10L/14N (tabl. X). Les premiers mâles spermatisés ont été observés début janvier 1985 et les premières femelles mûres début février, de même qu'en photopériode naturelle. Après un cycle complet de pontes répétées en 10L/14N (arrêt des pontes en juillet-août), la reprise de la maturité

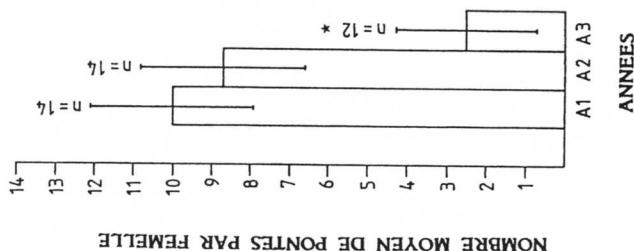


Fig. 33. Nombre moyen (\pm écart-type) de pontes par femelle et par an, pour les trois années d'expérimentation (expérience B).
A1 : 1985; A2 : 1986; A3 : 1987.
* $P < 0,001$.

A1-A2-A3 : Test de Kruskal-Wallis
 $H(2, N = 40) = 25,7; P < 0,001$
A1-A2 : Test de Mann-Whitney $U = 65,5; P > 0,05$.
A2-A3 : Test de Mann-Whitney $U = 1,0; P < 0,001$.

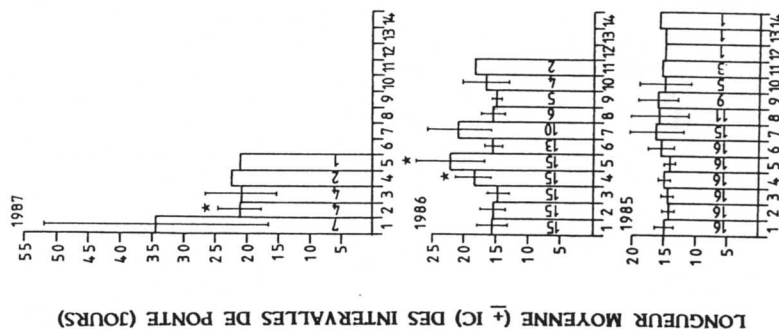


Fig. 34. Longueur moyenne (\pm intervalle de confiance à 95 %) des intervalles de ponte (nombre de jours séparant deux pontes successives) pour les trois années d'observation. Les chiffres indiquent le nombre d'intervalles considérés pour le calcul des moyennes.
* $P < 0,05$; t-test.

N° DES INTERVALLES DE PONTE

s'observe début novembre chez les mâles et début janvier chez les femelles. Le cycle annuel de reproduction des barbeaux en 10L/14N se réduit donc à 10-11 mois au lieu de 12 en photopériode naturelle (tabl. X).

Tabl. X. Périodes de maturité des barbeaux mâles et femelles d'un lot maintenu 13 mois en 10L/14N. Comparaison avec un lot identique (expérience B) en photopériode naturelle.

	Lot en 10L/14N	Lot en photopériode naturelle simulée (exp. B)
Périodes de maturité des mâles	JANV.-SEPT. 1985 NOV. 1985 - ?	JANV.-SEPT. 1985 JANV.-SEPT. 1986
Périodes de maturité des femelles	FEVR.-JUIL. 1985 JANV. 1986 - ?	FEVR.-JUIL. 1985 FEVR.-JUIL. 1986

Les différents résultats obtenus en 10L/14N, 8L/16N et 16,5L/7,5 confirment les observations réalisées chez certains oiseaux, comme l'étourneau (*Sturnus vulgaris*), où la mise en évidence d'un cycle annuel des tailles testiculaires n'est possible que pour une photopériode de 12L/12N (GWINNER, 1981). Selon ces expériences sur l'étourneau, "l'expression" d'un rythme circannuel dépendrait donc de la valeur attribuée aux variables de l'environnement, fixées pour l'expérience.

Ajoutons enfin qu'en conditions d'oscillation libre, on observe souvent une atténuation spontanée des rythmes endogènes (GWINNER, 1981), ce qui pourrait expliquer en partie une diminution du nombre de pontes des femelles barbeaux.

En conclusion, la reproduction des barbeaux est certainement sous le contrôle d'un rythme endogène circannuel. Celui-ci est le fond physiologique sur lequel vont jouer les variables de l'environnement qui synchronisent l'activité du poisson aux rythmes journaliers et saisonniers.

CHAPITRE VII

Reproduction en captivité de barbeaux *Barbus barbus* (L.) soumis à un régime thermique naturel

RESUME

Les trois chapitres précédents ont été consacrés à l'influence de la photopériode sur la reproduction des barbeaux maintenus à 20 °C. Afin d'évaluer l'effet de la température, nous avons étudié la ponte de barbeaux soumis au régime thermique naturel d'une rivière (la Meuse à Huy; 0-5 °C en hiver, 20-25 °C en été).

La spermiation des mâles et la ponte des femelles sont fortement influencées par l'élévation printanière de la température. Elles débutent en mai-juin quand celle-ci atteint 15-17 °C. Le régime thermique naturel de la Meuse à Huy permet tout au plus 2 pontes successives chez les barbeaux femelles (juin et juillet). Enfin, chez les mâles comme chez les femelles, on observe des patrons saisonniers de croissance en poids et en longueur comparables à ceux décrits pour les barbeaux du milieu naturel.

I. INTRODUCTION

Chez un grand nombre d'espèces de poissons des régions tempérées qui se reproduisent au printemps ou en été, l'évolution post-hivernale des gonades ainsi que la ponte sont influencées par l'accroissement de la température de la rivière (BILLARD, 1981, 1982). Ce phénomène est particulièrement mis en évidence chez les Cyprinidés comme le gardon (*Rutilus rutilus*) qui se reproduit à 15 °C (ESCAFFRE et BILLARD, 1976; MATTHEUWS *et al.*, 1981), la tanche (*Tinca tinca*) chez qui les premières pontes partielles s'observent en juillet, pour une température de 20 °C (BRÉTON *et al.*, 1980; HOROSZEWICZ, 1981; HOROSZEWICZ *et al.*, 1981), ou encore le goujon (*Gobio gobio*) dont les premières pontes ont lieu au mois de mai-juin, quand la température atteint 15-16 °C (HOESTLANDT et BRUNET, 1973; KESTEMONT, 1987 a; PENAZ et PROKES, 1978). On pourrait encore citer d'autres exemples parmi lesquels celui du barbeau (*Barbus barbus*), dont la ponte unique a lieu en fin mai - début juin, quand la température atteint 14-16 °C (HANCOCK *et al.*, 1976; PHILIPPART, 1977).

Les études menées sur cette espèce en pisciculture expérimentale, à une température constante de 20 °C, ont mis en évidence que les femelles d'élevage sont susceptibles de "pondre" 8 à 15 fois au cours d'une saison de reproduction (février à août) (PONCIN *et al.*, 1985; CH I et CH IV). La ponte naturelle n'a toutefois pas lieu et il est nécessaire d'extraire les ovules par pression abdominale et de pratiquer l'insémination artificielle.

Ce type de comportement reproducteur a déjà été mis à profit dans nos travaux portant sur le rôle joué par la photopériode comme facteur de contrôle de la reproduction, démontrant son effet inhibiteur (PONCIN *et al.*, 1987; CH IV).

D'un autre côté, il s'avérait intéressant d'observer la stratégie reproductrice (étalement des périodes de spermiation des mâles, nombre de maturités par femelle, ...) des barbeaux élevés en bassin et soumis au régime naturel d'une rivière, en l'occurrence la Meuse à Huy (Belgique). Ce travail constitue l'objectif principal de ce chapitre. Parallèlement à la reproduction, la croissance somatique des poissons a également été caractérisée.

Ce type de recherche permet une meilleure compréhension de la biologie reproductrice des barbeaux en rivière.

II. MATERIEL ET METHODES

Les poissons sujets de l'expérience sont nés en 1983 par reproduction artificielle, à partir de géniteurs capturés à l'électricité dans la rivière Berwinne (PHILIPPART, non publié). Ils ont été élevés en circuit fermé, en bassins de 1,5 m³ - 4 m² et en eau réchauffée (20 °C), au centre de recherche en pisciculture de Tilhange (CERER). Les mâles ont atteint leur première maturité en 1984 et les femelles en 1985. Celles-ci ont alors adopté un comportement de pontes répétées (4,8 ± 2,4 pontes en moyenne par femelle) décrit en détails dans les chapitres I et IV. 22 femelles sur 27 (soit 81 %) avaient pondu au moins une fois au terme de la saison 1985. Au début de l'expérience menée en 1985, la taille moyenne des femelles et des individus de sexe indéterminé était de 186 ± 21 mm (n = 32), celle des mâles était de 154 ± 11 mm (n = 14).

Au début 1986, les poissons ont été placé progressivement en eau de Meuse. Ils y sont restés jusqu'en fin 1987. La photopériode, imposée, a d'abord simulé (tubes True lite : 2 x 65 W) le cycle naturel annuel jusqu'en juin 1986, moment où elle a été maintenue constante (16.5L/7.5N) afin de ne jouer aucun rôle inhibiteur sur la reproduction des barbeaux (PONCIN *et al.*, 1987; CH IV).

Les poissons étaient nourris à satiété (1 à 2,5 % du poids corporel; PHILIPPART, non publié) avec de l'aliment pour truites (Trouvit T2 à 46 % de protéines). Les rations étaient ajustées en fonction de la température afin d'éviter toute pollution excessive de l'eau dans le bassin expérimental.

Les poissons étaient pesés et mesurés tous les mois, en dehors des périodes de reproduction. Au moment de la reproduction, la présence d'ovules chez les femelles était vérifiée tous les 3-4 jours. Les ovules étaient extraits par pression abdominale. La présence de laïance chez les mâles était vérifiée toutes les semaines.

Le pourcentage moyen des ovules extraits, par rapport au poids corporel des femelles, a été calculé à partir du poids des ovules non encore dégradés dans la cavité ovarienne.

Le calcul du taux de croissance en taille des poissons se fait au moyen de la formule suivante :

$$GL (\%/jour) = \frac{\ln \text{longueur finale} - \ln \text{longueur initiale}}{\text{nombre de jours entre les deux mesures}} \times 100$$

Les fluctuations de la température ont été enregistrées en continu au moyen d'un thermographe. Les moyennes journalières ont été calculées à partir des enregistrements, sur base de pointages effectués toutes les deux heures (fig. 35). Les valeurs des moyennes mensuelles sont reprises dans le tableau XI.

Tabl. XI. Variations annuelles de la température (moyennes mensuelles) de la Meuse, à Huy, de 1986 à 1987.

Mois	Moyennes mensuelles (°C) 1986	Ecart-types	Moyennes mensuelles (°C) 1987	Ecart-types
Janvier	9,4	6,2	3,3	1,9
Février	2,4	0,9	4,8	1,2
Mars	5,9	2,5	6,3	1,6
Avril	8,3	1,5	12,2	2,6
Mai	15,9	1,4	14,2	1,2
Juin	18,2	3,1	16,5	1,1
Juillet	21,2	1,1	19,7	1,8
Août	20,6	1,6	17,8	1,6
Septembre	15,6	1,4	17,3	0,8
Octobre	14,7	2,8	12,4	1,7
Novembre	9,7	0,6	8,9	1,6
Décembre	6,6	1,3	5,9	1,6

III. RESULTATS

REPRODUCTION

La figure 35 synthétise les observations sur les reproductions enregistrées au cours des deux années d'étude (1986, 1987). Les fluctuations journalières de la température sont également représentées. L'élevation printanière de la température semble être le principal facteur induisant la spermiation chez les mâles et l'ovulation chez les femelles. Les premiers mâles spermiant sont observés au début mai, quand la température atteint 16-18 °C. L'ovulation des femelles débute vers la mi-juin - début juillet, quand la température est de 20 °C en 1986 et 16-18 °C en 1987. Un total de 10 femelles sur 23 (43 %) en 1986 et de 14 sur 22 (64 %) en 1987 produisent des œufs au moins une fois (tabl. XII), alors que 81 % des femelles s'étaient reproduites en 1985 à 20 °C. En 1986 et 1987, deux femelles (n° 0172 et 3480) ont entamé une seconde ovulation.

La production d'œufs des femelles est comparable à celle observée dans la rivière. En effet, les ovules extraits représentent en moyenne $10,6 \pm 2,0$ % (n = 5) du poids corporel des femelles (la moyenne est calculée sur la base des ovules non dégénérés, voir tabl. XII).

La période de maturité prend fin à la mi-août chez les mâles et à la mi-juillet chez les femelles, c'est à dire dans les deux cas alors que les conditions environnementales semblent encore favorables ($t^{\circ} > 17$ °C; durée d'éclairement constante : 16,5/17,5N; nourriture à satiété et sex ratio inchangé).

Tabl. XII. Dates de pontes et poids relatifs des ovules (en % du poids corporel) des femelles barbeaux d'élevage soumises au régime thermique de la Meuse à Huy, en 1986 et 1987.

* Ovules non dégradés au moment de leur extraction par pression abdominale.

N° des Femelles	Longueur 09/07/86	Dates de pontes en 1986	Poids relatif des ovules (%)	Dates de pontes en 1987	Poids relatif des ovules (%)
0172	283	23/06	13,7 *	14/06	3,5
2930	312	16/07	13,9 *	07/07	/
2986	332	21/06	4,0	(03/07)	/
3484	341	24/06	10,9	08/07	/
0140	304	24/06	8,1	03/07	/
3480	275	25/06	7,5	10/07	/
		26/06	8,3	15/06	11,1 *
		22/07	7,2	08/07	/
3431	300	27/06	2,6	(06/07)	/
0144	259	27/06	11,2	14/06	9,9 *
2940	333	30/06	10,0 *		
3447	309	28/06	5,4		
3407	320			03/07	8,4 *
2913	311			03/07	/
3419	305			08/07	/
3422	344			08/07	/
0054	410 (18/09)			09/07	/
3417	347			10/07	/

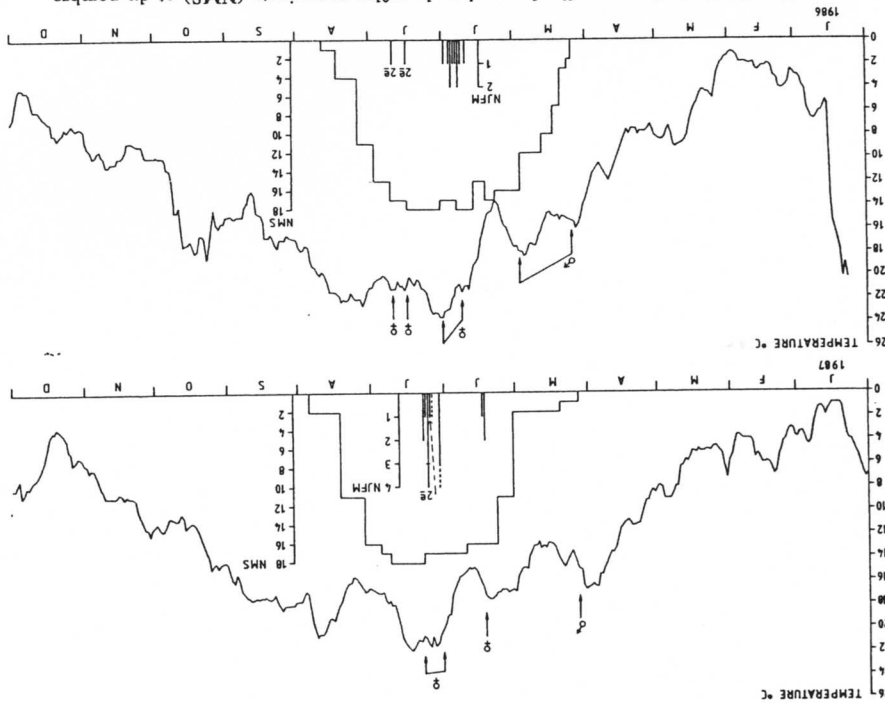


Fig. 35. Evolution annuelle du nombre de mâles spermiant (NMS) et du nombre journalier de femelles mères (NJFM), dans un lot soumis au régime thermique de la Meuse, pendant 2 ans (1986 et 1987).

INTERACTION REPRODUCTION - CROISSANCE

Il est intéressant de superposer le régime thermique de la Meuse aux courbes de croissance en poids et taille des barbeaux mâles et femelles (fig. 36 et 37). Pendant la première saison de reproduction (1985) qui s'est déroulée en circuit fermé à 20 °C, avant le transfert dans l'eau de la Meuse, la croissance en longueur des barbeaux, plus rapide chez les femelles que chez les mâles (MICHA, 1971; PHILIPPART, 1977), est pratiquement linéaire.

On constate une très légère accélération en dehors de la saison de reproduction, comme en témoigne le calcul des taux de croissance linéaire (tabl. XIII). Dans les conditions thermiques de la Meuse, le taux de croissance linéaire de novembre à mai (t° moyennes de 7 à 8 °C), est très faible et proche de 0. On note même un léger amaigrissement des poissons, à certaines périodes (février 1987) (fig. 37). De mai à novembre (t° moyenne de 16 à 17 °C), la croissance des poissons reprend mais à une vitesse inférieure de moitié à celle observée quand la température est maintenue constamment à 20 °C (tabl. XIII). C'est seulement en juillet-août-septembre (température moyenne : 16-21 °C) que l'on note un taux de croissance en longueur ($G = 0,11$ %/jour pour les femelles et $G = 0,071$ %/jour pour les mâles) comparable à celui obtenu chez les poissons maintenus en circuit fermé à 20 °C (0,08 à 0,14 %/jour).

Fig. 36. Evolution de la taille moyenne des barbeaux mâles et femelles au cours de trois années d'expérience en bassin. 1985 : expérience en circuit semi-fermé, à 20 °C. 1986 et 1987 : expérience en circuit ouvert : régime thermique naturel de la Meuse à Huy.

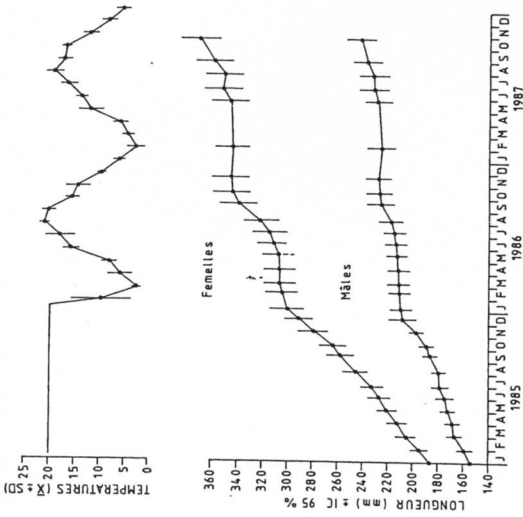
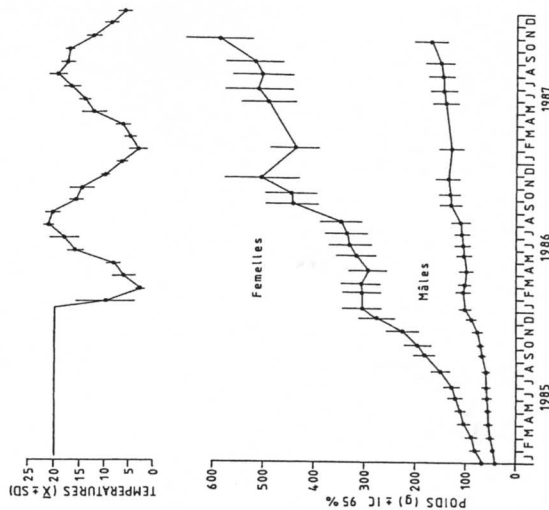


Fig. 37. Evolution du poids moyen des barbeaux mâles et femelles au cours de trois années d'expérience en bassin. 1985 : expérience en circuit semi-fermé, à 20 °C. 1986 et 1987 : expérience en circuit ouvert : régime thermique naturel de la Meuse à Huy.



Tabl. XIII. Taux instantanés de croissance en longueur des barbeaux, mâles et femelles, pendant les différentes périodes de croissance mises en évidence sur la figure 36.

	G = taux de croissance en longueur (%/jour)	
	Femelles	Mâles
A. CIRCUIT FERME A 20 °C		
29/12 au 01/07/1985 (période de reproduction)	0,120	0,079
01/07 au 07/01/1987 (période de post-reproduction)	0,135	0,085
B. TEMPERATURE NATURELLE		
07/01 au 15/05/1986 (période "hivernale")	0,018	0,011
température moyenne : 7,5 °C		
15/05 au 20/11/1986 (période "estivale")	0,059	0,036
température moyenne : 17 °C		
20/11 au 22/05/1987 (période "hivernale")	0,005	0,002
température moyenne : 7,7 °C		
22/05 au 28/10/1987 (période "estivale")	0,042	0,037
température moyenne : 16,7 °C		

IV. DISCUSSIONS ET CONCLUSIONS

Nos résultats montrent qu'en conditions contrôlées l'augmentation printanière de la température est déterminante dans le processus de maturation finale chez le barbeau. Ces résultats rejoignent ceux de HANCOCK *et al.* (1976) et PHILIPPART (1977), obtenus en rivière.

Les premières femelles mûres ont été observées à une température de 20 °C au cours de la première année de recherche (1986) et à 17 °C, situation proche de la normale, au cours de la deuxième année (1987). Cette différence peut être due au maintien des géniteurs à une température constante de 20 °C, lors de la première saison de reproduction en circuit fermé (1985), avant le transfert dans l'eau de la Meuse (adaptation thermique ?).

Le résultat le plus intéressant de cette étude est la mise en évidence d'une deuxième maturité chez les femelles. Cette seconde "ponte" (extraction artificielle des ovules mais ovulation spontanée) est néanmoins rare (9 % des femelles), bien que la température de la Meuse reste élevée (> 15 °C) à la fin de l'été et au début de l'automne et que la photopériode a été maintenue constante et longue (16,5L/7,5N). Les basses températures hivernales (7-8 °C en moyenne) et printanières (8-16 °C) joueraient un rôle déterminant sur la fixation du potentiel reproducteur des femelles, peut-être au travers de la nourriture consommée qui est étroitement dépendante de la température et qui par voie de conséquence détermine le "matériel" (nombre d'ovocytes, réserves énergétiques, ...) utilisable pour la reproduction (WOOTTON, 1982).

Chez les mâles, l'initiation de la spermiation dépend de l'augmentation printanière de la température mais l'arrêt de l'émission de laitance (vérifié par pression abdominale) est plus énigmatique; il pourrait être étroitement lié à la fin de la période de maturité des femelles, comme cela a déjà été suggéré mais non démontré pour des barbeaux maintenus constamment à 20 °C en circuit fermé (CHIV).

Chez des sous-espèces de barbeaux méridionaux (*Barbus barbus bocagei*; LOBON-CERVA et FERNANDEZ-DELGADO, 1984 et *B. b. plebejus*; VITALI et BRAGHERI, 1984), la ponte débute en mai-juin et semble unique (comme pour le barbeau commun), bien que la température moyenne des rivières méridionales est supérieure à celle de nos cours d'eau.

Les résultats de croissance démontrent clairement que celle-ci n'est importante que pendant la période estivale (juillet-août-septembre), comme cela se produit en rivière (PHILIPPART, 1977) et en élevage (PHILIPPART, 1982). Malgré une distribution de la nourriture à satiété, la croissance est faible voire nulle ou négative (perte de poids) en période hivernale car la consommation journalière de nourriture dépend étroitement de la température.

En conclusion, nos résultats montrent qu'il pourrait exister deux pontes annuelles chez les femelles barbeaux sauvages peuplant une rivière comme la Meuse, caractérisée par une température estivale élevée (18-25 °C). Toutefois, la fréquence des deuxièmes pontes devrait être très rare dans la nature où l'effet inhibiteur d'une photopériode décroissante intervient à partir du mois de juillet (FONCIN *et al.*, 1987; CHIV), où la disponibilité en aliment dépend des saisons et où 3^e les mâles et les femelles ne sont pas constamment confinés dans un même biotope (les grosses femelles se rencontrant préférentiellement dans les zones plus profondes; PHILIPPART, 1977).

Donc, plusieurs facteurs environnementaux (température, nourriture, photopériode) interagissent et maintiennent le potentiel reproducteur du barbeau dans la nature à sa valeur la plus basse (1 ponte/an contre 15 /an en conditions optimales d'élevage). L'action de ces facteurs vient se greffer l'influence du comportement reproducteur qui détermine l'émission spontanée et synchronisée des gamètes des barbeaux (GOUGNARD, 1987).

CHAPITRE VIII

Croissance somatique, production sexuelle et efficacité de conversion alimentaire de femelles barbeaux *Barbus barbus* (L.) élevées en captivité

RESUME

Jusqu'à ce point du travail, nous avons décrit l'influence de la photopériode et de la température en tant que facteurs contrôlant la reproduction des barbeaux. Avant d'aller plus avant et d'aborder les problèmes hormonaux, il est nécessaire d'envisager les aspects quantitatifs de cette reproduction, principalement chez les femelles.

Ce chapitre est donc voué à l'étude de la croissance somatique, de la production sexuelle et de l'efficacité de conversion alimentaire. Nous nous y intéressons, entre autres, aux interactions croissance-reproduction.

En période de reproduction, la production somatique des mâles et des femelles est faible, voire nulle. Chez les femelles, on note une succession de gains et de pertes de poids, conséquence des différentes pontes rapprochées. La croissance somatique reprend une fois la reproduction terminée.

Il existe une corrélation positive entre la production sexuelle totale des femelles et leur taux individuel de croissance en poids, calculé en dehors des périodes de reproduction. Il semble donc que certaines femelles soient plus performantes.

La fécondité par ponte des femelles d'élevage est comparable à celle des barbeaux sauvages. Toutefois, en captivité, la production sexuelle est plus faible à la première et, peut-être, à la dernière ponte.

Enfin, l'efficacité de conversion alimentaire brute des femelles est de 19,3 % (moyenne) pendant les périodes de reproduction. Elle n'est que de 10,1 % (moyenne), en dehors des périodes de ponte.

I. INTRODUCTION

Le bilan énergétique de la reproduction d'espèces de poisson à pontes multiples (épinouche, guppy, tilapia, killi, ...) a déjà été décrit en détails par plusieurs auteurs (DAHLGREN, 1979; HIRSHFIELD, 1980; MELARD, 1986; WOOTTON, 1979). La plupart de ces travaux mettent en évidence les relations existant entre divers facteurs environnementaux (quantité de nourriture disponible, densité de population, physicochimie du milieu, ...) et la production sexuelle et/ou somatique des espèces considérées.

Noire étude est la première consacrée au barbeau fluviatile *Barbus barbuis*, une espèce se reproduisant de manière répétée en captivité (PONCIN *et al.*, 1987; CHI et CH IV). Contrairement aux travaux précédemment cités, notre recherche est uniquement descriptive. Nous présentons la croissance somatique, la production sexuelle, la fécondité et l'efficacité de conversion alimentaire d'individus maintenus en captivité. Ce type d'étude est intéressant car il aborde les problèmes d'interaction croissance-reproduction qui sont au centre des préoccupations en écologie des poissons : ils constituent une composante de l'adaptation des espèces au milieu (WOOTTON, 1979).

Noire approche constitue d'une part un apport nécessaire à la compréhension de la biologie reproductrice des barbeaux et d'autre part une étape préliminaire indispensable à des études ultérieures, plus spécifiques, visant à utiliser au maximum les potentialités reproductrices particulières de cette espèce, en captivité.

II. MATERIEL ET METHODES

Les résultats présentés dans ce chapitre ont été récoltés au cours de plusieurs années (1984-1987), sur différents lots de poissons élevés dans des conditions comparables, c'est-à-dire :

- maintien des poissons en circuit semi-fermé (bassins de 1,5 m³ - 4 m²), à 20 °C et en photopériode naturelle ou contrôlée artificiellement.
- distribution automatique d'une ration journalière de nourriture (trouvit T2 : tabl. XIV) ajustée en fonction du poids moyen des poissons (fig. 38). Cette ration est de 1 % par jour pour la majorité des individus étudiés (poids > 250 g). Elle peut être considérée comme optimale, voire supra-optimale.

