

I.4.1- Reproduction de *P. fluviatilis*.

Dans le cadre élargi de la définition du terme « reproduction », nous allons présenter **quelques données initiales** caractérisant le poisson reproducteur, avant de décrire **l'acte de reproduction** même (au sens strict du terme cette fois). Nous parlerons ensuite de **développement embryonnaire** pour terminer par **l'étude du stade larvaire**.

I.4.1.1- Données générales et préliminaires.

Notre but, ici, est de mieux connaître et surtout reconnaître, dans une population de perches, les poissons reproducteurs.

I.4.1.1.1- Le dimorphisme sexuel chez *P. fluviatilis*.

Hors période de reproduction, la distinction mâle/ femelle dans cette espèce est quasiment impossible à réaliser si l'on ne recourt pas à l'autopsie.

Certains [(26), (108)] évoquent une croissance plus rapide des femelles, ce qui revient à penser que dans une population d'âge équivalent, issue d'un même milieu, les plus gros poissons sont en majorité des femelles; mais il ne s'agit que d'une idée générale, difficilement utilisable pour reconnaître le sexe d'un individu dans un groupe où les différentes classes d'âge sont mélangées, sans qu'on puisse aisément les distinguer (cf. plus loin: détermination de l'âge de la Perche).

C'est seulement en période de reproduction (au sens strict du mot) que l'on pourra dire d'un poisson, avec une relative certitude, s'il s'agit d'un mâle ou d'une femelle: le ventre plein d'ovules de cette dernière est lourd et arrondi, la papille urogénitale fait légèrement saillie; tandis qu'une simple pression sur l'abdomen d'un mâle en fera sortir la laitance (26), (68), (108).

Selon divers auteurs (in (108)), les mâles auraient aussi une robe plus colorée que celle des femelles; mais là encore, ce caractère est plutôt subjectif et soumis à variation sous l'influence de facteurs autres que purement sexuels, tels que régime alimentaire ou environnement (cf. I.1.1.).

Le dimorphisme sexuel chez *P. fluviatilis* n'est donc que très peu marqué, et n'est réellement perceptible que durant une courte période. Le plus souvent, l'autopsie est nécessaire pour déterminer le sexe d'un individu. Cette même pratique de l'autopsie a également permis de suivre le cycle annuel des transformations subies par l'appareil reproducteur des adultes; mais avant d'aborder ce nouveau chapitre, nous terminerons celui-ci, consacré au dimorphisme sexuel de la Perche, en mentionnant **l'existence de quelques cas d'hermaphrodisme**, pour lesquels la notion de sexe à

proprement parler pose alors bien évidemment problème... Le phénomène a été décrit par CHEVEY (1925) in (108) et par JELLYMAN D.J, (65).

Le premier auteur a pu observer le comportement sexuel ambigu de son sujet, avant d'en réaliser l'autopsie: ce poisson aurait fertilisé les ovules libérés par une femelle avant de pondre lui-même, quelques semaines plus tard, des ovules qui seront fertilisés par un autre mâle, mais sans succès. A l'autopsie, pratiquée après la période de ponte, l'auteur n'a trouvé aucune trace de tissu testiculaire, mais un gros ovaire.

JELLYMAN, pour sa part, a pu constater lors d'une autopsie la coexistence de gonades de type mâle et femelle chez un seul et même individu; ces gonades contenaient respectivement des cellules appartenant aux lignées des cellules reproductrices mâles et femelles, ce qui a conduit l'auteur à supposer qu'il s'agissait d'un hermaphrodisme fonctionnel (encore qu'en l'absence de toute observation « pratique », cette supposition ne reste qu'une simple hypothèse).

Ces observations conservent actuellement un caractère anecdotique et peuvent se ranger parmi les « découvertes d'autopsie ». Notons cependant, pour clore ce qui ne sera qu'une parenthèse consacrée à l'hermaphrodisme chez *P. fluviatilis*, qu'aucune étude systématique n'a été à ce jour menée pour en déterminer la fréquence ou les causes potentielles.

Par contre, plusieurs auteurs se sont penchés sur la question du développement des gonades et du tractus génital, tant au cours du développement même du poisson que, ultérieurement, au fil des cycles annuels successifs de reproduction chez l'adulte.

I.4.1.1.2- Développement des gonades et du tractus génital. Présentation des gamètes.

