



HAL
open science

La reproduction de la daurade (*Sparus aurata*) et du Bar (*Dicentrachus Labrax*): connaissance du cycle sexuel et contrôle de la gamétogenèse et de la ponte

Yonathan Zohar, Roland Billard, Claudine Weil

► To cite this version:

Yonathan Zohar, Roland Billard, Claudine Weil. La reproduction de la daurade (*Sparus aurata*) et du Bar (*Dicentrachus Labrax*): connaissance du cycle sexuel et contrôle de la gamétogenèse et de la ponte. L'aquaculture du Bar et des Sparidés: Actes du colloque sur l'aquaculture du Bar (loup) et des Sparidés tenu à Sète (France) les 15, 16 et 17 mars 1983, INRA Publi., 542 p., 1984, Hydrobiologie et Aquaculture, 2-85340-600-8. hal-02858435

HAL Id: hal-02858435

<https://hal.inrae.fr/hal-02858435>

Submitted on 8 Jun 2020

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

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



Distributed under a Creative Commons Attribution - ShareAlike 4.0 International License

La reproduction de la daurade (*Sparus aurata*) et du bar (*Dicentrarchus labrax*): connaissance du cycle sexuel et contrôle de la gamétogenèse et de la ponte

Y. ZOHAR, R. BILLARD et Claudine WEIL

*INRA, Laboratoire de Physiologie des Poissons,
Campus de Beaulieu, F35042 Rennes Cedex et F78350 Jouy-en-Josas*

Résumé

Dans des programmes piscicoles, la connaissance et la maîtrise du cycle sexuel des espèces élevées représentent l'une des conditions de réussite de l'élevage. Chez les Sparidés, espèces hermaphrodites dont le déterminisme du sexe est probablement modulé par des facteurs de l'environnement et sociaux, une attention toute particulière doit être accordée à la connaissance de la différenciation sexuelle et de la gamétogenèse dans les conditions d'élevage. Une telle connaissance est indispensable pour la gestion des stocks des géniteurs dans l'optique d'obtention d'un rapport mâle/femelle convenable pour une production abondante d'œufs fécondés viables.

Un autre problème, qui concerne cette fois la majorité des espèces marines élevées actuellement, a trait à la nature saisonnière du cycle reproducteur et à la durée limitée de la période de ponte. Des supplémentations hormonales et des manipulations de facteurs de l'environnement peuvent être pratiquées pour avancer ou retarder la saison de reproduction et étaler ainsi la production de juvéniles. Il peut d'ailleurs être plus intéressant de retarder la ponte afin de pouvoir effectuer l'élevage larvaire dans un milieu semi-naturel ou de pouvoir disposer de quantités de plancton naturel plus importantes.

Finalement, dans plusieurs cas, et notamment chez la daurade et le bar, la reproduction de géniteurs élevés en captivité, soit ne se produit pas, soit présente des anomalies. Ceci est principalement le résultat d'un blocage, chez la femelle, du développement ovarien aux stades précédant la maturation ovocytaire et l'ovulation. Là aussi, la modulation des facteurs externes et des traitements hormonaux peut aider à l'obtention d'une ponte régulière.

Dans tous les cas, le cycle sexuel de l'espèce élevée, les mécanismes hormonaux le contrôlant, ainsi que l'influence de la captivité sur ces derniers, devront être étudiés pour permettre des interventions exogènes efficaces, en vue d'obtention régulière et prolongée d'alevins de bonne qualité.

Dans des programmes piscicoles, la maîtrise de la reproduction des espèces candidates est l'une des conditions de réussite de l'élevage. Cette maîtrise nécessite :

1. La connaissance du cycle sexuel dans les conditions de l'élevage ;
2. La possibi-

lité d'induire la ponte à volonté, une fois l'ovogenèse terminée ; 3. La possibilité d'étaler la saison de ponte au cours de l'année. Dans la présente revue, chacun de ces trois points, ainsi que leur état d'avancement, seront examinés pour la daurade et le bar.

I. Le cycle sexuel

1. *La daurade*

La nature hermaphrodite des *Sparidae* est connue depuis le siècle dernier (Syrski, 1876) et les cycles sexuels de différentes espèces appartenant à cette famille, dont la daurade, ont été étudiés (Pasquali, 1941 ; D'Ancona, 1941, 1949). Cependant, ces travaux ont porté sur des poissons capturés en milieu naturel, en mer ou en lagune et l'âge des animaux est parfois inconnu. Par ailleurs, la description du cycle sexuel complet dépend de l'efficacité des pêches. Notre étude déjà partiellement publiée (Zohar *et al.*, 1978) a porté sur une population de daurades élevées en conditions intensives. Les poissons avaient été pêchés à un âge de 2 à 3 mois, dans la lagune de Bardawill, située dans le bassin Est de la Méditerranée. Ils ont été transférés dans des étangs en terre creusés au bord de la mer Rouge (Elat). Les étangs sont alimentés en eau de mer, dans un circuit ouvert. La température de l'eau s'est maintenue à $21 \pm 3^\circ\text{C}$ tout au long des deux années d'étude. Chaque mois, un groupe de dix individus a été sacrifié et les gonades ont été prélevées pour une étude histologique.

A l'âge de 4 mois, aucune différenciation, topographique ou cytologique, n'est détectable dans les gonades qui contiennent alors un petit nombre de nids de cellules germinales primordiales. Un mois plus tard (fig. 1), une différenciation topographique apparaît. Un tissu conjonctif (ZT), prédominant à ce stade, sépare la gonade en une partie dorsale et une partie ventrale. La partie dorsale, qui contient la cavité centrale de la gonade (CC) donnera naissance à l'ovaire, tandis que la partie ventrale représente le futur testicule. Les deux parties sont peuplées par des nids de cellules germinales dont la différenciation n'est pas encore visible au microscope photonique. Dans la partie dorsale, ces nids bordent la cavité centrale de la gonade.

A l'âge de 8 mois (fig. 2), la partie dorsale de la gonade présente une structure de jeune ovaire, constituée en lamelles ovigères (OL), peuplées par un grand nombre d'ovogonies. A ce stade, les ovogonies commencent à subir un processus de dégénérescence. Ce processus affecte toutes les ovogonies, à l'exception d'une couche qui limite les lamelles ovigères, du côté de la cavité centrale de la gonade. La partie ventrale de la gonade est, elle, peuplée par des nids de spermatogonies, dont le nombre augmente par rapport à ce qui est observé à 5 mois.

A l'âge de 9 mois (fig. 3), les lamelles ovigères apparaissent vides, du fait de la dégénérescence des ovogonies. Comme à 8 mois, elles sont limitées vers la cavité centrale de la gonade par une couche d'ovogonies.

A l'âge de 10-11 mois (fig. 4), la partie ventrale de la gonade est le siège d'une spermatogenèse active. Les lobules testiculaires, présentant une lumière, se forment

et se remplissent de cellules germinales à des stades allant des spermatogonies aux spermatozoïdes. La partie testiculaire s'accroît et commence à envelopper la partie dorsale de la gonade. Entre les deux parties de la gonade et le long de la cavité centrale se met en place le canal déférent (VD) qui se remplit de spermatozoïdes. Dans la partie dorsale de la gonade, les cavités des lamelles ovigères ont disparu et une ou deux couches de cellules germinales femelles bordent la cavité centrale. Ce sont des ovogonies, des ovocytes en cours de méiose et quelques ovocytes primaires en prévitellogénèse.

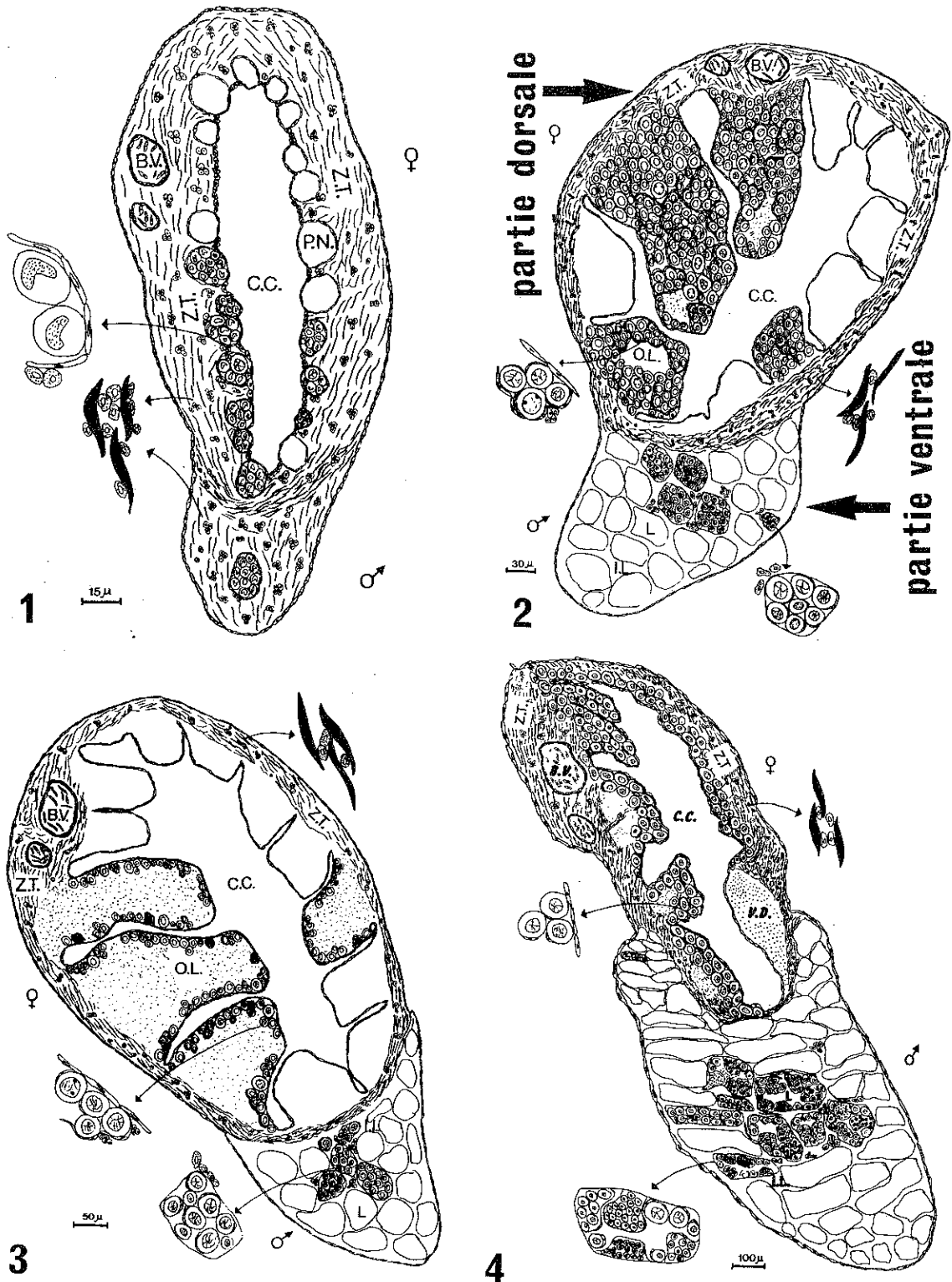
A l'âge de 12 mois (décembre à janvier), qui est celui de la première saison de reproduction, tous les individus de la population sont des mâles fonctionnels. La partie ventrale de la gonade (fig. 5) forme un testicule mature, bien que le rapport gonadosomatique (RGS*) reste assez faible (de l'ordre de 0,7-1 p. 100). Dans les lobules remplis de spermatozoïdes, se déroule le processus de la spermiation (les spermatozoïdes sont dans la lumière des lobules et il y a hydratation du sperme). La partie femelle de la gonade, qui n'a pas changé, est relativement réduite.