Pour caractériser la croissance des barbeaux en fonction des périodes de reproduction et des périodes dites de "repos", nous avons utilisé des données recueillies, en 1985, sur des poissons âgés de 3 ans. Un lot était maintenu en photopériode naturelle simulée (1 cycle reproducteur par an : 10 pontes en moyenne par femelle), un autre était soumis à un cycle annuel condensé en 6 mois (2 cycles de reproduction par an) (PONCIN *et al.*, 1987; CH IV).

Pour établir les relations existant entre le taux individuel de croissance pondérale des femelles (G_p) et la production sexuelle ou l'intervalle de ponte, nous avons utilisé des données recueillies à partir de trois lots expérimentaux (n = 44 femelles) maintenus en photopériode naturelle.

$$G_p (\% \text{ par jour}) = \frac{\text{In poids final} - \text{In poids initial}}{\text{nombre total de jours}} \times 100$$

Tabl. XIV. Composition de l'aliment utilisé (Trouvit T2).

Protéines brutes :	46 %
Matières grasses :	7 %
Sucres + amidon :	13 %
Autres extraits non azotés :	11 %
Cellulose :	3 %
Cendre :	10 %
Humidité :	10 %
Energie brute cal./g	4151

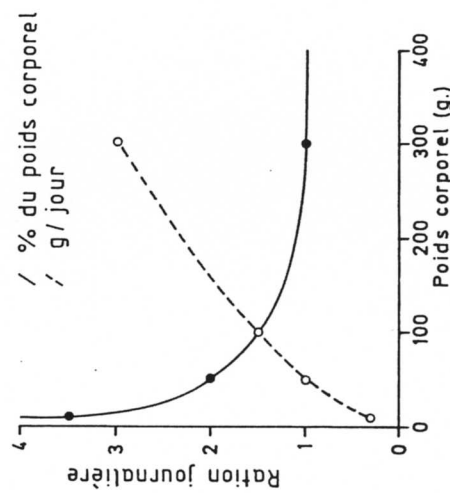


Fig. 38. Ration journalière de nourriture (en g/jour et en %/jour) en fonction du poids corporel des barbeaux considérés. Nourriture : Trouvit T2 à 46 % de protéines. (D'après PHILIPPART, non publié.)

Afin d'éliminer l'influence des poids inégaux des poissons sur leurs taux de croissance, nous avons standardisé nos données selon la méthode décrite par JOBLING (1983). Il s'agissait d'établir la relation générale, du type $G_p = a P^b$, existant entre la vitesse de croissance (G_p) et le poids corporel (P); b est une constante et a est un "coefficient d'interception" (ordonnée à l'origine) dont la valeur dépend des paramètres qui influencent la croissance (t , O_2 , densité de peuplement, ...). Cette relation est : $G = 9,376 P^{-0,577}$ ($r = -0,76$; $n = 42$). Elle est calculée grâce à des données recueillies en dehors des périodes de reproduction. A partir de ce résultat, nous avons déterminé des "coefficients d'interception" (a) qui représentent la "vitesse de croissance standardisée" : $a = G^* / P^{*0,577}$ où G^* est le taux individuel de croissance pondérale des femelles, et P^* leur poids moyen. G^* et P^* ont été calculés à partir de données rassemblées au cours de la période de reproduction.

Les données sur la production d'ovules, lors des différentes pontes, étaient recueillies à partir de deux lots expérimentaux de barbeaux (2 et 3 ans en 1985) maintenus en photopériode naturelle simulée.

Les femelles, individualisées au moyen de bagues, étaient pesées et mesurées au moment de chaque reproduction. La totalité du lot était contrôlée (poids-longueur) tous les mois.

A chaque reproduction, nous pesions les ovules extraits des femelles (par pression abdominale), avant et après séparation du liquide ovarien. Nous prélevions ensuite un échantillon que nous fixions dans une solution de formaldéhyde (5 %) afin d'évaluer, par comptage, la fécondité absolue des femelles. Nous avons surgelé certains échantillons d'ovules et de liquide coelomique pour en établir le poids sec (48 h à 95 °C). Le poids sec de poissons entiers était aussi mesuré (4 jours à 95 °C).

Nous avons déterminé les relations existant entre la taille des poissons et la production d'œufs sur la base d'échantillons prélevés de 1984 à 1987, ce qui a permis d'user de données relatives à des individus de tailles fort différentes (190 à 540 mm).

L'efficacité de la conversion alimentaire brute, constituée par le rapport de la croissance (C en g) à la nourriture consommée (N en g) [K_b (%)] = $100 C/N$, a été calculée pour un lot de barbeaux ($n = 14$) âgés de 3 ans (en 1985), maintenus en photopériode naturelle et bien adaptés à se reproduire à intervalles réguliers.

Les tests statistiques appliqués sont l'analyse de variance (ANOVA) et le t-test (programme STATFAST 1 et 2 pour Macintosh). Nous avons également utilisé le calcul des coefficients de corrélation (régressions simples).

III. RESULTATS

ETUDE DE LA CROISSANCE EN LONGUEUR ET EN POIDS DE DEUX LOTS DE BARBEAUX, EN FONCTION DES PERIODES DE REPRODUCTION

a) Courbe de croissance individuelle

La croissance individuelle en poids d'une femelle est représentée sur la figure 39. Pendant la période de reproduction, on constate une alternance de pertes et gains causés par les différentes pontes (extractions des ovules). Le gain somatique global en poids est nul ou négatif. Une fois la reproduction terminée, une forte croissance somatique s'observe, jusqu'aux reproductions suivantes. La croissance somatique s'accompagne d'une augmentation (non mesurée) du poids ovarien. Des courbes de ce type, tenant compte du nombre de pontes, pourraient être élaborées pour chaque femelle.

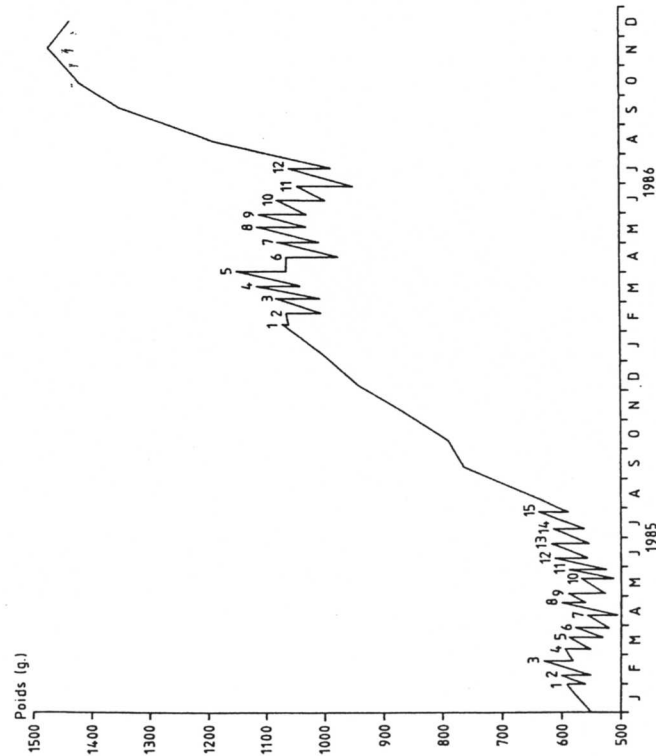


Fig. 39. Evolution du poids corporel d'une femelle barbeau (N° BUI1773) en fonction des périodes de reproduction et de "repos". Les n° indiquent le nombre de pontes déjà effectuées.

b) Courbes de croissance moyenne

Les figures 40 et 41 illustrent l'évolution de la croissance moyenne, en longueur et en poids, de deux lots mixtes de barbeaux, pendant et après les périodes de reproduction. Les différents taux de croissance calculés pour l'ensemble des populations, mâles et femelles, sont présentés dans le tableau XV.

Tabl. XV. Comparaison des taux de croissance (G) des populations de barbeaux mâles et femelles, pendant et en dehors des périodes de reproduction (voir fig. 40 et 41). * perte de poids.

Exp. A : période de reproduction; cf. figure 40.

Exp. B1 : reproduction (1) en janvier-mai; cf. figure 41.

Exp. B2 : reproduction (2) en août-décembre; cf. fig. 41.

Période de reproduction	Taux de croissance G_L en longueur (%/jour)			Taux de croissance G_P en poids (%/jour)		
	Exp. A	Exp. B1	Exp. B2	Exp. A	Exp. B1	Exp. B2
Femelles	0,034	0,021	0,005	0,081	-0,044 *	-0,150 *
Mâles	0,054	0,035	0,043	0,147	0,010	0,156
Période inter-reproduction						
Femelles	0,067	0,066	0,078	0,243	0,308	0,306
Mâles	0,064	0,068	0,068	0,208	0,208	0,248

Il apparaît clairement (fig. 41) que la croissance est très faible, voire nulle ou négative (perte de poids), pendant les périodes de reproduction. Les poissons investissent alors la majorité de l'énergie alimentaire dans les fonctions de maintenance et de production d'œufs. Ce phénomène se remarque davantage chez les femelles, qui ont une croissance plus rapide que les mâles (PHILIPPART, 1977).

RELATION ENTRE LE TAUX INDIVIDUEL DE CROISSANCE PONDERALE ET LA PRODUCTION SEXUELLE CHEZ LES FEMELLES

Il existe une corrélation linéaire négative ($r = -0,41$; $P < 0,01$; $n = 44$) entre la quantité totale d'ovules produits (en % du poids corporel), au cours d'une saison de reproduction, et le "taux individuel de croissance pondérale standardisé" ($a =$ coefficient d'interception), calculé sur la même période. Il apparaît que, plus une femelle produit des ovules, plus sa croissance pondérale est faible.

Il existe une corrélation linéaire positive ($r = 0,40$; $P < 0,01$; $n = 44$) entre les longueurs (moyennes individuelles, en jours) des intervalles de ponte des femelles et leur taux de croissance standardisé. Cette relation traduit le fait que la croissance somatique est plus importante chez les femelles qui pondent moins souvent.

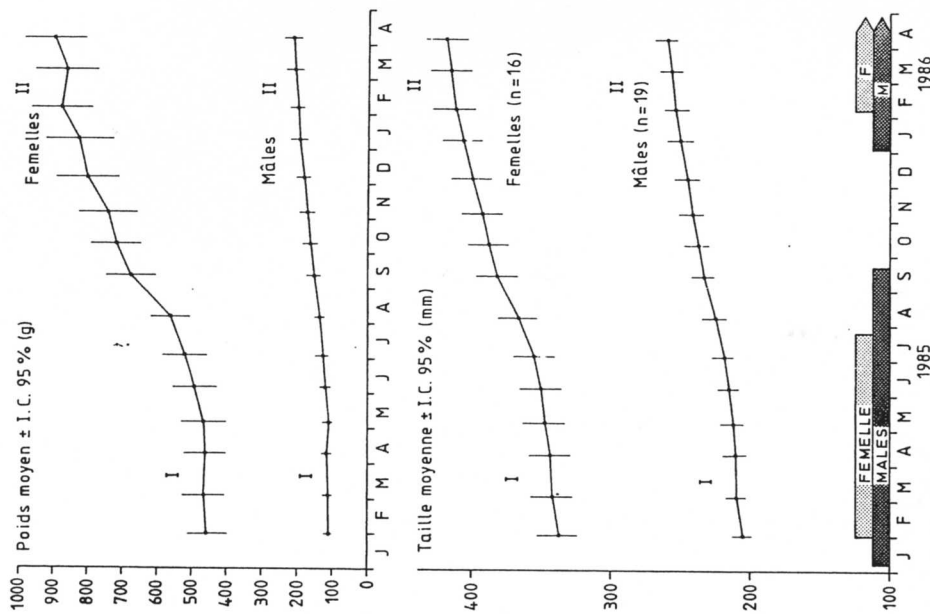


Fig. 40. Croissance en longueur et en poids des barbeaux mâles et femelles en fonction des périodes de reproduction (I et II). Lot en photopériode naturelle.

On constate également que les femelles dont la production sexuelle totale est faible sont celles qui présentent les intervalles de ponte les plus grands. En effet, il existe une corrélation bilogarithmique négative entre la longueur moyenne des intervalles de ponte et la production totale d'ovules au cours d'une période de reproduction ($r = -0,84$; $P < 0,01$; $n = 44$). Chez ces femelles, la durée de la période de reproduction (en jours) est plus courte que chez celles qui pondent à intervalles moins longs ($r = -0,63$; $P < 0,01$; $n = 44$).

Enfin, il apparaît que les taux individuels de croissance pondérale, calculés en dehors des périodes de reproduction, sont positivement corrélés à la production totale d'ovules ($r = 0,39$; $P < 0,05$; $n = 42$). Les femelles qui pondent le plus sont aussi celles qui ont une croissance rapide, une fois la reproduction terminée.

PRODUCTION D'OVULES AUX DIFFERENTES PONTES ET RELATIONS AVEC LA TAILLE DU POISSON

a) Production sexuelle d'une femelle

Le tableau XVI reprend les données complètes sur la production sexuelle d'une femelle, aux différentes pontes. Le poids des ovules (avec ou sans liquide ovarien), ainsi que la fécondité, sont relativement constants d'une ponte à l'autre, excepté lors de la première ou la production sexuelle est plus faible.

Tabl. XVI. Données relatives à la production sexuelle d'une femelle (N° BUI773) qui a pondu 15 fois au cours de l'année 1985 (voir fig. 39).

P1 : Poids des ovules avec le liquide ovarien.
P2 : Poids des ovules sans le liquide ovarien.
Fa : Fécondité absolue.

Numéro de la ponte	Dates de ponte	Taille mm	Poids g	P1 g	P2 g	Fa
1	31/01	367	589	29	23	-
2	10/02	370	602	52	36	5457
3	24/02	373	630	51	-	-
4	06/03	373	593	41	-	-
5	17/03	372	587	56	36	4939
6	29/03	373	576	55	37	4884
7	11/04	371	556	50	33	-
8	24/04	376	599	40	-	-
9	04/05	375	588	63	45	-
10	17/05	375	564	53	38	5083
11	28/05	375	586	61	41	6220
12	10/06	378	610	55	39	-
13	24/06	380	614	61	48	6413
14	10/07	381	613	51	41	-
15	26/07	384	638	49	-	-

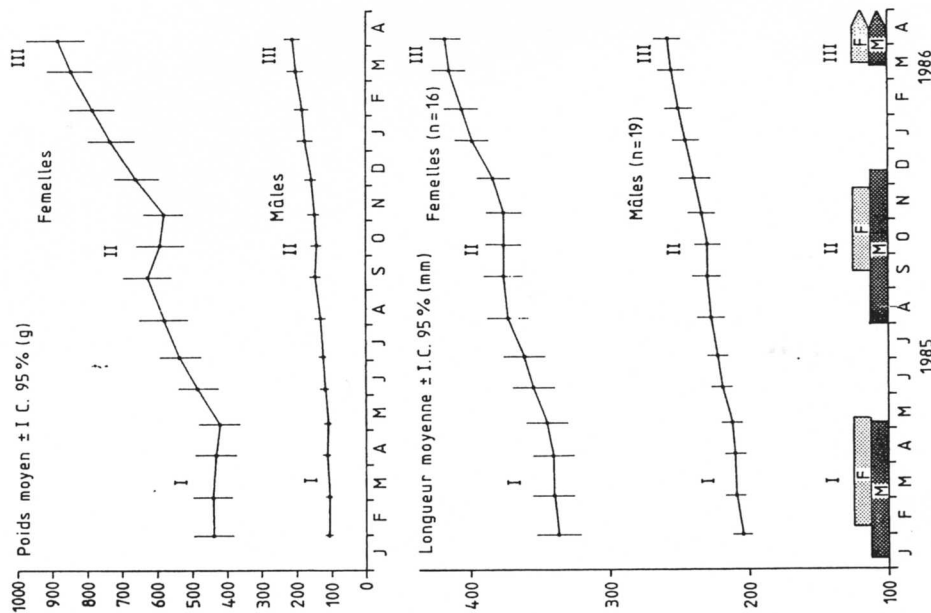


Fig. 41. Croissance en longueur et en poids des barbeaux mâles et femelles en fonction des périodes de reproduction (I, II et III). Lot soumis à un cycle photopériodique annuel condensé en 6 mois.

b) Production sexuelle moyenne

Les résultats sur la production sexuelle enregistrés aux différentes pontes sont synthétisés dans le tableau XVII. Il sont exprimés en pourcentage du poids corporel total du poisson, afin de relativiser l'effet important de la taille de la femelle sur sa production sexuelle. Les ovules et le liquide ovarien extraits représentent 7 à 8 % du poids corporel, à chaque ponte, sauf à la première et à la dernière qui se caractérisent par des valeurs significativement plus faibles ($P < 0,05$). Les ovules seuls représentent 5 à 6 % pour toutes les pontes, sauf pour la première ($P < 0,05$). Ces résultats indiquent que le début, et éventuellement la fin d'un cycle de pontes répétées, s'accompagnent d'une chute de la production sexuelle.

Les relations entre le poids des ovules extraits (avec ou sans liquide ovarien), la fécondité et la longueur corporelle des femelles sont représentées sur la figure 42.

Ces relations sont du type $\log F = b \log L + \log a$, comme chez la plupart des poissons (WOOTTON, 1979).

Tabl. XVII. Production sexuelle (en % du poids corporel total) des barbeaux femelles aux différentes pontes (1 à 12 + dernière).

P1 : Poids moyen des ovules extraits + liquide coelomique.

* : valeurs significatives ($P < 0,05$; analyse de variances).

F(12,282) = 5,7; $P < 0,001$.

P2 : Poids moyen des ovules extraits après séparation du liquide coelomique.

* : valeurs significatives ($P < 0,05$; analyse de variances).

F(12,150) = 5,9.

STDV : écart-type.

N : nombre de données.

Numéro de la ponte	P1 (g)	STDV	N	P2 (g)	STDV	N
1	5,0*	1,5	34	3,8*	1,0	21
2	7,6	1,5	33	5,9	2,1	26
3	7,3	1,8	35	6,0	1,4	21
4	7,2	1,6	31	5,7	1,1	19
5	7,4	1,8	29	6,1	1,2	16
6	7,1	1,7	26	6,0	1,0	9
7	7,3	1,9	25	6,2	1,0	13
8	7,4	1,9	20	6,3	1,5	8
9	7,5	2,4	12	6,3	1,4	7
10	8,0	2,0	9	7,4	1,0	3
11	9,0*	1,0	5	6,1	1,0	5
12	6,9	2,0	3	5,5	1,1	2
Dernière	6,3*	1,7	33	5,1	1,6	13

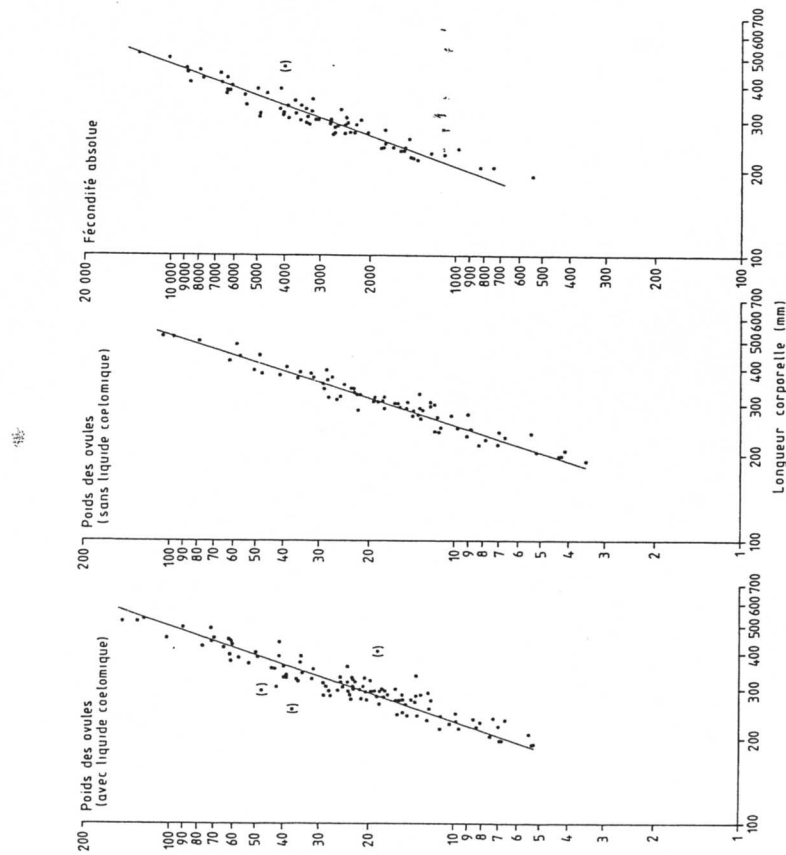


Fig. 42. Relations entre la longueur corporelle (au creux de la nageoire caudale) des femelles barbeaux, le poids total des ovules extraits avec ou sans liquide coelomique et la fécondité absolue Fa. La première ponte n'a pas été prise en considération pour l'établissement des relations.

Relations :

a) $\log \text{POALC} = 2,97 \log L - 6,03$; $n = 107$; $r = 0,95$ ($P < 0,01$).

b) $\log \text{POS LC} = 3,08 \log L - 6,42$; $n = 70$; $r = 0,96$ ($P < 0,01$).

c) $\log F_a = 2,76 \log L - 3,39$; $n = 73$; $r = 0,95$ ($P < 0,01$).

EFFICACITE DE CONVERSION DE LA NOURRITURE CHEZ LES FEMELLES : APPROCHE PRELIMINAIRE

La production sexuelle et somatique des barbeaux femelles au cours d'une période de reproduction est reprise dans le tableau XVIII.

Les poids secs des ovules et du liquide coelomique représentent respectivement $33,6 \pm 1,4$ % (n = 11) et $1,4 \pm 0,6$ % (n = 7) du poids frais. Le poids sec du poisson entier représente $31,2 \pm 1,9$ % (n = 10) du poids frais.

Sur base des différentes données recueillies (production totale d'œufs et de liquide coelomique, production somatique) et à partir d'estimations des productions en poids sec, nous avons calculé l'efficacité de conversion alimentaire brute de 14 femelles constituant un même lot expérimental (tabl. XVIII).

Tabl. XVIII. Efficacité de la conversion brute (Kb = production en poids sec exprimée en % du poids sec de la nourriture distribuée) des femelles barbeaux en période de reproduction.

- A : Poids moyen corporel frais (écart-type).
- B : Poids somatique initial (à la première ponte) frais.
- C : Poids somatique final (à la dernière ponte) frais.
- D : Production cumulée des ovules frais.
- E : Production cumulée des ovules secs*.
- F : Production cumulée de liquide coelomique frais.
- G : Production cumulée de liquide coelomique sec*.

* estimations.

N° du poisson	A (g)	C-B (g)	Prod. som. en PS (g)	D (g)	E (g)	F (g)	G (g)	Prod. totale en PS (g)	PS nour. distr. (g)	Nbre pontes	Efficacité de conversion %	
0109	734 (60)	181 56	56	270	91	80	1	148	1004	9	15	
0129	711 (32)	-17 -5	231	78	77	1	74	665	74	665	7	11
0112	620 (29)	26 8	465	156	153	2	166	870	11	19	19	
0116	321 (27)	49 15	248	83	53	1	99	420	11	24	24	
1773	596 (23)	29 9	567	191	200	2	202	944	15	21	21	
1557	428 (26)	58 18	253	85	32	-	103	500	8	21	21	
1514	520 (53)	125 39	304	102	91	1	142	646	10	22	22	
1592	634 (44)	121 38	280	94	76	1	133	702	9	19	19	
1529	505 (25)	37 12	352	118	156	2	132	672	12	20	20	
1588	408 (25)	43 13	221	74	30	-	87	481	8	18	18	
1563	497 (28)	71 22	201	68	81	1	91	515	8	18	18	
1565	410 (42)	114 36	179	60	25	-	96	480	10	20	20	
1523	341 (32)	97 30	150	50	25	-	80	429	10	19	19	
1513	405 (28)	85 27	292	98	75	1	126	539	12	23	23	

Les efficacités brutes varient entre 11 et 24 % (moyenne = $19,3 \pm 3,3$ %) suivant les individus. Une sous-estimation générale de ces chiffres est assez probable car les rations journalières étaient plutôt excessives que trop faibles. Il apparaît (fig. 43) que l'efficacité de conversion brute augmente parallèlement à la production sexuelle des femelles. Cette efficacité est maximale chez les femelles qui ont produit plus de 70 % de leur poids corporel, au cours d'une saison de reproduction.

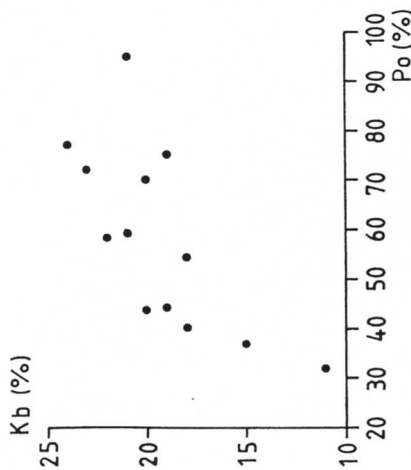


Fig. 43. Relation entre le poids total frais des ovules produits (Po en %) par femelle et l'efficacité brute de conversion alimentaire (Kb).

Une comparaison de ces résultats avec ceux calculés à partir des mêmes femelles en dehors de la période de reproduction (tabl. XIX), révèle que l'efficacité de conversion de ces dernières ($5 \pm 1,4$ %; moyenne $10,1 \pm 2,5$ %) est nettement ($P < 0,001$; t-test) inférieure à celle de femelles mûres ($11 \pm 2,4$ %). Ce résultat traduit une meilleure efficacité d'utilisation de l'énergie reçue, sous forme de nourriture, pour la production sexuelle plutôt que pour la production somatique. Pour l'échantillon étudié, il n'existe pas de relation entre l'efficacité de conversion des femelles, en dehors des périodes de reproduction, et la production sexuelle.

IV. DISCUSSIONS ET CONCLUSIONS

L'analyse de l'interaction entre la croissance somatique et la production sexuelle des barbeaux femelles démontre qu'il s'agit de deux phénomènes nettement antagonistes. En période de reproduction, la croissance somatique est faible. Elle fait place à des fluctuations cycliques (15 jours) du poids corporel des poissons, causées par les productions successives d'ovules (une situation comparable s'observe chez d'autres espèces à pontes multiples; WOORTON, 1974). La croissance somatique reprend dès la fin d'un cycle de pontes. Les femelles produisant beaucoup d'ovules, pondent à intervalles courts et présentent une saison de reproduction longue, par rapport aux femelles qui, quantitativement pondent moins. Celles-ci investissent toutefois davantage d'énergie

Tabl. XIX. Efficacité de la conversion (production en poids secs exprimée en % du poids sec de la nourriture distribuée) de barbeaux femelles en dehors des périodes de reproduction (120 jours d'expérience).

Numéro du poisson	P. initial (g)	P. final (g)	Prod. som. en PF (g)	Prod. som. en PS (g)	PS nour. distribuée	Efficacité de conversion %
0109	627	1037	410	128	898	14
0129	774	930	156	49	920	5
0112	655	1040	385	120	916	13
0116	385	513	128	40	485	8
1773	629	943	314	98	849	12
1557	554	824	270	84	744	11
1514	570	837	267	83	760	11
1592	674	910	236	74	855	9
1529	605	888	214	68	807	8
1588	436	632	196	61	577	11
1563	604	874	270	84	798	11
1565	481	640	159	50	606	8
1523	408	536	128	40	510	8
1513	468	709	241	75	636	12

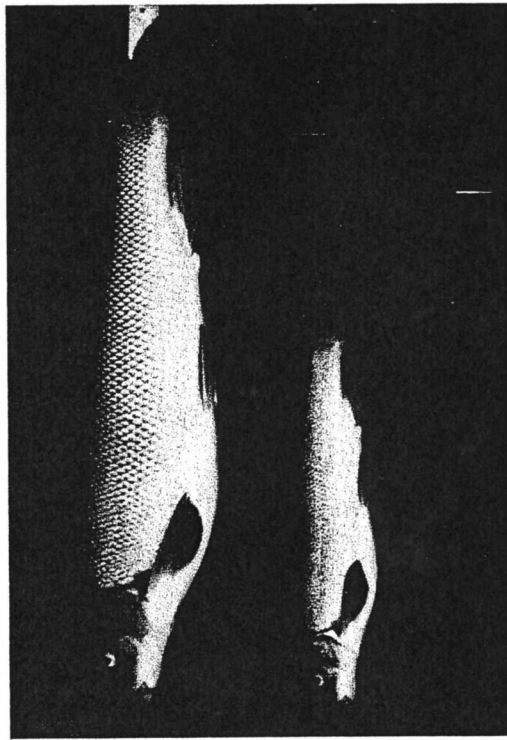


Photo. Comparaison de la taille d'un barbeau femelle (en haut) et d'un mâle, du même âge (en bas).

alimentaire dans la production somatique. Nous montrons également que les femelles qui pondent beaucoup ont les meilleurs taux de croissance, une fois la reproduction terminée. Ce sont ces femelles, plus "performantes", qui méritent d'être sélectionnées en pisciculture.