Nous allons envisager tout d'abord la mise en place d'un appareil reproducteur fonctionnel au cours du développement de l'alevin puis du jeune poisson. Ensuite, nous décrirons le cycle des transformations subies essentiellement par les gonades au fur et à mesure que se déroule le cycle de reproduction de l'adulte. Nous terminerons par la description des gamètes mâles et femelles, résultant d'un bon fonctionnement de l'appareil reproducteur des géniteurs.

I.4.1.1.2.1- Mise en place d'un appareil reproducteur fonctionnel chez le jeune poisson.

Cette partie essentielle du développement du poisson, qui établit la principale caractéristique de l'adulte par rapport au jeune, à savoir la fonction de reproduction, n'a été qu'assez peu étudiée.

ZELENKOV apporte cependant quelques éléments d'information sur le sujet (124): l'auteur distingue **une première phase d'ébauche de gonades sexuellement indifférenciées**, suivie d'**une seconde phase où il devient possible de reconnaître, par des caractères anatomiques et cytologiques, les gonades mâles des gonades femelles**.

La première étape débute chez l'embryon; elle dure environ deux semaines, ce qui revient à dire qu'il est impossible de reconnaître un futur mâle d'une future femelle, par des moyens expérimentaux simples, jusqu'aux premiers stades larvaires... Au cours de ces deux semaines, on observe essentiellement une migration des cellules sexuelles primitives, séparément, vers la zone qu'occuperont les gonades (cf. I.1.2.6.2.), où elles se disposeront en deux fines chaînes. Cette migration des futures cellules sexuelles cesse au moment de l'éclosion. Des cellules épithéliales commencent alors à envelopper ces cellules sexuelles primitives, dessinant ainsi l'ébauche du futur stroma de la gonade, et limitant un stock de cellules reproductrices souches.

Ce n'est donc ensuite que quelques temps après l'éclosion que l'on commence à pouvoir faire la différence entre les deux sexes (2^e phase). **Chez le mâle, chacune des deux gonades continue à se développer: il y a multiplication intense des spermatogonies et organisation interne de la gonade par un cloisonnement de la cavité centrale qui aboutit à la formation « d'ampoules » testiculaires (ovales puis pyramidales, sommet orienté vers le centre de la gonade) elles-mêmes subdivisées en loges contenant chacune des spermatogonies d'une seule et même génération.**



Fig. 15: Sections de testicules de Perche: in (124). a: section transverse de testicules d'une larve de 44 mm de long. b: ampoules testiculaires (flèches) chez une larve de 35 mm de long.

Chez la femelle, par contre, les deux ébauches de gonades vont **fusionner** après être restées longuement simplement accolées et « creusées » chacune par le développement en leur sein de « cavernes »: Extérieurement, on observe une gonade; à la section, on voit longtemps deux cavités principales séparées par un septum (zone d'accolement des deux gonades primitives). La disparition plus ou moins précoce de celui-ci (selon les individus et/ou leurs conditions d'existence) est suivie d'une reprise des phénomènes de multiplication des cellules souches en oogonies.