La période entre 13 et 16 mois est caractérisée par le début d'une inversion sexuelle, se manifestant chez tous les individus. La partie mâle de la gonade se vide de ses spermatozoïdes et se maintient au repos. Il ne reste alors que des spermatogonies dans les lobules testiculaires. Dans la partie ovarienne, les ovogonies se multiplient rapidement et les ovocytes primaires entrent dans une phase de croissance prévitellogénique rapide. A l'âge de 16 mois (fig. 6 et 9), la partie ovarienne représente environ 80 p. 100 de la masse de la gonade.

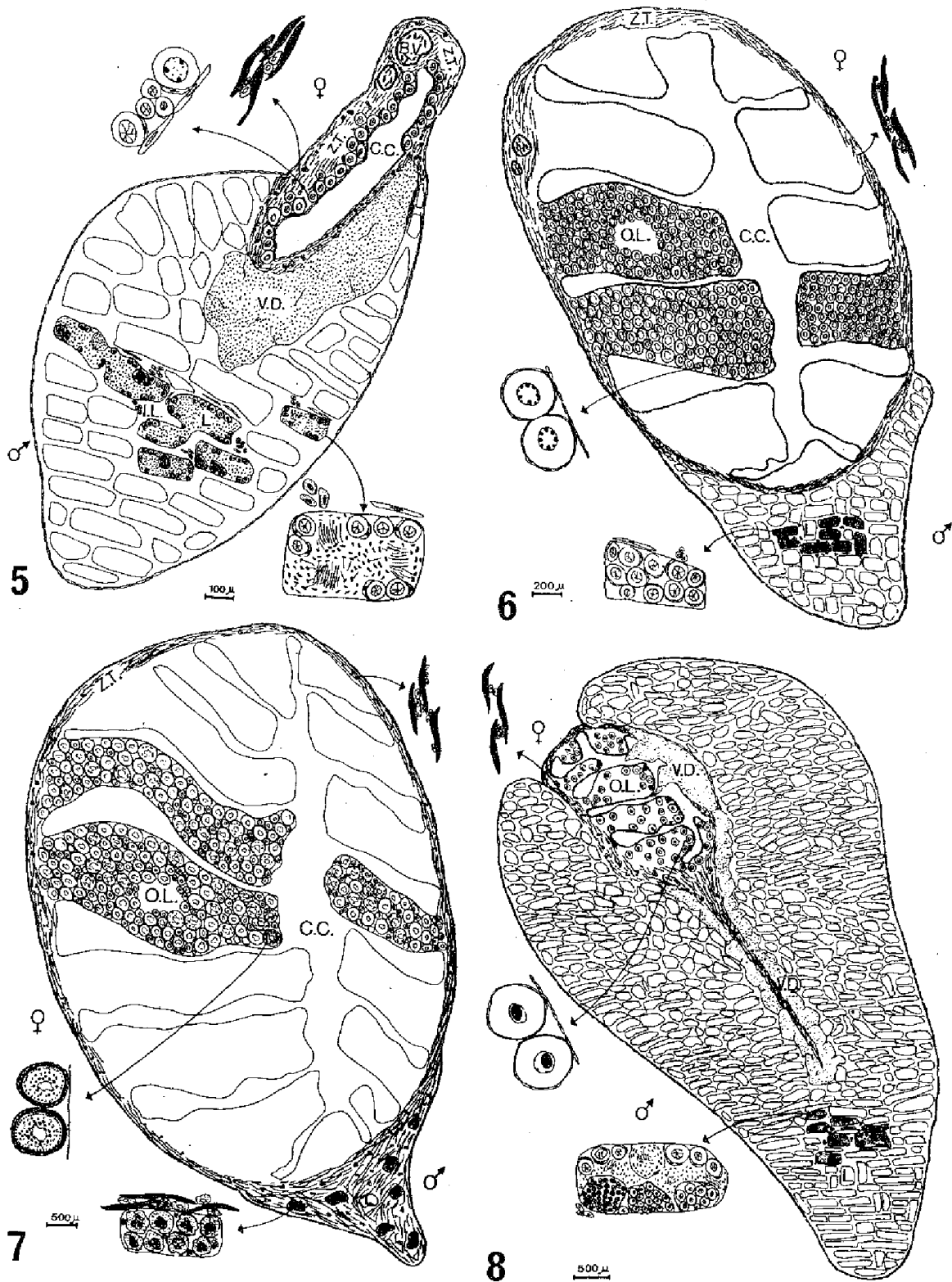
A 17 mois apparaît, chez les populations d'Élat, une dichotomie dans l'évolution de la gamétogénèse. Environ 80 p. 100 des individus poursuivent leur inversion sexuelle. Dans la partie dorsale de la gonade de ces animaux, les ovocytes achèvent leur croissance prévitellogénique et entrent en vitellogénèse rapide. Simultanément, la partie ventrale de la gonade dégénère progressivement et les spermatogonies se nécrosent. La partie dorsale de la gonade se développe donc progressivement alors que la partie ventrale régresse (fig. 9 à 11). A l'âge de 23-24 mois (fig. 7 et 11), lors de la seconde saison de reproduction, ces poissons possèdent un ovaire mature, à la partie ventrale duquel est attaché un testicule dégénéré. Pour les 20 p. 100 des individus restants, le processus de l'inversion sexuelle est arrêté. Dans la partie dorsale de la gonade, les ovocytes en prévitellogénèse subissent une atrophie rapide, tandis qu'une spermatogénèse intense démarre dans la partie ventrale de la gonade dont la taille augmente sensiblement (fig. 9, 12, 13). Cette partie devient, à l'âge de 2 ans, un testicule mature enveloppant complètement un ovaire régressé (fig. 8 et 13) contenant des ovogonies et quelques ovocytes primaires.

De cette double évolution, il résulte qu'à la deuxième saison de ponte la population de géniteurs est constituée par 80 p. 100 de femelles et 20 p. 100 de mâles. Les mâles achèvent leur spermatogénèse en captivité et du sperme peut être collecté. Il n'existe pas d'étude comparative sur le rendement et la qualité de la spermatogénèse chez des animaux en captivité ou en milieu naturel. Par contre, en ce qui concerne l'ovogénèse, elle n'est pas complète chez la grande majorité des

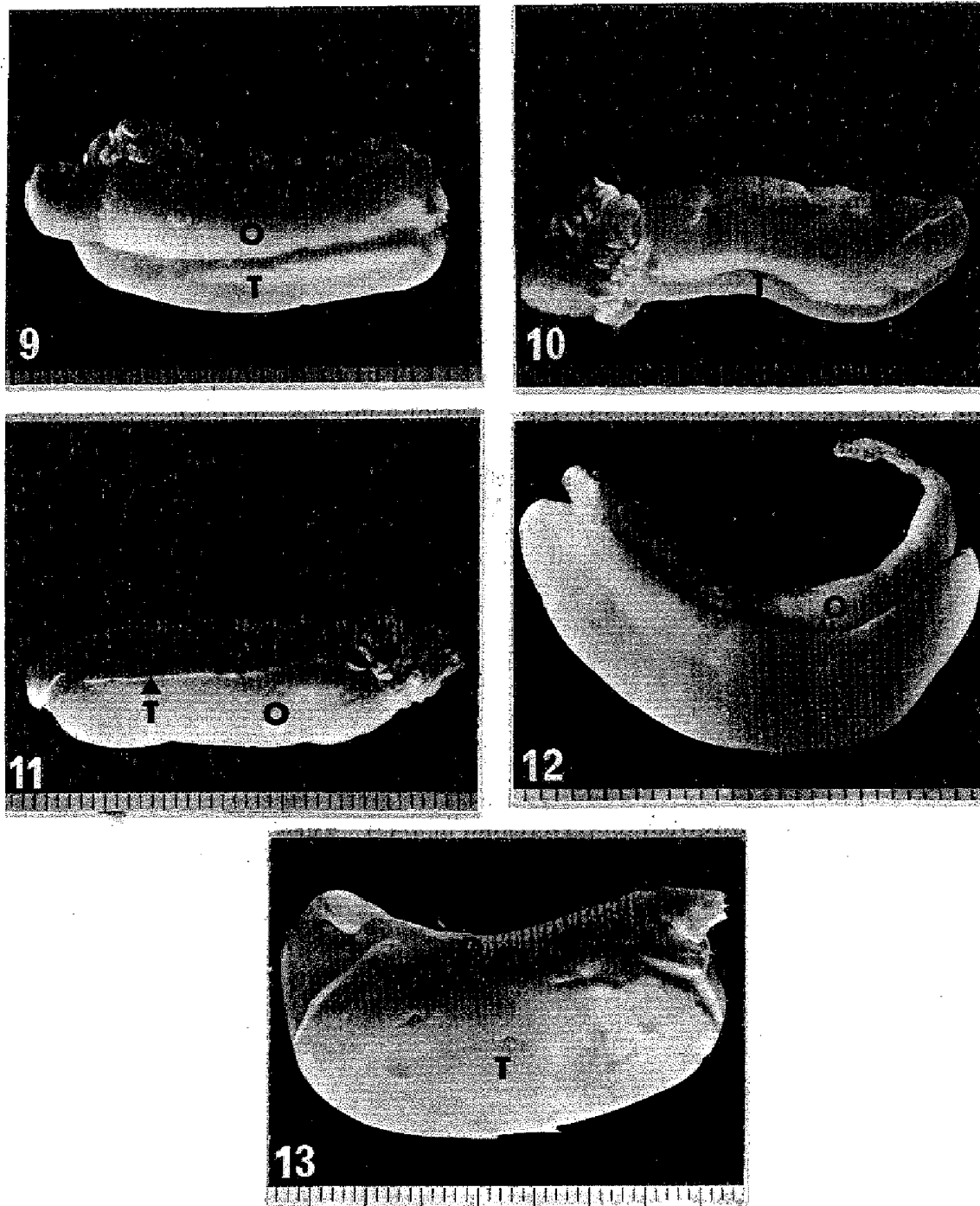
* RGS = $\frac{\text{Poids des gonades}}{\text{Poids du corps}} \times 100.$