Nos résultats confirment tout à fait ceux obtenus chez d'autres espèces de poisson à pontes multiples.

Par exemple, chez *Oryzias latipes*, une espèce de Killi, HIRSHFIELD (1980) a montré que la reproduction et la croissance sont corrélées négativement. Les individus qui se reproduisent le plus ne grandissent pas aussi rapidement que ceux se reproduisant peu. Chez le guppy *Poecilia reticulata*, REZNICK (1983) montre que les femelles bien nourries, qui ne se reproduisent pas, investissent davantage d'énergie dans la production somatique. Chez l'épinoche *Gasterosteus aculeatus*, la croissance somatique s'arrête au début de la saison de reproduction où elle fait place à la production sexuelle (WOOTTON et al., 1978). Le même auteur démontre que, pour des rations alimentaires faibles, la production sexuelle est maintenue au détriment des réserves somatiques (WOOTTON, 1977).

Notre étude démontre également que la production sexuelle des barbeaux femelles d'élevage est du même ordre de grandeur (7 à 8 % du poids corporel par ponte) que celle des barbeaux sauvages (PHILIPPART, 1977).

Toutefois, il apparaît que la première et éventuellement la dernière ponte se caractérisent par une production d'ovules plus faible. Le début et la fin progressifs d'un phénomène répétitif nouveau (pontes répétées en captivité) peuvent se comprendre chez le barbeau qui, dans les rivières belges, ne pond qu'une seule fois (PHILIPPART, 1977). Ce phénomène ne s'observe pas chez des poissons, comme *Gasterosteus aculeatus* (WOOTTON, 1973 b) ou *Notropis anostanus* (GALE et BUYNAK, 1978), qui pondent naturellement plusieurs fois.

La relation établie dans cette étude, entre la longueur corporelle et la fécondité individuelle des femelles, est différente de celles décrites par PHILIPPART (1977) et HANCOCK (1979).

Notre étude : $\log Fa = 2,76 \log L \text{ (mm)} - 3,39$
 HANCOCK (1979) : $\log Fa = 3,35 \log L \text{ (cm)} - 1,59$
 PHILIPPART (1977) : $\log Fa = 3,22 \log L \text{ (mm)} - 4,35$

Ainsi, pour une femelle de 300 mm, nous calculons une fécondité absolue de 2798 ovules, alors que PHILIPPART (1977) en obtenait 4230 et HANCOCK (1979) 2282. PHILIPPART (1977) a travaillé avec des poissons sauvages, d'une souche comparable à la nôtre mais, sa méthode d'estimation de la fécondité était différente (comptage des ovocytes, correspondant à une classe de taille, dans les ovaires fixés dans du liquide de Gilson). Le second auteur a employé une méthode de mesure volumétrique basée sur la séparation, par la densité, des ovocytes de tailles différentes.

Les différences que nous observons, par rapport aux résultats de PHILIPPART (1977), semblent résulter des méthodes utilisées. La méthode employée par cet auteur favorise la comptabilisation d'ovocytes (ovocytes destinés à une ponte ultérieure ?) qui ne sont pas expulsés au moment de la ponte.

Les plus faibles fécondités décrites par HANCOCK (1979), pour les barbeaux de la rivière Severn en Angleterre, pourraient dépendre de la souche des poissons étudiés.

L'approche préliminaire de l'efficacité de conversion alimentaire brute, chez le barbeau, montre que la production sexuelle est plus "efficace" que la production somatique. Les valeurs que nous observons sont inférieures à celles d'autres espèces

comme *Oreochromis niloticus* (25-30 % pour des rations optimales; MELARD, 1986), *Salmo gairdneri* (28 %; WURTSBAUGH et DAVIS, 1977), *Oncorhynchus nerka* (25 %; BRETT et al., 1969) ou *Tilapia rendalli* (24 %; CAULTON, 1978). En effet, nos valeurs sont sous-estimées car nous avons travaillé avec des rations supra-optimales. De plus, nous ne connaissons pas la quantité d'aliment réellement ingérée par chaque poisson (y-a-t-il gaspillage ?).

Chez *Gasterosteus aculeatus*, l'efficacité de production sexuelle (calculée à partir des valeurs énergétiques des ovules et de l'aliment) est aussi plus importante que l'efficacité de production somatique (WOOTTON et EVANS, 1976). WOOTTON et EVANS (1976) expliquent cette différence par le fait 1° que soit les femelles épinoches sont plus efficaces pour convertir l'aliment en production sexuelle plutôt qu'en production somatique, ou 2° qu'il y a une utilisation de matériel somatique pour la production d'ovules. Ces réserves hautement énergétiques seraient remplacées par du matériel peu énergétique.

Notre étude n'aborde pas l'influence de variations quantitatives de la nourriture sur la production sexuelle des poissons. Des études détaillées ont déjà été consacrées à ce problème (voir introduction). Les travaux réalisés chez l'épinoche par WOOTTON (1973 a, 1977, 1979) sont parmi les plus remarquables. Le schéma général proposé par cet auteur (fig. 44) a permis d'établir les différents niveaux d'action de la quantité de nourriture disponible sur la reproduction (pontes multiples) de l'épinoche. Sur la base de ce schéma, nous pouvons aisément imaginer quel pourrait être la situation chez le barbeau.

Enfin, signalons qu'à l'approche quantitative de la reproduction d'une espèce, s'ajoute une approche qualitative (qualité énergétique de l'aliment utilisé) qui ne doit pas être négligée (DAHLGREN, 1980 a et b).

En conclusion, ce travail aura permis une meilleure caractérisation du phénomène des pontes répétées des barbeaux captifs, en envisageant notamment les interactions croissance-reproduction. Nous avons donc apporté des éléments de discussion supplémentaires, à intégrer dans le contexte général du contrôle environnemental de la reproduction de l'espèce.

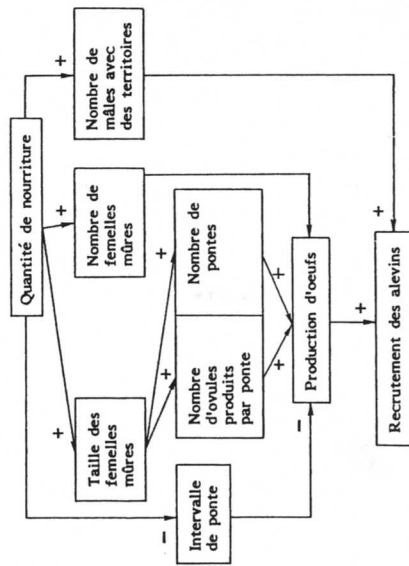


Fig. 44. Diagramme synthétisant l'effet de la quantité de nourriture disponible sur les différents paramètres de la reproduction de l'épinoche.
+ : corrélation positive.
- : corrélation négative.
(Traduit d'après WOOTTON, 1973 a.)

CHAPITRE IX

Etude des paramètres hormonaux (testostérone, œstradiol-17B, thyroxine et triiodothyronine) régulant le cycle reproducteur du barbeau *Barbus barbus* (L.), dans la nature et en conditions d'élevage

RESUME

Ce chapitre décrit le cycle hormonal des barbeaux, sauvages et domestiques. Tous les chapitres précédents étaient consacrés à l'action d'un ou plusieurs facteurs environnementaux sur la "ponte" des barbeaux (ovulation ou spermiation). Aucun résultat concret relatif aux variations hormonales liées à cette "ponte" n'a été dégagé. Ce chapitre apporte des éléments de discussion nouveaux.

En milieu naturel, nous avons montré que les variations annuelles des taux d'hormones sexuelles sont liées à la reproduction. Les taux d'E2 chez les femelles et de testostérone chez les mâles sont maxima en mai-juin.

En captivité, entre deux pontes rapprochées des femelles, le taux d'E2 est constamment élevé (> 300 pg/ml) et varie de manière sinusoïdale, avec une valeur maximale quelques jours avant une nouvelle ovulation. En dehors des périodes de reproduction, le taux d'E2 est faible (100 pg/ml) et constant. Le taux moyen de testostérone est significativement supérieur chez les mâles spermians par rapport aux individus non spermians. Nous avons établi la relation linéaire existant entre le taux de testostérone et l'index gonadosomatique des mâles. Les taux de T4 des mâles et des femelles sont faibles pendant la reproduction et élevés une fois celle-ci terminée. Au contraire, le taux de T3 des mâles mûrs est significativement plus élevé que celui des mâles non mûrs. Chez les femelles, cette différence, bien qu'apparente, n'est pas significative.

I. INTRODUCTION

De nombreuses recherches ont déjà été consacrées à l'étude du rôle joué par différentes hormones intervenant dans le contrôle endogène des cycles reproducteurs chez les poissons (livres et articles de synthèse : BILLARD et BRETON, 1981; BILLARD *et al.*, 1982; CRIM, 1982; DE VLAMING, 1974; DICKHOFF et DARLING, 1983; HARVEY et HOAR, 1980; LAM, 1982; MATTY, 1985; PETER, 1982; VIVIEN-ROELS, 1981; ZOHAR et BILLARD, 1984).

L'action des hormones sexuelles, comme la testostérone et l'œstradiol-17 β , a déjà été révélée chez un grand nombre d'espèces, tant marines que dulcicoles. En ce qui concerne l'eau douce, nous retiendrons plus particulièrement les études sur la truite arc-en-ciel *Salmo gairdneri*, (BROMAGE *et al.*, 1982 a; BOHEMEN et LAMBERT, 1981; DUSTON et BROMAGE, 1987; FOSTER *et al.*, 1978; LAMBERT *et al.*, 1978; LOU *et al.*, 1984; SCOTT *et al.*, 1980 a et b; WHITEHEAD *et al.*, 1983; ZOHAR *et al.*, 1986) et la carpe *Cyprinus carpio* (ELEFTHERIOU *et al.*, 1968; KIMB *et al.*, 1987; LEVAVI-ZERMONSKY et YARON, 1985, 1986; WEIL *et al.*, 1980; YARON *et al.*, 1985).

L'influence des hormones thyroïdiennes (T3 : triiodothyronine et T4; thyroxine) sur la reproduction des poissons est moins connue. Les cycles d'activité thyroïdienne sont toutefois réellement corrélés à la reproduction (DICKHOFF et DARLING, 1983; SAGE, 1973; WHITE et HENDERSON, 1977; CHAKRABORTI et BHATTACHARYA, 1984). Par exemple, la thyroxine stimule la maturation des gonades chez le guppy *Poecilia reticulata* (LAM et LOY, 1985) et le carassin *Carassius auratus* (HURLBURT, 1977). L'administration de T3 et d'hormones gonadotropes ou d'hormones stéroïdes, chez la carpe, provoque une augmentation du pourcentage de mâles mûrs, en comparaison de l'action des hormones sexuelles seules (EPLER et BIENIARZ, 1983).

Notre étude préliminaire caractérise l'évolution de certaines hormones (testostérone, œstradiol-17 β , T3, T4) au cours des cycles de reproduction, intervenant chez un Cyprinidé européen de grande taille (90 cm maximum) : le barbeau fluvial *Barbus barbus* (L.). Nous avons mené les recherches avec des poissons capturés en rivière ou élevés totalement en captivité, en Belgique (PHILIPPART *et al.*, 1984; PONCIN, 1984; PHILIPPART *et al.*, 1987 b; CH I). En situation d'élevage, les barbeaux femelles adoptent un comportement particulier de maturités répétées (PONCIN *et al.*, 1985; CH I), tout à fait propice à des travaux sur la physiologie de la reproduction puisque, dans ces conditions, la ponte annuelle (PHILIPPART, 1977; HANCOCK, 1979) des femelles barbeaux sauvages fait place à 10-15 maturités, à raison d'une tous les 10-15 jours.

II. MATERIEL ET METHODES

PRISES D'ÉCHANTILLONS ET DOSAGES HORMONAUX

Les poissons étaient anesthésiés dans une solution de MS 222. Les prises de sang étaient effectuées au moyen de seringues héparinées, au niveau du pédoncule caudal, selon la méthode décrite par LE BAIL *et al.* (1981) (photo 18). La relation entre quantité maximale de sang circulant (prélevé avec une seringue) chez le barbeau et taille du poisson est représentée sur la figure 45. Pour un seul échantillon, nous prélevions entre 10 et 20 % de la quantité totale de sang de l'individu. Lorsque plusieurs prises de sang consécutives (tous les 4 jours) étaient réalisées, nous prélevions environ 5 %. Les échantillons, conservés à 0 °C, étaient centrifugés pendant 1 minute (12.000 x G) puis le plasma recueilli et surgelé à -20 °C.

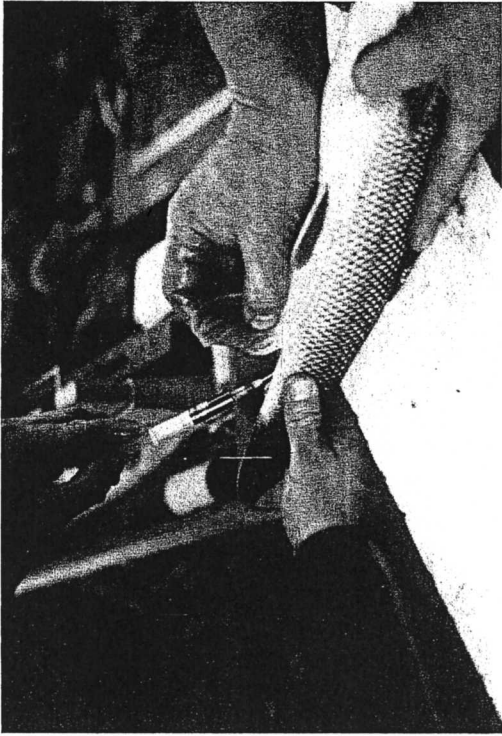


Photo 18. Prélèvement d'un échantillon de sang chez un barbeau.

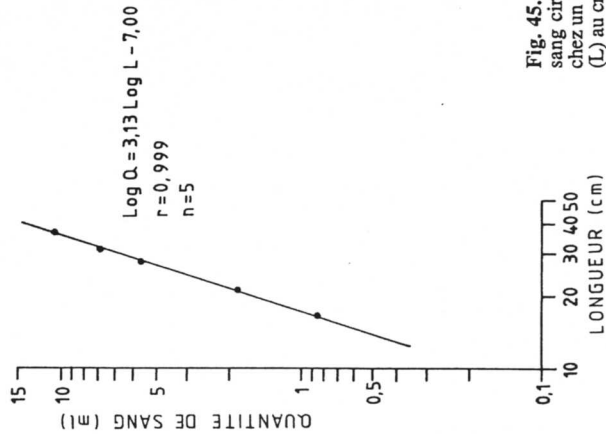


Fig. 45. Relation entre la quantité totale de sang circulant (prélevé avec une seringue) chez un barbeau (Q) et la longueur corporelle (L) au creux de la nageoire caudale.

Tabl. XX. Caractéristiques, aux quatre dates d'échantillonnage, des barbeaux capturés en rivière.

	Tailles moyennes \pm SD mm	Poids moyens \pm SD g
OCTOBRE 1986		
Femelles reproductrices	469 (n = 1)	1206
Femelles immatures	246 \pm 12 (n = 4)	172 \pm 21
Mâles (non mûrs)	290 \pm 31 (n = 8)	302 \pm 87
DECEMBRE 1986		
Femelles reproductrices	451 \pm 42 (n = 7)	1193 \pm 360
Femelles immatures	351 \pm 39 (n = 5)	522 \pm 135
Mâles (non mûrs)	331 \pm 28 (n = 10)	302 \pm 106
MAI 1987		
Femelles reproductrices	495 \pm 96 (n = 5)	1196 \pm 540
Femelles immatures	249 \pm 37 (n = 12)	190 \pm 87
Mâles mûrs	300 \pm 38 (n = 29)	357 \pm 128
JUILLET 1987		
Femelles reproductrices	406; 382 (n = 2)	828; 600
Femelles immatures	234 \pm 62 (n = 9)	199 \pm 121
Mâles mûrs	223 \pm 14 (n = 4)	131 \pm 24

ETUDES DES BARBEAUX EN CAPTIVITE

Les barbeaux étudiés sont issus d'un élevage réalisé depuis 1984, en Belgique, et ayant pour objectif principal le repeuplement des rivières (PHILIPPART *et al.*, 1986). La population de poissons étudiée est divisée en trois lots expérimentaux (A, B, C) dont les caractéristiques sont synthétisées dans le tableau XXI. Nous avons maintenus les poissons en circuit semi-fermé, dans des bassins de 1,5 m³ - 4 m² (MELARD et PHILIPPART, 1981). La température et la photopériode restaient constantes (respectivement 20 °C et 16,5L/7,5N) dès le début des expériences (février-mars 1987). La durée d'éclairage a toutefois été ramenée à 8L/16N dans le lot C, afin d'inhiber les mâles et les femelles barbeaux (PONGIN et PHILIPPART, 1986; CH IV) qui semblaient poursuivre leur maturité, contrairement aux individus des lots A et B, spontanément inhibés. La ration journalière de nourriture (aliment pour truites à 46 % de protéines) constituait 1 % du poids corporel des poissons (PHILIPPART, non publié).

Les taux de T4 et T3 ont été mesurés par "radioimmunoassay" en utilisant des "kits" commerciaux (T4 : T4 RIA (PEG), Abbott Diagnostic Division; T3 : Dac-Cel T3, Wellcome Reagents Ltd). Les taux de testostérone et d'œstradiol-17B ont aussi été dosés par RIA, après extraction du plasma avec une solution de cyclohexane/ethylacetate, en utilisant des "kits" commerciaux (testostérone : Malinckrodt, GFR; œstradiol-17B : Biodata, Rome).

Nous avons utilisé le t-test, l'analyse de variance (ANOVA) et le calcul de coefficients de corrélation pour déterminer les résultats significatifs.

ETUDE DES BARBEAUX EN MILIEU NATUREL

Les barbeaux ont été capturés par pêche à l'électricité, dans la rivière Ourthe, lorsque les conditions climatiques le permettaient, c'est-à-dire en octobre et décembre 1986 et en mai et juillet 1987. Le régime thermique de la rivière, ainsi que les dates d'échantillonnage sont représentés sur la figure 46. La photopériode est minimale en décembre (8L/16N) et maximale en juin (16,5L/7,5N). Il n'a pas été possible de capturer des barbeaux au moment de leur reproduction, début juin, quand la température atteignait 15-16 °C (PHILIPPART, 1977; HANCOCK, 1979). Nous avons toutefois pu réaliser des captures juste avant la ponte, en mai, alors que tous les mâles étaient spermatisés et que les femelles présentaient des signes de maturité (papille génitale développée et abdomen dilaté). En dehors des périodes de reproduction, le sexe des individus était déterminé par dissection, ou au moyen d'écaillés (PHILIPPART, 1977) lorsque les poissons étaient remis à l'eau.

Les caractéristiques des poissons aux différentes dates d'échantillonnage sont synthétisées dans le tableau XX. L'I.G.S. (index gonadosomatique = poids de la gonade x 100 / poids total du corps) des poissons, aux différentes dates de contrôle, a été calculé au moyen de données recueillies au cours de plusieurs années par PHILIPPART (1977).

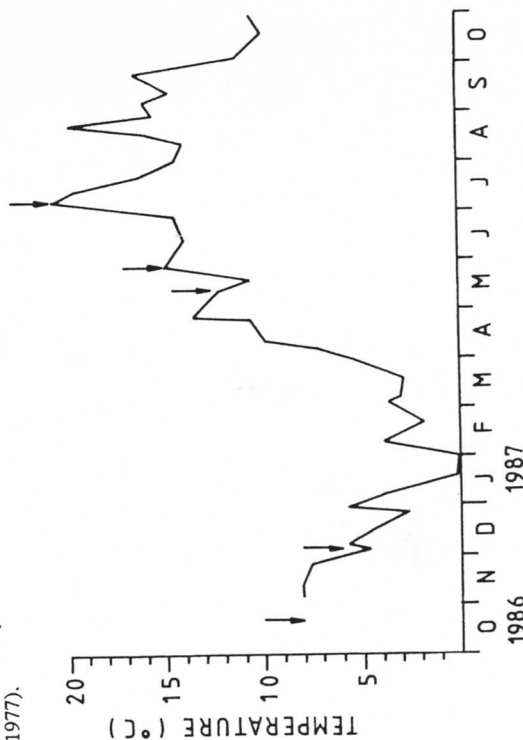


Fig. 46. Evolution hebdomadaire de la température de la rivière Ourthe (Les flèches indiquent les dates d'échantillonnage).

Tabl. XXI. Caractéristiques des trois lots expérimentaux de barbeaux d'élevage.

Femelles		Mâles	
Tailles moyennes (± SD) mm	Poids moyens (± SD) g	Tailles moyennes (± SD) mm	Poids moyens (± SD) g
Lot A : 425 ± 30 (n = 25)	917 ± 207	242 ± 24 (n = 34)	156 ± 47
Lot B : 425 ± 27 (n = 25)	874 ± 220	273 ± 23 (n = 35)	237 ± 67
Lot C : 423 ± 29 (n = 25)	882 ± 177	237 ± 32 (n = 34)	160 ± 36

Les femelles individualisées (bagues Presadom n° 1 et 2), étaient contrôlées tous les 2-3 jours. Nous vérifions leur état de maturité (présence d'ovules) par pression abdominale. Lorsqu'une femelle avait ovulé, nous extrayions ses ovules ("ponté" artificielle) (PONCIN, 1984; CH D). Les mâles étaient contrôlés 1 à 2 fois par mois.

L'étalement des périodes de maturité des mâles et des femelles, dans les différents lots expérimentaux, est représenté figure 47. Aucune prise de sang n'a été réalisée dans le lot C entre le moment du changement de photopériode (16,5L/7,5N → 8L/16N) et l'inhibition totale des mâles et femelles.

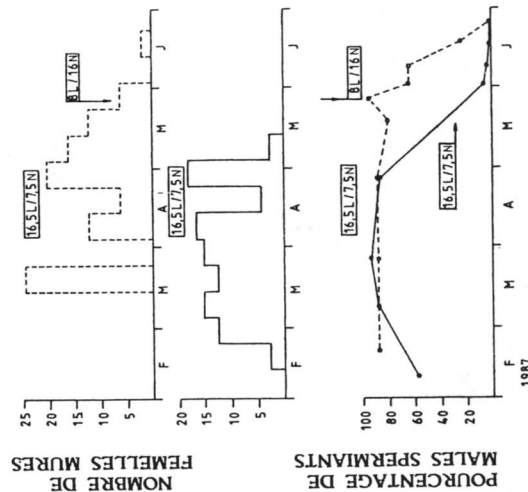


Fig. 47. Répartition temporelle du pourcentage de mâles spermiantes et du nombre total de femelles mûres (par périodes de 10 jours) pour les trois lots expérimentaux. / : lots A et B en 16,5L/7,5N (n = 69 mâles ; n = 80 femelles). / : lot C en 16,5L/7,5N suivi de 8L/16N (n = 34 mâles ; n = 25 femelles).

a) **Expérience 1 sur les femelles**

Nous avons prélevé des échantillons sur différentes femelles (1 prise de sang par femelle), en période de reproduction, soit 0, 3, 6, 9 et 12 jours après l'ovulation. Ce type d'échantillonnage permet de décrire l'évolution des différents taux hormonaux entre deux maturités successives des femelles.

L'évolution de l'I.G.S. des femelles a été caractérisée au moyen de résultats recueillis dans les mêmes conditions, mais avec des poissons de diverses populations.

b) **Expérience 2 sur les femelles**

Un suivi de l'évolution des différents taux hormonaux, entre deux pontes successives d'une même femelle, a été réalisé sur plusieurs individus (n=10). Nous avons prélevé cinq échantillons, à raison d'un tous les 4 jours, soit dès la "ponté" de la femelle ou soit à partir du 4ème jour après la "ponté".

c) **Expérience 3 sur les femelles**

Nous avons prélevé des échantillons sur des femelles inhibées (spontanément ou au moyen d'une diminution de durée d'éclairément), soit un prélèvement par femelle, soit plusieurs (tous les 4 jours) sur une même femelle. Parallèlement, l'I.G.S. a été caractérisé.

d) **Expérience 4 sur les femelles**

Nous avons prélevé des échantillons sur des femelles issues d'un lot de poissons destinés à la commercialisation mais maintenus dans des conditions comparables à celles décrites précédemment. Les poissons ont tous été disséqués et leur I.G.S. calculé. Ce type d'expérience doit permettre la mise en évidence d'une relation entre taux hormonaux et I.G.S.

e) **Expérience 1 sur les mâles**

Nous avons effectué des prélèvements sur des mâles spermiantes, à différents moments de leurs périodes de maturité. Certains individus ont été disséqués et leur I.G.S. calculé.

f) **Expérience 2 sur les mâles**

Nous avons réalisé des prélèvements sur des mâles non spermiantes, à différents moments après leur inhibition (spontanée ou par changement photopériodique). L'I.G.S. de certains individus a été calculé.

III. RESULTATS

ETUDE DES BARBEAUX EN MILIEU NATUREL

La figure 48 synthétise les différents résultats obtenus. L'I.G.S. des reproducteurs, mâles et femelles (F_{rep}) est faible en automne-hiver (octobre-décembre). Il devient maximum au moment de la reproduction (fin mai; PHILIPPART, 1977). Tous les mâles sont alors spermatisés. Après la reproduction (juillet), l'I.G.S. des mâles et des femelles retombe à sa valeur minimale, les mâles étant toujours légèrement spermatisés.

Chez les F_{rep} l'évolution annuelle du taux moyen d'œstradiol-17 β est corrélée à la reproduction et suit les mêmes variations que l'I.G.S. On note un faible taux en automne-hiver (50-100 pg/ml). Il augmente ($P < 0,001$) au mois de mai, au début de la reproduction, et diminue ensuite rapidement pour retomber à une valeur hivernale en juillet. Un cycle comparable s'observe chez les femelles immatures. Par rapport aux résultats d'automne-hiver, un taux plus élevé est observé en mai ($P < 0,05$) et en juillet (non significatif). Le taux moyen observé chez les F_{imm} (30 pg/ml) est nettement inférieur à celui des F_{rep} (435 pg/ml). L'évolution du taux moyen de testostérone chez les mâles suit le même schéma que celui décrit pour l'œstradiol chez les femelles.

Aucune variation annuelle significative du taux moyen de T3 n'a pu être mise en évidence. Ce taux semble constant pour les trois catégories de poissons étudiés (1,5-2,5 ng/ml).

L'évolution du taux de T4 est comparable chez les mâles, les F_{rep} et les F_{imm} . On observe une valeur inférieure ($P < 0,001$) en décembre, quand la température est presque minimale (2-5 °C).

ETUDE DES BARBEAUX EN CAPTIVITE

a) Expérience 1 sur les femelles

L'évolution de l'I.G.S. des femelles, entre deux pontes successives, est représentée sur la figure 49. L'I.G.S. diminue rapidement le jour où les ovules sont extraits (13 % \rightarrow 7 %). Il reste ensuite constant pendant 7 à 8 jours, avant de croître légèrement. Il atteindra à nouveau sa valeur maximale après une augmentation rapide, intervenant quelques jours avant une nouvelle maturité.