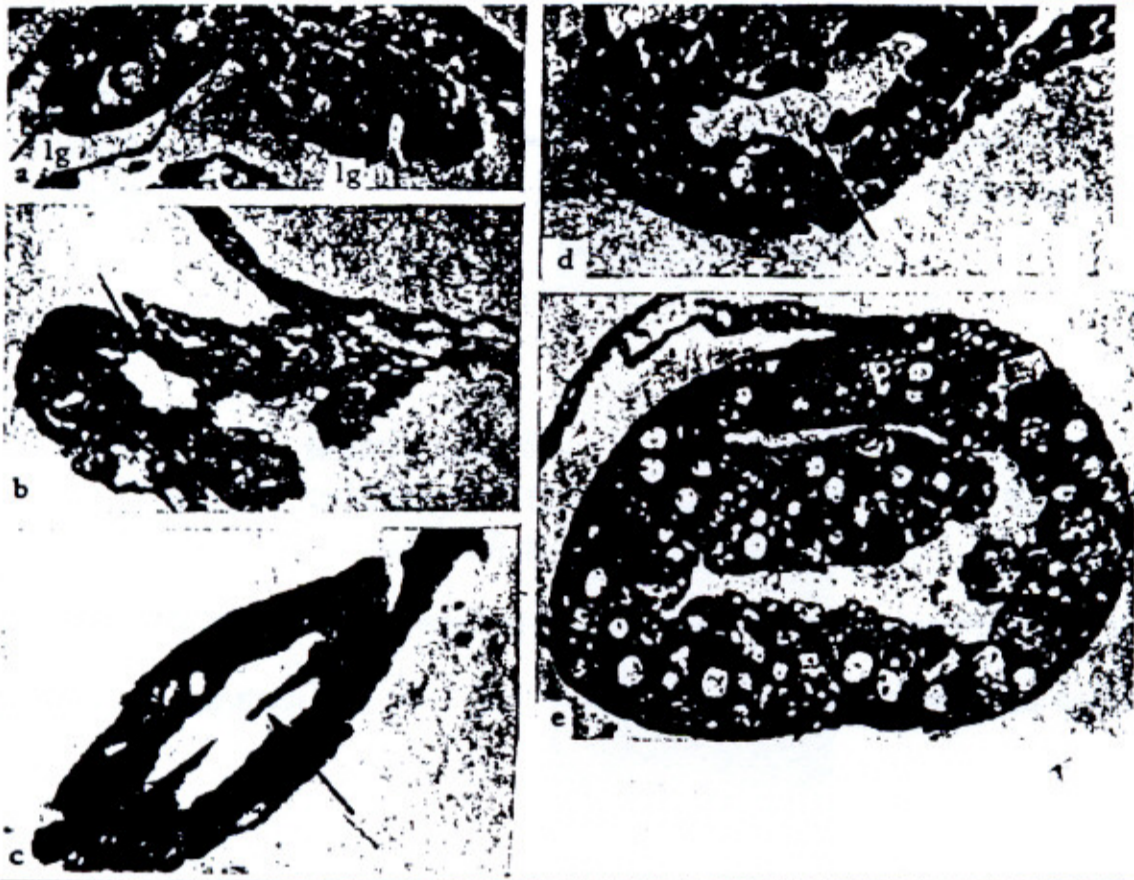
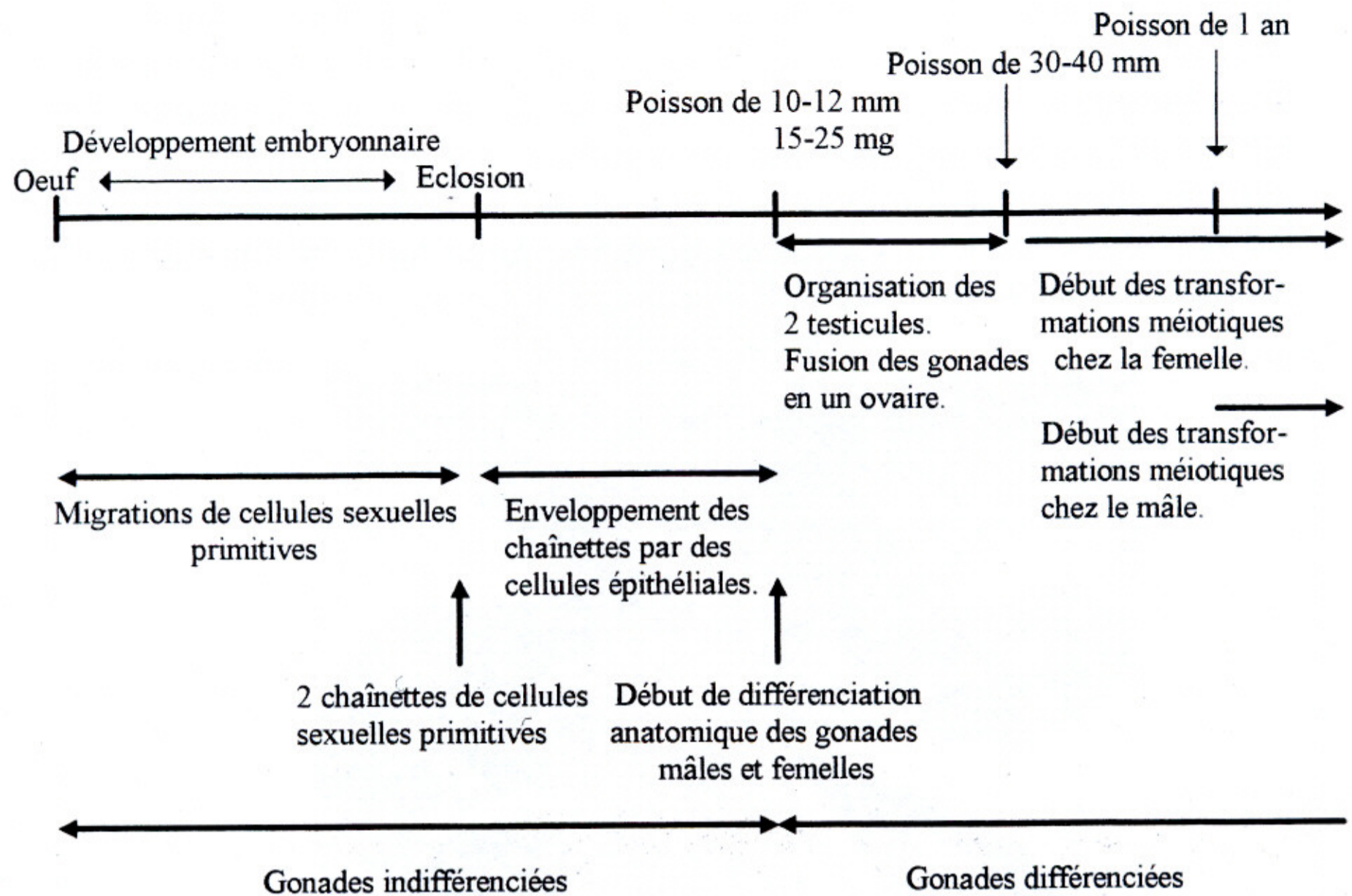


