

CONFÉRENCES

Facteurs naturels de l'environnement et reproduction de poissons téléostéens et de mollusques bivalves en aquaculture, en zones tempérées

Nicole DEVAUCHELLE - Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer - Laboratoire de Physiologie des Invertébrés BP 70 - 29280 - PLOUZANE - Email : Nicole.Devauchelle@ifremer.fr

1. INTRODUCTION

Les élevages intensifs et extensifs de mollusques et de poissons peuvent se développer à condition que les aquaculteurs disposent à volonté de larves, de juvéniles ou de naissains à élever (GIRIN, 1991, LAHLOU et VITIELLO, 1993, BROMAGE et ROBERTS, 1995). Ils s'approvisionnent dans le milieu naturel ou dans les écloséries spécialisées. Actuellement, la quasi totalité des élevages de poissons intègrent des écloséries dans leurs circuits d'élevage ou achètent des larves dans des écloséries extérieures à leurs élevages. Les cultures de mollusques sont en revanche dans 90 % des cas organisées à partir de naissains issus de bancs naturels de coquillages et captés dans le milieu naturel. Depuis plusieurs dizaines d'années, des producteurs et des chercheurs associés pensent qu'il serait avantageux de développer les productions artificielles de larves et de naissains de coquillages pour faciliter la gestion des élevages et en accroître les performances, par exemple en développant la sélection génétique ou phénotypique ou encore en se libérant des contraintes de saisonnalité de la reproduction.

Quelque soient les espèces dont l'élevage est envisagé, il est communément admis que le succès des élevages est pour une part importante lié aux caractéristiques des populations de reproducteurs (naturelles ou captives), comme c'est le cas pour les animaux terrestres domestiqués (ZWAENEPOEL, 1922), qu'il faut notamment parvenir à en contrôler les sex-ratios, les périodes de reproduction, les fécondité et fertilité (BROMAGE et ROBERTS, 1995, KENNEDY *et al.*, 1996, DEVAUCHELLE *et al.*, 1997).

Cette idée est confortée par des éléments économiques : l'évolution des demandes des consommateurs, l'organisation mondiale des marchés, la nécessité pour un éleveur de réduire ses coûts de production qui poussent à une planification accrue des élevages, à la normalisation et à l'amélioration de la qualité des produits de consommation.

Toutes les études portant sur la reproduction des espèces marines cultivées vont dans le sens d'un meilleur contrôle, dans le temps, du nombre et de la qualité des naissances. Les résultats des travaux montrent que les facteurs de l'environnement jouent un rôle essentiel dans les performances de reproduction de ces espèces.

Ce document illustre la nature des facteurs qui, en zone marine tempérée, modulent les caractéristiques de la reproduction des mollusques et des poissons.

Le rôle des facteurs environnementaux dans la régulation de la reproduction est classiquement schématisé par les figures 1, 2a et 2b. La littérature est plus abondante sur les poissons que sur les mollusques, surtout lorsqu'il s'agit de décrire des interactions entre facteurs environnementaux, ou d'établir les liens entre les facteurs de l'environnement, leurs organes cibles et les modifications endogènes induites sous l'effet de ces facteurs. Cela tient au fait que les modèles vertébrés ont historiquement plus mobilisé les efforts de recherche, mais surtout au fait que les élevages de poissons ne peuvent pas se développer à grande échelle (sauf rares exceptions) sans que des larves ne soient produites artificiellement.

Pour le super-ordre des téléostéens, comme pour la classe des bivalves, il est admis que les facteurs de l'environnement agissent sur l'animal par plusieurs «portes d'entrée» : capteurs sensoriels, système digestif, système vasculaire, épiderme, etc.....

CONFÉRENCES - Nicole DEVAUCHELLE

Les modes d'action de ces facteurs sont complexes et variés. Ils sont traités dans différents ouvrages, notamment dans la récente encyclopédie de la reproduction de KNOBIL et NEILL, 1998 ou le livre de NORBERG *et al.*, 2000 sur la physiologie de la reproduction des poissons. Notre document n'a pas vocation d'analyser ces modes d'action. Il présente de manière résumée quels sont, pour l'aquaculteur, les éléments essentiels à connaître sur les relations entre facteurs de l'environnement et reproduction.

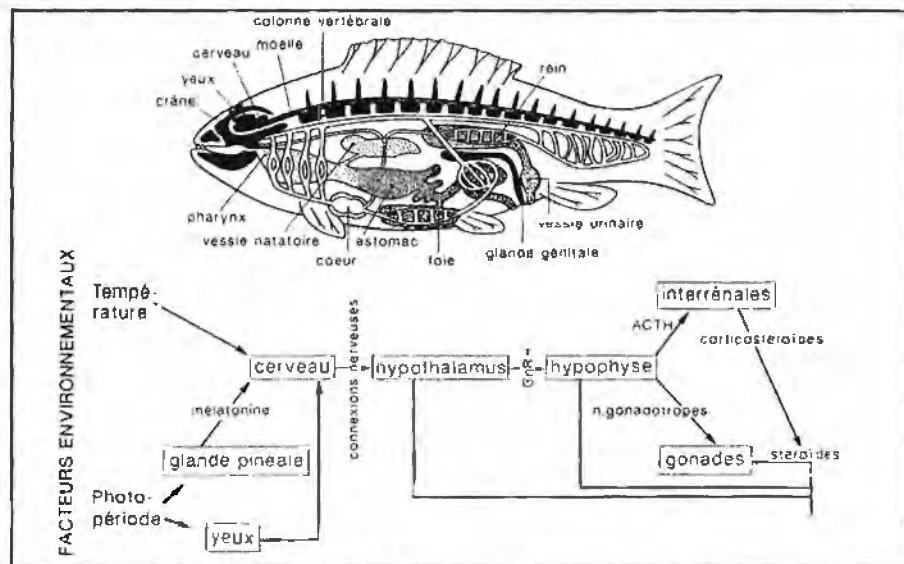


Figure 1. Illustration schématique de l'anatomie des téléostéens et du mode d'action des facteurs température et photopériode sur les organes reproducteurs (gonades).

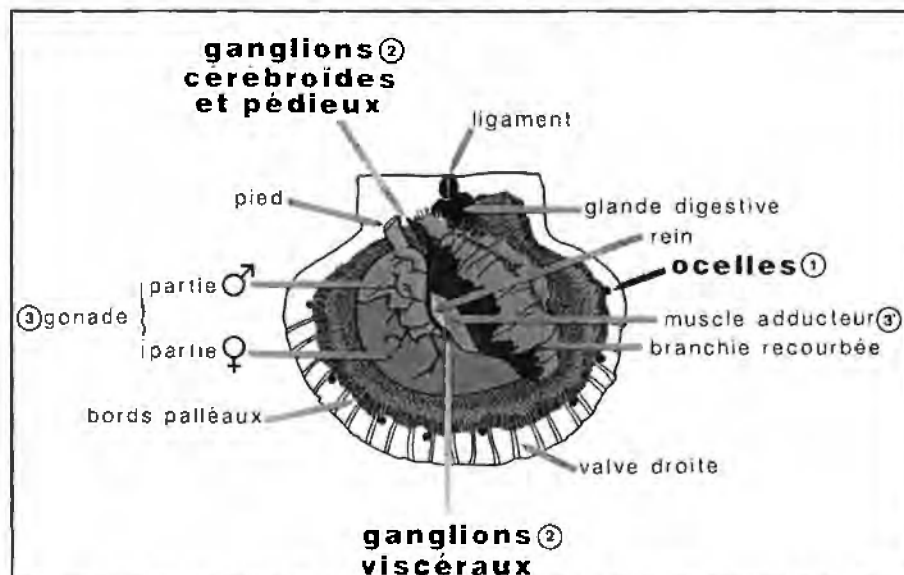


Figure 2a. Illustration schématique de l'anatomie d'un bivalve hermaphrodite simultané, la coquille St Jacques, *Pecten maximus*.