L'évolution, entre deux pontes, du taux moyen d'œstradiol-17 β , est représentée sur la figure 50. Il est calculé à partir de femelles différentes. L'expérience met nettement en évidence qu'il existe, d'une ovulation à une autre (12 à 15 jours), un cycle de libération de cette hormone. Le taux observé au moment de la ponte est de 418 pg/ml. Il diminue directement après l'extraction des ovules (313 pg/ml). Après 5-6 jours, il augmente pour atteindre sa valeur maximale (653 pg/ml) ($P < 0,025$) quelques jours avant la ponte suivante. Au vu de la figure 50, le taux moyen d'œstradiol évolue dans le temps, de manière sinusoidale.

En ce qui concerne l'évolution de T3 et T4, aucune variation significative entre deux pontes n'a pu être mise en évidence.

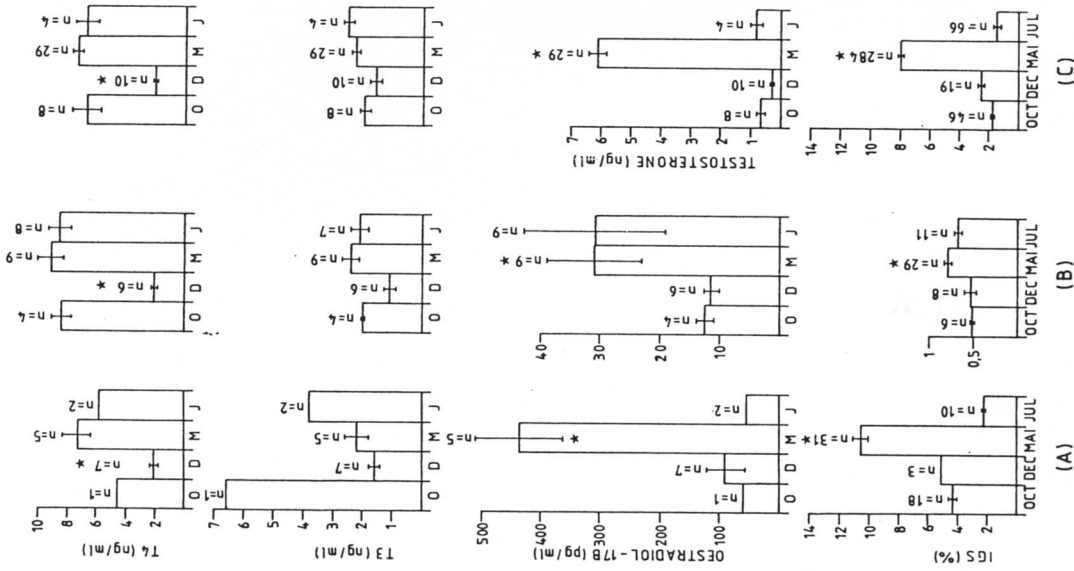


Fig. 48. Valeurs moyennes (\pm SE) de l'I.G.S. et des taux d'œstradiol-17 β , de testostérone, de T3 et de T4 chez les barbeaux capturés dans le milieu naturel.

A : femelles reproductrices.

B : femelles immatures.

C : mâles.

* Résultats significatifs : $P < 0,05$.

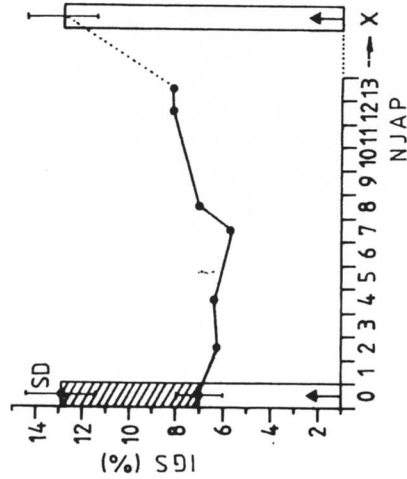


Fig. 49. Evolution, entre deux "pontes" successives, de l'I.G.S. des femelles barbeaux. NJAP : nombre de jours après la dernière ponte. En hachuré : pourcentage représenté par les ovules extraits par pression abdominale. X : date présumée de la (n+1)ème ponte.

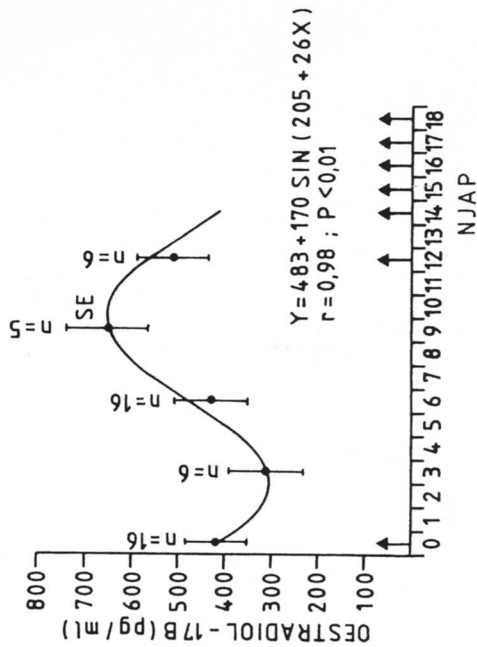


Fig. 50. Evolution, entre deux pontes successives, du taux moyen d'œstradiol-17B, chez des femelles barbeaux différentes. NJAP : nombre de jours après la dernière ponte. Les flèches indiquent les dates de pontes. Y : taux d'E2. X : nombre de jours après la ponte (considéré comme une variable continue).

b) Expérience 2 sur les femelles

La figure 51 représente l'évolution du taux moyen d'œstradiol chez les mêmes femelles, à différents moments de leur cycle reproducteur.

Il apparaît clairement que, quel que soit le moment où les premiers prélèvements ont été effectués (début ou milieu de cycle), le taux d'hormone diminue dès la première prise de sang. On constate aussi un allongement du nombre de jours entre deux pontes successives d'une femelle, puisque la première d'entre elles pond à nouveau après 19 jours, au lieu de 14-15 jours. Certaines femelles ne pondront d'ailleurs plus après les 5 prélèvements.

Il semble donc que des prises de sang consécutives, sur un même poisson, altèrent son cycle reproducteur et son cycle d'œstradiol.

En ce qui concerne les hormones thyroïdiennes, aucune variation n'a pu être mise en évidence au cours du cycle reproducteur. Il semblerait que la libération de T3 et T4 soit peu influencée par un stress quelconque.

c) Expérience 3 sur les femelles

L'I.G.S. des femelles "inhibées" est faible (2-3 %) et n'a pas évolué sur la période considérée (33 jours) (fig. 52).

Que ce soit sur les mêmes femelles ou sur des individus différents, le taux moyen d'œstradiol-17B est nettement inférieur chez les poissons "inhibés" (50-150 pg/ml) (fig. 53 et 54), par rapport aux femelles ayant débuté un cycle reproducteur (300-650 pg/ml). Aucune variation temporelle n'est observée.

Les taux de T3 et T4 sont différents de ceux observés chez les femelles en reproduction. On note une diminution du taux moyen de T3 (non significative) chez les F-, par rapport aux F+, et une augmentation ($P < 0,001$) du taux de T4 (fig. 55).

d) Expérience 4 sur les femelles

Il n'existe pas de relation entre I.G.S. et taux d'œstradiol, de T3 ou de T4. Par contre, on constate que le taux moyen d'œstradiol des femelles dont l'I.G.S. est plus petit que 2, est inférieur ($P < 0,001$) à celui des femelles avec un I.G.S. plus grand que 2 (fig. 56). Il est intéressant de remarquer que c'est à partir d'un I.G.S. > 2 que l'on observe les premiers ovaires présentant une vitellogénèse exogène (PONCIN, 1984; CH III).

Ce résultat n'apparaît ni pour T3 (taux moyen : $2,7 \text{ ng/ml} \pm 1,1 \text{ (SD)}$ $n = 34$) ni pour T4 (taux moyen : $9,5 \text{ ng/ml} \pm 4,0 \text{ (SD)}$ $n = 34$).

e) Expériences 1 et 2 sur les mâles

La figure 57 permet de comparer les taux moyens de testostérone chez des mâles spermiant (I.G.S. moyen : 4,5 %) et chez des mâles non spermiant (I.G.S. moyen : 0,9). Le taux moyen de testostérone est plus élevé chez les mâles spermiant ($P < 0,001$). Il existe une corrélation positive ($P < 0,01$; d.d.l. = 20) entre le taux de testostérone des mâles et leur I.G.S. (fig. 58).

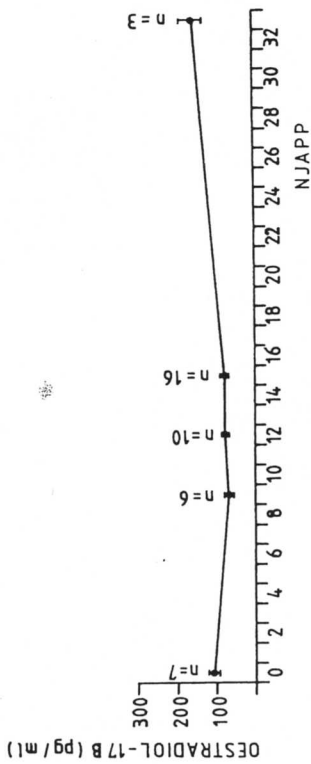


Fig. 53. Evolution du taux moyen (\pm SE) d'œstradiol-17B chez des femelles barbeaux d'élevage différentes, en dehors des périodes de reproduction. NJAPP : nombre de jours après le premier prélèvement.

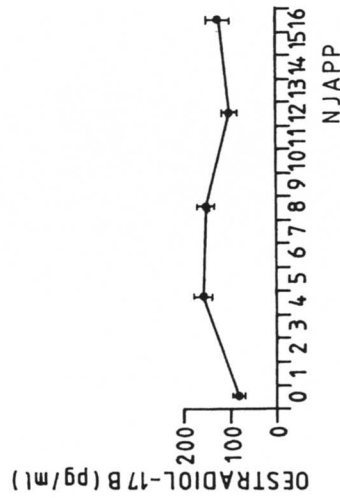


Fig. 54. Evolution du taux moyen (\pm SE) d'œstradiol-17B chez les mêmes femelles barbeaux d'élevage, en dehors des périodes de reproduction. NJAPP : nombre de jours après le premier prélèvement.

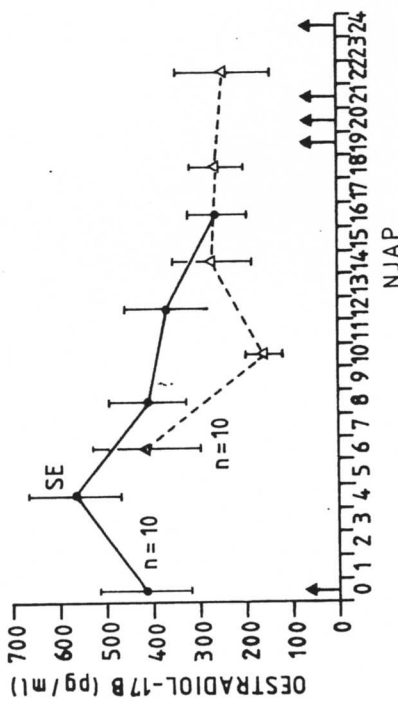


Fig. 51. Evolution, entre deux pontes successives, du taux moyen d'œstradiol-17B, chez les mêmes femelles barbeaux d'élevage. NJAP : nombre de jours après la dernière ponte. En pointillés : premier prélèvement le 6ème jour après la dernière ponte. Les fleches indiquent les dates de pontes.

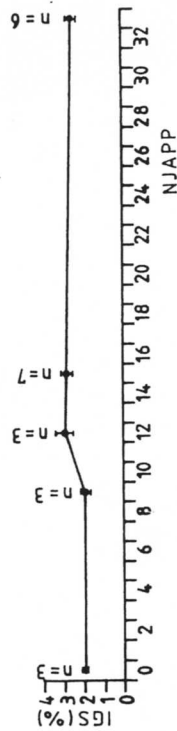


Fig. 52. Evolution, sur une période de 33 jours, de l'I.G.S. des femelles barbeaux d'élevage, en dehors des périodes de reproduction. NJAPP : nombre de jours après le premier prélèvement.

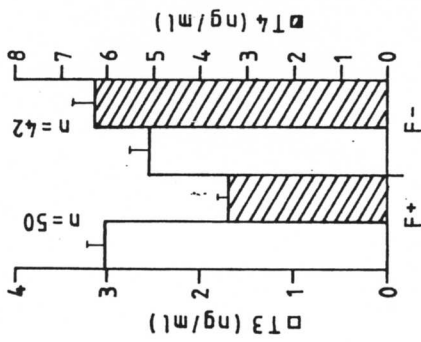


Fig. 55. Taux moyens (\pm SE) de T3 et T4 chez des femelles en période de reproduction (F+) et chez des femelles en dehors des périodes de reproduction (F-).

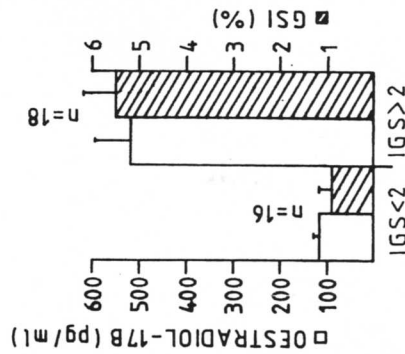


Fig. 56. Taux moyens d'œstradiol-17B (\pm SE) chez des femelles barbeaux d'élevage, dont l'I.G.S. est inférieur ou supérieur à 2 %.

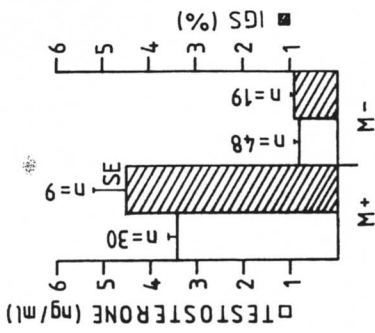


Fig. 57. Taux moyen de testostérone et I.G.S. chez des mâles spermants (M+) et non spermants (M-).

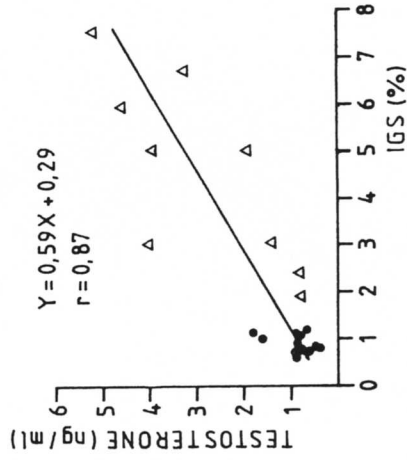


Fig. 58. Relation entre taux de testostérone et I.G.S. chez les barbeaux mâles d'élevage. Points : mâles non spermants. Triangles : mâles spermants.

Il existe aussi une corrélation ($P < 0,05$), mais négative, entre le taux de T4 et I.G.S. des mâles (fig. 59). Aucune relation de ce type n'a pu être mise en évidence en ce qui concerne T3.

Enfin, on note une diminution ($P < 0,005$) du taux moyen de T3 et une augmentation ($P < 0,001$) du taux moyen de T4 chez les mâles non spermiant, par rapport aux mâles spermiant. Ce phénomène est comparable à celui précédemment décrit pour les femelles (fig. 60).

IV. DISCUSSIONS

ETUDE DES BARBEAUX EN MILIEU NATUREL

Nous avons clairement mis en évidence l'évolution annuelle des taux d'hormones sexuelles (œstradiol-17 β chez les femelles et testostérone chez les mâles) chez les reproducteurs barbeaux, issus du milieu naturel. Un taux élevé d'œstradiol et de testostérone est observé au mois de mai, à l'approche de la reproduction. Un taux faible caractérise la saison hivernale et la période post-reproductrice. Un cycle comparable a également été mis en exergue chez les femelles immatures. Leurs taux moyens d'œstradiol sont toutefois dix fois inférieurs à ceux des femelles reproductrices.

L'évolution des cycles hormonaux annuels, liés à la reproduction, a déjà été synthétisée (CRIM, 1982; BILLARD, 1982). Chez les truites arc-en-ciel (*Salmo gairdneri*) et fario (*Salmo trutta fario*), par exemple, un taux élevé d'œstradiol est observé à l'approche de la reproduction, quand la vitellogénèse est active (BILLARD et BRETON, 1981; BOHEMEN et LAMBERT, 1981; BRETON et al., 1983 a; CRIM et IDLER, 1978; SCOTT et al., 1983; WHITEHEAD et al., 1983). LAMBERT et al. (1978) établissent une relation entre I.G.S. et taux d'E2. Une augmentation du taux d'hormone gonadotrope (GTH) plasmiqne fait suite aux taux élevés d'œstradiol (FOSTIER, 1985). Le taux de testostérone des mâles augmente pendant la spermiogénèse (SCOTT et al., 1980 a et b; BILLARD et al., 1982). L'évolution annuelle des hormones sexuelles a aussi été étudiée chez des Cyprinidae comme la carpe (*Cyprinus carpio*) où l'on observe un taux élevé d'œstradiol et de GTH plasmiqne au moment de la reproduction (BIENIARZ et al., 1978; ELEFTHERIOU et al., 1968; LEVAVI-ZERMONSKY et YARON, 1985). Un accroissement des taux d'hormones circulantes, correspondant à la reprise de la vitellogénèse, apparaît aussi en automne. Chez la tanche (*Tinca tinca*), une élévation du taux de GTH plasmiqne pendant la reproduction s'observe également (BRETON et al., 1980). De même, chez le poisson chat (*Heteropneustes fossilis*) (LAMBA et al., 1983) et le "sea bass" (*Dicentrarchus labrax*) (PRAT et al., 1985), on note une intensification du niveau d'œstradiol circulant, pendant la recrudescence ovarienne, chez les femelles et du niveau de testostérone, pendant la spermatogénèse, chez les mâles. Chez le tilapia (*Tilapia aurea*), on constate aussi une augmentation du taux d'œstradiol chez les femelles (YARON et al., 1977).

Parallèlement à l'étude des hormones typiquement sexuelles, nous avons décrit l'évolution annuelle des taux circulants de deux hormones thyroïdiennes, T3 et T4. Les taux observés restent relativement constants tout au long de l'année (rapport T4/T3 = 3,23 à 3,75). On observe toutefois un taux de T4 plus bas, en hiver, chez tous les individus. Cette diminution pourrait être causée (MATTY, 1985) par les basses températures (2-5 °C) enregistrées pendant cette saison ou par le ralentissement de l'activité alimentaire.

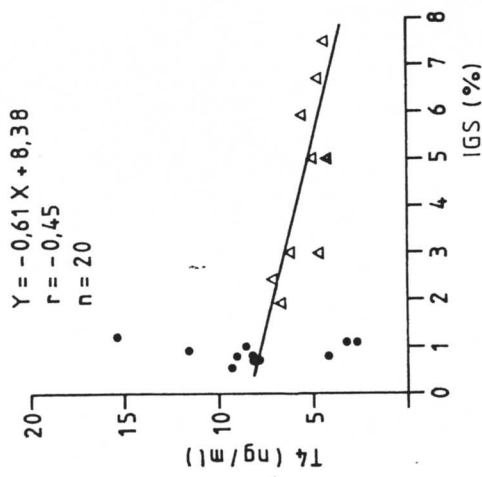


Fig. 59. Relation entre taux de T4 et I.G.S. chez les barbeaux mâles d'élevage. Points : mâles non spermiant. Triangles : mâles spermiant.

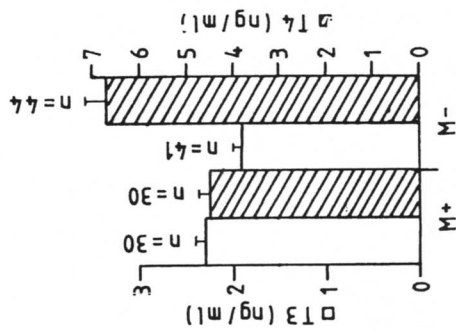


Fig. 60. Comparaison des taux moyens (\pm SE) de T3 et T4 chez des mâles spermiant (M+) et non spermiant (M-).

ETUDE DES BARBEAUX EN CAPTIVITE

Nous avons démontré l'existence d'un cycle (12-14 jours) d'œstradiol plasmiqum, entre deux ovulations successives, chez les femelles barbeaux. Si l'évolution annuelle (PETER, 1981; CRIM, 1982) et journalière (BRETON *et al.*, 1972; LAMBA *et al.*, 1983; ZOHAR *et al.*, 1986) des hormones sexuelles a déjà été décrite en détails chez plusieurs espèces, les données recueillies chez des poissons présentant des reproductions rapprochées sont nettement moins nombreuses. Nos résultats obtenus chez le barbeau contribuent à accroître les connaissances dans ce domaine.

Nous montrons qu'il ne s'agit nullement d'un cycle hormonal condensé en 12-14 jours. En effet, les femelles d'élevage, en période de reproduction, maintiennent constamment un taux élevé d'œstradiol (> 300 pg/ml), par rapport à celles qui ne se reproduisent plus (50-150 pg/ml). Les taux observés chez les premières sont comparables à ceux des femelles sauvages, au mois de mai. Les taux des secondes correspondent à ceux des femelles sauvages, aux mois de juillet, octobre ou décembre.

Nos résultats peuvent être rapprochés de ceux de SHIMIZU *et al.* (1985), qui ont réalisé une des rares études consacrées à l'évolution des cycles hormonaux, entre 2 pontes rapprochées (5 jours), chez *Acheilognathus rhombea*. Ces auteurs notent, comme chez le barbeau, un taux d'E2 constamment élevé. Ils observent un taux maximum d'E2 pendant la vitellogénèse active (2 jours après l'ovulation, 3 jours avant une nouvelle ponte). Ces résultats rejoignent ceux de BRADFORD et TAYLOR (1987) qui ont étudié le cycle reproducteur semi-lunaire (14 jours) de *Fundulus heteroclitus*. Des observations comparables ont aussi été réalisées chez le tilapia *Oreochromis mossambicus* (SMITH et HALEY, 1988), pour lequel les auteurs ont étudié l'influence des comportements parentaux sur les variations d'E2 intervenant entre deux pontes (1 ponte tous les 25 ou 40 jours).

Entre deux ovulations successives des femelles barbeaux d'élevage, on observe un niveau maximum d'œstradiol 3-4 jours avant la seconde ovulation (9 jours après la première). Outre son implication dans les processus de vitellogénèse, cette augmentation du taux d'E2 quelques jours avant la ponte, pourrait être liée à l'apparition des comportements reproducteurs (DEMSKI et HORNBY, 1982) synchronisant les partenaires ("nages de front"; GOUGNARD *et al.*, 1987), comme c'est le cas chez la truite (LILEY *et al.*, 1986 a et b).

Enfin, la diminution du taux d'E2, juste avant l'ovulation pourrait réduire la rétroaction négative (HARVEY et HOAR, 1980) qu'exercent les hormones stéroïdiennes sur l'hypothalamus et l'hypophyse, permettant une décharge ovulatoire de GTH (BRETON *et al.*, 1972). Cette hypothèse, rappelée par KOBAYASHI *et al.* (1987) a déjà été suggérée chez *Salmo gairdneri* (SCOTT *et al.*, 1983) et chez *Acheilognathus rhombea* (SHIMIZU *et al.*, 1985).

Nous avons également montré, sur des poissons d'élevage disséqués, que le taux moyen d'œstradiol des femelles, ayant débuté une vitellogénèse exogène, est nettement supérieur à celui des femelles immatures. Cette constatation rejoint celle de plusieurs auteurs, qui soulignent qu'une augmentation du taux d'œstradiol circulant intervient pendant une vitellogénèse active (HARVEY et HOAR, 1980; WHITEHEAD *et al.*, 1983). A titre de comparaison, une relation entre le développement des gonades et le taux d'E2 a aussi été mise en évidence chez une grenouille tropicale (*Dicroglossus occipitalis*) (KUHIN *et al.*, 1987).

Chez les barbeaux mâles, nous avons montré la relation existant entre le développement des gonades, la spermiation et le taux de testostérone plasmiqum. Le fait d'avoir un taux plus élevé chez les mâles spermians, et une relation linéaire positive avec l'I.G.S., confirme les résultats déjà connus chez d'autres espèces de poissons (BILLARD *et al.*, 1982).

Enfin, chez les mâles comme chez les femelles, nous avons montré une diminution importante du taux moyen de T4 et une augmentation sensible du taux de T3, pendant les périodes de reproduction. Le rapport T4/T3 est, respectivement chez les mâles et les femelles en période de reproduction, de 1,97 et 1,12. Ce rapport se trouve doublé (3,57 chez les mâles et 2,44 chez les femelles) une fois la période de reproduction terminée.

Le rôle joué par les hormones thyroïdiennes chez les poissons est multiple (MATTY, 1985). En effet, comme nous l'avons déjà signalé dans l'introduction, elles sont notamment impliquées dans les processus de maturation des gonades (DICKOFF et DARLING, 1983; SAGE, 1973). Pour rappel, la thyroxine stimule le développement ovarien chez le poisson rouge (*Carassius auratus*) (HURLBURT, 1977) et le guppy (*Poecilia reticulata*) (LAM et LOY, 1985).

Chez *Salmo gairdneri*, MILNE et LEATHERLAND (1980) montrent que l'injection de stéroïdes sexuels n'a pas d'effet sur le niveau plasmiqum d'hormones thyroïdiennes. Les mêmes auteurs citent les résultats contradictoires obtenus sur d'autres espèces. Dans une autre étude, LEATHERLAND (1985) met en évidence une diminution des taux de T3 et T4 après administration d'E2.

Il est prouvé que les hormones thyroïdiennes influencent également la croissance des poissons. MATTY (1985) cite les résultats de BARRINGTON *et al.* (1961), qui mettent en évidence la croissance accrue des truites nourries avec un aliment enrichi d'extraits thyroïdiens.

Pour ce qui est de nos expériences, le moindre rapport T4/T3 (principalement causé par une diminution de T4), observé pendant la saison de reproduction, pourrait être la conséquence d'une meilleure transformation de T4 en T3 (hormone thyroïdienne métaboliquement active), pour répondre aux besoins de la reproduction. Chez une grenouille tropicale (*Dicroglossus occipitalis*), la décroissance du taux de T4 pendant la maturation de l'ovaire peut être en partie due à une meilleure conversion de T4 en T3 (KUHIN *et al.*, 1987; VANDORPE *et al.*, 1987). Cette conversion, étudiée *in vitro* sur le rein de grenouille (*Rana ritubundata*) (VANDORPE *et al.*, 1987), est maximale pendant la période de reproduction.

V. CONCLUSIONS

Cette étude constitue une première approche, relativement complète, des cycles hormonaux liés à la reproduction chez le barbeau (*Barbus barbus*), en rivière ou en conditions d'élevage. Ce travail souligne l'intérêt de la stratégie des "pontes" répétées, adoptée par les femelles, pour des études hormonales. Une étape ultérieure consisterait à étudier le rôle joué par d'autres hormones (GTH, 17 α -20 β Pg, ...) et à préciser certains mécanismes plus spécifiques du contrôle endocrinien de la biologie reproductrice du barbeau.

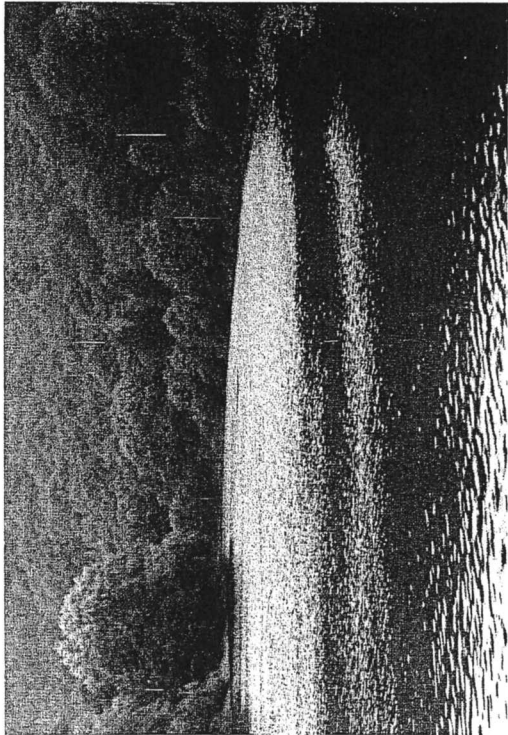


Photo. Une rivière à barbeaux : la Meuse.