Fig. 16: Développement de l'ovaire de Perche in (124): a: formation de cavernes (flèches) chez une larve de 16 mm. b: fusion des deux ovaires chez une larve de 16,2 mm. c: cavité ovarienne divisée par un septum (flèches) chez une larve de 16,2 mm. d: disparition du septum chez une larve de 17,5 mm. e: cavité ovarienne formée chez une larve de 39 mm.

Chez la Perche, l'élaboration anatomohistologique de la gonade précède dans le temps la formation, par mitoses successives et méiose terminale, des cellules sexuelles définitives: Les modifications cytologiques caractéristiques des générations successives de gonies s'observent alors quasi immédiatement chez la femelle, (âgée d'un mois environ, c'est à dire longue de 30,5 mm et pesant près de 450 mg), tandis que chez le mâle, et durant presque un an, toutes les gonies resteront semblables.

Ces gonies subissent les cinq phases successives de la méiose (leptotène, zygotène, pachytène, diplotène et diacinèse) de façon asynchrone: la gonade renferme un ensemble de cellules situées en des stades méiotiques différents, le stade diplotène (qui précède de peu celui des cellules sexuelles matures) s'étalant sur plusieurs années.



Les gonades, désormais parfaitement fonctionnelles, vont subir régulièrement un cycle de maturation qui aboutira à la formation des gamètes mâles ou femelles.

1.4.1.1.2.2- Cycle de maturation des gonades chez l'adulte.

Ce cycle est annuel et conditionne le bon déroulement des activités de reproduction chez *P. fluviatilis*.

Extérieurement, on observe **de nettes différences dans l'aspect des gonades**: vides et peu volumineuses en été après la ponte (**0,5 à 1% du poids du corps du poisson**), elles grossiront jusqu'à occuper une grande part de la cavité abdominale (atteignant jusqu'à **8% et 23% du poids du corps respectivement chez le mâle et la femelle** (108)), à la veille de la libération des gamètes (les ovules étant parfaitement visibles à l'autopsie et la laitance s'échappant facilement si l'on comprime un peu le ventre des mâles).

Ces valeurs de taille maximale que les gonades peuvent prétendre atteindre en état de pleine réplétion, sont susceptibles de varier, essentiellement sous **l'influence du climat et de l'âge des poissons**.

- Les conditions d'environnement plus extrêmes que connaissent les perches dans la partie Nord de leur zone de répartition géographique, décalent dans le temps la période de ponte, raccourcissant ainsi celle de repos sexuel (où les gonades restent « vides » avant un nouveau cycle de croissance à l'automne suivant au moment des premières chutes de température). On observe que le développement des gonades est alors moindre: LIND (1973) in (108). Mais rappelons également ici qu'une période de froid relatif est nécessaire au bon développement des gonades (cf. I.2.2.1.2.1.): la température du milieu doit s'abaisser en dessous de 10°C pour assurer une maturation correcte.