CONFÉRENCES - Nicole DEVAUCHELLE

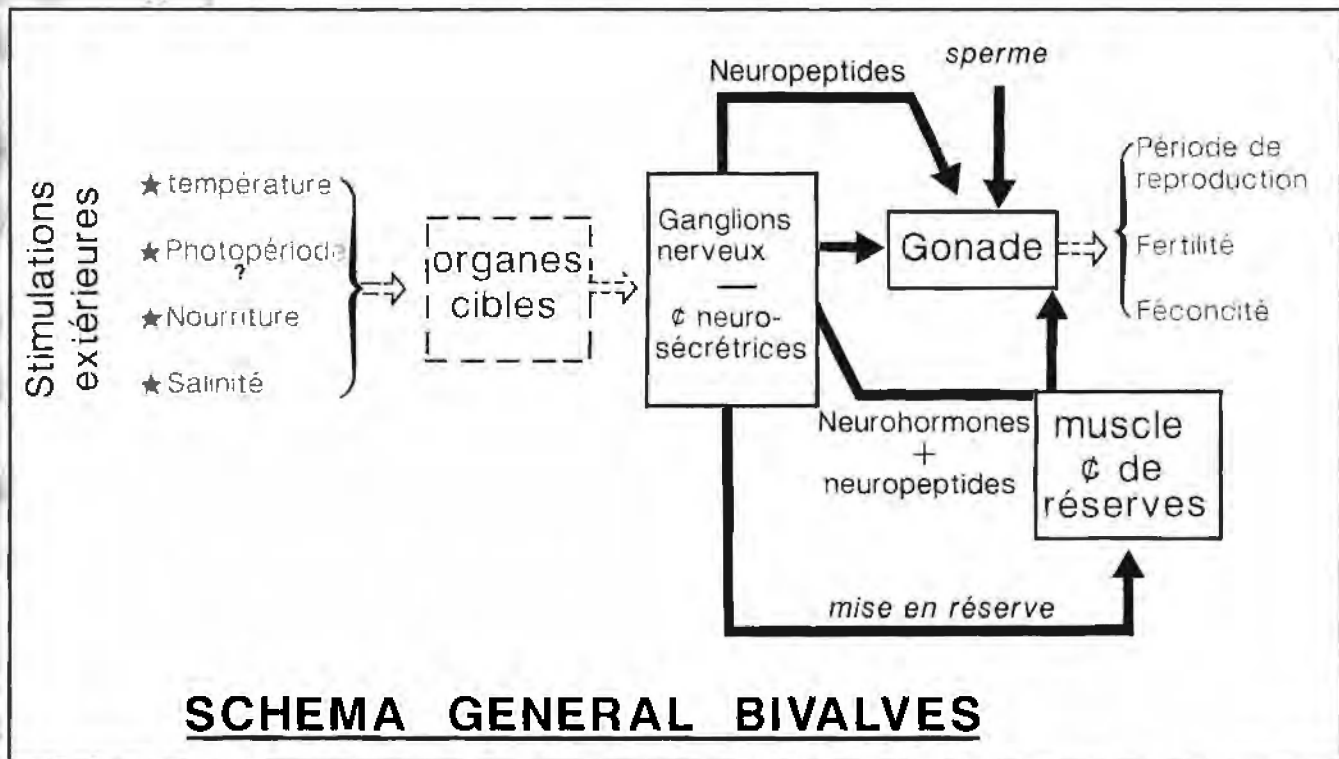


Figure 2b. Voies d'action des facteurs naturels de l'environnement sur les organes reproducteurs, la fécondité et la fertilité des bivalves.

2. REGULATION DU SEX-RATIO

2.1. Les poissons

La plupart des poissons cultivés en mer sont gonochoriques. Il y a cependant des hermaphrodites protandres. Tel est le cas de *Sparus aurata*, la dorade royale, par exemple. Les cas d'hermaphroditisme alternatif ou successif sont rares.

Les poissons téléostéens constituent le seul groupe de vertébrés chez lesquels l'hermaphroditisme simultané mais encore les changements de sexe chez les adultes sont très répandus (REINBOTH, 1997). Le mécanisme du déterminisme du sexe fut toutefois le plus souvent considéré comme étant sous le contrôle de facteurs génétiques (type GSD). Il apparaît en fait que pour plusieurs espèces de téléostéens, le sexe serait contrôlé génétiquement et/ou par les facteurs de l'environnement (PIEAU, 1997, BAROILLER *et al.* 1997, BLAZQUEZ *et al.* 1997). Pour plusieurs espèces de poissons gonochoriques marins, la sexualité soit déterminée dans les premiers mois de la vie par l'influence synergique de facteurs génétiques et environnementaux. La prépondérance des influences génétiques et environnementales serait variable selon l'espèce considérée. Cette hypothèse fait actuellement l'objet de vérifications et calibrations à l'échelle européenne.

CONFÉRENCES - Nicole DEVAUCHELLE

En outre, chez les espèces hermaphrodites protandres, les facteurs de l'environnement peuvent modifier le sex-ratio au moment de la réversion sexuelle. Ainsi, ZOHAR *et al.* (1995) signalent pour la dorade royale que sous certaines conditions de l'environnement, tous les poissons peuvent rester mâles alors que généralement une réversion de sexe s'observe à l'âge de 2 ans. Dans le cas d'une réversion sexuelle classique, le même auteur indique que l'influence des facteurs sociaux et hormonaux est prépondérante. Il note cependant que des expériences d'induction de réversion sexuelle ont des issues différentes lorsqu'elles se déroulent à des saisons différentes, donc dans des conditions de température et photopériode différentes. Dès lors, la réversion sexuelle classique dépendrait d'interactions entre des facteurs sociaux, des facteurs endogènes et des facteurs de l'environnement.

2.2. Les Mollusques bivalves

Les bivalves représentent la grande majorité des mollusques cultivés dans le monde. Du milieu du 19^{ème} siècle à nos jours, le déterminisme de la sexualité des bivalves a fait l'objet de nombreuses controverses. En 1854, LACAZE DUTHIERS disait que la séparation des sexes, donc le gonochorisme était la condition habituelle des bivalves. Au début du 20^{ème} siècle COE (1943) et LOOSANOFF (1937a, b, c) dégagent la notion d'hermaphroditisme successif (LUCAS, 1965). Ces controverses ont conduit BACCI (1951) à rechercher les chromosomes sexuels des bivalves et à conclure qu'il n'en existait pas, que beaucoup de bivalves tels les ostréidés sont capables de développer les deux sexes. En 1983, BUROKER indique que les cellules germinales primaires ont une potentialité ambisexuelle. Il est actuellement admis que chez les hermaphrodites successifs, des cellules totipotentes évoluent en cellules sexuelles, mâles ou femelles selon des circonstances encore mal définies. Mais nul n'a encore identifié l'origine et la localisation certaine de ces cellules, notamment chez les huîtres qui ont pourtant fait l'objet de nombreux travaux d'anatomo-morphologie.

La sexualité est en fait très variable d'une famille à l'autre, d'une espèce à l'autre, voire d'un individu à l'autre, au sein d'une même espèce.

Cinq familles de mollusques bivalves très cultivées dans le monde ont les caractéristiques majeures suivantes :

- les mytilidae et les veneridae sont essentiellement gonochoriques
- les peclinidae sont gonochoriques (*Patinopecten yessoensis* cultivée au Japon), ou hermaphrodites simultanés (*Pecten maximus*, cultivée en France)
- les ostreidae sont généralement hermaphrodites successifs ou alternatifs, qu'il s'agisse de l'huître américaine (*Crassostrea virginica*), de l'huître japonaise (*Crassostrea japonica*), ou de l'huître plate européenne (*Ostrea edulis*)
- Les *perliidae*, sont hermaphrodites successifs (*Pinctida margaritifera* par exemple cultivée pour ses perles noires)

Certains individus sont toutefois atypiques pour leur famille ou leur espèce : Ainsi, la coquille Saint Jacques japonaise, *Patinopecten yessoensis*, normalement gonochorique, a parfois des gonades mosaïques présentant un caractère d'hermaphroditisme simultané. Les huîtres *Crassostrea gigas*, normalement hermaphrodites successifs sont dans une proportion de 1 à 5% des hermaphrodites simultanés.

CONFÉRENCES - Nicole DEVAUCHELLE

La question des relations entre facteurs de l'environnement et sex-ratio est traitée avec insistance depuis peu chez les ostreidae car il a été observé que :

- la prévision des sex-ratios dans une population de reproducteurs sauvages ou maintenus captifs en éclosérie est très difficile à établir,
- cela gêne considérablement les prévisionnels de production de larves et les plans de sélection génétique.

Des recherches intensives ont été engagées sur les huîtres dont l'huître japonaise *Crassostrea gigas*. Plusieurs éléments intéressants sont d'ores et déjà attestés :

- entre 30 et 50 % des individus d'une population d'huîtres ont une sexualité génétiquement fixée. La sexualité des autres individus est sous le contrôle de l'effet de facteurs de l'environnement (GUO *et al.*, 1998, LANGOREYNOSO, 1999)

- des variations microgéographiques du sex-ratio ont été trouvées pour l'huître américaine *Crassostrea virginica* (O'BEIRN *et al.*, 1998) et des variations géographiques, pour les huîtres japonaises (DEVAUCHELLE *et al.*, 1999) Ainsi, lorsque des huîtres, dont la gonade est au repos sexuel ou en tout début de gamétogenèse sont issues de populations homogènes et sont disséminées dans 8 sites français caractéristiques de l'élevage des huîtres japonaises, distants à vol d'oiseau de 20 à 800 Km sur un axe Nord/Sud, des différences sont très rapidement notées du point de vue de l'évolution de leur sexualité (Figure 3) (DEVAUCHELLE, inédits).