femelles maintenues en captivité (Alessio *et al.*, 1976 ; Arias, 1976 ; Barnabé, 1976 a ; Villani, 1976). Dans ce cas, les ovocytes achèvent leur vitellogenèse, puis deviennent atrétiques (Gordin et Zohar, 1978 ; Zohar et Billard, 1978), sans qu'il y ait maturation et ovulation. Cependant, cette atrésie ne concerne pas toujours la



Figures 1-8. — Schéma de coupes transversales de la gonade de la daurade à quelques stades caractéristiques de son développement (d'après Zohar, Abraham et Gordin, non publié). Voir texte pour les détails. B.V. : vaisseau sanguin ; C.C. : cavité centrale ; I.L. : tissu interlobulaire ; L. : lobules testiculaires ; P.N. : nids de protogonies ; O.L. : lamelles ovigères ; V.D. : canal déférent ; Z.T. : tissu conjonctif.



Figures 9-13. — Gonades entières de la daurade à quelques stades caractéristiques de leur développement (d'après Zohar, Abraham et Gordin, non publié). Voir texte pour les détails. T: partie testiculaire de la gonade; O: partie ovarienne de la gonade.

population tout entière ; certaines femelles, dont la proportion varie d'une année à l'autre, ont une ovogenèse complète et pondent spontanément en captivité (Zohar et Gordin, 1979 ; Devauchelle, 1980). A cet égard, l'importance de la durée d'acclimatation des femelles aux bacs de ponte a été discutée (Devauchelle, 1980). Dans les cas de pontes spontanées, une femelle d'environ 1 kg pond régulièrement quelques dizaines de milliers d'œufs toutes les 24 heures, et cela pendant une période de 2 à 3 mois (Zohar et Gordin, 1979 et données non publiées). La fécondité de ces femelles est donc très élevée et peut atteindre 1-2 millions d'œufs par kg de poids corporel.

Pendant les périodes de 24 heures séparant les pontes successives, un lot d'ovocytes mûrent (reprise de la méiose) et sont ovulés (Zohar et Gordin, 1979). La maturation méiotique ovocytaire est accompagnée par une hydratation importante des ovocytes, ce qui provoque un gonflement abdominal des femelles, quelques heures avant la ponte. La ponte dure 10 à 15 minutes pendant lesquelles les femelles restent immobiles. Les mâles nagent au sein des « nuages » d'œufs libérés tout en les fécondant. Il n'a pas été observé que les pontes aient lieu à des heures préférentielles du nyctémère.

A partir de l'âge de 2 ans, les prélèvements effectués étaient moins nombreux. Nous avons cependant pu constater que les femelles continuent de fonctionner comme tel les années suivantes. La partie mâle de leurs gonades reste toujours régressée et n'évolue plus, tandis que l'ovaire subit un cycle annuel tout à fait comparable à celui d'ovaires de poissons gonochoriques. Chez les mâles, le même processus qui est décrit plus haut pour les mâles de l'âge de 12 mois se répète. Ainsi, chez tous les mâles âgés de 25 à 28 mois, on observe un début d'inversion sexuelle. Cette inversion s'achève chez 80 p. 100 d'entre eux, alors que chez les 20 p. 100 restants, la partie testiculaire de la gonade se développe à nouveau et la partie ovarienne dégénère. Ce même processus se répétant tous les ans, le nombre de mâles dans la population diminue avec l'âge des poissons.

Il convient de noter que le cycle sexuel de la daurade, tel qu'il est décrit ici, se produit dans les conditions particulières des élevages intensifs d'Elat. Des études faites sur la daurade en mer et en lagune (Pasquali, 1941 ; D'Ancona, 1941, 1949 ; Chauvet, 1984, ce volume) montrent que dans des milieux naturels le cycle sexuel est différent. Ainsi la première maturation sexuelle intervient généralement plus tardivement, c'est-à-dire à l'âge de 2 ans. D'autre part, la chronologie des processus d'inversion sexuelle et la proportion de mâles s'inversant en femelles sont différentes. Par ailleurs, des communications personnelles (E. Bedier, Palavas ; F. René, GAEC et N. Devauchelle, Brest) nous ont également permis de constater que dans les élevages français le déroulement de la gamétogenèse est différent de celui que nous avons décrit plus haut. L'âge de la première maturité (mâle) est ici aussi de 2 ans et le processus d'inversion sexuelle donne lieu à un rapport mâle/femelle différent que celui enregistré à Elat. Il est donc probable que le processus d'inversion sexuelle chez la daurade est influencé par des facteurs environnementaux.

Des observations préliminaires faites à Elat tendent à montrer que des facteurs sociaux interviennent également dans le déterminisme de l'inversion sexuelle. Ainsi, la présence de femelles (âgées de 2 à 4 ans) dans une population de jeunes mâles (âgés de 1 an) qui s'engagent dans le processus d'inversion sexuelle réduit la proportion de l'inversion de ces jeunes mâles en femelles. Dans ces conditions, on

n'obtient plus que 20 p. 100 de mâles à l'âge de 2 ans. Par contre, la présence de jeunes mâles augmente, chez les mâles plus âgés, la proportion d'inversion sexuelle en femelles.

La connaissance des conditions du déroulement de la gamétogenèse et des mécanismes de l'inversion sexuelle chez la daurade a une importance majeure pour la gestion du stock de géniteurs de cette espèce. Dans les conditions d'élevage du Sud de la France, une proportion importante de mâles ne s'inverse pas en femelles et on rencontre des difficultés à obtenir un nombre suffisant de « grandes femelles » (de poids de 500-1 000 g) pour assurer la production abondante d'œufs (F. René, comm. pers.). Dans ce cas, un stockage de jeunes mâles (à l'âge de 1-2 ans) avec une population de poissons plus âgés pourrait augmenter le rendement de l'inversion des « grands » mâles en femelles. La connaissance de la gamétogenèse de la daurade dans chaque condition d'élevage, ainsi que celle des facteurs environnementaux et sociaux la contrôlant, est donc obligatoire pour l'obtention d'un rapport mâle/femelle convenable.

Une toute autre approche du contrôle de l'inversion sexuelle chez la daurade serait l'utilisation de traitements hormonaux. Cependant, les connaissances concernant le contrôle hormonal de l'hermaphrodisme chez la daurade sont quasiment inexistantes et une étude fondamentale approfondie est nécessaire pour développer une telle approche.

2. *Le bar*

Bien qu'il appartienne à la famille des Serranidés où l'hermaphrodisme est fréquent, le bar, *Dicentrarchus labrax*, est gonochorique. La formation des gonades, la différenciation sexuelle et l'établissement du premier cycle mâle et femelle ont été étudiés dans les conditions naturelles (Roblin, 1980), et d'élevage (Roblin, 1980; Roblin et Bruslé, 1983; Bruslé et Roblin, 1984, ce volume). La formation des gonades est plus précoce en milieu d'élevage que naturel. L'établissement du premier cycle est plus précoce pour les mâles que pour les femelles et est atteint à des âges différents selon les régions. Les bars méditerranéens atteignent leur première maturité à un âge inférieur à celui des bars de l'Atlantique (voir pour revue Bruslé et Roblin, 1984, ce volume). Par exemple, sur les côtes tunisiennes, la maturité sexuelle est atteinte à 2-3 ans pour les mâles, 4-5 ans pour les femelles (Bouain, 1977) alors qu'elle n'est atteinte qu'à l'âge de 5-8 ans pour les femelles et 4-7 ans pour les mâles en Irlande (Kennedy et Fitzmaurice, 1972).

La reproduction est saisonnière et n'a lieu qu'une seule fois dans l'année. La période de ponte varie selon la région. Elle a lieu en hiver de décembre à mars, avec un optimum en janvier en Méditerranée (Rafail, 1971; Barnabé, 1972; Bouain, 1977), en avril-mai en Bretagne (Boulineau-Coatanea, 1969) et encore plus tardivement, c'est-à-dire en juin en Irlande (Kennedy et Fitzmaurice, 1972).

La gamétogenèse se déroule donc pendant une période différente selon les régions comme le montre l'évolution des courbes du rapport gonadosomatique ou RGS observé chez des mâles et femelles sur la côte tunisienne, à Sète ou à Arcachon (fig. 14). Comme le montrent toutes ces observations, les facteurs externes influencent le déroulement de la gamétogenèse. La manipulation des facteurs thermiques et photopériodiques permettent de décaler la période de ponte (Girin et Devauchelle, 1978), ce qui sera discuté ultérieurement.