- THORPE, (108) remarque pour sa part, au travers de plusieurs relevés d'études, une taille relativement plus importante des ovaires chez les femelles plus grandes.

Enfin, on peut décrire le cycle de maturation des gonades comme suit: **la période de ponte, relativement brève, vide les ovaires et les testicules de leurs gamètes, et réduit leur poids à environ 1% de celui de tout l'organisme.** Cette période de ponte est suivie par un à quelques mois de repos sexuel, durant lequel on observera éventuellement un **phénomène de croissance corporelle**, tandis qu'au niveau des gonades, les cellules matures résiduelles subiront une autolyse suivie d'une réabsorption de leurs éléments (cette désintégration peut concerner toute une ponte si l'expulsion des gamètes n'a pas pu, pour une raison ou une autre, avoir lieu). L'abaissement des températures moyennes donne le signal d'une **nouvelle période de croissance des gonades**, avec multiplication puis méiose d'un nouveau groupe de gonies, jusqu'ici bloquées au stade diplotène. Lorsque toutes ces opérations se déroulent convenablement, on obtient au moment de la reproduction des gamètes prêts à être libérés.

1.4.1.1.2.3- Présentation des gamètes mâles et femelles.

Les études sont peu nombreuses à s'être penchées sur cette question, qui apparaît cependant relativement importante puisqu'on conçoit aisément qu'une bonne qualité des gamètes soit l'un des facteurs déterminants d'une réussite correcte de la reproduction.

Les spermatozoïdes ont une forme classique, avec une tête (~ 2,5 µm) que prolonge un long flagelle (~ 29 µm) (118).

PIIRONEN, HYVÄRINEN, (88), ont comparé la laitance de six espèces de poissons, parmi lesquelles *P. fluviatilis*. Il ressort de cette enquête que **le spermatocrite** (pourcentage du volume total de la laitance occupé par les spermatozoïdes, après centrifugation) et **la densité des**

spermatozoïdes (nombre de spermatozoïdes / volume) sont **nettement plus forts chez la Perche** que chez les autres espèces (ce qui peut être rapproché du fait que les volumes émis individuellement par les mâles soient relativement plus faibles chez *P. fluviatilis*).

Tableau V: Composition du sperme chez 6 espèces de poissons d'eau douce selon (88). SP: spermocrite; SD: densité des spermatozoïdes; GL: glucose; FR: fructose; CA: ac. citrique; G: glycérol; TL: teneur totale en lipides. Moy.: moyenne; n.: nombre de poissons testés; min.: minimum; max.: maximum.

		SP %	SD 10 ⁹ /ml	mg/100ml				
				GL	FR	CA	G	TL
Truite arc en ciel <i>O. mykiss</i>	moy.	17,8	10,7	8	0,33	39,72	0,56	10,42
	n.	93	82	28	28	21	36	11
	min.	6,2	4,8	2,42	0	4,42	0	3,4
	max.	41	25,4	22,23	0,87	93,74	3,3	37,38
Perche commune <i>P. fluviatilis</i>	moy.	70,8	76,2	4,21	0,47	33,12	3,15	86,57
	n.	38	42	10	10	8	18	6
	min.	29,8	37	0,69	0	16,85	1,01	55,83
	max.	94,8	127,4	15,72	1,22	46,69	6,36	148,83
Barbot <i>L. lota</i>	moy.	66,5	37,5	4,53	0,8	45,13	3,33	53,4
	n.	8	5	5	5	5	7	5
	min.	35,9	23,3	1,99	0,43	20,44	2,6	45,63
	max.	90,6	59,3	7,86	1,47	56,76	4,5	61,65
Saumon <i>S. salar</i>	moy.	21,3	9,2	17,78	0,2	5,49	1,72	35,05
	n.	9	9	7	7	8	8	5
	min.	10,2	4,9	7,26	0	0,92	0,65	28,64
	max.	32,8	15,4	39,3	1,3	12,8	2,72	40,78
Truite fario <i>S. Gairdneri</i>	moy.	33,5	14,1	4,65	0,23	11,77	2,34	39,44
	n.	27	27	17	17	13	13	12
	min.	12,5	5	0	0	5,06	0,49	27,18
	max.	64,1	25,7	25,74	0,61	25,05	4,46	82,52
Corégone <i>C. lavaretus</i>	moy.	19,6	6,8	4,95	0,03	15,03	11,99	
	n.	34	35	9	9	8	9	
	min.	10,9	3	0,78	0	5,06	3,52	
	max.	38,8	16,3	21,85	0,17	33,6	39,19	