Photo. L'équipe de l'Université de Liège réalise une pêche à l'électricité en vue de capturer des géniteurs barbeaux.

CHAPITRE X

Synthèse des principaux aspects du comportement de reproduction du barbeau *Barbus barbus* (L.) en aquarium

I. INTRODUCTION

Afin de compléter notre étude sur l'influence des facteurs environnementaux et hormonaux sur la reproduction des barbeaux, nous nous devions d'envisager le rôle primordial joué par les comportements sexuels.

Nous avons déjà souligné l'effet des facteurs sociaux (ex. : regroupement des sexes) qui sont indispensables à l'expression d'une activité reproductrice (les femelles mûrissent peu en l'absence de mâles; PONCIN, 1984). Mais, le comportement (parades sexuelles) est surtout important pour déterminer l'accomplissement d'une véritable ponte (au sens éthologique du terme = émission spontanée et synchronisée des ovules et du sperme).

En 1987, nous avons collaboré à des recherches sur ce thème (GOUNGARD, 1987; GOUNGARD *et al.*, 1987). Nous les présentons succinctement dans ce chapitre. Pour plus de détails concernant les méthodes utilisées, les résultats obtenus et les discussions qui en découlent, nous renvoyons le lecteur aux publications précitées.

II. MATERIEL ET METHODES

Des barbeaux d'élevage ont été maintenus en aquarium, dans les laboratoires annexes de "l'Aquarium de l'Institut de Zoologie", à Liège. Ils ont été soumis à des conditions environnementales définies (température : 20-24 °C; photopériode : 16,5L/7,5N), propices à l'accomplissement d'ovulations répétées par les femelles (PONCIN *et al.*, 1985).

Les observations ont été enregistrées à l'aide d'un magnétoscope et analysées au moyen d'un polygraphe.

III. RESULTATS ET CONCLUSIONS

Cette étude a permis d'observer, pour la première fois, le comportement reproducteur de barbeaux captifs (photo 19) et d'établir les séquences comportementales aboutissant à une tentative de ponte réussie ("simulation") ou ratée (retraite en surface de la femelle) (fig. 61). Rappelons cependant qu'une étude avait déjà été réalisée en rivière (HANCOCK *et al.*, 1976). GOUNGARD *et al.* (1987) ont décrit et interprété les différents comportements sexuels des barbeaux, en soulignant l'importance de certains d'entre eux dans la synchronisation des partenaires (fig. 62). Ainsi, on observe de nombreuses interactions ("nages de front" : tête contre opercule) entre mâles et femelles, un jour avant les premières tentatives de frai (fig. 61 et 62). Cette recherche a aussi montré que le nombre de mâles "courtisans" influence de manière significative les différentes tentatives de frai. La transition, l'enchaînement et la répartition des comportements sexuels sont affectés lorsqu'une femelle est accompagnée de 6 mâles par rapport à une autre accompagnée de 3 mâles. Enfin, notons que la femelle ne dépose ses ovules que si elle bénéficie d'un substrat de ponte adéquat (gravier).

Ces résultats ont, dans l'ensemble, confirmé ceux de HANCOCK *et al.* (1976), obtenus en milieu naturel. Grâce à l'approche expérimentale, des précisions ont toutefois pu être apportées concernant notamment les descriptions comportementales et l'influence du nombre de mâles "courtisans" sur les comportements observés.

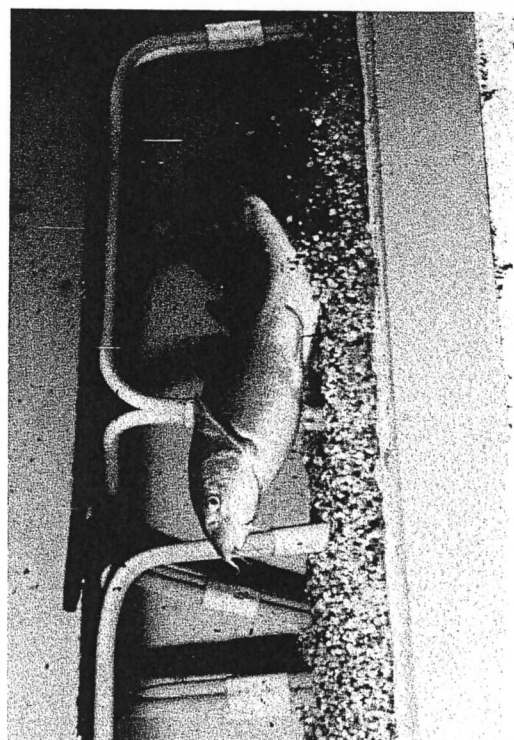


Photo 19. La femelle barbeau effectue une simulation de ponte, papille génitale appliquée sur le fond, partie antérieure du corps et nageoire caudale redressées. Cette simulation aboutit généralement à l'expulsion de quelques ovules immédiatement fécondés par les mâles (en arrière plan sur la photo).

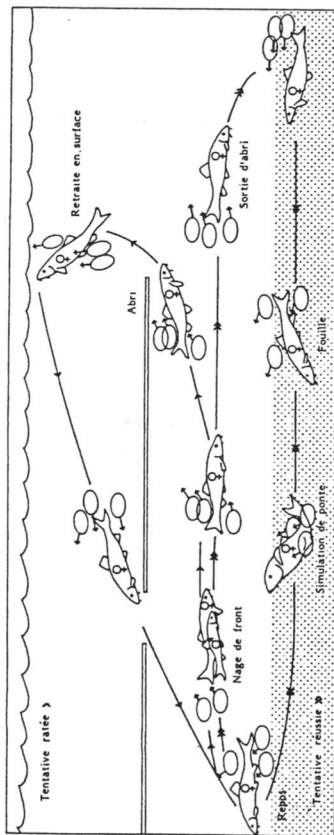


Fig. 61. Schéma synthétisant les séquences comportementales d'une femelle barbeau et de trois mâles, qui aboutissent à une simulation de ponte (tentative réussie) ou à une retraite en surface (tentative ratée). (D'après GOUNGARD *et al.*, 1987.)

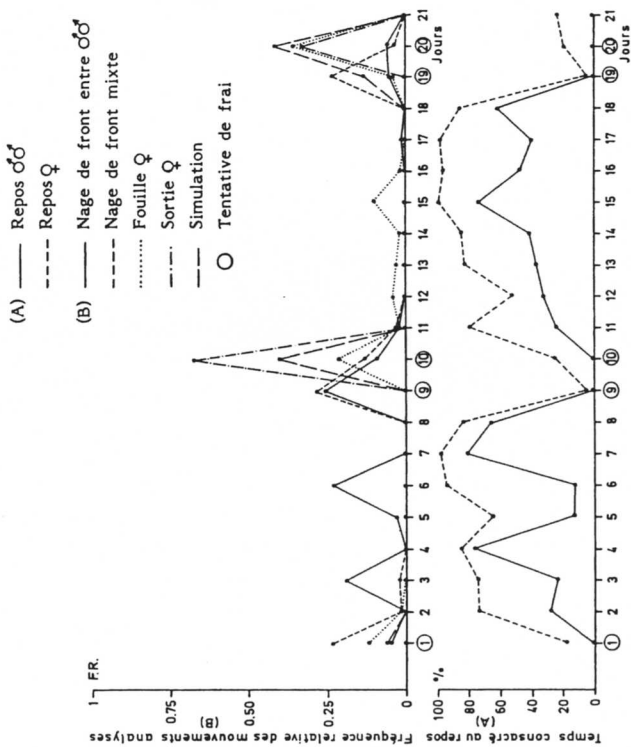


Fig. 62. Evolution des comportements, analysés sur une période couvrant trois maturités successives, d'une femelle barbeau accompagnée de trois mâles. (D'après GOUNGARD *et al.*, 1987.)

CONCLUSIONS GENERALES

Au terme de ce travail, nous pouvons considérer que nous avons atteint les objectifs que nous nous étions fixés, en dépit du contexte particulier dans lequel nous avons mené nos recherches. En effet, nous devions constamment concilier recherche fondamentale et appliquée. De plus, certaines contraintes logistiques (ex. : nombre de bassins disponibles) ne nous permettaient pas toujours de répéter les expériences.

Nous avons d'abord apporté de nouveaux éléments concernant la biologie de reproduction de deux espèces (le barbeau et le chevaïne) qui n'avaient encore jamais été étudiées expérimentalement. Rappelons que la biologie de ces poissons est fort différente de celle d'autres Cyprinidés couramment étudiés, comme la carpe *Cyprinus carpio* ou la tanche *Tinca tinca*. L'intérêt comparatif de nos recherches est donc évident.

Ensuite, nous nous sommes consacrés à l'étude de problèmes biologiques rarement abordés chez les poissons (rôles des cycles photopériodiques décroissants, photosensibilité, cycle hormonal entre pontes rapprochées, ...). Nos résultats ont permis de confirmer ceux obtenus par d'autres auteurs, apportant parfois des éléments de discussion nouveaux.

Enfin, le point fort de notre travail réside dans le type d'approche que nous avons choisi et qui concilie diverses disciplines comme l'écologie, l'éthologie, la physiologie et l'histologie. L'intégration des résultats obtenus à partir de ces disciplines a déjà été ébauchée au niveau des différents chapitres. Nous allons la compléter dans ces conclusions générales.

ETUDE COMPAREE DU BARBEAU (*BARBUS BARBUS*) ET DU CHEVAINE (*LEUCISCUS CEPHALUS*) EN CAPTIVITE

Dans la première partie de ce travail, nous nous sommes attachés à décrire la biologie de reproduction du barbeau et du chevaïne, dans des conditions comparables de captivité (bassins en circuit semi-fermé ou ouvert, rations alimentaires optimales voire supra-optimales), en eau réchauffée (20-25 °C) et en photopériode naturelle.

La maturité des barbeaux (CH I) mâles et femelles se produit tôt dans la saison (janvier-février) et est précoce en âge et en taille, par rapport à celle des individus sauvages (mai-juin). L'ovulation et spontanée, permettant l'extraction des ovules par pression abdominale. Le nombre de maturations annuelles peut être multiplié. Nous avons d'abord observé un maximum de 8 pontes (CH I) par femelle (1 ponte tous les 10-20 jours). Par la suite (CH IV), nous avons noté un maximum de 10-15 pontes.

Chez le chevaïne (CH II), on observe également une maturité précoce en âge et en taille, chez les mâles et les femelles. Nous avons mis en évidence l'existence de deux cycles annuels de maturation (janvier et mai-juillet), permettant l'induction de l'ovulation des femelles (l'ovulation spontanée n'ayant pas lieu) par la technique d'hypophysation. La possibilité d'obtenir deux pontes rapprochées au cours d'un même cycle a été discutée.

Pour tenter de mieux comprendre la biologie de reproduction de ces deux espèces, nous avons décrit les structures biométriques et histologiques des gonades des femelles (CH III). La structure ovarienne des femelles barbeaux, après une ovulation spontanée, est quadrimodale (présence dans les ovaires d'ovocytes primordiaux, prévitellogéniques, vitellogéniques et d'ovules). Le développement ovocytaire est donc asynchrone. En

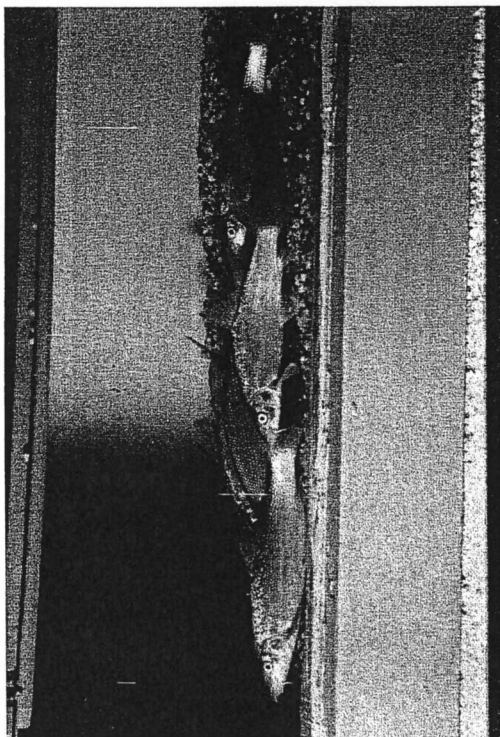


Photo. Spécimens de barbeaux en aquarium. Quatre mâles accompagnent une femelle, avant une tentative de reproduction.

période de reproduction, les ovaires possèdent en permanence tous les types d'ovocytes (dont certains en vitellogénèse avancée) ce qui permet les pontes répétées. Chez le cheval, la structure ovarienne, rendant possible une hypophysation, est trimodale (ovocytes primordiaux, prévitellogéniques et vitellogéniques ou futurs ovules). Lorsque les ovocytes prévitellogéniques sont présents en suffisance, cette structure ovarienne pourrait permettre des pontes rapprochées.

Nous avons synthétisé, dans le tableau XXII, les principaux résultats obtenus. La comparaison entre barbeaux et chevaines, captifs et sauvages, y apparaît clairement. D'une manière générale, ces deux espèces développent, en captivité, une stratégie de reproduction que l'on peut qualifier de type "r" par rapport à celle adoptée en rivière. En effet, en captivité, on note une maturité précoce en taille et en âge et une multiplication du nombre annuel de pontes. Ainsi que nous l'avons déjà souligné dans le chapitre I, le développement de ce type de "stratégie reproductrice" constitue une adaptation à des conditions environnementales nouvelles, reflet d'un milieu moins "stable" ou moins "prévisible" (MANN et MILLS, 1979). Une situation comparable s'observe chez d'autres espèces de poissons (MANN et MILLS, 1979; voir discussions du CH I), mais aussi chez des oiseaux, des reptiles et des insectes (GIESEL, 1976).

PHILPPART (1977) décrit la "stratégie reproductrice" du barbeau, en rivière, comme étant plutôt du type "K" (faible fécondité par ponte, grande taille à la maturité) et celle du cheval comme étant plutôt du type "r" (fécondité élevée). En captivité, il est difficile de faire cette distinction car le barbeau "compense" sa plus faible fécondité intrinsèque par un nombre accru de pontes (jusqu'à 15 par an).

Plus généralement, les résultats différents observés en milieu naturel et en captivité illustrent la grande "plasticité" des barbeaux et des chevaines qui, selon les conditions environnementales, adoptent une "stratégie de reproduction" se rapprochant tantôt du type "K", tantôt du type "r".

Nous avons, à plusieurs reprises, suggéré et discuté le rôle joué par les facteurs environnementaux (principalement la photopériode, la température, la nourriture et le comportement) sur la reproduction des barbeaux et des chevaines. C'est dans la deuxième partie de notre dissertation que nous avons développé en détails ces aspects de recherche. Nous avons choisi le barbeau pour mener nos expériences car, rappelons le, il constitue un matériel de recherche souple et performant.

INFLUENCE DES FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX ET HORMONAUX SUR LA REPRODUCTION DU BARBEAU (*BARBUS BARBUS*) EN CAPTIVITE

Dans un premier temps, nous avons donc étudié expérimentalement l'influence respective des différents facteurs environnementaux susceptibles de contrôler la reproduction des barbeaux captifs (fig. 63).

Nous avons démontré le rôle joué par la photopériode (CH IV). Nous avons insisté sur le fait qu'elle contrôle l'étalement et la fin des périodes de reproduction. En effet, en soumettant les poissons à un cycle photopériodique condensé en 6 mois (2 cycles par an), nous avons observé deux périodes de reproduction (janvier-mai et septembre-novembre). Nous pensons que ce phénomène provient du fait qu'une photopériode décroissante inhibe la maturité des mâles et des femelles. La photopériode semble aussi influencer la longueur des intervalles de ponte. Nous croyons avoir montré qu'une diminution de 2 heures d'éclairement (10L/14N → 8L/16N) inhibe 25 % des femelles, provoque un allongement du nombre de jours séparant deux pontes successives chez

Tabl. XXII. Comparaison des caractéristiques de la reproduction des barbeaux et des chevaines, en élevage et en milieu naturel.

CARACTÉRISTIQUES DE LA REPRODUCTION	BARBEAU (<i>BARBUS BARBUS</i>)		CHEVAINE (<i>LEUCISCUS CEPHALUS</i>)	
	CAPTIVITE (cette étude)	MILIEU NATUREL (PHILPPART, 1977)	CAPTIVITE (cette étude)	MILIEU NATUREL (PHILPPART, 1977)
Dimorphisme sexuel de la croissance (à partir de)	13 - 14 mois	4 ans	14 - 15 mois	4 ans
Température de ponte	20 °C	14 - 16 °C	20 - 25 °C	14 - 16 °C
Âge à la 1ère ponte	Mâles 10 - 12 mois Femelles 22 - 25 mois	Mâles 2 - 3 ans Femelles 7 - 8 ans	Mâles 10 - 12 mois Femelles 18 - 26 mois	Mâles 2 - 3 ans Femelles 4 - 5 ans
Taille à la 1ère ponte (cm)	Mâles 12 Femelles 18 (minimum)	13	14 - 15	16
Début des pontes annuelles	janvier - février	mai - juin	janvier	mai - juin
I.C.S. à la 1ère ponte (%)	Mâles 4 - 5 Femelles 12 - 13	Mâles 8 - 10 Femelles 10 - 11	Mâles 4 - 5 Femelles 12 - 13	Mâles 7 - 8 Femelles 12 - 13
Structure biométrique des ovaires à la ponte	(voire quadrimodale)	Trimodale	(parfois bimodale)	—
Nombre de cycles reproducteurs complets par an	2 (fév.-mai; sept.-nov.) manipulation photopériodique	1	2 (janv. juin-juillet) photopériode naturelle	1
Nombre de pontes par cycle de reproduction	10 - 15 (maximum)	1	1 (peut-être 2)	1
Spermiation	Spontanée	Spontanée	Spontanée	Spontanée
Ovulation	Spontanée	Spontanée	Induite (HYPOPHYSATION)	Spontanée
Fécondité (L : mm)	Log Fa = 2,76 log L - 3,39 (excepte 1ère ponte)	Log Fa = 3,22 log L - 4,35	Log Fa = 4,09 log L - 5,94	Log Fa = 3,74 log L - 4,92
Influence de la photopériode	Inhibition de la ponte	Effet comparable à celui observé en captivité ?	Inhibition de la ponte par photopériode décroissante	Effet comparable à celui observé en captivité ?

d'autres et entraîne une diminution du nombre de mâles spermants. Nous avons développé, de manière détaillée, les études photopériodiques car, peu de recherches complètes avaient été réalisées chez des poissons Cyprinidés des régions tempérées. Ce type d'étude a principalement été effectué chez les Salmonidés (BILLARD *et al.*, 1978; BYE, 1984) pour lesquels une décroissance de la durée d'éclaircissement (correspondant aux conditions automnales, dans l'hémisphère nord) stimule la maturation et induit la ponte.

Nous nous sommes ensuite intéressés à l'influence de la température (CH VII), en soumettant les barbeaux au régime thermique naturel d'une rivière (la Meuse à Huy; 0-5 °C en hiver, 20-25 °C en été). La spermiation des mâles et la ponte des femelles sont fortement influencées par l'élévation printanière de la température. Elles débutent en mai-juin, quand celle-ci atteint 16-18 °C. Les femelles pondent tout au plus 2 fois (en juin et en juillet). C'est l'action conjuguée de la température et de la nourriture qui semble déterminer (par l'intermédiaire des réserves énergétiques accumulées avant la reproduction) le nombre de pontes des femelles. En effet, le rôle de ces facteurs est difficilement dissociable puisque la quantité d'aliment consommable et assimilable augmente avec la température. Température et nourriture influencent également la croissance, ainsi que l'âge et la taille de maturité des mâles et des femelles (CH I et CH VII).

Nous n'avons pas étudié expérimentalement l'influence de la quantité de nourriture disponible sur la reproduction des barbeaux. Ce type d'étude a déjà été réalisé en détails chez diverses espèces parmi lesquelles le tilapia (*Oreochromis niloticus*) (MELARD, 1986) et l'épinoche (*Gasterosteus aculeatus*) (WOOTTON, 1973a, 1977, 1979). C'est la raison pour laquelle il ne nous a pas semblé prioritaire d'entreprendre des recherches semblables chez le barbeau, compte tenu des problèmes logistiques qu'elles impliquent (nécessité de disposer d'un plus grand nombre de bassins ou aquariums expérimentaux). Toutefois, nous nous sommes intéressés à la croissance somatique, à la production sexuelle et à l'efficacité de conversion alimentaire des barbeaux (CH VIII). Nous avons entre autres envisagé les interactions entre croissance somatique et production sexuelle. Ces deux phénomènes sont nettement antagonistes. En effet, en période de reproduction, la production somatique des mâles et des femelles est faible, voire nulle ou négative (perte de poids). Chez les femelles, on note une succession de gains et de pertes de poids, conséquence des différentes pontes rapprochées. La croissance somatique reprend dès que la reproduction est terminée. Il existe une corrélation positive entre la production sexuelle totale des femelles et leur taux individuel de croissance en poids, calculé en dehors des périodes de reproduction. Il semblerait donc que certaines femelles soient plus performantes. La fécondité par ponte des femelles d'élevage est comparable à celle des barbeaux sauvages (voir tableau XXII pour les équations). Cependant, en captivité, la production sexuelle est plus faible à la première et, peut-être, à la dernière ponte. Enfin, l'efficacité de conversion alimentaire brute des femelles est de 19,3 % (moyenne) pendant les périodes de reproduction. Elle n'est que de 10,1 % en dehors des périodes de ponte. Cette différence est discutée.

Pour être complets, nous avons envisagé le rôle primordial joué par les comportements sexuels sur la reproduction des barbeaux (CH X). Les facteurs sociaux (ex. : regroupement des sexes) sont indispensables à l'expression d'une activité reproductrice (les femelles mûrissent peu en l'absence de mâles). En conséquence, nous pouvons considérer que ces facteurs influencent le nombre de pontes par femelle. De plus, le comportement détermine l'accomplissement d'une véritable ponte (au sens éthologique du terme = émission spontanée et synchronisée des gamètes), à condition que certains facteurs du milieu (substrat de ponte) soient présents.

Dans un deuxième temps, nous avons étudié le "lien" existant entre "environnement" et "ponte" (fig. 63).

Dans le cas précis de l'action de la durée d'éclaircissement, nous avons montré, sur base de deux expériences, que ce n'est pas la quantité totale de lumière reçue qui détermine l'activité reproductrice des barbeaux (spermiation des mâles et ovulation des

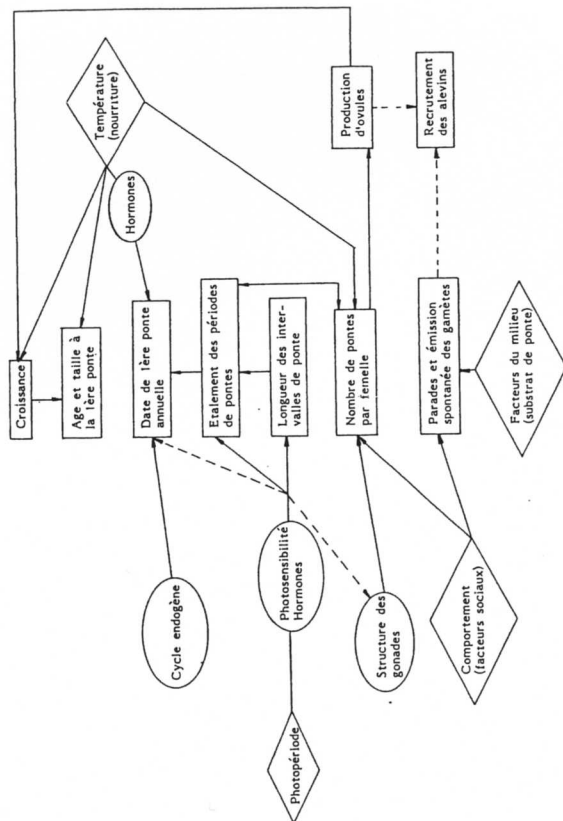


Fig. 63. Schéma synthétisant, d'après nos expériences, l'influence des facteurs environnementaux (<=>) sur les divers paramètres de la reproduction des barbeaux (□). Les facteurs internes intermédiaires sont également représentés (○). Explications dans le texte.

femelles), mais bien la distribution des périodes lumineuses au cours du nyctémère. Dans une de ces expériences, nous avons utilisé des poissons mûrs, maintenus en 10L/14N. Nous les avons soumis soit à un régime lumineux de 6L/2N/2L/14N, soit à 8L/16N. Dans l'autre expérience, nous avons utilisé des poissons mûrs, maintenus en 16,5L/7,5N. Nous les avons soumis soit à 6L/8,5N/2L/7,5N, soit à 8L/16N. Les périodes de maturité des mâles et des femelles se prolongent plus longtemps en 6L/2N/2L/14N et en 6L/8,5N/2L/7,5N par rapport à celles des individus soumis à 8L/16N. De plus, le nombre moyen de pontes par femelle (après le changement photopériodique) est significativement plus élevé en 6L/2N/2L/14N et en 6L/8,5N/2L/7,5N. Cette démonstration permet de supposer l'existence, chez le barbeau, d'un cycle journalier de photosensibilité (CH V), par l'intermédiaire duquel le poisson perçoit les variations de la photopériode.

Nous avons également suggéré la présence, chez le barbeau, d'un cycle endogène (CH VI) circannuel de reproduction. Cette hypothèse se base sur une expérience dans laquelle nous avons maintenu des barbeaux mâles et femelles, durant trois années consécutives, dans des conditions environnementales constantes (photopériode : 8L/16N). La spermiation des mâles et l'ovulation des femelles débutent spontanément (en janvier chez les mâles et en mars chez les femelles), en dépit de l'absence de variations annuelles des facteurs environnementaux. Toutefois, au fil des années, la reproduction perd progressivement de son "intensité" (diminution du nombre moyen de pontes par femelle; périodes de maturité moins étendues) et semble complètement terminée au bout de 3-4 ans. Nous avons comparé ces résultats à ceux d'une expérience parallèle dans laquelle nous avons soumis les poissons, d'abord deux années consécutives à un cycle photopériodique annuel naturel puis, une troisième année, à une photopériode stabilisée en 16,5L/7,5N. La troisième année, nous notons une diminution de l'étendue des périodes de maturité et du nombre moyen de pontes par femelle. Ces résultats confirment ceux de la première expérience, en 8L/16N. Afin d'expliquer l'atténuation progressive des processus de reproduction, nous avons émis l'hypothèse (CH VI) qu'une diminution de durée d'éclairement est nécessaire à la restauration de certaines fonctions physiologiques indispensables à la reproduction des barbeaux (restauration d'ovocytes chez les femelles ?).

Nous avons ensuite décrit le cycle hormonal (CH IX) des barbeaux sauvages et captifs. En milieu naturel, nous avons montré que les variations annuelles des taux d'hormones sexuelles sont liées à la reproduction. Les taux d'E2 chez les femelles et de testostérone chez les mâles sont maxima en mai-juin. Ces résultats rejoignent ceux déjà connus pour diverses espèces de poissons, mais ils devaient être mis en évidence chez le barbeau, pour lequel cet aspect de sa biologie était encore inconnu à ce jour. En captivité, nous avons porté une attention particulière à l'étude des variations hormonales intervenant lors des pontes répétées des femelles et à la caractérisation des taux hormonaux, pendant et en dehors des périodes de reproduction. Nos résultats apportent des éléments de discussion nouveaux car on relève peu d'études endocrinologiques consacrées à des espèces à pontes multiples. Entre deux pontes rapprochées des femelles barbeaux, le taux d'E2 est constamment élevé (> 300 pg/ml) et varie de manière sinusoidale, avec une valeur maximale quelques jours avant une nouvelle ovulation. En dehors des périodes de reproduction, le taux d'E2 est faible (100 pg/ml) et constant. Le taux moyen de testostérone est significativement supérieur chez les mâles spermiantes par rapport aux individus non spermiantes. Nous avons établi la relation linéaire existant entre taux de testostérone et indice gonadosomatique des mâles. Les taux de T4 des mâles et des femelles sont faibles pendant la reproduction et élevés une fois celle-ci terminée. Au contraire, le taux de T3 des mâles mûrs est significativement plus élevé que celui des mâles non mûrs. Chez les femelles, cette différence, bien qu'apparente, n'est pas significative.