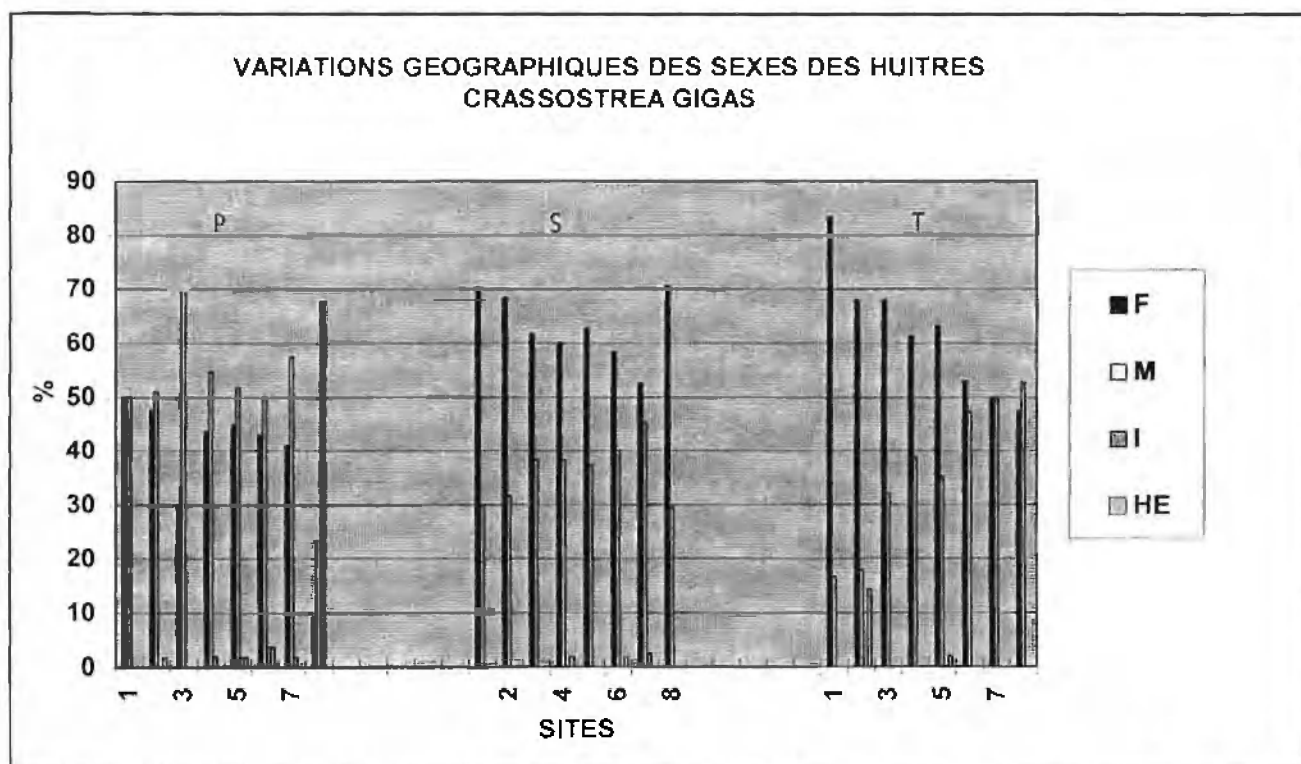


Figure 3. Histogramme des pourcentages de femelles (F), de mâles (M); d'individus dont le sexe ne peut être identifié (I), d'hermaphrodites (He) calculés pour des lots d'huîtres *Crassostrea gigas* issus de populations homogènes, élevés en paches, étant dans leur première (P), seconde (S) ou troisième (T) année de reproduction et placés dans 8 sites d'élevage français : Site 1=Boie des Veys, Site 2=Aber Benoit, Site 3=Terenez, Site 4=La Trinité, Site 5=Bouin, Site 6=La Tremblade, Site 7=Arcachon, Site 8=Etang de Thou. Valeurs du mois de Juin 1998.

CONFÉRENCES - Nicole DEVAUCHELLE

Pour des huîtres de trois classes d'âges (première, seconde et troisième année de reproduction), 79% de la variabilité des sex-ratio tiennent à des corrélations entre les sites d'élevages et l'âge des huîtres, et au sein d'une même classe d'âge, entre les sites et la prévalence du sexe mâle ou des hermaphrodites (Analyse des données par ACP). Chez les huîtres qui entament leur seconde année de reproduction (âgées de 21 mois en début d'expérience), après 4-5 mois sur sites, en juin, les sites qui présentent le moins de mâles (30%) sont ceux caractérisés par une plus forte croissance (Site 1=Baie des Veys, Site 2=Aber Benoît, Site 7=Etang de Thau). Pour les huîtres qui entament leur troisième année de reproduction (âgées de 21 mois en début d'expérience), après avoir séjourné 17 mois sur sites, il en est de même, mais de manière plus accentuée et à une exception près : En effet, les sites de la Baie des Veys et de l'Aber Benoît, qui produisent, avec l'Etang de Thau, les huîtres les plus grosses sont aussi ceux dont la proportion de mâles est la plus faible (15 et 17%) contre 30 à 50% pour les autres sites. L'exception concerne l'Etang de Thau où la croissance est très forte, mais où en juin le taux de masculinité et de féminité est équivalent. Cela tient au fait qu'en juin, les gonades se sont vidangées une première fois de leurs produits sexuels et recommencent une seconde gamétogenèse. Cela montre aussi que l'interprétation des résultats de sexe ratio doit prendre en compte la vitesse de développement de la gamétogenèse (voir §II), surtout chez des espèces caractérisées par un hermaphroditisme successif. Pour des huîtres qui entament leur première année de reproduction, âgées de 9 mois en début d'expérience, après 4,5 mois sur site, il n'y a pas de différences fortes de sexe ratio entre les sites.

Par ailleurs, il convient de noter que :

- dans le milieu naturel, un hermaphroditisme transitoire dans le sens mâle - femelle touche près de 50 % des huîtres au moment des incrémentations thermiques et des blooms phytoplanctoniques printaniers,

- dans les conditions du laboratoire, des variations du sex-ratio d'huîtres ont été induites artificiellement. LANGO-REYNOSO (1999) augmente le taux de femelles de lots d'animaux abondamment nourris pendant 56 jours, comparé aux lots d'huîtres peu ou moyennement nourris dans le même temps (Figure 4). PLET (1998), en 35 jours d'expérience, augmente, chez des animaux en début de gamétogenèse, significativement le taux de mâle d'animaux nourris moyennement et élevés à 18 et 21°C, comparé aux lots élevés à 10 et 14°C. En outre, chez les individus élevés à 10°C le même auteur observe une réduction du nombre de mâles en faveur du nombre de femelles et des hermaphrodites. Des inversions de sexe sont obtenues après seulement 10 à 15 jours d'expérience.

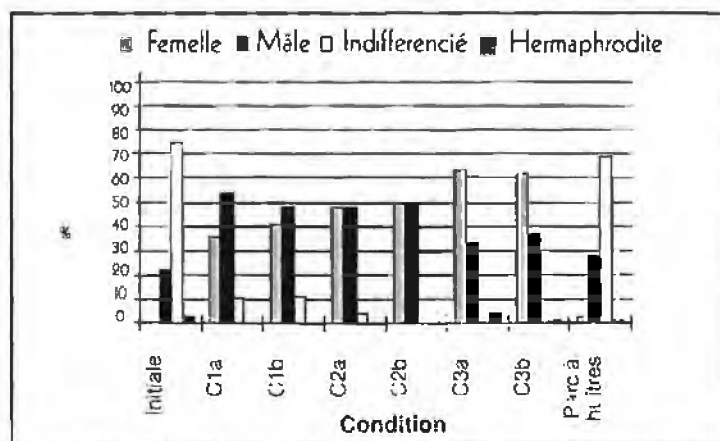


Figure 4. Proportion sexuelle d'huîtres *Crassostrea gigas* en début d'expérience (Condition initiale) et dans quatre conditions expérimentales : C1 : faible quantité de nourriture, C2 : Quantité moyenne, C3 : Quantité élevée, Parc à huîtres : conditions naturelles du milieu (Lango, 1999). a et b sont les répliqués.

Le nombre de femelles est significativement augmenté lorsque la nourriture est abondante (C3a et C3b).

CONFÉRENCES - Nicole DEVAUCHELLE

Ces démonstrations confirment des observations anciennes. Leur nombre est encore très limité, mais elles tendent toutes à montrer que chez des hermaphrodites ayant des cellules totipotentes à vocation de cellules sexuelles, la sexualité s'exprime en fonction de l'énergie qui reste disponible pour la reproduction, une fois les fonctions vitales assurées. Ceci est appuyé par le fait que la gamétogenèse femelle est plus coûteuse en énergie (DESLOU-PAOLI et HERAL, 1988). Si, en période de reproduction, l'énergie résiduelle est très importante, le sexe femelle est favorisé. Si au contraire, l'énergie résiduelle est très faible, l'expression du sexe mâle est accrue. Des périodes d'hermaphrodisme dues à des inversions de sexe peuvent alors être observées.

Finalement, l'hypothèse la plus probable est que, pour des individus dont le sexe n'est pas précocement établi génétiquement, le sex-ratio résulterait du bilan énergétique d'un individu, résultant lui-même des réserves accumulées par l'animal dans des organes spécifiques (muscle, cellules spécialisées) et des éléments nutritifs disponibles dans le milieu de culture, donc des facteurs naturels de l'environnement influençant la présence de matières particulières en suspension et d'éléments nutritifs dissous.

Ainsi, pour les bivalves hermaphrodites successifs, les sex-ratio d'une population résultent d'effets génétiques et d'interactions de plusieurs facteurs de l'environnement.

Ces observations ont un impact direct sur l'élevage car elles permettent d'envisager la modulation du sex-ratio des reproducteurs captifs par les facteurs de l'environnement.

3. REGULATION DES SAISONS DE REPRODUCTION

Une saison de reproduction est caractérisée par plusieurs phases :

1- La gamétogenèse qui comporte trois épisodes majeurs :

- l'apparition de mitoses goniales marquant le début de la gamétogenèse,
- la transformation des gonies en gamètes mâles ou femelles,
- la maturation des gamètes femelles et la capacitation des gamètes mâles en fin de gamétogenèse.

Le plus souvent, ces phases se suivent chronologiquement dans les gonades. Mais parfois la maturation ovocytaire et la capacitation spermatique surviennent après l'émission des gamètes dans le milieu extérieur. C'est le cas chez l'huître creuse.

2 - L'émission des gamètes dans le milieu extérieur suivie de la fécondation,

3 - Le repos sexuel appelé aussi période réfractaire à la reproduction (SASTRY, 1975) ou diapause (DENLINGER et TANAKA, 1998).