Par ailleurs, ces deux paramètres varieraient au cours de la période de ponte, s'élevant peu à peu pour atteindre leur maximum à la fin de cette période, du fait d'une réabsorption et donc d'une raréfaction du liquide séminal au cours du temps (tandis que chez *S. gairdneri*, l'augmentation initiale laisserait la place à une relative stabilité ensuite).

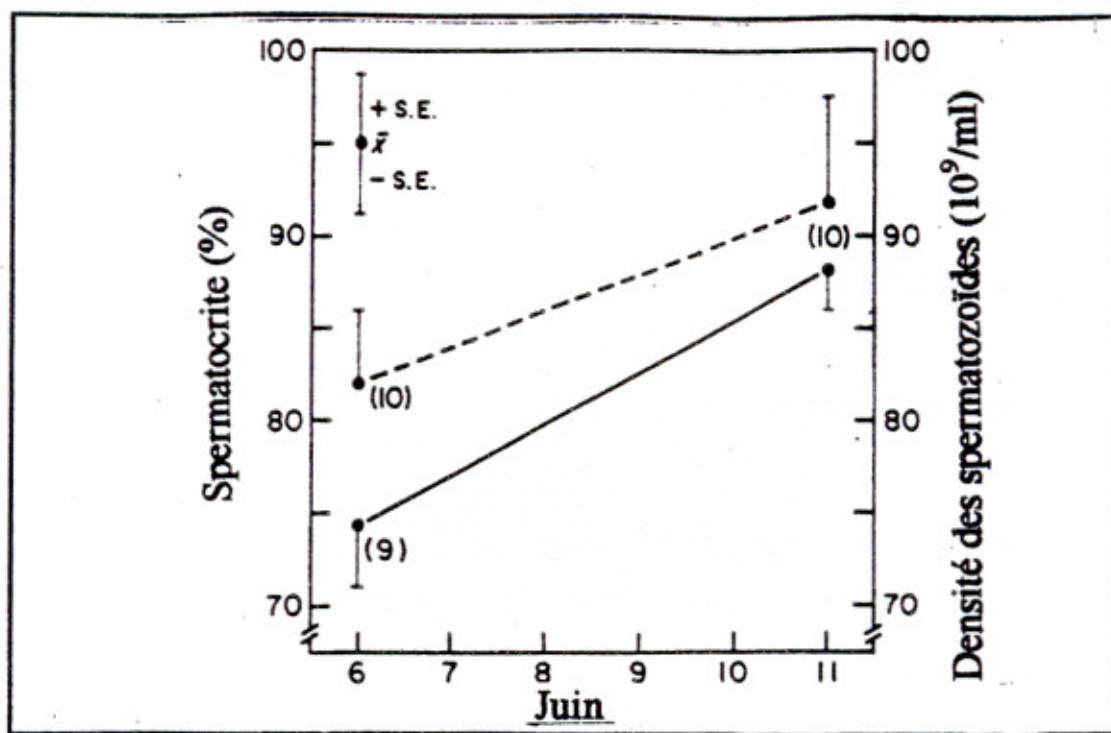


Fig. 17: Spermatocrite (trait plein) et densité des spermatozoïdes (trait pointillé) des perches du lac Kuorinka au moment de la ponte. (Le nombre de poissons est indiqué entre parenthèses) in (88).

Les teneurs en glucose et fructose du liquide séminal sont intermédiaires, (de même que celles en glycérol), tandis que ce liquide contient, chez les perches les plus forts taux de lipides.

Les concentrations en acide citrique du liquide séminal suivent d'assez près les variations du spermatocrite et de la densité des spermatozoïdes, et ce, dans toutes les espèces de poissons étudiées. Ceci peut se comprendre au travers du rôle supposé de cet acide: trappage des ions Ca^{2+} et Mg^{2+} qui, libérés, lèveraient l'inactivation des spermatozoïdes. L'acide citrique est donc indispensable pour maintenir l'inactivité des cellules reproductrices mâles jusqu'à leur évacuation dans le milieu extérieur où leur survie en activité n'est que de très courte durée (quelques minutes seulement).