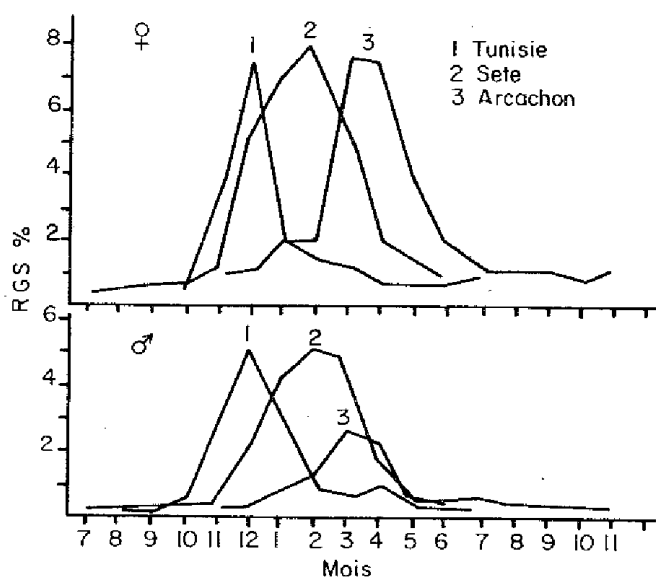


Figure 14. — Évolution des rapports gonadosomatiques (RGS) mâle (en bas) et femelle (en haut) de trois populations prises dans le milieu naturel : ① en Tunisie (Bouain, 1977); ② à Sète (Barnabé, 1972, 1973); ③ dans les réservoirs de la région d'Arcachon (Stequert, 1972). Repris de Barnabé, 1980 a.

a) Étude de la spermatogenèse

Les différents types cellulaires présents au cours de la spermatogenèse ont été décrits (Stequert, 1972; Roblin, 1980; Roblin et Bruslé, 1983) et leur évolution au cours du cycle reproducteur a été suivie par Ch. Cauty, R. Billard et G. Barnabé (données non publiées) sur des poissons élevés dans la station de biologie marine à Sète (fig. 15). Pendant la période de repos sexuel (mars à septembre), le testicule de petite taille est surtout occupé de conjonctif et de cellules de Sertoli qui incluent des spermatogonies souches (gonies A). L'activité spermatogénétique constituée par les multiplications spermatogoniales (gonies B), la méiose (formation de spermatoctes jusqu'aux spermatoïdes), la spermiogenèse (transformation des spermatoïdes en spermatozoïdes) se déroule quasi simultanément entre septembre et décembre. La

spermiation a lieu entre la mi-novembre et le mois de février (Barnabé, 1976 b). En fin de spermiation, il reste encore dans les lobules testiculaires de nombreux spermatozoïdes qui se résorbent progressivement jusqu'en mai (fig. 15).

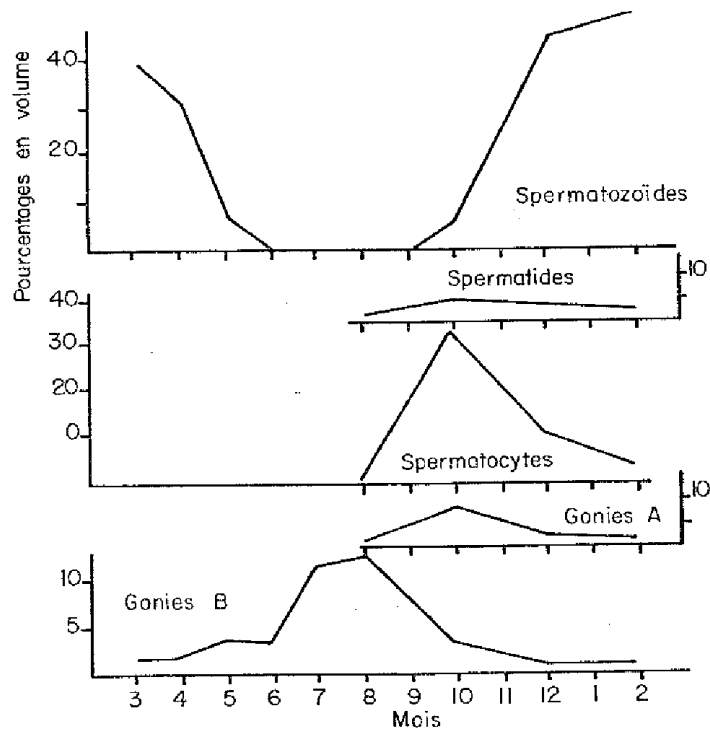


Figure 15. — Évolution des divers types cellulaires, exprimés par leurs pourcentages en volume, au cours de la spermatogénèse du bar provenant de la station de biologie marine de Sète (d'après Cauty, Billard et Barnabé, non publié).

Stequert (1972) observe des anomalies de spermatogénèse chez des bars capturés dans les réservoirs d'eau saumâtre de la région d'Arcachon. La spermiogénèse ne s'engage que partiellement et la quantité de spermatozoïdes produits est inférieure à la normale. La dessalure ne semble pas devoir être seule responsable de cette anomalie car Bruslé et Roblin (1984, ce volume) signalent une spermatogénèse normale à une salinité de 2-3 p. 1000, et Barnabé (1976 b) fait état de spermiation chez des mâles capturés dans l'étang de Thau.

En captivité, le volume de sperme recueilli semble limité par rapport à la potentialité du testicule. En effet, des travaux préliminaires non publiés, menés au COB à Brest par J.-C. Mauviot et R. Billard sur des mâles d'élevage dont la spermiation était déjà engagée, ont montré que les volumes de sperme recueillis par prélèvement manuel étaient relativement faibles (fig. 16). La quantité totale de sperme émise jusqu'à épuisement est de $3,8 \pm 2,1$ ml (soit 1,3 p. 100 du poids corporel) dans le groupe prélevé tous les 7 jours, et de $2,5 \pm 1,9$ ml (soit 1 p. 100 du poids corporel) dans celui prélevé tous les 15 jours. Le fait de ne pouvoir plus récolter de sperme ne semble pas dû à une vidange complète des testicules puisque,

à l'autopsie, le RGS de certains mâles était encore élevé et la spermiation a pu être réinitiée chez d'autres animaux après stimulation hormonale avec HCG*. Il est vraisemblable que les conditions de captivité et de manipulation contribuent à inhiber le processus de spermiation, ce qui a déjà été observé chez la truite (R. Billard, données non publiées). Le spermatocrite**, qui est le reflet de la concentration du sperme en spermatozoïdes, est relativement élevé dans cette espèce (jusqu'à 90 p. 100), mais tend à diminuer au cours de la période de prélèvement (fig. 16).

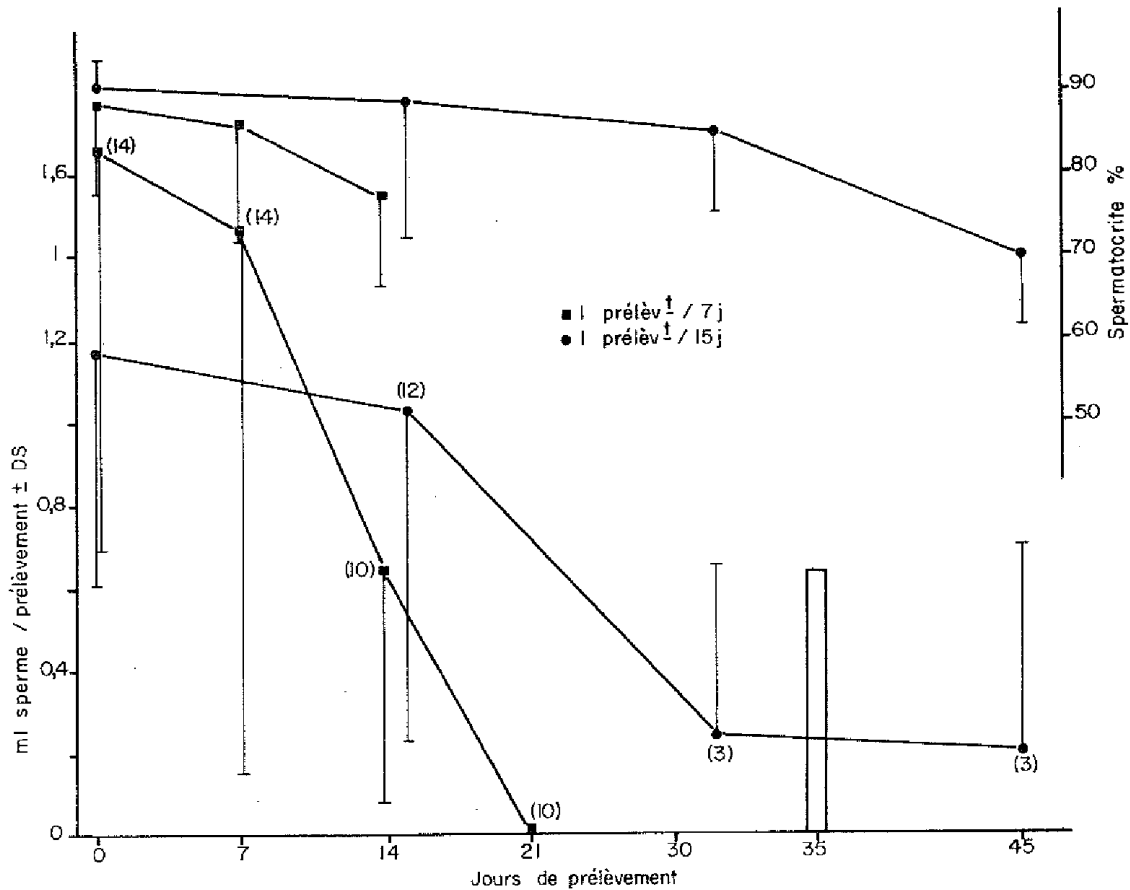


Figure 16. — Évolution des volumes de sperme recueillis (courbes du bas) et des spermatozoïdes (courbes du haut) chez le bar élevé au COB à Brest. Les prélèvements ont commencé le 1^{er} mars, peu après que les mâles soient entrés en spermiation. Deux fréquences de prélèvement ont été pratiquées (1 prélèvement tous les 7 ou 15 jours). Dans le groupe prélevé tous les 7 jours, la production de sperme était nulle au 4^e prélèvement (J₂₁) et à J₃₃ une injection d'HCG (250 UI/kg) a réinitié 2 jours plus tard une nouvelle production de sperme de près de 0,6 ml (barre d'histogramme).

* HCG: Gonadotropine Chorionique Humaine.