La gamétogenèse est caractérisée par la production de cohortes successives de spermatozoïdes, d'ovocytes ou d'ovules. Une femelle produit le plus souvent plusieurs cohortes d'ovocytes par saison de reproduction, et effectue consécutivement plusieurs émissions de gamètes ou « pontes ». Leur nombre varie selon l'espèce considérée et les individus. Le bar est caractérisé par un nombre réduit de cohortes (1 à 3), le turbot et la daurade par un nombre beaucoup plus élevé (10 à 15), les bivalves huîtres ou coquilles St Jacques par exemple par un nombre intermédiaire. Ces cohortes peuvent être observées en effectuant des suspensions cellulaires des tissus gonadiques ou sur des coupes semi-fines de ces mêmes tissus. La taille des gamètes est un des repères le plus couramment utilisés pour estimer le stade de développement des gamètes donc le nombre de cohortes. L'estimation du nombre de cohortes peut aussi se faire en observant les attributs cellulaires des gamètes (DORANGE 1989, DEVAUCHELLE *et al.* 1998, VALDEZ-RAMIREZ 1999, LANGO-REYNOSO 1999).

CONFÉRENCES - Nicole DEVAUCHELLE

Dans les zones tempérées et dans le milieu naturel, les saisons de reproduction ont lieu à la même période de l'année, pour une espèce donnée. La gamétogenèse dure le plus souvent de 4 à 6 mois.

L'émission des gamètes peut être de durée très réduite (quelques jours) ou s'étaler sur plusieurs mois. Les gamètes mâles mûrs (spermatozoïdes) sont systématiquement produits sur des périodes plus longues que les gamètes femelles mûres (ovocytes ou ovules).

Des variations interannuelles importantes sont observées en ce qui concerne la durée de la gamétogenèse et la durée des émissions de gamètes.

Les contraintes de l'élevage imposent de réduire ces variabilités pour prévoir les naissances et planifier les phases successives de l'élevage ainsi que pour obtenir des naissances toute l'année. Ceci a incité plusieurs équipes de recherche travaillant au soutien des professionnels de l'aquaculture à chercher quel est le poids des facteurs naturels de l'environnement sur le déroulement des saisons de reproduction, indépendamment du poids d'autres types de facteurs.

En zones tempérées, les saisons de reproduction des poissons et bivalves marins sont cycliques. Les rythmes des saisons suivent des variations spatio-temporelles d'éclairement et de température (Figures 5 et 6). Pour les bivalves, l'abondance de nourriture est souvent considéré comme un facteur déterminant de l'initiation de la gamétogenèse, donc de sa rythmicité (THOMPSON *et al.* 1996). Cette interprétation est sujette à critiques, sur la base de résultats récents que nous évoquons dans le § II.2.

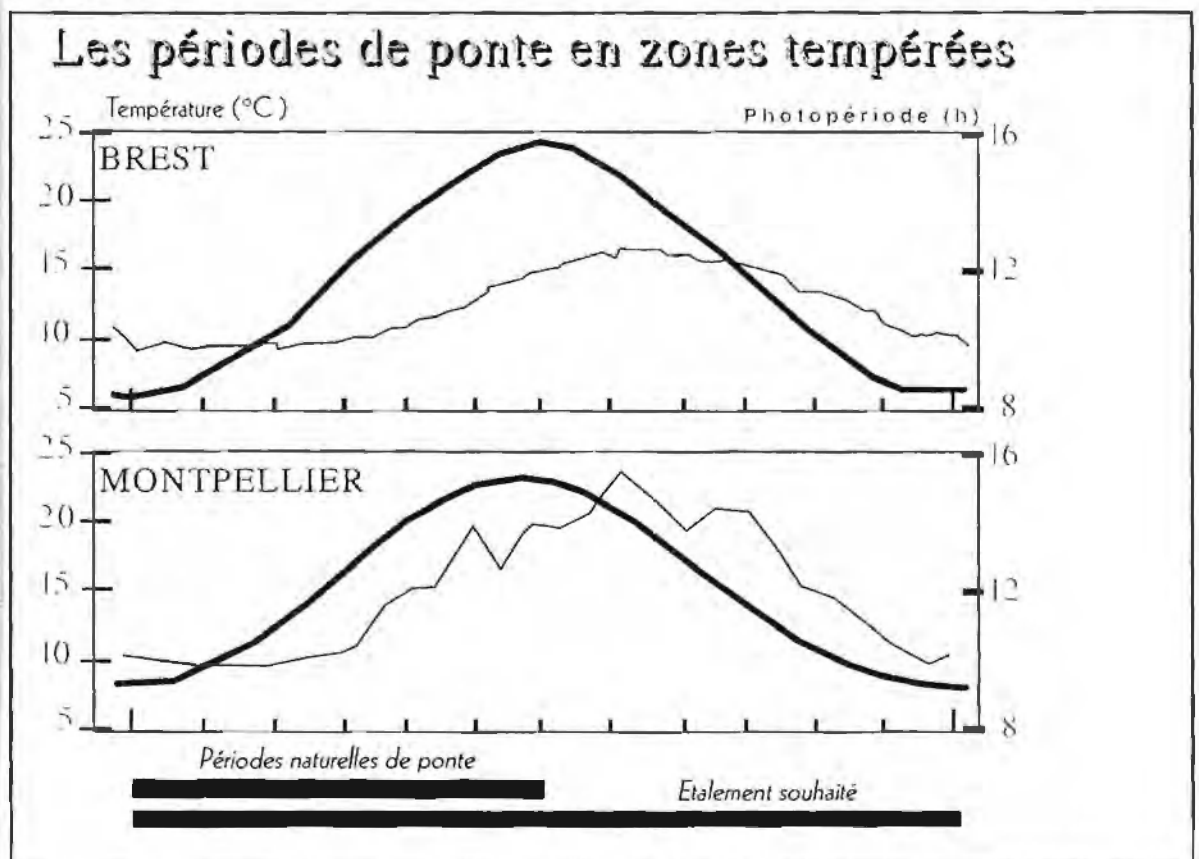


Figure 5. Variations cycliques de la température et de la photopériode en France. Les périodes de «ponte» concernent le Bar, *Dicentrarchus labrax*.

CONFÉRENCES - Nicole DEVAUCHELLE

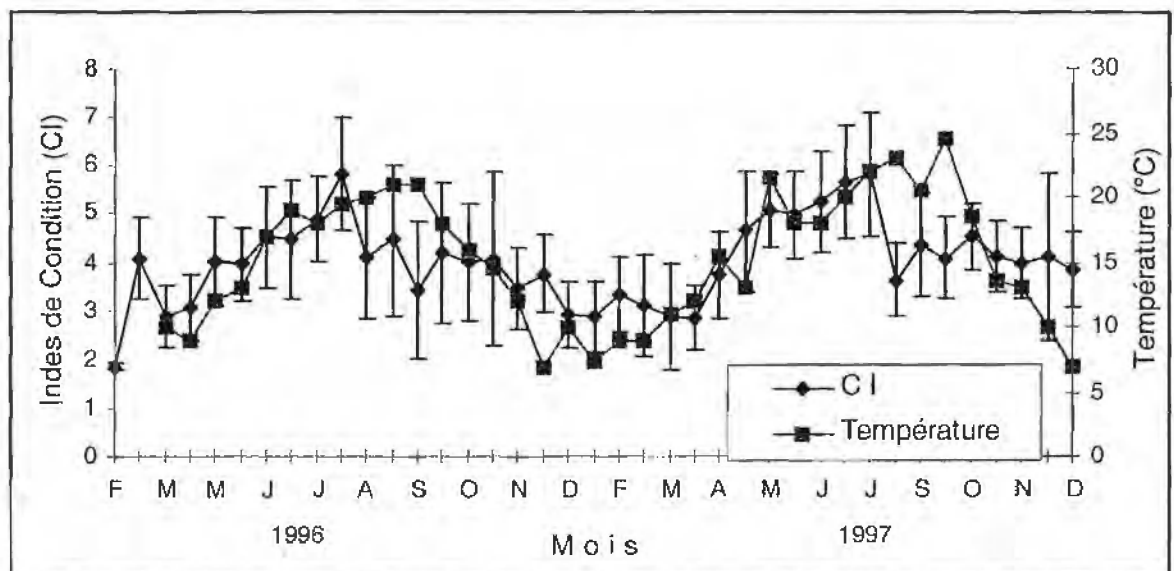


Figure 7. Superposition des valeurs de température, dans la région de Brest (Bretagne-France) et des indices de condition des huîtres *Crassostrea gigas*. Les variations annuelles de l'indice de condition caractérisent le développement de la gonade.
I.C. = (Poids moyen de la chair (g)/Poids sec moyen de la coquille (g)) x 100 (LANGO-REYNOSO, 1999)

3.1. Les poissons

Dans les zones tempérées, la gamétogenèse des poissons marins dure de 4 à 6 mois en milieu naturel. Elle se déroule en période de décrémentation de la durée du jour (automne/début d'hiver) pour certaines espèces telles le Bar, la daurade, en période d'incrémentatation pour le Turbot, *Scophthalmus maximus*. L'émission des gamètes et les naissances consécutives de larves sont observées une fois par an au cours d'une période durant de quelques jours à plusieurs mois.