Nous venons donc de rappeler l'influence respective de facteurs environnementaux (photopériode, température, nourriture, comportement, facteurs du milieu) sur différents paramètres de la reproduction des barbeaux (nombre de pontes par femelle,

étalement des périodes de ponte, ...) (fig. 63). Des facteurs endogènes (hormones, cycle journalier de photosensibilité, ...) sont les fondements physiologiques par l'intermédiaire desquels les variables de l'environnement exercent leur action. On comprend aisément (voir fig. 63), qu'en fin de compte, l'environnement détermine la production sexuelle et le recrutement des alevins.

LE CONTROLE DE LA REPRODUCTION DES BARBEAUX SAUVAGES

Sur base de nos résultats, il est possible d'avancer plusieurs hypothèses concernant le contrôle du cycle annuel de reproduction des barbeaux sauvages.

L'augmentation post-hivernale de la température est responsable de la reprise de la maturation. La photopériode ne semble alors jouer qu'un rôle accessoire (CH VII). Lorsque la température atteint 15-16 °C, en mai-juin, la ponte peut avoir lieu (CH VII). Elle dépend des facteurs comportementaux qui en établissent les modalités (CH X). Si la ponte a eu lieu tôt dans l'année (en mai) et que les conditions du milieu sont restées favorables (température élevée; nourriture abondante), il est possible qu'une seconde ponte, voire une troisième, aient lieu en juin ou en début juillet (CH I, III, VII). Par après, aucune reproduction n'est plus possible car la diminution de la durée d'éclairement qui intervient dès le début juillet, inhibe les poissons (CH IV). Il est raisonnable de penser (CH VI) que, par la suite, cette diminution de photopériode est responsable (peut-être par action conjuguée avec la température) de la restauration de certaines fonctions physiologiques indispensables aux pontes ultérieures (reprise de la gamétogenèse ?). Enfin, le nombre de pontes réalisables dépendrait également des conditions hivernales, peut-être par l'intermédiaire des réserves énergétiques accumulées et mobilisables avant la reproduction (CH VII).

Ultérieurement, il serait très intéressant d'étudier expérimentalement l'influence des facteurs environnementaux sur les cycles reproducteurs d'autres espèces et sous-espèces de barbeaux, peuplant principalement la partie méditerranéenne de l'Europe (ex. : *Barbus meridionalis*, *Barbus plebejus*, *Barbus comiza*, ...). Ces recherches permettraient de juger de l'adaptation du genre *Barbus* à des conditions environnementales (photopériode, température, ...) parfois fort différentes. L'étude d'individus hybrides serait aussi d'un grand intérêt, pour évaluer la transmission des différents potentiels reproducteurs des parents. C'est une des perspectives de recherche envisagées par notre laboratoire, puisque l'hybridation artificielle de *Barbus barbus* et *Barbus meridionalis* vient d'être réalisée par notre équipe, au CERER-pisciculture à Tihange, dans le cadre d'une collaboration avec l'Institut des Sciences de l'Évolution de l'UST-Montpellier.

APPLICATIONS TECHNOLOGIQUES DU TRAVAIL

En guise de conclusion finale, nous rappellerons que les implications économiques et industrielles des recherches présentées dans cet ouvrage sont multiples.

On peut considérer qu'à l'heure actuelle, nos études sur le barbeau et le cheveine, ont permis le développement de l'élevage semi-industriel de ces deux espèces qui représentent un potentiel nouveau pour la pisciculture de repeuplement en Europe (PHILIPPAERT *et al.*, 1987 b) (Photo 20).

D'autre part, la maîtrise totale du cycle de reproduction du barbeau constitue le point de départ de nouvelles recherches récemment entreprises dans notre laboratoire. Les principales orientations adoptées sont :

- 1° les études génétiques (gynogénèse, polypléidisation) (M. CASTELLI *et al.*, sous presse) et,
- 2° le radio-pistage (E. BARAS, programme FNRS 1987-1989).

Enfin, les techniques mises au point chez le barbeau et le cheveine ont été appliquées 1° à des espèces "nouvelles" comme le goujon (*Gobio gobio*) (au CERER-Tihange, MELARD *et al.*, en préparation), 2° à des poissons ornementaux d'aquarium, comme les labéos (*Labeo bicolor* et *Labeo frenatus*) (à "Piscisol", LIBOIS *et al.*, 1988; PONCIN *et al.*, sous presse) et 3° à des espèces "conventionnelles" (tanches, carassins dorés, carpes kois, ...) (à Piscimeuse S.A. et à Thumaidé).

En pisciculture, la maîtrise de la reproduction est une étape essentielle pour le développement de nouveaux élevages. Les recherches, de notre équipe, en la matière laissent actuellement apparaître des horizons nouveaux dans le domaine de l'aquaculture 1° des poissons ornementaux d'aquarium (ex. : expériences sur les labéos), où de nombreuses espèces de grande valeur commerciale sont encore à domestiquer et 2° des nombreuses espèces tropicales destinées à la production commerciale ou au repeuplement des milieux artificiels ou naturels. Des recherches dans ce sens vont bientôt commencer au CERER-Tihange sur des espèces du fleuve Zaïre (*Distichodus* et *Acheilognathus*, programme de doctorat de M. MUZIGUA). Il ne fait aucun doute que la réalisation de ce programme va directement profiter des acquis technologiques de notre étude.



Photo 20. Repeuplement d'une rivière avec des barbeaux et cheveines d'élevage.

SUMMARY

This paper reports on the environmental and hormonal control of the reproduction of two European cyprinids : the barbel *Barbus barbus* (L.) and the chub *Leuciscus cephalus* (L.). Only few experimental studies have been devoted to these species. Moreover, they are economically interesting for restocking fishculture.

In the first part of this study, the comparison is made between the reproductive biology of barbels and chubs, in similar conditions of captivity (tanks in a semi-closed recirculating system or in an open system, feeding to satiety), in heated water (20-25 °C) and under natural photoperiod.

The male and female barbels (chapter I) mature early in the year (January-March), compared with the natural spawning time (May-June). Moreover, they mature at a significant smaller age and length than in rivers. Females ovulate spontaneously, allowing ova to be extracted by stripping. They can spawn 8 times, at 10-20 day intervals, during a reproductive season (January-July). Further (chapter IV), 15 spawnings (maximum) are observed. The number of days between two successive spawnings decreases when daylength increases, for the females having already spawned before the photoperiod reaches 14,8 Light / 9,2 Dark.

The chubs (chapter II) also mature early in the year and at a smaller age and length than in rivers. Two cycles of annual sexual maturation are observed (January and May-July). Ovulation in the females has to be induced by hypophyisation. The existence of a third annual maturity and the possible photoperiodic control of the reproduction processes are discussed. The total weight and number of ova produced by captive female chubs are similar to those produced by wild spawners.

In chapter III, we try to explain, using ovarian structures, the two different reproductive strategies of the female chubs and barbels, in captivity. The distribution of intraovarian oocytes of female barbels, just after ovulation, is quadrimodal (including primary oocytes, oocytes with vacuoles, vitellogenic oocytes and ova). Thus, oocyte development is not a synchronized process. During the reproductive periods, all the stages of the oocyte development can be found in the ovaries (some oocytes are in late vitellogenesis). This structure of the ovaries allows repeated spawnings. The ovarian structure of the chub, just after hypophyisation, is trimodal (including primary oocytes, oocytes with vacuoles and ova). This structure could allow closely happening spawnings if there are enough vacuolized oocytes. This hypothesis is discussed.

In the second part of this work, the barbel is used to experiment the effect of environmental (photoperiod, temperature, food, behaviour) and hormonal (estradiol-17 β , testosterone, T3, T4) factors on its reproduction.

Chapter IV describes the effects of photoperiod. When barbels are submitted to an annual photoperiodic cycle contracted to 6 months (2 cycles in a year), two reproductive periods are observed (January-May and September-November). This phenomenon is certainly the consequence of the inhibiting effect of a decreasing photoperiod on the sexual maturity of both males and females. Our study also seems to demonstrate that a 2 hour decrease of daylength inhibits 25 % of the females, induces a lengthening of the intervals between two successive spawnings and induces the decrease of the number of spermiating males.

Chapter V reports on photosensitivity. In a first experiment, the reproducers previously maintained under 10L/14D are submitted to 6L/2D/2L/14D or to 8L/16D. In the second experiment, the barbels previously maintained under 16,5L/7,5D are submitted to 6L/8,5D/2L/7,5D or 8L/16D. The maturity of the females and males remains a longer

time under 6L/2D/2L/14D or 6L/8.5D/2L/7.5D than under 8L/16D. Moreover, the average number of spawnings for each female (once photoperiod has been changed) reaches a significantly higher value when the fish are submitted to 6L/2D/2L/14D or 6L/8.5D/2L/7.5D. It is not the amount of light which maintains the reproduction, but the daily distribution of light periods. These results suggest the existence of a daily rhythm of photosensitivity in the barbel.

Chapter VI describes the results obtained with barbels maintained, during three years, under constant environmental conditions (photoperiod: 8L/16D). The spermiation of the males and the ovulation of the females begin spontaneously (January in the males and March in the females), suggesting the existence of a circannual rhythm of reproduction. However, the reproduction loses progressively its "intensity" (decrease of the average number of spawnings for each female; shorter reproductive periods) and seems completely ended after 3-4 years.

We compare these results with those of another experiment in which barbels are submitted during two consecutive years to a simulated natural photoperiod and, during a third one, to a constant photoperiod of 16.5L/7.5D. In the third year, the length of reproductive periods and the average number of spawnings for each female decrease. These results confirm those of the first experiment under 8L/16D.

In chapter VII, we study the spawning of barbels submitted (in tank) to the natural water temperature of the river Meuse in Belgium (0-5 °C in winter, 20-25 °C in summer). The spermiation of the males and the ovulation of the females take place in spring (May-June), according to the temperature increase (16-18 °C). The females spawn two times during the reproductive period (June and July). At last, growth is related to temperature level, as it has been described in rivers, with wild barbels.

In chapter VIII, we study the somatic growth, the sexual production and the food conversion efficiency of cultured barbels. While reproducing, their somatic growth is low, sometimes null or negative (loss of weight). In the females, there are successive gains and losses of weight, consequence of the repeated spawnings. Somatic growth begins once reproduction is ended. There is a positive correlation between the amount of the sexual production of the females and their individual growth rate (in weight), calculated outside the reproductive periods. It seems that some females are more efficient. The fecundity of captive females (for each spawning) is similar to the one of wild barbels. However, in captivity, the sexual production is smaller at the first and perhaps at the last spawning. At last, food conversion efficiency of the females is 19.3 % (average) during the reproductive periods. It is 10.1 %, outside those periods.

Chapter IX describes the hormonal cycles of captive and wild barbels. The hormone levels of wild barbels is related to reproduction: estradiol-17B (E2) levels in the females and testosterone levels in the males are maxima in May-June. In captive females the period between two successive ovulations is characterized by high E2 levels (> 300 pg/ml) and a sinusoidal variation of these E2 levels (a maximum E2 level is found a few days before a new ovulation). Outside the reproductive periods the E2 plasma concentration is significantly lower (100 pg/ml) and the variation is absent. The spermiating males show significantly higher testosterone plasma values than the non spermiating ones. There is a significant linear correlation between the testosterone levels and the gonadosomatic index in the males. The thyroxine (T4) concentrations of the males and females are low during reproduction. They are high outside reproductive periods. The opposite is noticed for the plasma triiodothyronine (T3) concentrations. Spermiating males have a higher T3 plasma concentration if compared to non spermiating ones whereas no significant difference is seen for the females.

At last, chapter X reports on the spawning behaviour of cultured barbels held in aquaria. The behaviour determines a "true spawning" (spontaneous and synchronized expelling of sexual products) if there is a spawning substrate.

This work ends with general conclusions which synthesize and organize the different results. We also express the hypotheses discussed about the control of the reproduction of wild barbels. At last, the main applications of our researches in aquaculture are considered.

RESUME

Cette étude aborde différents aspects du contrôle environnemental et hormonal de la reproduction de deux Cyprinidés Européens : le barbeau *Barbus barbus* (L.) et le cheveine *Leuciscus cephalus* (L.). Ces espèces n'ont pratiquement jamais été étudiées expérimentalement. De plus, elles sont économiquement intéressantes pour la pisciculture de repeuplement.

Dans la première partie de ce travail, nous comparons la biologie de reproduction de barbets et de cheveines élevés dans des conditions comparables de captivité (bassins en circuit semi-fermé ou ouvert, alimentation à satiété), en eau réchauffée (20-25 °C) et en photopériode naturelle.

La maturité des barbets mâles et femelles (chapitre I) se produit tôt dans la saison (janvier-mars) et est précoce en âge et en taille, par rapport à celle des individus sauvages (mai-juin). L'ovulation est spontanée, permettant l'extraction des ovules par pression abdominale. Le nombre de maturations annuelles peut être multiplié. Nous avons d'abord observé un maximum de 8 pontes par femelle (1 ponte tous les 10-20 jours). Par la suite (CH IV), nous avons noté un maximum de 10-15 pontes. Enfin, il apparaît que le nombre de jours séparant deux pontes successives diminue parallèlement à l'augmentation de durée d'éclairage, pour les femelles ayant pondu sous des photopériodes inférieures à 14,8L/9,2N.

Chez le cheveine (chapitre II), on observe également une maturité précoce en âge et en taille chez les mâles et les femelles. Nous avons mis en évidence l'existence de deux cycles annuels de maturation (janvier et mai-juillet), permettant l'induction de l'ovulation des femelles (l'ovulation spontanée n'ayant pas lieu) par la technique d'hypophysation. L'éventualité d'une troisième maturité annuelle et la possibilité d'un contrôle photopériodique des processus de reproduction sont discutées. Le poids total et le nombre des ovules produits à chaque ponte par les femelles captives sont comparables à ceux obtenus chez des cheveines en milieu naturel.

Dans le chapitre III, nous tentons d'expliquer, au moyen des structures ovariennes, les stratégies reproductrices différentes qu'adoptent en captivité les femelles barbets et cheveines. La structure ovarienne des femelles barbets, après ovulation spontanée, est quadrimodale (présence dans l'ovaire d'ovocytes primordiaux, prévitellogéniques, vitellogéniques et d'ovules). Le développement oocytaire est donc asynchrone. En période de reproduction, les ovaires possèdent en permanence tous les types d'ovocytes (dont certains en vitellogénèse avancée) ce qui permet les pontes répétées. Chez le cheveine, la structure ovarienne, juste avant une hypophysation, est trimodale (ovocytes primordiaux, prévitellogéniques et vitellogéniques ou futurs ovules). Lorsque les ovocytes prévitellogéniques sont présents en suffisance, cette structure ovarienne pourrait permettre des pontes rapprochées. Cette éventualité est discutée.

Dans la deuxième partie de ce travail, nous utilisons le barbeau en tant que support d'expériences spécifiques, visant à mettre expérimentalement en évidence l'influence respective des facteurs environnementaux (photopériode, température, nourriture, comportements) et hormonaux (œstradiol-17B, testostérone, thyroxine et triiodothyronine) sur sa reproduction.

Dans le chapitre IV, nous nous intéressons à l'effet de la photopériode. En soumettant les poissons à un cycle photopériodique condensé en 6 mois (2 cycles par an), nous observons deux périodes de reproduction (janvier-mai et septembre-novembre). Nous pensons que ce phénomène provient du fait qu'une photopériode décroissante inhibe la maturité des mâles et des femelles. Nous croyons avoir également montré qu'une diminution de 2 heures (10L/14N → 8L/16N) d'éclairement inhibe 25 % des femelles, provoque un allongement du nombre de jours séparant deux pontes successives chez les autres et entraîne une diminution du nombre de mâles spermatisés.

Le chapitre V est consacré à l'étude des mécanismes d'action de la durée d'éclairement. Dans une première expérience, nous avons utilisé des mâles et des femelles mârs maintenus en 10L/14N. Nous les avons soumis soit à un régime lumineux de 6L/2N/2L/14N soit à 8L/16N. Dans une deuxième expérience, nous avons utilisé des poissons mârs, maintenus en 16,5L/7,5N. Nous les avons soumis soit à 6L/8,5N/2L/7,5N, soit à 8L/16N. Les périodes de maturité des mâles et des femelles se prolongent plus longtemps en 6L/2N/2L/14N et en 6L/8,5N/2L/7,5N par rapport à celles des individus soumis à 8L/16N. Le nombre moyen de pontes par femelle (après le changement de photopériode) est significativement plus élevé en 6L/2N/2L/14N et en 6L/8,5N/2L/7,5N. Il apparaît donc que ce n'est pas la quantité totale de lumière reçue qui permet le maintien de l'activité reproductrice mais bien la distribution des périodes lumineuses au cours du nyctémère. Cette démonstration permet de supposer l'existence d'un rythme journalier de photosensibilité chez le barbeau.

Le chapitre VI décrit les résultats obtenus avec des barbeaux mâles et femelles maintenus, durant trois années consécutives, dans des conditions environnementales constantes (photopériode : 8L/16N). Il apparaît que la spermiation des mâles et l'ovulation des femelles débutent spontanément (en janvier chez les mâles et en mars chez les femelles), ce qui suggère l'existence d'un rythme reproducteur annuel endogène. Toutefois, au fil des années, cette reproduction perd progressivement de son "intensité" (diminution du nombre moyen de pontes par femelle; périodes de maturité moins étendues) et semble complètement terminée au bout de 3-4 ans. Nous avons comparé ces résultats à ceux d'une expérience parallèle dans laquelle nous avons soumis les poissons, d'abord deux années consécutives, à un cycle photopériodique annuel naturel puis, une troisième année, à une photopériode stabilisée en 16,5L/7,5N. La troisième année, nous notons une diminution de l'étendue des périodes de maturité et du nombre moyen de pontes par femelle. Ces résultats tendent à confirmer ceux de la première expérience, en 8L/16N.

Dans le chapitre VII, nous avons étudié la ponte de barbeaux soumis au régime thermique naturel d'une rivière (la Meuse à Huy; 0-5 °C en hiver, 20-25 °C en été). La spermiation des mâles et la ponte des femelles sont fortement influencées par l'élévation printanière de la température. Elles débutent en mai-juin quand celle-ci atteint 16-17 °C. Les femelles pondent tout au plus 2 fois (en juin et en juillet). Enfin, chez les mâles comme chez les femelles, on observe des patrons saisonniers de croissance en poids et en longueur comparables à ceux décrits pour les barbeaux du milieu naturel.

Le chapitre VIII est voué à l'étude de la croissance somatique, de la production sexuelle et de l'efficacité de conversion alimentaire des barbeaux. En période de reproduction, la production somatique des mâles et des femelles est faible, voire nulle. Chez les femelles, on note une succession de gains et de pertes de poids, conséquence des différentes pontes rapprochées. La croissance somatique reprend dès la reproduction terminée. Il existe une corrélation positive entre la production sexuelle totale des femelles et leur taux individuel de croissance en poids, calculé en dehors des périodes de reproduction. Il semble donc que certaines femelles soient plus performantes. La fécondité par ponte des femelles d'élevage est comparable à celle des barbeaux sauvages. Toutefois, en captivité, la production sexuelle est plus faible à la première et, peut-être, à

la dernière ponte. Enfin, l'efficacité de conversion alimentaire brute des femelles est de 19,3 % (moyenne) pendant les périodes de reproduction. Elle n'est que de 10,1 % (moyenne), en dehors des périodes de ponte.

Le chapitre IX décrit le cycle hormonal des barbeaux, sauvages et domestiques. En milieu naturel, nous avons montré que les variations annuelles des taux d'hormones sexuelles sont liées à la reproduction : les taux d'E2 chez les femelles et de testostérone chez les mâles sont maxima en mai-juin. En captivité, entre deux pontes rapprochées des femelles, le taux d'E2 est constamment élevé (> 300 pg/ml) et varie de manière sinusoidale, avec une valeur maximale quelques jours avant une nouvelle ovulation. En dehors des périodes de reproduction, le taux de E2 est faible (100 pg/ml) et constant. Le taux moyen de testostérone est significativement supérieur chez les mâles spermatisés par rapport aux individus non spermatisés. Nous avons établi la relation linéaire existant entre le taux de testostérone et l'indice gonadosomatique des mâles. Les taux de T4 des mâles et des femelles sont faibles pendant la reproduction et élevés une fois celle-ci terminée. Au contraire, le taux de T3 des mâles mârs est significativement plus élevé que celui des mâles non mârs. Chez les femelles, cette différence, bien qu'apparente, n'est pas significative.

Enfin, le chapitre X synthétise les résultats relatifs à l'influence des comportements sexuels sur la reproduction de barbeaux, maintenus en aquarium. Le comportement détermine l'accomplissement d'une véritable ponte (émission spontanée et synchronisée des gamètes), à condition que certains facteurs du milieu (substrat de ponte) soient présents.

Ce travail se clôture par des conclusions générales qui synthétisent les principaux résultats et les resituent les uns par rapport aux autres. Nous rappelons également les hypothèses avancées concernant le contrôle de la reproduction des barbeaux sauvages. Pour terminer, nous citons les principales applications de nos recherches en aquaculture.

BIBLIOGRAPHIE

- AHSAN S.N., 1966. — Effects of temperature and light on the cyclical changes in the spermatogenic activity of the lake chub (*Couesius plumbeus*). *Can. J. Zool.*, 44 : 161-171.
- ASCHOFF J. (Ed.), 1981 a. — Handbook of behavioral neurobiology, 4. Biological rhythms. Plenum press. New York and London, 549 pp.
- ASCHOFF J., 1981 b. — A survey on biological rhythms. In : *Handbook of behavioural neurobiology*, 4. *Biological rhythms* (Aschoff Ed.), 3-10. Plenum press. New York and London.
- BABIKER M.M. and IBRAHIM H., 1979. — Studies on the biology of reproduction in the cichlid *Tilapia nilotica* (L.) : gonadal maturation and fecundity. *J. Fish Biol.*, 14 : 437-448.
- BAGGERMAN B., 1972. — Photoperiodic responses in the stickleback and their control by a daily rhythm of photosensitivity. *Gen. Comp. Endocrinol.*, suppl. 3 : 466-476.
- BAGGERMAN B., 1982. — Influence of temperature on gonad development in a strongly photoperiodic species, *Gasterosteus aculeatus* L. *Proceeding of the International Symposium on Reproductive Physiology of Fish*. Wageningen, The Netherlands, p. 237.
- BAGGERMAN B., 1985. — The role of daily and annual biological rhythms in the photoperiodic regulation of the breeding season in the stickleback *Gasterosteus aculeatus* L. *Behaviour*, 93 (1-4) : 1-7.
- BARNABE G. et PARIS J., 1984. — Ponte avancée et ponte normale du loup *Dicentrarchus labrax* (L.) à la station de biologie marine et lagunaire de Sète. *L'aquaculture du bar des sparidés*, 63-72 (G. Barnabé et R. Billard Eds). INRA Publ., Paris.
- BARRINGTON E.J., BARRON N. and PIGGINS D.J., 1961. — The influence of thyroid powder and thyroxine upon the growth of rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Gen. Comp. Endocrinol.*, 1 : 1-170.
- BIENIARZ K., EPLER P., BRETON B. and 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 (4) : 917-921.
- BIENIARZ K., EPLER P. and POPEK W., 1977. — Histological changes in the ovaries of mature female carp in summer time. *Inv. Pesq.*, 41 (1) : 95-102.
- BILLARD R., 1979. — La gamétogénèse, le cycle sexuel et le contrôle de la reproduction chez les poissons téléostéens. *Bull. Fr. Piscic.*, 273 : 117-136.
- BILLARD R., 1980. — Les possibilités de contrôle de la reproduction chez les poissons par modulation des facteurs de l'environnement et manipulations hormonales. *Cah. Lab., Montereau*, 10 : 11-32.
- BILLARD R., 1981, 1982. — The reproductive cycles in teleost fish. *Riv. it. piscic. ittiop.*, A. XVI, N.3 et N.4, 79-80 et 106-118 et A. XVII, N.1 et N.2, 3-7 et 48-67.
- BILLARD R., 1986. — Spermatogenesis and spermatology of some teleost fish species. *Reprod. Nutr. Dévelop.*, 26 (4) : 877-920.

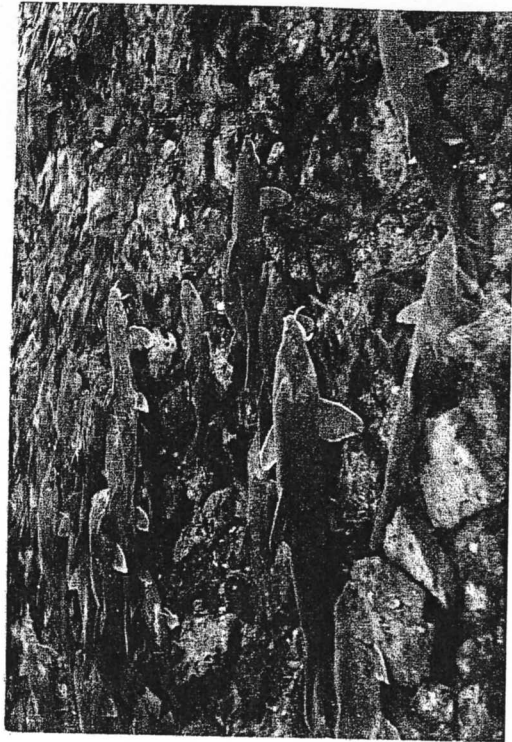


Photo. Un groupe de barbeaux dans leur habitat naturel.