** Spermatocrite: $\frac{\text{Volume des spermatozoïdes}}{\text{Volume de sperme}} \times 100$, le volume du sperme étant la somme du volume des spermatozoïdes et de celui du liquide séminal.

b) *Étude de l'ovogenèse*

Une étude cytologique détaillée de l'évolution des ovocytes au cours de l'ovogenèse a été effectuée par Caporiccio (1976) sur des poissons pêchés en mer dans la région de Sète (seuls les jeunes stades — poissons de moins d'un an — ont été étudiés sur des animaux d'élevage). Cette étude est basée sur l'évolution des compartiments nucléaires et cytoplasmiques et des enveloppes de l'ovocyte. Barnabé (1973), en se référant seulement à des caractères morphologiques de l'ovaire, identifie 7 stades. Une intégration de ces deux échelles de maturité a permis à Barnabé (1980 a) de caractériser l'ovogenèse par les stades suivants: stade indifférencié, immature, prévitellogénèse, vitellogénèse, maturation ovocytaire et ovulation, atrésie et régression. Nous rapporterons ici les principales caractéristiques de ces stades. Au stade immature, l'ovaire est de couleur crème et formé d'ovocytes ayant un diamètre de 25-80 μm (0,025-0,080 mm). Au moment de la prévitellogénèse observée en septembre-octobre, l'ovaire, toujours crème, devient granuleux et les ovocytes mesurent 80-190 μm de diamètre. En novembre, au cours d'une phase de vitellogénèse très active, les ovocytes passent de 200 à 500 μm et les ovaires sont turgescents et orangés. Au cours de la maturation ovocytaire, caractérisée par la migration du noyau vers la périphérie de l'ovocyte, puis la reprise de la méiose, on observe un gonflement abdominal ou «hydratation» qui est la conséquence de l'augmentation de la taille des ovocytes par absorption d'eau. La maturation est suivie de l'ovulation. La ponte se produit 2 à 3 jours après le phénomène d'«hydratation». Au moment de la ponte (décembre à mars dans la région de Sète avec un maximum en janvier-février), l'œuf a l'aspect d'une sphère translucide de 1150 μm de diamètre. Après la ponte, il reste encore des ovocytes non ovulés qui entrent en atrésie (fin février-mars). La régression se caractérise par une diminution de volume de la gonade.

L'examen des courbes du RGS laisse supposer qu'il n'y a qu'une seule saison de ponte selon la latitude (fig. 14). Seule Boulineau-Coatanea (1969) émet l'hypothèse de pontes successives. Des observations faites par Barnabé (1980 a) indiquent qu'il n'y a qu'une ponte par individu, étalée de quelques heures à peine; ces observations ont été effectuées dans les bassins de la station biologique de Sète, avec des femelles pêchées prêtes à pondre et celles élevées dans la station et pondant naturellement. Cependant, comme nous l'avons cité précédemment, la ponte peut s'étendre sur une période relativement longue puisque des femelles «hydratées» ont été récupérées en plongée dans la région de Sète de mi-décembre à mi-mars (Barnabé, 1980 a). Il ne semble pas qu'il y ait d'heure de ponte privilégiée: en mer, des poissons émettant des œufs ont été capturés à n'importe quelle heure de la journée, alors qu'en captivité une tendance à la ponte naturelle a été observée le matin (Barnabé et Tournamille, 1972). L'observation de poissons captifs à l'aide d'un circuit de télévision a montré que chaque femelle pond séparément (Barnabé, 1976 b).

La fécondité est de l'ordre de 200 000 ovules par kg de poids vif pour des femelles «mûres» prises en mer et pondant naturellement ou à la suite d'une stimulation hormonale (Barnabé, 1980 b). Des valeurs extrêmes de 293 000 à 358 000 ovules par kg en Irlande (Kennedy et Fitzmaurice, 1972) et de 492 000 à 955 000 par kg en Tunisie (Bouain, 1977) ont été rapportées.

Notons que l'ovogenèse ne parvient pas à son terme dans certains milieux et

par conséquent la ponte ne peut être obtenue: réservoirs du bassin d'Arcachon (Stequert, 1972), étang de Thau (Barnabé, 1976), dans les esteros de Cadiz (Arias, 1980). Par contre, la maturité a pu être obtenue en captivité dans plusieurs endroits à Sète (Barnabé et René, 1972), en Italie (Arcarese *et al.*, 1972; Alessio *et al.*, 1973; Lumare et Villani, 1973), à Brest (Boulineau-Coatanea, 1974). Des études ont montré l'importance de la salinité dans le déroulement de l'ovogenèse. En élevage à une salinité de 2 p. 1 000, la vitellogenèse est incomplète (Bruslé et Roblin, 1984, ce volume); par contre toujours en élevage, mais à une salinité de 3,5 p. 1 000, Zanuy et Carillo (1984, ce volume) obtiennent une vitellogenèse complète, seules la maturation et l'ovulation sont bloquées. Cependant, ces dernières peuvent être provoquées par stimulation hormonale (HCG) et la ponte est obtenue. La salinité n'est sûrement pas le seul facteur en cause, la température ou d'autres facteurs de l'environnement pouvant intervenir également.

II. L'induction de la ponte

Comme nous l'avons déjà signalé, en conditions de captivité, la spermatogénèse chez le bar et la daurade est complète et aboutit à la production de sperme viable. Néanmoins, certaines études laissent penser à une déficience spermatogénétique dans certaines conditions (voir § I.2 a). Par contre, le cycle sexuel de la femelle chez ces deux espèces ne s'achève pas toujours en élevage. En l'absence d'ovulation naturelle, il faut alors avoir recours aux techniques d'induction de ponte (pour assurer la reproduction). D'autre part, la possibilité de provoquer des pontes à des dates voulues permet de mieux organiser les fournitures d'œufs à une éclosion. Cela paraît plus important pour le bar qui pond en une seule fois (la daurade pondant pendant 2 à 3 mois, la production continue d'œufs peut être plus facilement assurée). Par ailleurs, en induisant à volonté la ponte, on peut avancer ou retarder la saison de reproduction et ainsi accroître sa durée naturelle.

Ces inductions peuvent se faire soit par des traitements hormonaux, soit par la manipulation des facteurs externes.

1. Traitements hormonaux

Chez le bar, diverses hormones et différents protocoles d'administration ont été essayés pour induire la ponte (Alessio *et al.*, 1976; Barnabé, 1976 b; Villani, 1976). La technique utilisée en routine dans le Sud de la France est assez simple (Barnabé et Paris, 1984, ce volume). A l'époque de la reproduction et lorsque les mâles sont déjà fluents (janvier à février à Sète), les poissons sont sexés en effectuant une légère pression sur l'abdomen. Tous les animaux ne donnant pas de sperme sont identifiés comme femelles et reçoivent deux injections d'HCG espacées de 6 heures à la dose de 800-1 000 UI/kg (solution de NaCl 6 p. 1 000). L'injection intramusculaire est faite à la base postérieure de la deuxième nageoire dorsale. A la suite de la deuxième injection, les femelles sont placées dans des bacs de ponte (de formes et de volumes différents, selon les installations) contenant des mâles fluents. Dans les conditions de la station biologique de Sète (température de 11 à 13 °C), un

gonflement abdominal, reflétant l'hydratation des ovocytes au cours de leur maturation, survient 24 à 48 heures après l'injection (Barnabé, 1976 a, 1980 b). La ponte a lieu spontanément dans les 48 à 72 heures suivant l'injection et la fécondation se fait dans l'eau. Les œufs pélagiques (à une salinité de 36 à 38 p. 1000) sont collectés en surface et mis en incubation. Dans le cas de deux injections de 800-1 000 UI/kg espacées de 6 heures, presque la totalité des animaux pondent spontanément alors qu'avec une seule injection (800-1 000 UI/kg), Barnabé (1976 a) n'obtient qu'environ 50-60 p. 100 de pontes spontanées. Dans le cas de ponte spontanée, les pourcentages de fécondation et de survie larvaire sont très élevés. Dans le cas d'un traitement hormonal entraînant un nombre limité de pontes spontanées, différents auteurs ont essayé d'obtenir des œufs en pratiquant une pression abdominale entre 48 et 72 heures après le traitement. Dans ce cas, les pourcentages de fécondation obtenus ont des valeurs très variables, les œufs collectés étant souvent immatures ou surmatures. En fait, le délai pendant lequel les œufs sont fécondables (à savoir entre leur ovulation et leur vieillissement) est très court (de l'ordre de quelques heures à 11-13 °C). La pression abdominale entraîne par ailleurs une mortalité assez importante chez les femelles ainsi manipulées (Barnabé, 1976 a).

Comme nous l'avons déjà signalé, l'injection d'HCG à des mâles peut augmenter la production de spermatozoïdes collectés (fig. 16). En effet, dans la pratique, certains auteurs injectent les mâles soit pour déclencher la spermiation (Barnabé, 1980 b), soit pour augmenter le volume de sperme produit par les testicules (Alessio *et al.*, 1976).

Chez la daurade, l'induction de la ponte est plus délicate que chez le bar. Il a été montré que HCG était très efficace pour induire la ponte chez cette espèce (Barnabé et René, 1973 ; Alessio *et al.*, 1975, 1976 ; Arias, 1976 ; Villani, 1976). La dose injectée était généralement assez élevée et allait de 800 à 15 000 UI/kg de poids vif. Cette dose a été administrée en une ou plusieurs injections. Dans la quasi-totalité des cas, ces traitements ont abouti à la maturation ovocytaire (caractérisée par le gonflement abdominal des femelles) environ 48 heures après la dernière injection (à 14-16 °C), puis à l'ovulation. Cependant, contrairement au bar, l'ovulation n'était pas suivie par une ponte spontanée. L'émission des œufs était donc obtenue par pression abdominale. Deux à six « pontes » successives par femelle ont pu être ainsi obtenues (Alessio *et al.*, 1976 ; Arias, 1976). La quantité d'œufs émis est réduite, variant de quelques centaines à quelques dizaines de milliers ; leur qualité est mauvaise avec de faibles pourcentages de fécondation et d'éclosion.