Dans les écloseries, la reproduction de plusieurs espèces de poissons est maîtrisée de telle sorte que des gamètes sont produits toute l'année. Le contrôle des cycles de photopériode, déphasée en avance ou en retard par rapport au cycle naturel (Figure 7), est un des éléments clés de ce succès. Pour déphaser correctement la saison de reproduction d'une espèce, il est recommandé de commencer le déphasage en période de repos sexuel. Plusieurs auteurs se sont penchés sur l'importance de la qualité de la lumière distribuée. A ce jour, il n'existe pas d'éléments probants démontant que l'intensité lumineuse et le spectre lumineux ont un rôle décisif dans la périodicité des saisons de reproduction. Il est toutefois recommandé de régler ces paramètres sur des valeurs assez proches de celles mesurées dans le milieu naturel. De fortes intensités (2000 à 4000 lux) ne perturbent cependant pas les rythmes imposés par les variations photopériodiques.

Les températures d'élevages doivent être ajustées de telle sorte qu'une espèce donnée, à un stade de développement donné soit soumise aux conditions optimales, sachant que les *optimums* thermiques et la tolérance vis à vis des *optimums* varient en fonction des espèces et des phases de la saison de reproduction. La tolérance est généralement plus grande pendant la gamétogenèse que lors de l'émission des gamètes (DEVAUCHELLE, 1987a et b, 1988 a b et c).

Pour obtenir des saisons de reproduction efficaces en terme de fertilité, les variations de la photopériode doivent être cycliques et de préférence circannuelles. En revanche, il n'est pas utile de reproduire un rythme annuel de température pour déphaser efficacement les saisons de reproduction.

CONFÉRENCES - Nicole DEVAUCHELLE

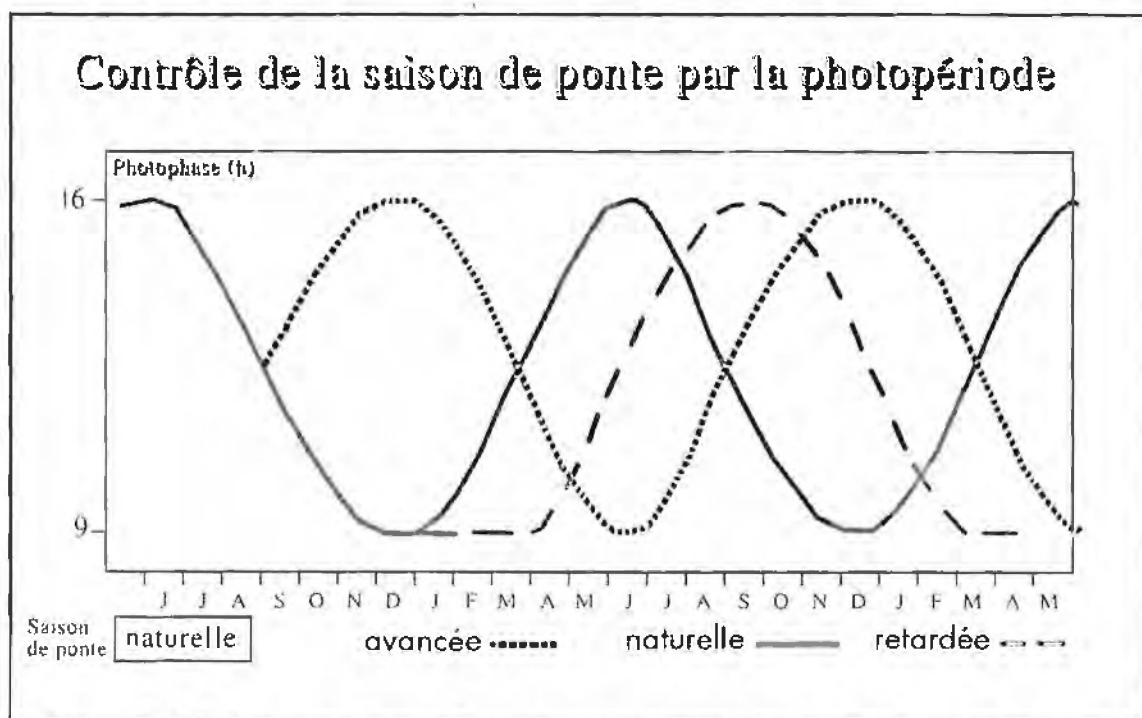


Figure 7. Représentation schématique des modalités de déphasage des rythmes de photopériode, dans des écloseries de poissons.

Le soin apporté à l'ajustement des conditions de photopériode et de température permet de régulariser les saisons de reproduction, de les décaler, d'allonger ou de mieux maîtriser les émissions de gamètes. La durée des émissions de gamètes est généralement plus longue de 1 à 2 mois en écloserie, comparé au milieu naturel, pour des poissons d'âges comparables correctement alimentés.

L'émission des gamètes est observée à maturité, sans que des variations brutales d'un facteur du milieu soient nécessaires. Les variations de la température et parfois de la salinité permettent cependant d'accélérer les fins de gamétogenèse et de synchroniser les émissions de gamètes, ou de les bloquer momentanément. Cette pratique évite de manipuler les poissons en fin de gamétogenèse pour leur injecter des synchronisateurs chimiques tels que les hormones de type HCG, GnRH, etc...

Ainsi, chez la daurade, le passage des températures en dessous et au dessus du seuil de 13°C a permis de suspendre à volonté les émissions de gamètes puis de les induire sans dommage (quantitatif ou qualitatif). La thermorégulation représente donc un moyen de contrôle de la durée d'une saison de reproduction et de la périodicité des collectes d'oeufs. Les interruptions d'émissions de gamètes excédant un mois affectent la qualité des ovules et des embryons.

Donc, en zones tempérées, des conditions particulières d'éclairage sont nécessaires au déclenchement de la gamétogenèse. Les incréments et décréments d'éclairage suffisent à déclencher la gamétogenèse chez des animaux qui se trouvent en phase de repos sexuel.

CONFÉRENCES - Nicole DEVAUCHELLE

La température agit en tant que seuil on/off, pour le début de la gamétogenèse et le déclenchement de la ponte. La durée de la gamétogenèse est liée aux niveaux de température (notion de degrés×jours). Les incréments et décréments des cycles naturels de température peuvent être évités et remplacés par des niveaux constants de température. Elles sont à régler en fonction des *preferendum* thermiques de l'espèce, en fonction des lieux de production et des avantages financiers que représente la thermorégulation.

Lorsque les cycles photopériodiques sont cycliques mais contractés en moins de 12 mois, ou allongés, la fécondité et la fertilité sont généralement abaissées. Des photopériodes constantes donc non cycliques provoquent une profonde dérégulation de la reproduction qui semble alors se dérouler de manière anarchique, l'oscillateur (les variations photopériodiques) étant absent.

La bibliographie fait état de nombreuses possibilités de modifications des cycles thermiques et photopériodiques (NORBERG *et al.*, 2000) mais toutes ne font pas état de l'efficacité de ces modifications en termes qualitatifs. Il est donc délicat de les présenter comme efficaces pour l'aquaculture.

Le suivi sur de longues durées de cheptels de poissons, en conditions contrôlées, est une opération coûteuse, assez lourde et complexe sur le plan technique.

Le contrôle de la photopériode est simple et fiable. Le contrôle de la température est plus délicat, notamment lorsque les installations d'élevage vieillissent. Il est donc d'usage de contrôler assez approximativement la température et précisément la photopériode.

La salinité est un facteur dont les variations sont souvent minimales dans le milieu marin. Mais dans certaines zones, elle peut fortement varier. Ainsi, dans les zones estuariennes, ou dans les eaux peu profondes et ensoleillées. Lorsqu'elle descend en dessous de 30 p. mille ou s'élève au dessus de 40 p. mille, la salinité peut considérablement perturber le déroulement normal de la gamétogenèse et de l'émission des gamètes. Dans tout élevage, les variations de ce facteur doivent être surveillées.

3.2. Les mollusques bivalves

Pour beaucoup d'auteurs, la saisonnalité de la reproduction des bivalves est fortement dépendante de la température et l'abondance de nourriture, quelque soient les zones géographiques considérées (THOMPSON *et al.*, 1996, SHUMWAY, 1996).

Des expériences de laboratoire montrent pourtant de manière irrévocable que l'initiation de la gamétogenèse peut être induite par le seul effet d'incrémentations de la durée du jour chez des pectinidés. A cet égard, les travaux de DEVAUCHELLE et MINGANT en 1990 ont permis de mettre en place des «désaisonnalisations» efficaces de la reproduction de la coquille St Jacques *Pecten maximus*, en termes de fécondité et de fertilité, sur la base d'un contrôle de la photopériode. SAOUT, 2000, sur la même espèce et COUTURIER et AIKEN, en 1989, sur *Placopecten magellanicus* ont ensuite confirmé que la photopériode semble être, pour les pectinidés, le synchroniseur le plus important.

Des expériences préliminaires tendent à montrer qu'il existe une régulation similaire chez l'huître creuse.

Il ressort de ces expériences encore peu nombreuses que la photopériode est pour les bivalves, comme pour les poissons, un facteur de régulation indispensable à contrôler ou à étudier pour inventer des méthodes efficaces permettant de contrôler le déroulement de la gamétogenèse.

Cela est-il invraisemblable ?

Chez les vertébrés supérieurs et inférieurs, l'oeil est un organe cible de la lumière. Les variations cycliques de photophase enregistrées par la rétine déclenchent des productions de mélatonine directement impliquées dans la régulation d'hormones gérant la reproduction (GnrH, LHRH, etc...).