- BILLARD R. et BRETON B., 1981. — Le cycle reproducteur chez les poissons téléostéens. *Cah. Lab. Montreaux*, 12 : 43-56.
- BILLARD R., BRETON B., FOSTIER A., JALABERT B. and WEIL C., 1978. — Endocrine control of the teleost reproductive cycle and its relation to external factors: Salmonid and Cyprinid models. In: *Comparative Endocrinology*, 37-48 (Gaillard P. J. and Boer H.H., eds.). Elsevier, North-Holland Biomedical Press, Amsterdam.
- BILLARD R., FOSTIER A., WEIL C. and BRETON B., 1982. — Endocrine control of spermatogenesis in teleost fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 39 : 65-79.
- BOHEMEN Ch.G. VAN and LAMBERT J.G.D., 1981. — Estrogen synthesis in relation to estrone, estradiol, and vitellogenin plasma levels during the reproductive cycle of the female rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 45 : 105-114.
- BRADFORD C.S. and TAYLOR M.H., 1987. — Semilunar changes in estradiol and cortisol coincident with gonadal maturation and spawning in the killifish *Fundulus heteroclitus*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 66 : 71-78.
- BRETON B., BILLARD R., JALABERT B. et 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., BILLARD R. et WEIL C., 1976. — Facteurs du milieu et déterminisme endocrinien de la gamétogenèse chez les poissons Cyprinidés et Salmonidés. 2e Congrès *Ichthyologistes Européens*, Paris, 518-519.
- BRETON B., FOSTIER A., ZOHAR Y., LE BAIL P.Y. et BILLARD R., 1983 a. — Gonadotrope glycoprotéique mature et estradiol-17B pendant le cycle reproducteur chez la truite fario (*Salmo trutta*) femelle. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 49 : 220-231.
- BRETON B., HOROSZEWICZ L., BIENIAKZ K. and PETER P., 1980. — Temperature and reproduction in tench: Effect of a rise in the annual temperature regime on gonadotropin level, gametogenesis and spawning. II. The female. *Reprod. Nutr. Develop.*, 20 (4A) : 1011-1024.
- BRETON B., MAISSE G. et LEMENN E., 1983 b. — Contrôle photopériodique de la saison de reproduction en salmiculture : une expérience pilote en Bretagne. *Bull. Fr. Piscic.*, 288 : 35-45.
- BRETT J.R., SHELBOURN J.E. and SHOOP C.T., 1969. — Growth rate and body composition of fingerling sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka* in relation to temperature and ration size. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 26 : 2363-2394.
- BROMAGE N.R. and DUSTON J., 1985. — The photoperiodic control of teleost reproduction with special reference to aquaculture. 7th conference of the *European Society for Comparative Physiology and Biochemistry*, Barcelona, Spain, 26-28 August 1985, doc. A2.1.
- BROMAGE N.R., ELLIOTT J.A.K., SPRINGATE J.R.C. and WHITEHEAD C., 1984. — The effects of constant photoperiods on the timing of spawning in the rainbow trout. *Aquaculture*, 43 : 213-223.
- BROMAGE N.R., WHITEHEAD C. and BRETON B., 1982 a. — Relationships between serum levels of gonadotropin, estradiol-17B, and vitellogenin in the control of ovarian development in the rainbow trout. II. The effects of alterations in the environmental photoperiod. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 47 : 366-376.
- BROMAGE N., WHITEHEAD C., ELLIOTT J., BRETON B. and MATTY A., 1982 b. — Investigations into the importance of daylength on the photoperiodic control of reproduction in the female rainbow trout. *Proceeding of the International Symposium on Reproductive Physiology of Fish*, Wageningen the Netherlands, 2-6 August 1982, 233-236.
- BULLOUGH W.S., 1939. — A study of the reproductive cycle of the minnow in relation to the environment. *Proceedings of the Zoological Society of London A.*, 109 : 79-101.
- BULLOUGH W.S., 1941. — The effect of the reduction of light in spring on the breeding season of the minnow (*Phoxinus laevis* L.). *Proceed. Zool. Soc. Lond.*, 110 : 149-157.
- BYE V.J., 1984. — 11. The role of environmental factors in the timing of reproductive cycles. In: *Fish reproduction: strategies and tactics*, 188-205 (Wootton R.J. & Potts G.W. eds). Academic Press, London.
- CASTELLI M., PHILIPPART J.C., VASSART G. et GEORGES M. — DNA finger printing in fish, a new generation of genetic markers. *Proceedings of the International Symposium and Educational Workshop on fish-marking techniques*. Sous presse.
- CAULTON M.S., 1978. — The importance of habitat temperatures for growth in the tropical cichlid *Tilapia rendalli* Boulenger. *J. Fish Biol.*, 13 : 99-112.
- CHAKRABORTI P. and BHATTACHARYA S., 1984. — Plasma thyroxine levels in freshwater perch: influence of season, gonadotropins, and gonadal hormones. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 53 : 179-186.
- CHAN K.K.S., 1976. — A photosensitive daily rhythm in the female medaka. *Oryzias latipes*. *Can. J. Zool.*, 54 : 852-856.
- CRIDLAND C.C., 1962. — Laboratory Experiments on the Growth of *Tilapia* spp. The effect of light and temperature on the growth of *T. zillii* in aquaria. *Hydrobiologia*, 20 : 155-166.
- CRIM L.W., 1982. — Environmental modulation of annual and daily rhythms associated with reproduction in teleost fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 39 : 17-21.
- CRIM L.W., IDLER D.R., 1978. — Plasma gonadotropin, estradiol, and vitellogenin and gonad phosphitin levels in relation to the seasonal reproductive cycles of female brown trout. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, 18 (4) : 1001-1005.
- DAHLGREN B.T., 1979. — The effects of population density on fecundity and fertility in the guppy, *Poecilia reticulata* (Peters). *J. Fish Biol.*, 15 : 71-91.
- DAHLGREN B.T., 1980 a. — The effects of three different dietary protein levels on the fecundity in the guppy, *Poecilia reticulata* (Peters). *J. Fish Biol.*, 16 : 83-97.
- DAHLGREN B.T., 1980 b. — The influence of three dietary non-protein levels on fecundity and fertility in the guppy *Poecilia reticulata*. *Oikos*, 34 : 337-346.
- DAVIES P.R. and HANYU I., 1986. — Effect of temperature and photoperiod on sexual maturation and spawning of the common carp. I. Under conditions of high temperature. *Aquaculture*, 51 : 277-288.
- DAVIES P.R., HANYU I., FURUKAWA K. and NOMURA M., 1986 a. — Effect of temperature and photoperiod on sexual maturation and spawning of the common carp. II. Under conditions of low temperature. *Aquaculture*, 52 : 51-58.

- DAVIES P.R., HANYU I., FURUKAWA K. and NOMURA M., 1986 b. — Effect of temperature and photoperiod on sexual maturation and spawning of the common carp. III. Induction of spawning by manipulating photoperiod and temperature. *Aquaculture*, 52 : 137-144.
- DAY J.R. and TAYLOR M.H., 1984. — Photoperiod and temperature interaction in the seasonal reproduction of female mummichogs. *Transactions of the American Fisheries Society*, 113 : 452-457.
- DEMSKI L.S. and HORNBY P.J., 1982. — Hormonal control of fish reproductive behavior: brain-gonadal steroid interactions. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 39 : 36-47.
- DEVAUCHELLE N., 1984. — Reproduction décalée du bar (*Dicentrarchus labrax*) et de la daurade (*Sparus auratus*). *L'aquaculture du bar et des sparidés*, 53-61 (G. Barnabé et R. Billard, Eds). INRA Publ., Paris.
- DE VLAMING V.L., 1972. — Environmental control of teleost reproduction cycle: a brief review. *J. Fish Biol.*, 4 : 131-140.
- DE VLAMING V.L., 1974. — Environmental and endocrine control of teleost reproduction. In: *Control of Sex in Fishes* (Schreck C.B. Ed.), 13-83.
- DE VLAMING V.L., 1975. — Effect of photoperiod and temperature on gonadal activity in the Cyprinid teleost, *Notemigonus crysoleucas*. *Biol. Bull.*, 148 : 402-415.
- D'HAMAUT L., 1975. — Concepts et méthodes de la statistique. Tome 1. Fernand Nathan, Paris. Edition Labor, Bruxelles, 365 pp.
- DICKHOFF W.W. and DARLING D.S., 1983. — Evolution of thyroid function and its control in lower vertebrates. *Amer. Zool.*, 23 : 697-707.
- DUMORTIER B. and BRUNNARIUS J., 1987. — Photoperiodic time measurement in an insect. Is the photoinducible phase ϕ a reality. In: *Comparative Physiology of Environmental Adaptations*, vol. 3: *Adaptations to Climatic Changes*, 1-22 (Pévet ed.), Strasbourg.
- DUSTON J. and BROMAGE N., 1987. — Constant photoperiod regimes and the entrainment of the annual cycle of reproduction in the female rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Gen. Comp. Endocrinol.*, 65 : 373-384.
- ELEFTHERIOU B.E., NORMAN R.L. and SUMMERFELT R., 1968. — Plasma level of 1,3,5(10)-Estratriene-3, 17 β -Diol and 3,17 β -Dihydroxy-1,3,5(10)-Estratriene-16-one. *Steroids*, 11 : 89-95.
- ELLIOTT J.A.K., BROMAGE N.R. and SPRINGATE J.R.C., 1984. — Changes in reproductive function of three strains of rainbow trout exposed to constant and seasonally-changing light cycles. *Aquaculture*, 43 : 23-34.
- EPLER P. and BIENIARZ K., 1983. — Effects of triiodothyronine and of some gonadotropic and steroid hormones on the maturation of carp (*Cyprinus carpio*) oocytes in vitro. *Reprod. Nur. Develop.*, 23 (6) : 1011-1017.
- EPLER P., BIENIARZ K. and L. HOROSZEWICZ, 1981. — Effect of different thermal regimes on reproductive cycles of tench, *Tinca tinca* (L.). Part III. Histological characteristics of ovaries. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 28 : 197-206.
- ERIKSSON L.O. and LUNDOVIST H., 1980. — Photoperiod entrains ripening by its differential effect in salmon. *Naturwissenschaften*, 67, S.202.
- ESCAFFRE A.M. et BILLARD R., 1976. — Le cycle spermatogénétique du gardon *Rutilus rutilus*. *Cah. Lab. Montiercau*, 3 : 43-46.
- FOLLETT B.K., 1978. — Photoperiodism and seasonal breeding in birds and mammals. In: *Control of ovulation*, 267-293 (Crighton, Haynes, Foxcroft and Lammino Eds). Butterworth, London.
- FOSTER A., 1985. — Steroidogenesis in the preovulatory ovarian follicle of trout. Abstract of the 7th ESCPB conference (Fish Culture), Barcelona, A.1.15 doc.
- FOSTER A., WEIL C., TERQUI M., BRETTON B. and JALABERT B., 1978. — Plasma estradiol-17 β and gonadotropin during ovulation in rainbow trout (*Salmo gairdneri* R.). *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, 18 (4) : 929-936.
- FOX P.J., 1978. — Preliminary observations on different reproduction strategies in the bullhead (*Cottus gobio* L.) in northern and southern England. *J. Fish Biol.*, 12 : 5-11.
- GALE W.F. and BUYNAK G.L., 1978. — Spawning frequency and fecundity of satinfin shiner (*Notropis analostanus*). A fractional, crevice spawner. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 107 (3) : 460-463.
- GIESEL J.T., 1976. — Reproductive strategies as adaptations to life in temporally heterogeneous environments. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 7 : 57-79.
- GRIN M. et DEVAUCHELLE N., 1978. — Décalage de la période de reproduction par raccourcissement des cycles photopériodiques et thermiques chez des poissons marins. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, 18 (4) : 1059-1065.
- GOUNGARD I., 1987. — Analyse du comportement de reproduction du barbeau *Barbus barbus* (L.) en aquarium: influence du nombre de mâles. Mémoire de licence en psychologie, Université de Liège, 68 pp.
- GOUNGARD I., PONCIN P., RUWET J.C. et PHILIPPART J.C., 1987. — Description et analyse du comportement de reproduction du barbeau *Barbus barbus* (L.) en aquarium. Influence du nombre de mâles courtisants sur les comportements observés. *Cah. Ethol. appl.*, 7 (3) : 293-302.
- GUPTA S., 1975. — The development of carp gonads in warm water aquaria. *J. Fish Biol.*, 7 : 775-782.
- GWINNER E., 1981. — Circannual systems. In: *Handbook of behavioral neurobiology*, 4. *Biological rhythms* (Aschoff Ed.), 381-408. Plenum press. New York and London.
- GWINNER E., 1987. — Photoperiodic synchronization of circannual rhythms in gonadal activity, migratory restlessness, body weight, and molt in the garden warbler *Sylvia borin*. In: *Comparative Physiology of Environmental Adaptations*, vol. 3. 8th ESCPB Conf. Strasbourg, (Pévet Ed.), pp. 30-44. Karger, Basel 1987.
- HANCOCK R.S., 1979. — The annual cycle of intraovarian egg size and fecundity of the barbel *Barbus barbus* in the River Severn. *Freshw. Biol.*, 9 : 535-542.
- HANCOCK R.S., JONES J.W. and SHAW R., 1976. — A preliminary report on the spawning behaviour and nature of the sexual selection in the barbel, *Barbus barbus* (L.). *J. Fish Biol.*, 9 (1) : 21-28.

HANYU I., ASAHINA K. and SHIMIZU A., 1982. — The role of light and temperature in the reproduction cycles of three Bitterlings species; *Rhodens ocellatus ocellatus*, *Acheilognathus tabira* and *Pseudoperilampus typus*. *Proceed. Int. Symp. Reprod. Physiol. Fish.*, 229-232. Wageningen, Netherlands.

HARVEY B.J. et HOAR S.W., 1980. — Reproduction provoquée chez les poissons : théorie et pratique. Ottawa, Ont., IDRC, 48 pp.

HENDERSON N.E., 1963. — Influence of light and temperature on the reproductive cycle of the eastern brook trout, *Salvelinus fontinalis*. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 20 : 859-897.

HIRSHFIELD M.F., 1980. — An experimental analysis of reproductive effort and cost in the Japanese medaka, *Oryzias latipes*. *Ecology*, 61 (2) : 282-292.

HOESTLAND H. et BRUNET R., 1973. — Le goujon, biologie et pisciculture. *La pisciculture française d'eau vive et d'étang*, 35 (3) : 31-34.

HOGENDOORN H., 1983. — The african catfish (*Clarias lazera* C. & V., 1840). A new species for aquaculture, 131 p. Fish Culture Department Agriculture University of Wageningen. Ph. d. Thesis.

HOROSZEWICZ L., 1981. — Effect of different thermal regimes on reproductive cycles in tench, *Tinca tinca* (L.). Part VIII. Towards understanding of reproduction mechanisms and requirements for controlled spawning. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 28 : 257-262.

HOROSZEWICZ L., BIENIARZ K. and EPLER P., 1981. — Effect of different thermal regimes on reproductive cycles of tench, *Tinca tinca* (L.). Part IV. Duration and temperature of spawnings. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 28 : 207-216.

HORVATH L., 1986. — Carp oogenesis and the environment. In : *Aquaculture of Cyprinids*, 109-117 (R. Billard et J. Marcel eds). INRA, Paris.

HORVATH L. and LUKOWICZ M., 1982. — Tables with data of hatchery procedures and rearing process of some bred warmwater fishes. *Aquacultura Hungaria* (Szarvas), 3 : 212-219.

HUET M., 1949. — Aperçu des relations entre la pente et les populations piscicoles des eaux courantes. *Trav. Stat. Rech. Eaux et Forêts, série D*, n° 35.

HUET M. et TIMMERMANS J.A., 1970. — *Traité de Pisciculture*. Edition Ch. de Wyngaert, Bruxelles, 718 p.

HURLBURT M.E., 1977. — Role of the thyroid gland in ovarian maturation of the goldfish, *Carassius auratus* L. *Can. J. Zool.*, 55 : 1906-1913.

JOBLING M., 1983. — Growth studies with fish - overcoming the problems of size variation. *J. Fish Biol.*, 22 : 153-157.

KAYA C.M., 1973. — Effects of temperature and photoperiod on seasonal regression of gonads of green sunfish, *Lepomis cyanellus*. *Copeia*, 2 : 369-373.

KESTEMONT P., 1987 a. — 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., 1987 b. — A histo-morphometric approach of the reproductive cycle of the gudgeon, *Gobio gobio* L. Effects of temperature and photoperiod. *Abstract of the International Conference of the European Aquaculture Society (Aquaculture '87)*, Amsterdam. June 2-5 1987, p. 59.

KESTEMONT P., 1988. — Etude des potentialités d'élevage intensif du goujon, *Gobio gobio* L. Reproduction et croissance larvaire. Facultés Universitaires N-D de la Paix, Namur. Thèse de doctorat, 133 pp.

KIME D.E., EPLER P., BIENIARZ K., SOKOLOWSKA M., MOTYKA K. and MIKOLAJCZYK T., 1987. — The temporal sequence of changes in oocyte maturation and ovarian steroid hormone production during induced ovulation in the common carp, *Cyprinus carpio*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 68 : 313-321.

KIPLING C. and FROST W.E., 1969. — Variations in the fecundity of pike *Esox lucius* L. in Windermere. *J. Fish Biol.*, 1 : 221-237.

KOBAYASHI M., AIDA K. and HANYU I., 1987. — Hormone changes during ovulation and effects of steroid hormones on plasma gonadotropin levels and ovulation in goldfish. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 67 : 24-32.

KOSSMAN H., 1975. — Reproduction experiments on carp (*Cyprinus carpio*). *EJFAC Tech. pap.*, 25 : 122-126.

KUHN E.R., GEVAERTS H., JACOBS G. and VANDORPE G., 1987. — Reproductive cycle, thyroxine and corticosterone in females of the giant swamp frog *Dicroglossus occipitalis* at the equator. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 66 : 137-144.

LAM T.J., 1982. — Applications of endocrinology to fish culture. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 39 : 111-137.

LAM T.J. and LOY G.L., 1985. — Effect of L-thyroxine on ovarian development and gestation in the viviparous guppy, *Poecilia reticulata*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 60 : 324-330.

LAMBA V.J., GOSWAMI S.V. and SUNDARARAJ B.L., 1983. — Circannual and circadian variations in plasma levels of steroids (cortisol, estradiol-17B, estrone, and testosterone) correlated with the annual gonadal cycle in the catfish, *Heteropneustes fossilis* (Bloch). *Gen. Comp. Endocrinol.*, 50 : 205-225.

LAMBERT J.D.D., BOSMAN G.I.C.G.M., VAN DEN HURK R. and VAN OORDT P.G.W.J., 1978. — Annual cycle of plasma estradiol-17B in the female trout *Salmo gairdneri*. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, 18 (4) : 923-927.

LEATHERLAND J.F., 1985. — Effects of 17B-estradiol and methyl testosterone on the activity of the thyroid gland in rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 60 : 343-352.

LE BAIL P.Y., MAISSE G. et BRETON B., 1981. — Détection des femelles de salmonides en vitellogénèse. 1) Description de la méthode et mise en oeuvre pratique. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 283 : 79-88.

LELEK A., 1980. — Les poissons d'eau douce menacés en Europe. Collection *Sauvegarde de la Nature*, n° 18. Conseil de l'Europe, Strasbourg, 276 pp.

LEVAVI-ZERMONSKY B. and YARON Z., 1985. — Seasonal fluctuations in GTH, estradiol, testosterone and 17a, 20B-dihydroxyprogesterone in the carp. *Abstract of the 7th ESCPB Conference (Fish Culture)*, Barcelona. A1.15 doc.

LEVAVI-ZERMONSKY B. and YARON Z., 1986. — Changes in gonadotropin and ovarian steroids associated with oocytes maturation during spawning induction in the carp. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 62 : 89-98.

MELARD CH., 1986. — Recherche sur la biologie d'*Oreochromis (Tilapia) niloticus* (L.) (Pisces Cichlidae) en élevage expérimental : reproduction, croissance bioénergétique. Thèse de doctorat, Université de Liège, 192 pp. aussi dans *Cah. Ethol. appl.*, 6 (3), 224 pp., 1987.

MELARD CH. et PHILIPPART J.C., 1981. — La production de tilapia de consommation dans les rejets industriels d'eau chaude en Belgique. *Cah. Ethol. appl.*, 1 (2), 120 pp.

MICHA J.C., 1971. — Densité de population, âge et croissance du barbeau, *Barbus barbus* (L.) et de l'ombre, *Thymallus thymallus* (L.) dans l'Ourthe. *Ann. Hydrobiol.*, 2 (1) : 47-68.

MILNE R.S. and LEATHERLAND J.F., 1980. — Changes in plasma administration of exogenous pituitary hormones and steroid hormones to rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Gen. Comp. Endocrinol.*, 66 A : 679-686.

MORAWSKA B., 1981. — Effect of different thermal regimes on reproductive cycles of tench *Tinca tinca* (L.). Part V. Method of fecundity estimation. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 28 : 217-227.

NOAKES D.L.G. and BALON E.K., 1982. — Life histories of tilapias : an evolutionary perspective. In : *The biology and culture of tilapias*, 61-82 (Pullin R. S. V. & Lowe-McConnell eds). ICLARM Conference Proceedings 7, 432 p. International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila, Philippines.

PALMER J.D., 1976. — An Introduction to Biological Rhythms. New York, San Francisco, London, 375 pp.

PARENT J.P., BOUCHE G. et VALLAS F., 1976. — Effet du réchauffement artificiel des eaux sur quelques paramètres physiologiques de deux Téléostéens d'eaux douces : le gardon et la perche. *Cah. Lab. Montereau*, 3 : 5-14.

PENAZ M., 1968. — Development of the chub, *Leuciscus cephalus* (Linnaeus, 1758) in the posthatching period. *Zoologica Lisy*, 17 (3) : 269-278.

PENAZ M. et PROKES M., 1978. — Reproduction and early development of the gudgeon, *Gobio gobio*. I. Spawning and embryonic period. *Folia Zoologica*, 27 (3) : 257-267.

PENAZ M. and STERBA O., 1969. — Notes to the incubation period, growth and mortality of the chub, *Leuciscus cephalus* (Linné, 1758), in the early life-history stages. *Vesník Cs. spol. zool.* (Acta soc. zool. Bohemoslov), 33 (1) : 56-70.

PETER R.E., 1981. — Gonadotropin secretion during reproductive cycles in teleosts : influences of environmental factors. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 45 : 294-305.

PETER R.E., 1982. — Neuroendocrine control of reproduction in teleosts. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 39 : 48-55.

PETER R.E., PAULENCU C.R. and BRETON B., 1982. — Temporal responsiveness of the ovary of goldfish to gonadotropin. *J. Interdiscipl. Cycle Res.*, 13 (3) : 229-239.

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 pp.

LIBOIS M., CASTELLI M., LOMBART C., PHILIPPART J.C. et PONCIN P., 1988. — "Projet Piscisol". Unité pilote de pisciculture solaire. Centre de recherche et d'expérimentation spécialisé dans l'élevage des poissons d'ornement. Actes du 2ème Congrès International d'Aquariologie. Monaco, 22-27 février 1988. Sous presse.

LIBOSVARSKY J., 1979. — Gonad weight and egg number in chub, *Leuciscus cephalus*, from the Rokyna stream. *Folia zoologica*, 28 (1) : 35-42.

LIBOSVARSKY J. and STERBA O., 1981. — Regressive processes in the oocytes of three cyprinids with intermittent spawning. *Folia zoologica*, 30 (3) : 241-248.

LILEY N.R., BRETON B., FOSTIER A. and TAN E.S.P., 1986a. — Endocrine changes associated with spawning behavior and social stimuli in a wild population of rainbow trout (*Salmo gairdneri*). I. Males. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 62 : 145-156.

LILEY N.R., FOSTIER A., BRETON B. and TAN E.S.P., 1986b. — Endocrine changes associated with spawning behavior and social stimuli in a wild population of rainbow trout (*Salmo gairdneri*). II. Females. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 62 : 157-167.

LOBON-CERVIA J. and FERNANDEZ-DELGADO C., 1984. — On the biology of the barbel (*Barbus barbus bocagei*) in the Jarama river. *Folia Zoologica*, 33 (4) : 371-384.

LOU S.W., AIDA K., HANYU I., SAKAI K., NOMURA M., TANAKA M. and TAZAKI S., 1984. — Endocrine profiles in the female of a twice-annually spawning strain of rainbow trout. *Aquaculture*, 43 : 13-22.

LOWE-McCONNEL R.H., 1982. — Tilapias in fish communities. In : *The biology and culture of tilapias*, 83-113 (Pullin R. S. V. and Lowe-McConnell R. H., eds). ICLARM Conference Proceedings 7, 432 p. International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila, Philippines.

MACKEY I. and MANN K.H., 1969. — Fecundity of two cyprinid fishes in the river Thames, reading, England. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 26 (11) : 2795-2805.

MacQUARRIE D.W., MARKERT J.R. and VANSTONE W.E., 1978. — Photoperiod induced off-season spawning of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, 18 (4) : 1051-1058.

MALSERVISI A. et MAGNIN E., 1968. — Changements cycliques annuels se produisant dans les ovaires de *Perca fluviatilis flavescens* dans la région de Montréal. *Naturaliste can.*, 95 : 929-945.

MANN R.H.K., 1976. — Observation on the age, growth, reproduction and food of the chub *Squalius cephalus* (L.) in the River Stour, Dorset. *J. Fish Biol.*, 8 : 265-288.

MANN R.H.K. and MILLS C.A., 1979. — Demographic aspects of fish fecundity. *Symp. zool. Soc. Lond.*, 44 : 161-177.

MATTHEUWS A., GENIN M., DETOLLENAERE A. et 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 : 271-282.

MATTY A.J., 1985. — Fish endocrinology. Croom Helm, London and Sydney, Timber Press, Portland, Oregon, 267 p.

- PHILIPPART J.C., 1982. — Mise au point de l'alevinage contrôlé du barbeau, *Barbus barbus* (L.), en Belgique. Perspectives pour le repêchage des rivières. *Cah. Ethol. appl.*, 2 (2) : 173-202.
- PHILIPPART J.C., 1987. — Démographie, conservation et restauration du barbeau fluviatile, *Barbus barbus* (Linné) (Teleostei, Cyprinidae) dans la Meuse et ses affluents. Quinze années de recherches. *Annls Soc. r. zool. Belg.*, 117 (1) : 49-62.
- PHILIPPART J.C. et MELARD CH., 1983. — Première opération de repêchage expérimental. Note au moyen de barbeaux et de chevaines produits en pisciculture expérimentale. *Cah. Ethol. appl.*, 3 (2) : 223-230.
- PHILIPPART J.C., MELARD CH. et PONCIN P., 1984. — Réussite de la reproduction artificielle de barbeaux (*Barbus barbus* (L.)) élevés en captivité. Perspectives pour la mise en place d'un programme de restauration des populations dans le bassin de la Meuse. *Cah. Ethol. appl.*, 4 (4) : 271-278.
- PHILIPPART J.C., MELARD CH. et PONCIN P., 1987 a. — Intensive culture of the common barbel *Barbus barbus* (L.) for restocking. *Abstract of the International Conference (Aquaculture Europe '87) of the European Aquaculture Society*. Amsterdam, June 2-5, p. 94.
- PHILIPPART J.C., MELARD CH., PONCIN P. et LIBOIS M., 1986. — Développement et optimisation de la pisciculture industrielle du barbeau et du chevin en région wallonne. Convention avec la Région Wallonne. Rapport final, 50 pp. + annexes.
- PHILIPPART J.C., PONCIN P. et MELARD CH., 1987 b. — La domestication du barbeau fluviatile, *Barbus barbus* (L.) (Cyprinidae) en vue de la production massive contrôlée d'alevins pour le repeuplement des rivières. Résultats et problèmes. In : *Proc. World Symp. on Selection, Hybridization, and Genetic Engineering in Aquaculture*, 228-237. Bordeaux 27-30 May, 1986. Vol. I. Berlin.
- PHILIPPART J.C. et VRANKEN M., 1983. — Atlas des poissons de Wallonie. Distribution, écologie, éthologie, pêche, conservation. *Cah. Ethol. appl.*, 3 (1-2), 395 pp.
- POLDER J.J.W., 1971. — On gonads and reproductive behaviour in the cichlid fish *Aequidens portalegrensis* (Hensel). *Netherlands Journal of Zoology*, 21 (3) : 265-365.
- PONCIN P., 1984. — Observations sur le contrôle environnemental de la reproduction du barbeau fluviatile *Barbus barbus* (L.) en captivité. Effets de la température et de la photopériode. Mémoire de licence, Université de Liège, 66 pp. Aussi dans *Cah. Ethol. appl.*, 4 (4) : 357-358.
- PONCIN P., LIBOIS M. et PHILIPPART J.C. — Réussite de la reproduction artificielle du *Labeo bicolor* et du *Labeo frenatus*. Perspective d'une production commerciale. *Revue Française d'Aquariologie*. Sous presse.
- PONCIN P., MELARD CH. et 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. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 304 : 1-12.
- PONCIN P., MELARD CH. et PHILIPPART J.C., "1988". — Control of the reproduction of the chub, *Leuciscus cephalus* (L.) in captivity. *Proceedings of the International Conference of the European Aquaculture Society (Aquaculture '87)*. Amsterdam, June 2-5 1987. Sous presse.
- PONCIN P. et PHILIPPART J.C., 1986. — Inhibiting effect of a decreasing photoperiod on the sexual maturation of captive *Barbus barbus* (L.) (Pisces : Cyprinidae) at a constant 20 °C temperature. *Abstract of the 8th Conference (Physiological Adaptation to environment) of the European Society for Comparative Physiology and Biochemistry*, p. 158. Strasbourg, France, August 31 - September 3.
- PONCIN P., PHILIPPART J.C. et MELARD CH., 1985. — Induction of repeated spawnings in females barbel, *Barbus barbus* (L.) (Pisces, Cyprinidae) reared in heated water. *7th conference of the European Society for Comparative Physiology and Biochemistry (Fish Culture)*. Barcelona, Spain, 26-28 August, 1985, document A2.6.
- PRAT F., CARRILLO M., ZANUY S. et FOSTIER A., 1985. — Fluctuations of plasma levels of testosterone and 11-ketotestosterone in males and 17 β -estradiol in females of sea bass (*Dicentrarchus labrax*) along the year. Abstract of the ESCPB Conference (Fish Culture), Barcelona. A1.16 doc.
- QUILLER R. et LABAT R., 1981. — Premières observations sur l'influence de photopériodes constantes sur l'activité testiculaire de la tanche (*Tinca tinca*). *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 116 (1-2) : 160-164.
- REZNICK D., 1983. — The structure of guppy life histories : the tradeoff between growth and reproduction. *Ecology*, 64 (4) : 862-873.
- REZNICK D. et ENDLER J.A., 1982. — The Impact of predation on life history evolution in Trinidadian guppies (*Poecilia reticulata*). *Evolution*, 36 : 160-177.
- RUWET J.C., VOSS J., HANON L. et MICHA J.C., 1976. — Biologie et élevage du Tilapia. *Symposium on Aquaculture in Africa*. CIFA Tech. Pap., 4 (1) : 332-364.
- SAGE M., 1973. — The evolution of thyroidal function in fishes. *Amer. Zool.*, 13 : 899-905.
- SCHAFFER W.M. et ELSON P.F., 1975. — The adaptive significance of variations in life history among local populations of Atlantic salmon in North America. *Ecology*, 56 : 577-590.
- SCHWANCK E., 1987. — Reproductive behaviour of a monogamous cichlid fish *Tilapia mariae*. Doctoral dissertation, University of Stockholm. Akademityck, Edsbruk.
- SCOTT D.P., 1962. — Effect of food quantity on fecundity of rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 19 (4) : 715-731.
- SCOTT D.B.C., 1979. — Environmental timing and the control of reproduction in teleost fish. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 44 : 105-132.
- SCOTT A.P., BYE V.J. et BAYNES S.M., 1980 a. — Seasonal variations in sex steroids of female rainbow trout (*Salmo gairdneri* Richardson). *J. Fish Biol.*, 17 : 587-592.
- SCOTT A.P., BYE V.J., BAYNES S.M. et SPRINGATE J.R.C., 1980 b. — Seasonal variations in plasma concentration of 11-ketotestosterone and testosterone in male rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson. *J. Fish Biol.*, 17 : 495-505.
- SCOTT A.P., SUMPTER J.P. et HARDIMAN P.A., 1983. — Hormone changes during ovulation in the rainbow trout (*Salmo gairdneri* Richardson). *Gen. Comp. Endocrinol.*, 49, 128-134.