Dans une recherche entreprise à Elat (Gordin et Zohar, 1978 ; Zohar et Gordin, 1979), nous avons tenté de déterminer la dose d'HCG nécessaire pour induire des pontes chez la femelle daurade à des stades plus ou moins avancés dans le développement ovocytaire. Pour connaître l'état de l'ovogenèse, nous avons effectué, sur chaque femelle étudiée, une biopsie ovarienne. Cela était réalisé au moyen d'un cathéter en verre (tube à hématocrite) introduit dans l'ovaire par la papille génitale. L'échantillon d'ovocytes (prélevé par aspiration) était soumis à une observation microscopique et le diamètre moyen des plus grands ovocytes mesuré (le développement ovocytaire n'étant pas synchrone chez la daurade). Les femelles ont ensuite été réparties en groupes, selon les différentes classes de diamètres ovocytaires, puis injectées avec différentes doses d'HCG administrées en une ou deux

fois. Chaque femelle était ensuite isolée avec deux mâles spermants. En cas de ponte, les œufs étaient collectés, mis en incubation et les pourcentages de fécondation et d'éclosion étaient enregistrés.

Ces expériences montrent que chez la daurade, la dose d'HCG nécessaire pour l'induction des pontes spontanées (émission d'œufs par la femelle elle-même sans avoir recours au massage abdominal) est inversement corrélée au diamètre ovocytaire (fig. 17). Les meilleurs résultats sont obtenus pour un diamètre ovocytaire maximal (550-600 μm en moyenne, avant l'entrée en atrésie); des doses de 100 à 300 UI d'HCG par kg de poids vif sont alors suffisantes. Dans ce cas, environ la moitié des femelles commencent à pondre 57 heures en moyenne, à 19-21 °C, après la dernière injection hormonale. Ces pontes induites sont alors tout à fait semblables à celles que nous avons décrites pour des femelles qui pondent sans intervention hormonale (voir § I.1): une femelle traitée pond régulièrement chaque 24 heures, pendant une période allant de 4 à 100 jours (Zohar et Gordin, 1979). Chaque ponte journalière consiste en quelques dizaines de milliers d'œufs et le nombre total d'œufs pondus par femelle d'environ 1 kg peut atteindre 1 à 2 millions. Les œufs sont fertilisés dans l'eau, flottent sous la surface et sont collectés à la sortie de la surverse assurant l'évacuation de l'eau du bassin. Les pourcentages de fécondation et d'éclosion sont élevés (de l'ordre de 80 à 100 p. 100).

Suite à ces résultats, nous avons retenu, en routine à Elat, la technique suivante pour induire les pontes chez la daurade: un groupe de femelles élevées en captivité dans des étangs de terre ou des cages flottantes, est pêché et soumis à une

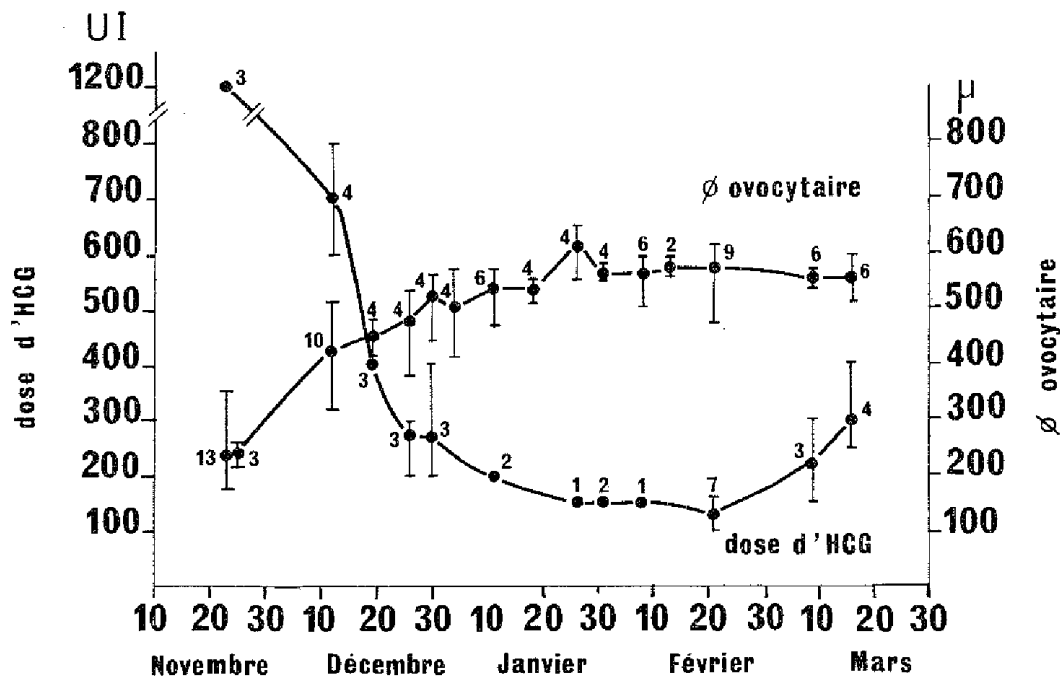


Figure 17. — Doses d'HCG nécessaires pour induire la ponte chez la daurade selon le stade de la croissance ovocytaire au cours de la période de reproduction (d'après Zohar et Gordin, présenté dans Zohar et Billard, 1978).

anesthésie. Des biopsies ovariennes sont effectuées afin de mesurer les diamètres ovocytaires. On garde de préférence les femelles ayant un diamètre des ovocytes supérieur à $450 \mu\text{m}$, alors que sont éliminées les femelles dont le prélèvement ovarien contient plus de 10 p. 100 de follicules atrétiques. Ces atrésies s'identifient facilement, à l'examen microscopique, par l'absence d'une enveloppe folliculaire autour de l'ovocyte. La dose d'HCG à injecter est alors déterminée en fonction du diamètre ovocytaire (fig. 17), et administrée en 1 à 2 fois, la deuxième injection est réalisée 48 heures après la première, à la suite d'une deuxième biopsie ovarienne. Pour la daurade, comme pour le bar, les injections sont de nature intramusculaire et sont réalisées à la base postérieure de la nageoire dorsale. En utilisant cette méthode, la période de la ponte de la daurade à Elat s'étale sur 5 à 6 mois.

Il faut souligner ici que même si l'HCG semble être une hormone efficace pour induire la ponte chez le bar et la daurade, son utilisation en routine présente quelques problèmes. Le rendement du traitement à l'HCG est limité: le nombre des femelles réagissant positivement (c'est-à-dire qui pondent spontanément) est voisin de 50 p. 100. Mais le principal problème vient du fait que, au moins chez la daurade à Elat, on ne peut pas utiliser les mêmes femelles d'une année sur l'autre pour la reproduction. La plupart des femelles qui ont été traitées à l'HCG et ont répondu positivement, ne répondent plus à l'HCG l'année suivante (Zohar et Gordin, non publié). En fait, on a montré que l'injection d'HCG entraîne une production accrue d'anticorps contre cette molécule (Avtalion, Gordin et Zohar, non publié). Ces anticorps sont toujours présents dans la circulation un an après l'injection et neutralisent l'HCG administrée à ces mêmes femelles pour la deuxième fois, en lui faisant perdre son activité biologique. Ce phénomène représente un obstacle majeur pour tout programme de sélection génétique.

Quelques solutions sont à envisager pour remédier au problème de la formation d'anticorps contre l'HCG. La première consiste à injecter les femelles avec des extraits hypophysaires ou des hormones gonadotropes homologues (c'est-à-dire venant de la même espèce). Néanmoins, une telle démarche, en plus du coût élevé qu'elle suppose, demande encore un gros effort de recherche (détermination de l'activité gonadotrope de l'hypophyse au cours de l'année chez les poissons donneurs et des effets des extraits hypophysaires sur les femelles traitées, purification partielle ou complète des hormones gonadotropes homologues, etc...).

Une autre solution consisterait à induire les pontes à l'aide des hormones non hypophysaires qui contrôlent la reproduction. Il s'agit soit d'hormones d'origine gonadique (stéroïdes), soit d'hormones d'origine hypothalamique (LH-RH et ses analogues). En ce qui concerne les hormones stéroïdiennes, bien que des résultats aient été obtenus dans différentes espèces quand elles sont administrées en combinaisons avec des hormones gonadotropes (voir revue de Lam, 1982), des recherches supplémentaires sont encore nécessaires avant qu'on puisse les utiliser en routine pour induire la ponte chez le bar et la daurade. Quant aux hormones hypothalamiques, elles ont déjà été utilisées avec succès pour induire l'ovulation et la ponte chez quelques poissons d'intérêt économique (carpe: Anonyme, 1977; Salmonidés: Donaldson *et al.*, 1982; Crim *et al.*, 1983 a et b). Le LH-RH et ses analogues sont des petits peptides, peu immunogènes et de ce fait avantageux pour l'induction de la ponte. Des résultats préliminaires (Billard, Barnabé et Weil, non publié) ont montré que le LH-RH est efficace pour induire la ponte chez le bar

(voir Barnabé et Paris, 1984, ce volume). Là aussi, une recherche plus approfondie est nécessaire pour que le LH-RH (ou ses analogues) puisse remplacer l'HCG.

Une toute autre démarche pour induire la ponte sera d'éviter le traitement hormonal et de le remplacer par des manipulations des facteurs externes, ce qui va être discuté ci-dessous.

2. Manipulations des facteurs externes

On a montré que, chez les poissons, des facteurs externes peuvent intervenir dans le déclenchement de l'ovulation et de la ponte. Ainsi, par exemple, chez le carassin, une augmentation de la température et la présence de végétation provoquent l'ovulation et les pontes (Stacey *et al.*, 1979 a et b). Chez une espèce de Sparidé, *Pagrus ehrenbergii*, le moment de la ponte journalière dans la nature est lié à un changement de la salinité et de la température de l'eau (Stepkina, 1973). On peut donc penser à chercher des facteurs externes qui déclenchent la ponte chez la daurade et le bar.

La daurade vit la plupart de l'année dans des lagunes hyper- ou hyposalines, où la température est souvent différente de celle de la mer ouverte. L'ovogenèse dans les lagunes n'est pas complète et pour pondre, la daurade sort de la lagune et se reproduit en mer ouverte. Pendant cette migration, les femelles sont exposées à des changements importants de salinité, de température et sans doute d'autres facteurs. Très probablement, ces changements favorisent ou stimulent la fin de l'ovogenèse et la ponte. Or, dans les conditions d'élevage, les poissons ne sont pas soumis à de telles variations. Il serait donc tout à fait logique d'essayer d'induire la ponte en exposant les femelles en captivité à certaines modifications des facteurs externes, imitant celles subies par les animaux lors de leur migration vers la mer ouverte. Une telle approche éviterait tout traitement hormonal et pourrait conduire à une ovogenèse complète en captivité, semblable à celle qui se déroule dans la nature.