CONFÉRENCES - Nicole DEVAUCHELLE

Les photorécepteurs des bivalves et le mode d'action de la lumière sur les invertébrés ont été peu décrits. Mais ces photorécepteurs existent. Il s'agit d'ocelles simples ou élaborés. La coquille St Jacques par exemple possède une cinquantaine d'ocelles situés au bord du manteau, avec chacun une cornée, un cristallin, une double rétine regroupant 5000 cellules sensorielles environ et un tapis réfléchissant. Les photorécepteurs de l'huître, visibles en début de développement, sont réduits et très simplifiés à partir du stade de postlarve. De plus, de la melatonine a été repéré chez de nombreux invertébrés (VIVIEN-ROELS, 1998). Par analogie avec le fonctionnement des vertébrés, il est donc tout à fait logique de mettre en évidence des liens entre photopériode et reproduction.

La photopériode n'est bien sûr pas le seul facteur nécessaire et suffisant pour contrôler les saisons de reproduction des bivalves.

La température est un facteur de régulation très important aussi : elle contrôle les vitesses de réactions et d'elle dépend la vitesse du développement des gamètes (Notion de degrés x jours), donc la durée de la gamétogenèse. Ces relations sont résumées par différentes formules, qui sont pour les huîtres américaines, *Crassostrea virginica* :

$$D = 4.8 + 4205 e^{0.3554 T}$$
$$\text{ou } D = kT^{(b+a \cdot \log T)}$$

où D est le temps moyen de maturation des gamètes et T est la température, k, a et b sont des constantes expérimentalement déterminées (SHUMWAY, 1996).

HERAL en 1990 obtient, pour *Crassostrea gigas* la relation :

$$y = 282 \cdot 2.87 \times \text{Temp (de septembre à juin à Marennes Oleron, France)}$$
$$\text{et } y = 282 \cdot 1.678 \times \text{Temp (de mars à juin)}$$

où y est la durée de la gamétogenèse.

Chaque espèce est en outre caractérisée par des températures seuils en dessous ou au-delà desquels la gamétogenèse ne peut se mettre en place. La notion de seuil thermique s'applique aussi à l'émission des gamètes. Cette notion est très utilisée pour déclencher les émissions de gamètes dans les écloséries. Si les températures s'avèrent être très anormales pour la reproduction d'une espèce, ceci en cours de gamétogenèse, des atrésies cellulaires, ovocytaires (Figure 8) et spermatisques sont observées. Dans ce cas, la compétence des gamètes à la fécondation ou à l'amphimixie est annulée.

Les fortes variations de salinité sont moins fréquentes que les variations de température. Les *preferendum* de salinité font cependant partie des caractéristiques d'une espèce (GOULLETQUER 1997, MARTIN, 1997). Lorsque la salinité de l'eau de mer s'écarte fortement des *preferendum* de salinité, la saison de reproduction peut être compromise. Tel est le cas pour la coquille St Jacques (LARVOR, 1996). Par ailleurs température et salinité ont des effets combinés sur la reproduction. Ce point a par exemple été développé par MARTEIL (1976) ou HERAL (1990) dans le cadre de l'étude du recrutement interannuel de *Crassostrea gigas* et *Ostrea edulis*, l'huître plate.

Bien d'autres facteurs sont évoqués lorsque l'on passe en revue les relations entre facteurs naturels et reproduction des bivalves. Nous rappelons que beaucoup d'auteurs écrivent encore que le déclenchement de la gamétogenèse est dépendant de l'abondance de nourriture, dans les zones tempérées. L'émission des gamètes peut, elle, être induite par des variations brutales de différents facteurs, notamment : l'ensoleillement, un fort éclairement lunaire, des blooms phytoplanctoniques (DEVAUCHELLE 1989, SHUMWAY, 1996, THOMPSON *et al.*, 1996).

CONFÉRENCES - Nicole DEVAUCHELLE

Lorsque la température de l'eau d'élevage est trop basse pour permettre l'émission de gamètes, pendant plusieurs semaines et alors même que le tissu gonodique contient des gamètes mûrs, ces gamètes ne sont pas expulsés, s'atrécient et sont recyclés dans le système digestif, les éléments nutritifs qu'ils contiennent accroissent alors l'énergie disponible pour le fonctionnement des individus.

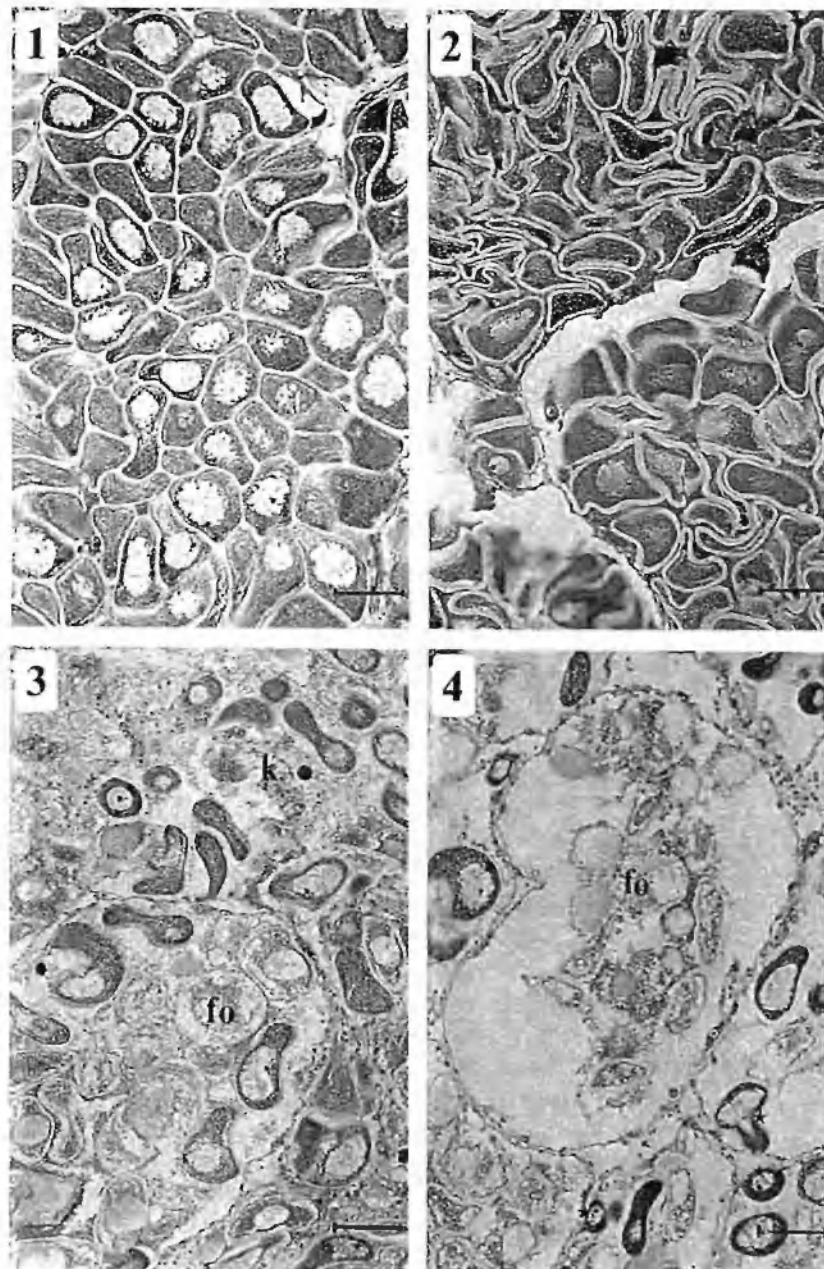


Figure 8. Atrésie des ovocytes de coquille Saint Jacques *Pecten maximus*. La photo 1 montre des ovocytes matures non atrésiés. Les photos 2 à 4 montrent les étapes successives d'atrésie ovocytaire. Un phénomène similaire est observé chez l'huître *Crassostrea gigas*.

CONFÉRENCES - Nicole DEVAUCHELLE

Ces observations et le strict respect des *preferendum* thermiques, photopériodiques, salins, permettent d'assurer des productions de gamètes de bivalves pratiquement toute l'année. Mais, contrairement à ce qui est obtenu chez les poissons, ces productions ne sont pas toutes d'égale viabilité. Cette différence tient très probablement au fait que les pratiques culturales généralement développées pour les reproducteurs de bivalves ne respectent pas le caractère rythmique des différentes phases de la reproduction.

Les expérimentations contrôlées réalisées en soutien aux professionnels de l'aquaculture ont permis de développer des schémas de contrôle de la reproduction efficaces pour les poissons, à améliorer pour les bivalves. Il est dans l'intérêt des aquaculteurs de disposer de schémas très simplifiés de contrôle des saisons de reproduction reposant sur les modifications de photopériode et de température. Ces schémas fonctionnent bien dans la mesure où les animaux sont correctement nourris, mais cela ne peut occulter le fait que d'autres facteurs de l'environnement agissent sur la reproduction, seuls ou en interactions. Tel est le cas de la nourriture et de la salinité, évoqués plus haut, ainsi que des caractéristiques physico-chimiques de l'eau de mer (composition ionique, pression.....).

4. FÉCONDITÉ ET FERTILITÉ

Dans les élevages, la fécondité et surtout la fertilité sont les véritables indicateurs de la réussite d'une saison de reproduction.

4.1. Définitions

La fécondité est une valeur quantitative. Elle se mesure en nombre ou en poids de gamètes ou de tissu gonadique produits par un reproducteur et/ou par unité de poids des reproducteurs pendant un an. Elle est aussi évaluée à partir d'échantillons de gamètes émis par les voies naturelles ou à partir d'échantillons de gonades prélevés dans les gonades d'animaux morts.