Au sujet maintenant des **ovules** de *P. fluviatilis*, nous n'avons malheureusement pas pu consulter de document portant particulièrement sur ce sujet: nous verrons que ces ovules sont tous libérés en même temps, reliés les uns aux autres par une sorte de gaine muqueuse. Ils sont **arrondis, translucides avant d'être fécondés, et semblent se dilater au contact de l'eau** (leur diamètre passant rapidement de 1,7 à près de 2,5 mm).

Nous n'avons trouvé aucune information relative au liquide ovarien, à sa composition ou à son évolution éventuelle. Les ovules renfermeraient quant à eux dans leur cytoplasme d'assez fortes quantités de lipides (sous forme de gouttelettes) ainsi que des polysaccharides formant les globules de vitellus (qui fusionneront en plaquettes vitellines). Comme dans la plupart des espèces aquacoles, l'ovule porte donc en lui les **réserves énergétiques** que l'embryon utilisera au cours de son développement.

Après avoir ainsi cherché à reconnaître les mâles des femelles, et après avoir décrit les principaux événements de la croissance des poissons qui en feront des individus matures sexuellement, il nous reste à préciser l'âge auquel cette maturité est atteinte, pour à peu près bien cerner le poisson reproducteur type.

1.4.1.1.3- Age de maturité sexuelle.

Les auteurs s'accordent tous pour dire qu'**en un lieu donné, les mâles sont sexuellement matures plus jeunes que les femelles**: (26), (47), (57), (108), (109).

Par ailleurs, **cette maturité sexuelle semble devoir être atteinte d'autant plus tôt que les individus vivront sous des climats plus favorisés**, surtout par leurs moyennes annuelles de température: HOESTLAND, (57), dont les travaux sont limités à la seule situation française de *P. fluviatilis* constate ainsi que respectivement 100% des mâles en fin de 1^{ère} année et 79% des femelles en fin de 2^e année sont matures dans le Sud de notre pays (station d'étude dans les Pyrénées) contre seulement 90,5% et 65% de mâles et de femelles atteignant ces mêmes âges, dans le Nord...

Des enquêtes ont également été menées afin d'éclaircir **le lien qui pourrait exister entre l'âge de maturité sexuelle des perches et leur vitesse de croissance**: ALM (1953 et 1959) in (108) aurait remarqué, au sein d'une même classe d'âge, que les individus dont la croissance était la plus forte acquerraient le plus tôt la capacité de se reproduire. HARTMAN (1974) in (109) a également expliqué le rajeunissement des perches atteignant leur première saison de reproduction dans le lac Léman par l'eutrophisation du milieu qui aurait amélioré les taux de croissance. Par contre, si l'on considère plusieurs catégories d'âge les unes par rapport aux autres, celles dont la croissance générale est la plus rapide seraient les plus tardives à développer leur fonction reproductrice (!?). Il semble donc finalement assez difficile pour l'instant d'expliquer de façon globale une plus ou moins grande précocité des perches dans leur capacité à se reproduire. Il serait cependant intéressant d'explorer le rôle exact du milieu et de ses paramètres, ainsi que celui de la génétique dans ce domaine, si un jour on souhaite mieux contrôler cette donnée qu'est l'âge de maturité sexuelle.

Nous retiendrons donc qu'**en moyenne et en France, des perches mâles sont capables de féconder une ponte en fin de leur 1^{ère} année d'existence quand leur taille avoisine 7-8 cm. Pour les femelles, il faut attendre la fin de leur 2^e année et une longueur de 11-12 cm pour que certaines libèrent leur premier chapelet d'oeufs**. Mais ces âges de 1 et 2 ans sont les âges minimaux pour que respectivement, un mâle ou une femelle

participe à la reproduction de l'espèce. **Les âges où 100% des individus sont sexuellement matures sont plus élevés: 2 ans pour les mâles (et facilement 10-12 cm), 3-4 ans pour les femelles (pour 18-20 cm de longueur).(57).**

Maintenant que le profil (identité sexuelle, caractéristiques des gonades et des gamètes, âge de la première reproduction) des individus susceptibles de se reproduire a été tracé, nous pouvons envisager un nouveau chapitre, dont le but sera de décrire les conditions dans lesquelles se déroule la ponte chez *P. fluviatilis*.