Dans la même optique, une connaissance des conditions dans lesquelles la ponte du bar et de la daurade a lieu dans la nature (« frayères ») pourrait être une aide pour son obtention en élevage. Cependant, malgré quelques informations apportées pour le bar par Barnabé (1980 a), pour une zone particulière de fraie dans la région de Sète, ces conditions ne sont pas connues avec précision.

III. Prolongement de la période de la ponte

L'étalement de la saison de la reproduction, d'une durée limitée chez le bar et la daurade, est un but cherché par les pisciculteurs, afin de pouvoir assurer la production des larves tout au long de l'année. Le caractère saisonnier de la reproduction chez les poissons est contrôlé par des facteurs externes tels que la photopériode et la température (De Vlaming, 1974 ; Billard *et al.*, 1978). La manipulation de ces facteurs pourrait donc conduire à la reproduction « hors saison ». Cela a été abordé avec succès chez différentes espèces d'eau douce (Billard, 1980). En ce qui concerne le bar et la daurade, des manipulations de la photopériode et de la température ont permis d'obtenir des lots de géniteurs à reproduction décalée (Girin et

Devauchelle, 1978), ce qui a prolongé sensiblement la période pendant laquelle les œufs sont disponibles pour l'écloserie.

Ce sujet, abordé en détail par Devauchelle (1984, ce volume) et par Barnabé et Paris (1984, ce volume), ne sera pas développé davantage dans le présent article.

IV. Conclusion

La synthèse que nous venons de faire s'appuie sur la nécessité d'entreprendre des recherches supplémentaires dans le domaine de la physiologie de la reproduction du bar et de la daurade. Afin de pouvoir fournir efficacement des larves aux écloseries, la reproduction de ces deux espèces doit être maîtrisée. Cette maîtrise passe par la connaissance du développement sexuel et des facteurs externes le contrôlant dans chaque condition d'élevage. Une telle connaissance est nécessaire pour avoir une sex-ratio convenable permettant une production abondante d'œufs fécondés, pour induire la ponte et l'étaler au cours de l'année.

Par ailleurs, un effort de recherche doit être fait pour comprendre les raisons de l'arrêt de l'ovogenèse observé souvent en captivité et entraînant l'absence de ponte. Il s'agit de connaître à quel niveau de l'axe hypothalamus-hypophyse-gonades se situe le blocage. Un traitement hormonal plus adapté ou la manipulation des facteurs externes pourraient être alors mis au point pour remplacer l'induction actuellement utilisée.

Remerciements

Nous remercions Alexis Fostier pour la lecture critique et constructive du manuscrit et Jacqueline Marcel pour la dactylographie.

Summary: *Reproduction of the sea bream (Sparus aurata) and the sea bass (Dicentrarchus labrax): sexual cycle and induction of spawning.*

In fish culture programs, the knowledge and the control of the sexual cycle of the reared species are two conditions for successful culture. In the culture of sparids, hermaphroditic species in which sex determination is probably modulated by environmental and social factors, a knowledge of sex differentiation and gametogenesis is particularly important. This knowledge is indispensable for managing brood stocks in view of obtaining an appropriate male to female ratio for the production of a large number of viable fertilized eggs.

Another problem concerning most of the sea species actually cultured is the seasonal nature of the reproductive cycle and the limited duration of the spawning period. Hormonal treatments and manipulation of environmental factors may advance or delay the reproductive season and thus extend juvenile production. It may also be advantageous to delay spawning in order to enable larval rearing in a semi-natural environment or the supplementation of larger amounts of natural plankton.

Finally, in many cases and particularly in the sea bream and sea bass, the brood fish raised in captivity either do not reproduce or their reproduction presents abnormalities. This is mainly the result of a block in the ovarian development of the female at the stages preceding oocyte maturation and ovulation. Here also, modulating environmental factors and hormonal treatment

may help to obtain regular spawning.

In any case, the sexual cycle of cultured species, the hormonal mechanisms controlling it as well as the effect of captivity on these parameters must be studied in order to enable exogenous interventions in view of obtaining regular and prolonged production of good-quality fry.

Resumen: *La reproducción de la dorada y de la lubina: el ciclo sexual y la inducción a la puesta.*

Para que un programa piscícola tenga éxito, el conocimiento del ciclo reproductor de las especies cultivadas, es una de las condiciones imprescindibles. En los Esparidos, especies hermafroditas en las cuales el determinismo sexual está probablemente modulado por factores ambientales y sociales, hay que prestar una atención muy especial al conocimiento de la diferenciación sexual en las condiciones de cultivo. Este conocimiento es indispensable en el momento de formar los stocks de reproductores de manera que se obtenga una relación macho/hembra conveniente para que la producción de huevos viables fecundados sea abundante.

Otro problema que concierne a la mayoría de las especies marinas que se cultivan actualmente, hace referencia a la naturaleza estacional del ciclo reproductor y a la duración limitada del período de puesta. La inyección de hormonas y la manipulación de factores ambientales, pueden ser prácticos para adelantar o retrasar la estación de puesta y alternar de esta forma la producción de juveniles. Por otra parte parece ser más interesante retrasar la puesta de manera que se pueda llevar a cabo la cría larvaria en un medio semi-natural ó que permita disponer de mayores cantidades naturales de plancton.

Finalmente, en muchos casos y sobre todo en la dorada y en la lubina, la reproducción de los genitores criados en cautividad, o no tiene lugar o presenta anomalías. Este hecho se produce principalmente como consecuencia de un bloqueo del desarrollo ovarico en aquellos estados que preceden a la maduración ovocitaria y a la ovulación. También en este caso la modulación de los factores externos y los tratamientos hormonales pueden ayudar en la obtención de una puesta regular.

En todos los casos, tanto los mecanismos hormonales que controlan el ciclo sexual de la especie en cuestión, como la influencia que sobre ellos ejerce la cautividad, deben ser estudiados con el fin de que las intervenciones exógenas sean eficaces; de esta manera se puede prever una obtención prolongada de alevines de buena calidad.

Riassunto: *La riproduzione dell'orata e della spigola: il ciclo sessuale e l'induzione dell'ovodeposizione.*

Nell'ambito dei programmi di acquacoltura, la conoscenza ed il controllo del ciclo sessuale delle specie allevate rappresentano una delle condizioni per il successo dell'allevamento. Negli Sparidi, specie ermafrodite il cui sesso è probabilmente influenzato da fattori ambientali e sociali, particolare attenzione deve essere prestata alla conoscenza della differenziazione sessuale e della gametogenesi in condizioni di allevamento. Tale conoscenza è indispensabile per la gestione degli « stocks » di riproduttori nell'ottica di ottenere un rapporto maschi/femmine conveniente per la produzione abbondante di uova fecondate vitali.

Un altro problema, che concerne in questo caso gran parte delle specie marine allevate attualmente, riguarda la natura stagionale del ciclo riproduttivo e la durata limitata del periodo di ovodeposizione. Iniezioni ormonali e manipolazioni dei fattori ambientali possono essere praticate per anticipare o ritardare la stagione di riproduzione ed estendere così la produzione di avannotti. Può essere ancora più interessante ritardare le emissioni al fine di poter condurre l'allevamento larvale in ambiente seminaturale o di poter disporre di maggiori quantità di plancton naturale.

Infine, in diversi casi, ed in particolare per l'orata e la spigola, la riproduzione di animali allevati in cattività, o non avviene o presenta anomalie. Questo fatto deriva principalmente dal blocco, nella femmina, dello sviluppo ovarico in stadi precedenti la maturazione ovocitaria e

l'ovulazione. Anche in questo caso la modulazione dei fattori esterni e dei trattamenti ormonali possono contribuire all'ottenimento di emissioni regolari.

In ogni caso, il ciclo sessuale della specie allevata, i meccanismi ormonali che lo controllano e l'influenza della cattività su quest'ultimi devono essere studiati in modo da permettere interventi esogeni efficaci nell'ottica dell'ottenimento regolare e prolungato di avannotti di buona qualità.