Dans les écloséries, la fécondité se rapporte le plus souvent au nombre de gamètes émis par les reproducteurs, à la suite de massages abdominaux (cas des poissons), après des scarifications (cas des bivalves) ou par les voies naturelles (bivalves et poissons). Le nombre de gamètes mâles peut être estimé en comptant les spermatozoïdes par comptage direct. Compte tenu de la taille des spermatozoïdes et de leur nombre, le comptage direct est long. Pour palier à cette difficulté, il est possible d'en estimer le nombre en mesurant l'absorbance d'éjaculats dilués au spectrophotomètre (COSSON, 1999) ou encore en pratiquant des tests d'immunoréaction (CHOI *et al*, 1994). Le nombre de gamètes femelles est généralement estimé par des comptages directs.

Chez les poissons marins, la fécondité des femelles dépasse rarement $1 \cdot 10^6$ ovules par kilo de reproducteurs et par an. Le poids des oeufs pondus chaque année représente selon l'espèce considérée entre 15 et 50% environ du poids des reproducteurs. La fécondité des femelles de bivalves cultivés, rapportée à leur poids de chair, est supérieure d'un facteur 100 à plus de 1000 fois celle des poissons. L'huître japonaise *Crassostrea gigas* peut produire exceptionnellement $100 \cdot 10^6$ ovocytes par femelle. Chez cette espèce, à maturité, le poids des gonades représente 60% environ du poids de l'animal. Mais, la fécondité varie énormément entre espèces et entre individus. Le nombre de spermatozoïdes a été moins souvent estimé. Chez le bar et le turbot, les échantillons de sperme recueillis au pore génital contiennent environ 10 milliards de spermatozoïdes par ml. Chez l'huître et la coquille Saint Jacques, les concentrations de spermatozoïdes sont comparables aux chiffres obtenus pour les poissons voire supérieurs pour des échantillons de sperme prélevés au pore génital ou directement dans la gonade. (COSSON et DEVAUCHELLE, inédits).

La fécondité reflète la masse de gamètes produits par les reproducteurs donc leur effort de reproduction.

CONFÉRENCES - Nicole DEVAUCHELLE

La fertilité est une valeur qualitative. Elle correspond au nombre de gamètes, d'embryons ou de larves viables obtenu par reproducteur ou par unité de poids des reproducteurs. La fertilité est le plus souvent rapportée au nombre d'ovocytes ou d'ovules collectés. L'estimation de la viabilité est délicate. Pour les gamètes femelles, avant la fécondation, la viabilité est calculée à partir de critères anatomomorphologiques, biochimiques ou physiologiques. Pour les gamètes mâles, la viabilité se rapporte à des critères de mobilité. La viabilité embryonnaire se rapporte à la normalité anatomomorphologique des premières divisions cellulaires et des embryons eux-mêmes ou parfois à leur composition biochimique. La viabilité larvaire est estimée sur la base de critères de nage, anatomomorphologiques et biochimiques. Les publications de BROMAGE et ROBERTS 1995, DEVAUCHELLE *et al.* 1997, VALDEZ RAMIREZ 1999 et NORBERG *et al.* 2000 fournissent des informations récentes sur le sujet.

Dans les écloseries, la fertilité est la valeur qui sanctionne réellement le succès d'une saison de reproduction. Elle est un élément essentiel du calcul de rentabilité des élevages. Fécondité et fertilité ne sont pas obligatoirement corrélées.

La Figure 9 montre que sur plusieurs années de production en écloseries, moins de 30 % à 50% des ovules fécondés de turbot *Scophthalmus maximus* et de sole *Solea solea* donneront naissance à des jeunes larves et que 50 à 75% des ovules fécondés de bar et de daurade donneront naissance à des jeunes larves. Dans les écloseries de mollusques bivalves, la viabilité des gamètes, des embryons et des larves est plus variable que dans les écloseries de poissons. Il en résulte que globalement le rendement larvaire est plus faible et plus aléatoire. Ces résultats sont cependant en partie compensés par la très haute fécondité des bivalves.

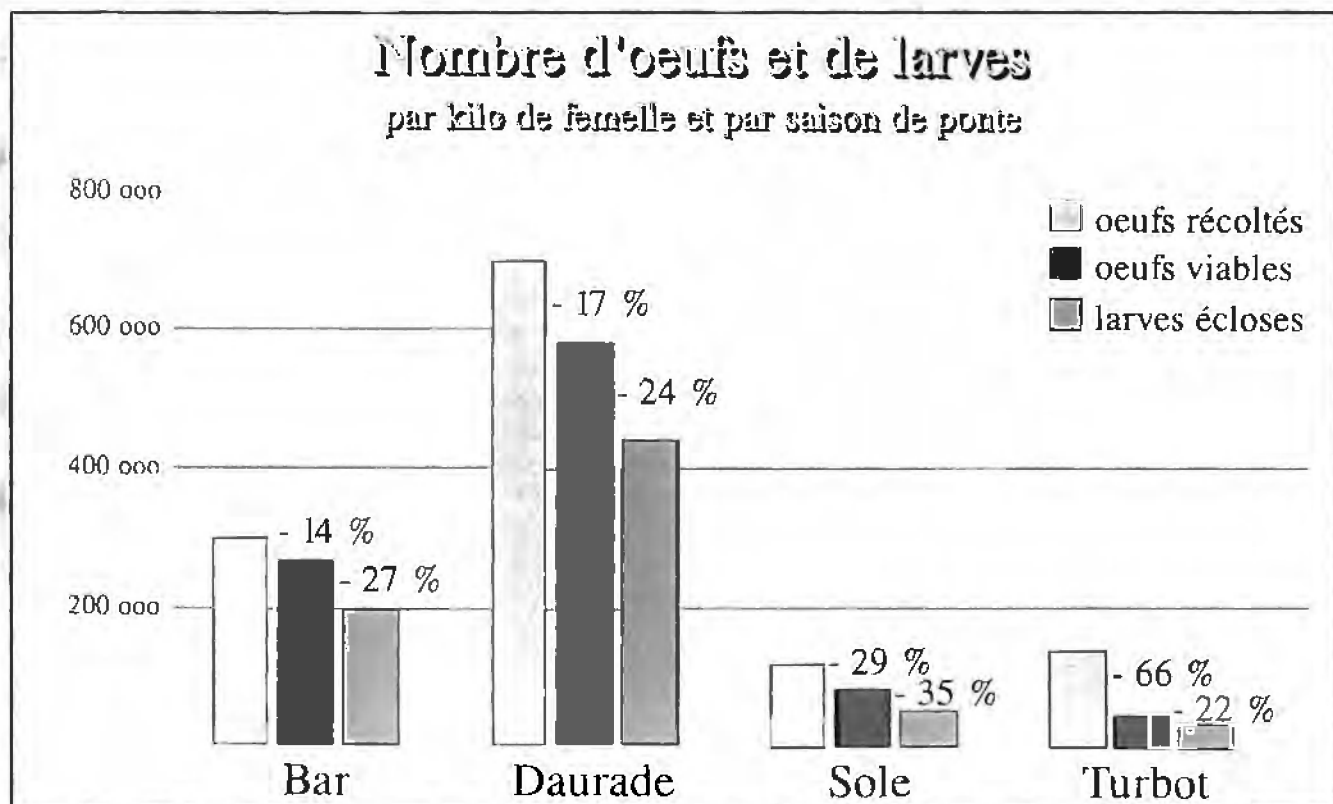


Figure 9. Réductions de la viabilité des oeufs au début (oeufs viables) et à la fin (larves écloses) de la période d'incubation chez plusieurs espèces de poissons marins.

CONFÉRENCES - Nicole DEVAUCHELLE

4.2. Relations avec les facteurs de l'environnement

La question se pose ici de savoir si des facteurs de l'environnement peuvent affecter la fécondité et la fertilité ainsi définies et si oui dans quelle mesure.

La fécondité

Dans des conditions de vie comparables, la fécondité des poissons et des mollusques s'accroît avec l'âge des individus jusqu'à atteindre une asymptote. La fécondité varie aussi avec le poids et les caractéristiques intrinsèques des individus.

Ceci étant, la fécondité dépend aussi énormément des facteurs de l'environnement. Ainsi, dans les écloséries, lorsque des conditions inadaptées de photopériode, de température, de nourriture, de salinité sont imposées aux espèces, leur fécondité en est abaissée. Par exemple, la contraction des cycles photopériodiques réduit la fécondité.

En début et en cours de gamétogenèse, tout facteur atteignant des seuils critiques, pour une espèce considérée, tout facteur affectant très fortement les réserves énergétiques provoque la diminution de la fécondité, l'effort de reproduction étant sacrifié au profit des efforts qui doivent être consentis pour assurer le métabolisme de base.

L'abaissement de la fécondité peut résulter de phénomènes biologiques variés : Chez les bivalves hermaphrodites, nous avons vu que la fécondité des femelles peut tout simplement être annulée du fait d'inversions de sexe favorables aux mâles et dues à des conditions d'élevage défavorables du point de vue du bilan énergétique (cf § 1-2).

Des conditions d'élevage défavorables peuvent aussi inhiber le développement des cellules germinales en gamètes mûrs. Tel est notamment le cas lorsque la disponibilité en nourriture est insuffisante. Ceci est connu chez les poissons (NORBERG *et al.* 2000) ainsi que chez les mollusques (KENNEDY *et al.* 1996, DEVAUCHELLE *et al.* 1997).