- SEGHAL A. and SUNDARARAJ B.I., 1970. — Effects of various photoperiodic regimes on the ovary of the catfish, *Heteropneustes fossilis* B., during the spawning and postspawning periods. *Biol. Reprod.*, 2 : 425-434.
- SHIMIZU A., AIDA K. and HANYU I., 1985. — Endocrine profiles during the short reproductive cycle of an autumn-spawning bitterling, *Acheilognathus rhombea*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 60, 361-371.
- SEYMOUR E.A., 1981. — The effects of powdered carp pituitary on ovarian development, ovarian ascorbic acid and ovulation in *Carassius carassius* L. exposed to various photoperiod and temperature regimes. *J. Fish. Biol.*, 19 : 675-682.
- SHKHSHABEKOV M.M., 1978. — The sexual cycles of the catfish, *Silurus glanis*, the pike, *Esox lucius*, the perch, *Perca fluviatilis*, and the pike-perch, *Lucioperca lucioperca*. *J. Ichthyol.*, 18 : 457-468.
- SIEGEL S., 1956. — Nonparametric statistics for the behavioral sciences. International student edition, Mac Graw-Hill, New York, 303 pp.
- SMITH C.J. and HALEY S.R., 1988. — Steroid profiles of the female tilapia, *Oreochromis mossambicus*, and correlation with oocyte growth and mouthbrooding behavior. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 69 : 88-98.
- SNEDECOR G.W. and COCHRAN W.G., 1967. — Statistical methods. The IOWA State University. Press. Amer. IOWA, U.S.A., 593 pp.
- SPILLMAN C.J., 1961. — Faune de France, soixante cinq poissons d'eau douce. Ed. Lechevallier, Paris, 303 pp.
- STACEY N.E., 1984. — 12. Control of the timing of ovulation by exogenous and endogenous factors. In : *Fish reproduction : strategies and tactics*, 207-222 (Potts G.W. & Wootton R.J. Eds). Academic Press. London.
- STACEY N.E., COOK A.F. and PETER R.E., 1979. — Spontaneous and gonadotropin induced ovulation in the gold fish, *Carassius auratus* L. The effects of external factors. *J. Fish Biol.*, 15 : 349-362.
- SUNDARARAJ B. and VASAL S., 1976. — Photoperiod and temperature control in the regulation of reproduction in female catfish. *J. Fish. Res. Board Can.*, 33 : 959-973.
- VANDORPE G., JACOBS G.F.M. and KÜHN E.R., 1987. — Seasonal changes of the 5^α-monodeiodination activity in kidney and skin homogenates of male *Rana ridibunda* : relation to plasma thyroxine (T₄) and testosterone. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 68 : 163-169.
- VASAL S. and SUNDARARAJ B.I., 1975. — Responses of the regressed ovary of the catfish, *Heteropneustes fossilis* (Bloch), to interrupted-night photoperiods. *Chronobiologia*, 2 : 224-239.
- VERGHESE P.V., 1967. — Prolongation of spawning season in the carp, *Cirrhina reba*, by artificial light treatment. *Curr. Sci.*, 36 : 465-467.
- VITALI R. and BRAGHIERI L., 1984. — Population dynamics of *Barbus barbus plebejus* (Valenciennes) and *Leuciscus cephalus cabeda* (Risso) in the middle River Po (Italy). *Hydrobiologia*, 109 : 105-124.
- VIVIEN-ROELS B.V., 1981. — Pineal control of reproduction in non-mammalian vertebrates. In : *The pineal organ : photobiology - biochronometry - endocrinology* (Oksche A. and Pévet P. eds), 315-334. Elsevier/North-Holland Biomedical Press.
- VIVIEN-ROELS B.V., 1985. — Interaction between photoperiod, temperature, pineal and seasonal reproduction in non-mammalian vertebrates. In : *The pineal gland (current state of pineal research)*, 187-209 (Mess, Ruzsas, Tima and Pévet Eds) Akademiai Kiado, Budapest, Hungary, Elsevier Sciences Publishers, Amsterdam, The Netherlands.
- VODICNIK M.J., KRAL R.E. and DE VLAMING V.L., 1978. — The effects of pinealectomy on pituitary and plasma gonadotropin levels in *Carassius auratus* exposed to various photoperiod temperature regimes. *J. Fish. Biol.*, 12 : 187-196.
- WEIL C., FOSTER A., HORVATH L., MARLOT S. and BERSCEI M., 1980. — Profiles of plasma gonadotropin and 17 β -estradiol in the common carp, *Cyprinus carpio* L., as related to spawning induced by hypophysation or LH-RH treatment. *Rep. Nutr. Develop.*, 20 : 1041-1050.
- WHITE B.A. and HENDERSON N.E., 1977. — Annual variations in the circulating levels of thyroid hormones in the brook trout, *Salvelinus fontinalis*, as measured by radioimmunoassay. *Can. J. Zool.*, 55 (3) : 475-481.
- WHITEHEAD C., BROMAGE N.R. and BRETON B., 1983. — Changes in the serum levels of gonadotropin, estradiol-17 β and vitellogenin during the first and subsequent reproductive cycle female rainbow trout. *Aquaculture*, 34 : 317-326.
- WHITEHEAD C., BROMAGE N.R., FORSTER J.R.M. and MATTY A.J., 1978. — The effects of alterations in photoperiod on ovarian development and spawning time in the rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, 18 (4) : 1035-1043.
- WOOTTON R.J., 1973 a. — 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.
- WOOTTON R.J., 1973 b. — Fecundity of the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* (L.). *J. Fish Biol.*, 5 : 683-688.
- WOOTTON R.J., 1974. — The inter-spawning interval of the female three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. *J. Zool. Lond.*, 172 : 331-342.
- WOOTTON R.J., 1976. — The biology of the sticklebacks. Academic Press. London, New York, San Francisco, 376 pp.
- WOOTTON R.J., 1977. — Effect of food limitation during the breeding season on the size, body components and egg production of female sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *J. Anim. Ecol.*, 46 : 823-834.
- WOOTTON R.J., 1979. Energy costs of egg production and environmental determinants of fecundity in teleost fishes. *Symp. zool. Soc. Lond.*, 44 : 133-159.
- WOOTTON R.J., 1982. — Environmental factors in fish reproduction. In : *Reproductive Physiology of fish*, 210-219 (C.J.J. Richter & H.J.Th. Goos, eds), Pudoc, Wageningen.
- WOOTTON R.J., 1984. — A functional biology of sticklebacks. General Editor : P. Calow. Croom Helm, London & Sydney, 261 pp.
- WOOTTON R.J. and EVANS G.W., 1976. — Cost of egg production in the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.). *J. Fish Biol.*, 8 : 385-395.

1. LA REPRODUCTION DES POISSONS CICHLIDES

Les poissons Cichlides constituent une vaste famille comptant plusieurs centaines d'espèces largement répandues dans les eaux douces et saumâtres des régions tropicales d'Afrique, d'Asie, d'Amérique latine. Les coloris chatoyants de nombreuses espèces de petite taille et la complexité de leurs comportements, spécialement les soins à la progéniture, ont retenu l'attention des aquariophiles et des éthologistes qui les ont acclimatés et en ont maîtrisé l'élevage en aquarium. L'intérêt des Cichlides réside aussi dans le fait que la famille compte un nombre appréciable d'espèces à croissance rapide qui - en Afrique notamment - constituent la base de pêcheries importantes. Plusieurs espèces - *Tilapia macrochela*, *moxyamboca*, *nilotica* - sont produites en étang pour la consommation et ont été quasi domestiquées.

Chez les Cichlides, les soins très développés accordés à la progéniture permettent de distinguer deux grands types d'organisation familiale : d'une part les **pondeurs sur substrat** chez qui les deux parents forment un couple durable et prennent soin des oeufs, des embryons et des alevins (**famille biparentale**); d'autre part, les **incubateurs buccaux** où un seul adulte (**famille uniparentale**), la femelle le plus souvent (**famille maternelle**) prend soin des oeufs et des jeunes en les conservant en bouche durant tout le développement. Ces différents comportements s'accompagnent de différences morphologiques des oeufs, des embryons, des alevins.

Le film, basé sur les documents rassemblés par Lucien HANON pour illustrer son doctorat (1978), montre les caractéristiques comportementales, familiales, sociales et aussi morphologiques et embryonnaires d'une dizaine d'espèces représentatives des deux grands types familiaux, ainsi que des cas intermédiaires.

Sur le plan théorique et évolutionniste, le film tend à démontrer que l'incubation buccale serait apparue jadis de manière indépendante chez plusieurs groupes de Cichlides, comme en témoignent les différentes stratégies comportementales conduisant à la fécondation des oeufs dans la bouche même de la mère. Sur un plan pratique, il est clair que la connaissance du comportement de reproduction et des soins aux alevins est indispensable à la maîtrise de l'élevage de ces espèces pour la production de poissons de consommation.

Promoteur : J.-Cl. RUWET. Réalisation scientifique et technique : L. HANON.

Année de réalisation : 1978. Transcodage VHS : 1987.

28', couleurs, sonore (commentaire en français).

Prix : 500 FB; n° de catalogue : I; délai de livraison : 6 semaines.

Commandes à adresser au secrétariat du service d'Ethologie (adresse ci-dessus).

WOOTTON R.J., EVANS G.W. and L. MILLS, 1978. — Annual cycle in female three-spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* L.) from an upland and lowland population. *J. Fish Biol.*, 12, 331-343.

WOOTTON R.J. and MILLS L.A., 1979. — Annual cycle in female minnows *Phoxinus phoxinus* (L.) from an upland Welsh lake. *J. Fish Biol.*, 14 : 607-618.

WORTHINGTON A.D., MacFARLANE N.A.A. and EASTON K.W., 1982. — Controlled reproduction in the roach (*Rutilus rutilus* L.). *Proceedings of the International Symposium on Reproductive Physiology of Fish*. Wageningen, The Netherlands, 2-6 August 1982 : 220-223.

WOYNAROVICH E. and HORVATH L., 1981. — La reproduction artificielle des poissons en eau chaude : manuel de vulgarisation. *FAO Doc. Tech. Pêches*, (201), 191 p.

WURTSBAUGH W.A. et DAVIS G.E., 1977. — Effects of temperature and ration level on the growth and food conversion efficiency of *Salmo gairdneri*, Richardson. *J. Fish Biol.*, 11 : 87-98.

YARON Z., COCOS M. and SALZER H., 1980. — Effects of temperature and photoperiod on ovarian recrudescence in the cyprinid fish *Mirogrex terrae-sanctae*. *J. Fish Biol.*, 16 : 371-382.

YARON Z., LEVAVI-ZERMONSKY B. and BOGOMOLNAYA A., 1985. — GTH and ovarian steroids during spawning induction in the carp. *Abstract of the 7th ESCPB Conference (Fish Culture)*, Barcelona. A1.5 doc.

YARON Z., TERKATIN-SHIMONY A., SHAHAM Y. and SALZER H., 1977. — Occurrence and biological activity of estradiol-17B in the intact and ovariectomized *Tilapia aurea* (Cichlidae, Teleostei). *Gen. Comp. Endocrinol.*, 33 : 45-52.

ZOHAR Y. and BILLARD R., 1984. — Annual and daily changes in plasma gonadotropin and sex steroids in relation to teleost gonad cycles. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 113 (4) : 444-451.

ZOHAR Y., BILLARD R. et WEIL C., 1984. — La reproduction de la daurade (*Sparus aurata*) et du bar (*Dicentrarchus labrax*) : connaissance du cycle sexuel et contrôle de la gamétogénèse et de la ponte. In : *L'Aquaculture du Bar et des Sparidés*, 3-24 (Barnabé G. et Billard R., eds). INRA Publ., Paris.

ZOHAR Y., BRETON B. and FOSTIER A., 1986. — Short-term profiles of plasma gonadotropin and estradiol-17B levels in the female rainbow trout, from early ovarian recrudescence and throughout vitellogenesis. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 64 : 172-188.

INSTITUT Ed. VAN BENEDEEN
 SERVICE D'ETHOLOGIE
 ET DE PSYCHOLOGIE ANIMALE
 AQUARIUM - MUSEE DE ZOOLOGIE
 QUAI VAN BENEDEEN, 22
 B - 4020 Liège (Belgique)
 Tél. (041) 43 49 18

Prof. J.CI. RUWET

V I D E O T H E Q U E

2. ETUDE ET CULTURE DU TILAPIA : Histoire d'une domestication

L'accroissement de la population mondiale et la carence en protéines animales de la plus grande partie de l'humanité commandent que l'on développe des techniques de production massive d'aliments de qualité. L'élevage intensif des poissons tilapia est une des réponses à ce défi.

Le Tilapia est un poisson proche de la perche et dont il existe une centaine d'espèces vivant dans la plupart des eaux africaines au sud du Sahara. Il est produit aujourd'hui en étangs ou bassins dans le monde entier et des réalisations récentes montrent que sa domestication est virtuellement maîtrisée. Des biologistes et agronomes belges, praticiens et chercheurs, et notamment des équipes de l'Institut de Zoologie de l'Université de Liège ont participé aux différentes étapes de cette conquête. Celles-ci sont illustrées dans le film grâce à des documents de différentes sources rassemblés au cours d'une période de quarante ans et exceptionnellement réunis ici.

Images de la pêche traditionnelle au filet en Afrique centrale; le rendement est faible : 100 kg/ha/an (1960).

Les premiers essais de pisciculture en étang au Congo belge à partir de 1943; documents historiques de l'époque coloniale : premières réalisations à la ferme Busch, aux étangs Wangermée; la station de recherches de la Kipopo et la station d'élevage de Gandagika; scènes de vidange d'étang et de récolte des poissons. Les rendements atteignent 6 à 7 T/ha/an. Etude intensive de différentes espèces de Tilapia acclimatées à l'Aquarium de Liège (1960) : reproduction, production et développement des alevins, comportement, identification et classification des espèces.

Premiers essais d'élevage dans les eaux réchauffées d'un bassin en plein air à l'Institut de Zoologie (1966) et création de la station expérimentale de Tihange au bord de la Meuse (1978) dans des étangs alimentés par des effluents industriels réchauffés. Elevage intensif en cage et en bassins sous serre. Contrôle des qualités des eaux, de l'alimentation, de la croissance. Rendement équivalant à 300 T/ha/mois ! Mise en place d'une station pilote de production de poissons de consommation commercialisables.

L'histoire du Tilapia, souvent qualifié de poisson miracle, et les progrès réalisés - de 100 kg/ha/an à l'équivalent de 300 T/ha/mois - illustrent de façon exemplaire la continuité entre l'exploration sur le terrain, la recherche fondamentale, la recherche appliquée; la complémentarité entre la recherche pure de la connaissance et des actions à caractère économique. Reste le problème du transfert des technologies.

Direction : J.CI. RUWET. Réalisation : L. HANON assisté par J.M. DAVENNE. Documents anciens : C.P. HALAIN (1943-48) et J.CI. RUWET (1960-66). Documents de recherche : J.CI. RUWET, J. VOSS, L. HANON, J.C. PHILIPPART, Ch. MELARD. Réalisation : 1984.
 Transcodage VHS : 1987.
 30', couleurs, commentaire en français. N° de catalogue : 2. Délai de livraison : 6 semaines.
 Prix : 5000 FB. Commandes à adresser au secrétariat du service d'Ethologie (adresse ci-dessus).

332

INSTITUT Ed. VAN BENEDEEN
 SERVICE D'ETHOLOGIE
 ET DE PSYCHOLOGIE ANIMALE
 AQUARIUM - MUSEE DE ZOOLOGIE
 QUAI VAN BENEDEEN, 22
 B - 4020 Liège (Belgique)
 Tél. (041) 43 49 18

Prof. J.CI. RUWET

3. LES ARENES DE PARADE DU TETRAS LYRE

Le Tétrás Lyre est un des joyaux de la Réserve naturelle des Hautes-Fagnes de Belgique, titulaire du diplôme européen de Conservation de la Nature. Ses populations sont partout en régression en Europe occidentale mais se maintiennent dans quelques îlots protégés. La population du haut-plateau fagnard fluctue entre les extrêmes de 40 et 200 coqs, sous le libre jeu des fluctuations du climat, de la végétation, des relations proie-prédateur, de la compétition intraspécifique.

Le film illustre une recherche de longue durée conduite par le laboratoire d'Ethologie de Liège et couvrant deux décennies. Il s'agit de l'étude, dans le cadre d'un cycle de fluctuation de la population, de l'évolution du comportement territorial et sexuel et de la dynamique sociale des coqs sur les arènes de parade au printemps.

Des arènes échantillons, où tous les propriétaires d'un territoire ont été munis de marques d'identification, sont spécialement suivies : arènes en grappe concentrée sur site naturel, arène plus lâche sur prairie artificielle, arène en ligne où les coqs sont échelonnés sur un coupe-feu; chaque situation apporte de précieux enseignements sur la structure d'une arène, la dynamique sociale, les interactions et la compétition entre les coqs. Le film montre comment celle-ci est modulée par le niveau de la population puisque, aux très fortes densités, le niveau accru d'agressivité aux frontières territoriales entraîne un stress permanent se traduisant par une forte mortalité. Il montre comment le rôle, l'activité, le statut de chaque mâle et l'arène dans son ensemble évoluent. Il démontre que certains mâles, par leurs qualités propres, réussissent un nombre élevé d'accouplements indépendamment de la localisation de leur territoire sur l'arène, ce qui s'inscrit en faux contre l'idée selon laquelle un coq central domine et très agressif récolterait le plus de succès. Un montage de cartes précisant l'évolution du parcail territorial ayant prévalu au cours de dix années successives, et affichant le succès reproducteur de chaque coq identifié individuellement illustre bien ces propos. La conclusion insiste sur le fait que les études de dynamique sociale et d'écologie comportementale doivent reposer sur la durée et sur la continuité.

Direction : J.CI. RUWET, Réalisation : L. HANON, de 1970 à 1980. Achevé en 1980. Transcodage VHS : 1987.
 28', couleurs, sonore (commentaire en français et sons d'ambiance).
 Prix : 5000 FB; n° de catalogue : 3; délai de livraison : 6 semaines.
 Commandes à adresser au secrétariat du service d'Ethologie (adresse ci-dessus).

333

V I D E O T H E Q U E

4. LES OISEAUX DE LA RESERVE DU ZWIN

Au sud du delta de l'Escaut, le Zwin n'est plus qu'un chenal ensablé bordé de prés salés, modestes vestiges du golfe marin qui fit la prospérité de Bruges. Créée et gérée par la famille Lippens et la Compagnie immobilière du Zoute, la réserve naturelle couvre 150 ha compris entre les dunes littorales et les digues protégeant la plaine poldérienne. C'est aujourd'hui le domaine des oiseaux et des naturalistes.

Le film a été tourné au fil des années à partir de 1968, à l'occasion des stages de démonstration organisés par l'Université de Liège pour ses étudiants en éthologie. Il est dédié à la mémoire du Comte Léon Lippens, fondateur de la Réserve. Il montre tout d'abord la séquence d'habitats, de la mer aux prés salés et aux dunes intérieures, et en explique l'évolution. Pour chacun, l'accent est mis sur la nature du sol et son degré de salinité, les associations végétales et la population d'oiseaux. La présentation de ces derniers ne consiste pas seulement en une série de portraits, mais illustre le comportement caractéristique de chaque espèce. La nidification de plusieurs hôtes de marque est montrée, des parades de cour à l'émancipation des jeunes (mouette rieuse, avocette, huîtrier pie, gravelot à collier interrompu). Les problèmes de compétition entre espèces (mouette rieuse - sterne pierregarin), de relation proie-prédateur (goéland - mouette), de protection d'espèces rares ou fragiles et les difficiles décisions de gestion que cela implique sont évoqués.

Le film souligne enfin que la diversité et la richesse du Zwin dépendent du jeu des interactions entre l'eau de mer et le sol, au rythme du flux et reflux des marées journalières et saisonnières. Pour préserver le Zwin de l'ensablement définitif et entretenir la diversité des habitats, un réseau de chenaux a été créé pour conduire profondément dans la plaine le flot nourricier d'eau salée. Le maintien de la politique actuelle de gestion est la condition de la survie du Zwin.

Direction : J.CI. RUWET, avec la collaboration de Guido BURGGRÆVE.
Réalisation : L. HANON, avec la collaboration de J.M. DAVENNE et R. TRIO. Tournage et prise de son : de 1970 à 1985.
Achévé en 1986. Report VHS : 1987.
38', couleurs, sonore (commentaire en français et sons d'ambiance).
Prix : 5000 FB; n° de catalogue : 4; délai de livraison : 6 semaines.
Commandes à adresser au secrétariat du service d'Éthologie (adresse ci-dessus).

CAHIERS D'ETHOLOGIE

Collection Enquêtes et Dossiers

Sont encore disponibles, dans le domaine de l'hydrobiologie et de l'ichtyologie appliquée, les fascicules suivants :

1. AQUACULTURE et DEVELOPEMENT (1987)

Actes du Colloque de Liège organisé le 18 novembre 1986 sous l'égide de la Fondation Roi Baudouin à l'occasion de l'attribution du Prix International Roi Baudouin pour le Développement 1986 à la Fondation Internationale pour la Science (FIS-Stockholm). Organisé et publié sous la direction de J.-Cl. RUWET (U.Lg.).

Un fascicule de 152 pages au format de 15,8 x 23,5 cm, comprenant 17 tableaux, 36 graphiques et figures au trait et 46 photographies en noir et blanc, ainsi que le texte des communications présentées au colloque, soit :

- plusieurs articles de présentation de l'activité de l'organisation internationale FIS, en particulier dans le domaine de l'aquaculture, pour soutenir l'implantation dans le Tiers-Monde d'un réseau de jeunes chercheurs se consacrant dans leur pays à des recherches de sciences naturelles appliquées susceptibles de contribuer au bien-être des populations locales, notamment par la production de biens commerciaux et de produits alimentaires;

- des contributions des meilleurs spécialistes belges dans le domaine de l'aquaculture appliquée au développement et montrant la somme de connaissances et de qualifications accumulées dans certains de nos laboratoires en aquaculture appliquée.

Avec la collaboration d'une délégation de la FIS (son Secrétaire Aquaculture et le Professeur E.A. HUISMAN, Wageningen, Conseiller scientifique) et de chercheurs belges : Prof. SYMOENS (V.U.B.), DE BONT (K.U.L.), VAN HOVE (U.C.L.), SORGELOOS (R.U.G.), MICHA (F.N.P. Namur), OLLEVER (K.U.L.), PHILIPPART (U.Lg.). [Voir sommaire annexé].

D/1987/0480/12 - Distribution : 2è trimestre 1987.
Coût : 500 F.B., port compris, pour le Marché Commun.

LES BASES BIOLOGIQUES DE L'ELEVAGE INTENSIF DU TILAPIA DU NIL
par Charles MELARD, Docteur en Sciences. Préface de J.C. PHILIPPART

Un fascicule de XVIII + 224 pages, au format de 15,2 x 23,5 cm, comprenant 48 tableaux, 70 graphiques et figures au trait, 13 photographies en noir et blanc.

N° 10 de la Collection Enquêtes et Dossiers.
Cahiers d'Ethologie appliquée, Fasc. 3, Vol. 6, 1986.

D/1986/0480/28 - Distribution : 1er trimestre 1987.

Coût : 600 F.B., port compris, pour le Marché Commun.

Bilan de huit années de recherches à la station de pisciculture expérimentale de Tihange, pour définir les aspects fondamentaux de la reproduction, de la croissance et de la bioénergétique d'Oreochromis niloticus, espèce de Tilapia la plus utilisée en pisciculture dans le monde.

La fécondité, l'âge et la taille de maturation sexuelle ont été étudiés, mettant en particulier en évidence l'effet de la densité des géniteurs, de leur poids corporel et du sex-ratio sur le recrutement d'alevins.

La croissance est analysée en fonction de six facteurs principaux : poids corporel, sexe, densité du peuplement, température de l'eau, teneur en oxygène dissous, alimentation (qualité, quantité, mode de distribution). Des modèles mathématiques définissent la vitesse de la croissance en fonction des modulations de ces différents facteurs.

Une troisième partie est consacrée aux aspects bioénergétique de la croissance. Elle examine d'abord l'influence du poids corporel, du sexe, de l'alimentation et de la teneur en oxygène dissous sur la consommation d'oxygène; ensuite, elle analyse l'influence du poids corporel, de la température de l'eau et du taux de nutrition sur l'excrétion azotée.

Enfin, à partir de données sur le budget énergétique journalier et des résultats relatifs à la croissance, la consommation d'oxygène et l'excrétion azotée, on a établi un modèle bioénergétique de la croissance.

Cette connaissance des aspects fondamentaux de la reproduction, de la croissance et de la bioénergétique d'Oreochromis niloticus permet de définir les conditions optimales de son élevage, tirant le meilleur parti de la nourriture, de la température, de l'oxygène disponibles.

Pour rappel :

Christophe N'GOKAKA (Brazzaville)

ETHOLOGIE ET HYBRIDATION DES TILAPIAS, Contribution à l'étude des mécanismes éthologiques de l'isolement reproducteur des poissons Cichlides africains : analyse du comportement de parade sexuelle chez Saxotheron niloticus (L) et Saxotheron mossambicus (Peters)

Un fascicule de XII + 196 pages, au format de 15,7 x 24 cm, comprenant 56 tableaux, 43 figures au trait.

N° 5 de la Collection Enquêtes et Dossiers.
Cahiers d'Ethologie appliquée, Vol. 3, suppl. 3, 1983.

D/1983/0480/13

Coût : 400 FB; port en sus hors Marché Commun.

Les Cahiers d'Ethologie sont publiés
par le service d'Ethologie de l'Université de Liège

Grâce à la fidélité de leurs abonnés

Avec l'aide financière

du service de la Recherche Scientifique de la Direction Générale
de l'Enseignement supérieur et de la Recherche Scientifique
du **Ministère de l'Education nationale**,

de la Direction des Etudes et de la Recherche Scientifique
du service de l'Enseignement, de la Formation et de la Recherche
du **Ministère de la Communauté française**,

de la **Fondation Universitaire**,

et avec la collaboration

du personnel du Troisième Circuit de Travail n° 6339
du **Ministère du Travail**

près l'association Faune, Education, Ressources Naturelles FERN,
via le bureau de Liège de l'Office national de l'Emploi ONEM