Références bibliographiques

- ANONYME, 1977. A further investigation on the stimulatory effect of a synthetic analogue of hypothalamic luteinizing hormone releasing hormone (LHRH) on spawning in domestic fishes. *Acta biochem. biophys. Sin.*, **9**, 15-23.
- ALESSIO G., BRONZI P., GANDOLFI G., SCHREIBER E. B., 1973. Primi risultati sulla riproduzione artificiale di Branzini *Morone labrax* allevati in acque salmastre. *R.C. Inst. Lombardo. Sci. Lett.*, **107**, 93-106.
- ALESSIO G., GANDOLFI G., SCHREIBER E. B., 1975. Tecniche e metodiche generali di riproduzione artificiale dell'orata, *Sparus aurata* (Osteichthyes, Sparidae). *Inv. Pesq.*, **39**, 417-428.
- ALESSIO G., GANDOLFI G., SCHREIBER E. B., 1976. Induction de la ponte, élevage et alimentation des larves et des alevins des poissons euryhalins. *Etud. Rev. C.G.P.M.*, **55**, 143-157.
- ARCAESE G., RAVAGNAN G., GHITTINO P., 1972. Primi risultati positivi di fecondazione artificiale nel branzino (*Dicentrarchus labrax*) su vasta scale. *Riv. Ital. Piscic. Ittiopatol.*, **7**, 27-33.
- ARIAS A.-M., 1976. Reproduction artificielle de la daurade *Sparus aurata*. *Etud. Rev. C.G.P.M.*, **55**, 161-173.
- ARIAS A., 1980. Crecimiento, régimen alimentario y reproducción de la dorada (*Sparus aurata*) y del robalo (*Dicentrarchus labrax*) en los esteros de Cadix. *Inv. Pesq.*, **44**, 59-83.
- BARNABÉ G., 1972. *Contribution à l'étude de la biologie du loup (Dicentrarchus labrax) de la région de Sète*. Thèse 3^e cycle, Univ. Sci. Techn. Languedoc, Montpellier, 160 p.
- BARNABÉ G., 1973. Contribution à la connaissance de la croissance et de la sexualité du loup (*Dicentrarchus labrax*) de la région de Sète. *Ann. Inst. océanogr.*, **49**, 49-75.
- BARNABÉ G., 1976 a. Rapport technique sur la ponte induite et l'élevage des larves du loup *Dicentrarchus labrax* et la dorade *Sparus aurata*. *Etud. Rev. C.G.P.M.*, **55**, 63-116.
- BARNABÉ G., 1976 b. *Contribution à la connaissance de la biologie du loup. Dicentrarchus labrax (Poissons Serranidae) de la région de Sète*. Thèse d'État, Univ. Sci. Techn. Languedoc, Montpellier, 426 p.
- BARNABÉ G., 1980 a. Exposé synoptique des données biologiques sur le loup ou bar *Dicentrarchus labrax*. *Synop. FAO Pêches*, **126**, 70 p.
- BARNABÉ G., 1980 b. Aspects techniques de la reproduction et du grossissement de poissons euryhalins en aquaculture. *Océanis*, **6**, 695-711.
- BARNABÉ G., PARIS J., 1984. Ponte avancée et ponte normale du Loup *Dicentrarchus labrax*. 63-72, in G. Barnabé et R. Billard, *L'Aquaculture du Bar et des Sparidés*, INRA Publ. Paris.
- BARNABÉ G., RENÉ F., 1972. Reproduction contrôlée du loup *Dicentrarchus labrax* et production en masse d'alevins. *C. R. Acad. Sci. Paris, Série D*, **275**, 2741-2744.
- BARNABÉ G., TOURNAMILLE J., 1972. Expériences de reproduction artificielle du loup, *Dicentrarchus labrax*. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, Nantes, **36**, 185-189.
- BARNABÉ G., RENÉ F., 1973. Reproduction contrôlée et production d'alevins chez la daurade *Sparus aurata*. *C. R. Acad. Sci. Paris, Série D*, **276**, 1621-1624.
- 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. Hydrobiol. Montereau*, **10**, 11-21.
- BILLARD R., BRETON B., FOSTIER A., JALABERT B., WEIL C., 1978. Endocrine control of the teleost reproductive cycle and its relation to external factors: Salmonid and Cyprinid models. 37-48, in P.-J. Gaillard and H.H. Boer, *Comparative endocrinology*, Elsevier North Holland, Amsterdam.
- BOUAIN A., 1977. *Contribution à l'étude morphologique, anatomique et biologique de Dicentrarchus*

- labrax et *Dicentrarchus punctatus* des côtes tunisiennes. Thèse du Doctorat de Spécialité, Faculté des Sciences, Tunis, 115 p.
- BOULINEAU-COATANEA F., 1969. *Contribution à l'étude biologique du bar Dicentrarchus labrax*. Thèse 3^e cycle, Faculté des Sciences, Univ. Paris. Océanographie et Biologie, 121 p.
- BOULINEAU-COATANEA F., 1974. Ponte naturelle et ponte induite par injections hormonales chez *Dicentrarchus labrax* en captivité. Publ. CNEXO (Actes Colloq.), 1, 151-160.
- BRUSLÉ J., ROBLIN C., 1984. Sexualité du loup *Dicentrarchus labrax* en condition d'élevage contrôlée. 33-43, in Barnabé G. et Billard R., *L'Aquaculture du Bar et des Sparidés*, INRA Publ. Paris.
- CAPORICCIO B., 1976. *Étude ultrastructure et cytochimique de l'ovogenèse du loup*. Thèse de Doctorat de Spécialité (3^e cycle). Biologie animale. Univ. Sci. Techn. Languedoc, Montpellier, 136 p.
- CHAUVET C., 1984. Relèvement de la production lagunaire naturelle du lac de Tunis par le contrôle des migrations de poissons et l'ajustement des techniques de pêche. 495-511, in Barnabé G. et Billard R., *L'Aquaculture du Bar et des Sparidés*, INRA, Publ. Paris.
- CRIM L. W., EVANS D. M., VICKERY B. H., 1983 a. Manipulation of the seasonal reproductive cycle of the landlocked Atlantic salmon (*Salmo salar*) by LHRH analogues administered at various stages of gonadal development. *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 40, 61-67.
- CRIM L. W., SUTTERLIN A. M., EVANS D. M., WEIL C., 1983 b. Accelerated ovulation by pelleted LHRH analogue treatment of spring-spawning rainbow trout (*Salmo gairdneri*) held at low temperature. *Aquaculture*, 35, 299-307.
- D'ANCONA U., 1941. Ulteriori osservazioni e considerazioni sull'ermafroditismo ed il differenziamento sessuale dell'orata (*Sparus auratus*). *Pubbl. Staz. Zool. Napoli.*, 18, 313-336.
- D'ANCONA U., 1949. Il differenziamento della gonade e l'inversione sessuale degli sparidi. *Arch. Oceanogr. Limnol.*, 6, 97-163.
- DEVAUCHELLE N., 1980. Étude expérimentale sur la reproduction, les œufs et les larves de bar (*Dicentrarchus labrax*), daurade (*Sparus aurata*), mullet (*Liza ramada*), rouget (*Mullus surmuletus*), sole (*Solea solea*), turbot (*Scophthalmus maximus*). Doctorat de 3^e cycle, Univ. de Bretagne occidentale, 194 p.
- DEVAUCHELLE N., 1984. Reproduction décalée du bar (*Dicentrarchus labrax*) et de la daurade (*Sparus aurata*). 53-61, in Barnabé G. et Billard R., *L'Aquaculture du Bar et des Sparidés*, INRA Publ. Paris.
- DE VLAMING V. V., 1974. Environmental and endocrine control of teleost reproduction, 13-83, in Schreck C. B., *Control of sex in fishes*. Ext. Div., Virginia Polytech. Inst. State Univ. Blacksburg, Virginia.
- DONALDSON E. M., HUNTER A., VAN DER KRAAK G., DYE H. M., 1982. Application of LH-RH and LH-RH analogues to the induced final maturation and ovulation of coho salmon (*Oncorhynchus kisuthi*). 177-180, in C.J.J. Richter and H.J.Th. Goos (comp.). *Reproductive physiology of fish*, PUDOC, Wageningen.
- GIRIN M., DEVAUCHELLE N., 1978. Décalage de la période de reproduction par raccourcissement des cycles photopériodique et thermique chez des poissons marins. *Ann. Biol. anim. Biochim. Biophys.*, 18, 1059-1066.
- GORDIN H., ZOHAR Y., 1978. Induced spawning of *Sparus aurata* by means of hormonal treatments. *Ann. Biol. anim. Biochim. Biophys.*, 18, 985-990.
- KENNEDY M., FITZMAURICE P., 1972. The biology of the bass *Dicentrarchus labrax*, in Irish waters. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 52, 557-597.
- LAM T. J., 1982. Applications of endocrinology to fish culture. *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 39, 111-137.
- LUMARE F., VILLANI P., 1973. Recherche sulla riproduzione artificiale ed allevamento delle larve in *Dicentrarchus labrax*. *L. Boo. Pesca. Piscis. Idrobiol.*, 28, 71-78.
- PASQUALI A., 1941. Contribuo allo studio dell'ermafroditismo e del differenziamento della gonada nell'orata (*Sparus auratus*). *Pubbl. Staz. Zool. Napoli.*, 18, 282-312.
- RAFAÏL S. Z., 1971. Investigations on Sciaenidae and Moronidae catches, and on the total catch by beach seine on the U.A.R. Mediterranean coast. *Etud. Rev. CGPP/Stud. Rev. GFCM*, 48, 1-26.
- ROBLIN C., 1980. *Étude comparée de la biologie du développement (gonadogenèse, croissance, nutrition) du loup Dicentrarchus labrax en milieu naturel et en élevage contrôlé*. Th. Doct.

- 3^e cycle, Univ. Sci. Techn. Languedoc, Montpellier, 272 p.
- ROBLIN C., BRUSLÉ J., 1983. Ontogenèse gonadique et différenciation sexuelle du loup *Dicentrarchus labrax*, en conditions d'élevage. *Reprod. Nutr. Dev.*, **23**, 115-127.
- STACEY N. E., COOK A. F., PETER R. E., 1979 a. Ovulatory surge of gonadotropin in the goldfish, (*Carassius auratus*). *Gen. Comp. Endocrinol.*, **37**, 246-249.
- STACEY N. E., COOK A. F., PETER R. E., 1979 b. Spontaneous and gonadotropin induced ovulation in the goldfish, (*Carassius auratus*): effects of external factors. *Fish. J. Biol.*, **15**, 349-361.
- STEPKINA M. V., 1973. Some biological characteristics of *Pagrus ehrenbergii*. *Val. J. Ichthyol.*, **13**, 641-649.
- STEUERT B., 1972. *Contribution à l'étude du bar Dicentrarchus labrax des réservoirs à poissons de la région d'Arcachon*. Thèse 3^e cycle, Faculté des Sciences Bordeaux, 149 p.
- SYRSKI S., 1876. Ergebnisse von Untersuchungen der Geschlechtsorgane von Knochenfischen. Kosmos Bd. 1. (Recensione in Schwalbe Jahresberiche Anat. Physiol. Bd. 5).
- VILLANI P., 1976. Ponte induite et élevage des larves de poissons marins dans les conditions de laboratoire. *Etud. Rev. C.G.P.M.*, **55**, 117-132.
- ZANUY S., CARILLO M., 1984. La salinité : un moyen pour retarder la ponte. 73-80, in Barnabé G. et Billard R., *L'Aquaculture du Bar et des Sparidés*, INRA Publ. Paris.
- ZOHAR Y., BILLARD R., 1978. New data on the possibilities of controlling reproduction in teleost fish by hormonal treatment. Actes de colloques du CNEXO, **8**, 111-123.
- ZOHAR Y., ABRAHAM M., GORDIN H., 1978. The gonadal cycle of the captivity reared hermaphroditic teleost *Sparus aurata* during the first two years of life. *Ann. Biol. anim. Biochim. Biophys.*, **18**, 877-882.
- ZOHAR Y., GORDIN H., 1979. Spawning kinetics in the gilthead sea-bream, *Sparus auratus* L. after low doses of human chorionic gonadotropin. *J. Fish Biol.*, **15**, 665-670.