En fin de gamétogenèse, l'apparition de températures ou de salinités anormalement fortes ou faibles peut provoquer la mort des reproducteurs, bloquer l'émission des gamètes mûrs, provoquer leur vieillissement ou induire des atrésies gamétiques. Ainsi, la fécondité de populations d'huîtres japonaises peut aussi être fortement affectée du fait de températures estivales très élevées qui provoquent la mortalité d'individus sexuellement mûrs (SOLETCHNIK *et al.* 1999). Des températures et des salinités inadaptées au moment de l'émission des gamètes peuvent provoquer des atrésies au point d'annuler complètement l'émission des gamètes. Ceci est couramment observé sur les huîtres creuses de la région Nord Bretagne (Aber Benoît) en France : la gamétogenèse se déroule normalement mais l'émission des gamètes est bloquée du fait de températures trop basses (DEVAUCHELLE *et al.*, 1999). Les gamètes s'atrésient et leurs produits de dégradation est recyclé par les animaux. Chez les poissons on dit plus souvent que les températures élevées accélèrent le vieillissement des gamètes. Des phénomènes de lyse (atrésie) sont observés mais la littérature ne décrit pas pour les poissons le recyclage des produits dégradés tel qu'on l'observe chez plusieurs bivalves. Le vieillissement des gamètes, assorti de l'impossibilité pour le reproducteur de les évacuer par les voies naturelles, peut provoquer la mort du reproducteurs. Ceci a de nombreuses fois été observé chez le Turbot.

La fertilité

De très nombreux facteurs affectent la fertilité, donc la qualité des produits sexuels, des embryons et des larves qui en sont issus.

Les relations entre les facteurs de l'environnement et la qualité des gamètes ont surtout été étudiées pour les gamètes femelles.

CONFÉRENCES - Nicole DEVAUCHELLE

Les démonstrations expérimentales de tels liens doivent reposer, pour être applicables à l'aquaculture, sur l'analyse des taux de fécondation et des paramètres de développement embryonnaire. Plusieurs auteurs ont ainsi démontré que l'alimentation artificielle des poissons et des mollusques peut induire des variations importantes de la composition biochimique des ovules et de la fertilité (DEVAUCHELLE 1987a,b,c, BROMAGE 1995, CARILLO *et al.* 1995, ZOHAR *et al.* 1995, THOMPSON *et al.* 1996, DEVAUCHELLE *et al.* 1997, MASSAPINA *et al.* 1999, BRUCE *et al.* 2000). Dans ces cas de figure, c'est la qualité de l'aliment qui est en cause et non la quantité distribuée.

Des déphasages de saisons de reproduction mal conduits abaissent la fécondité et la fertilité de poissons (jusqu'à 30% par rapport à la normale). DEVAUCHELLE (1996) rapporte que des contractions de cycles thermiques et photopériodiques entraînent des réductions de viabilité embryonnaire de 13 à 22% chez le bar, la sole et le turbot et des réductions supplémentaires de taux d'éclosion de 12 à 30 %.

Les conditions de fécondation contribuent au résultat de fertilité. Il a par exemple été démontré que le pH du milieu de dilution des spermatozoïdes (Figure 10), sa composition ionique, sa turbidité influence la mobilité des cellules et *in fine*, la fécondation (FAURE *et al.* 1994, FAURE 1996, DEVAUCHELLE *et al.* 1997).

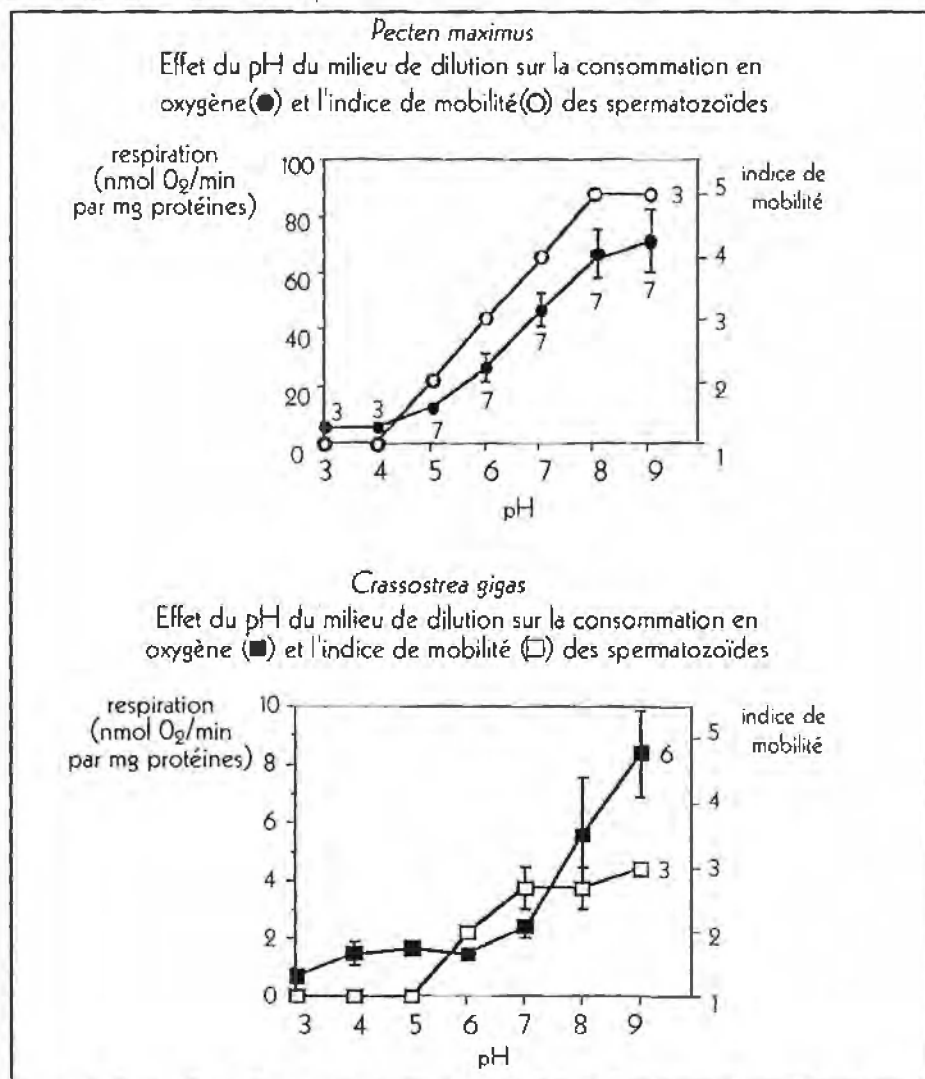


Figure 10. Effet du pH du milieu de dilution ou de fécondation sur la vitalité des spermatozoïdes de deux bivalves marins, donc sur leur fécondance.

CONFÉRENCES - Nicole DEVAUCHELLE

Le développement embryonnaire requiert des conditions de température, de salinité et d'oxygène favorables à l'espèce. Les chocs mécaniques doivent être réduits. Ces facteurs interagissent fortement, influencent la durée du développement embryonnaire et ses chances de succès (DEVAUCHELLE, 1987b et 1988a, SHUMWAY 1996, BROMAGE et ROBERTS, 1995). Pour certaines espèces qui vivent à des profondeurs où la pression est forte, par exemple pour le flétan dont l'habitat normal se situe entre 100 et 700 m, le développement embryonnaire serait amélioré en condition de surpression. Par ailleurs, les manipulations de lumière synchronisent les éclosions (KJORSVIK et HOMEFJORD, 1995).

Pour plusieurs auteurs, le diamètre des oeufs, paramètre qui résulte de l'action de nombreux facteurs (BROMAGE, 1995), permet de prédire la qualité des élevages. Cela a parfois été vérifié expérimentalement, pour le Turbot par exemple (DEVAUCHELLE, 1988a) mais le sujet reste encore très discuté.

Chaque espèce est caractérisée pour chaque étape de son développement précoce par des *preferendums* thermiques, salins etc... qui peuvent fortement différer des *preferendums* correspondant à la gamétogenèse ou à l'émission des gamètes. Pour que la fertilité soit optimale, il convient donc de rechercher ces *preferendums*.

5. CONCLUSION

La reproduction des espèces de poissons et de mollusques bivalves marins cultivées dans les zones tempérées est contrôlée par les facteurs naturels de l'environnement qui régulent :

- leur sexualité
- les périodes de gamétogenèse et d'émissions de gamètes
- leurs fécondité et fertilité.

Les principaux facteurs impliqués dans cette régulation sont la photopériode, la température, la quantité de nourriture et la salinité. Leur action est directe à travers des niveaux critiques et leurs variations cycliques. Elle peut être indirecte, par exemple si elle affecte les ressources énergétiques.

L'étude de la reproduction couvre celle de plusieurs phases de développement : gamétogenèse, maturation gamétique, émissions des gamètes, fécondation, embryogenèse, développement larvaire précoce. La tolérance des espèces vis à vis des facteurs naturels est spécifique et peut varier, pour une espèce, en fonction du stade de développement considéré.

Les paramètres physico-chimiques de l'eau de mer dont les variations cycliques sont assez faibles doivent être surveillés pour leurs effets possibles sur la reproduction. Tel est le cas de la salinité, de la teneur en gaz dissous dont l'oxygène. Ces paramètres peuvent atteindre des niveaux critiques non tolérés pour la reproduction de l'espèce et/ou qui mettent en danger les fonctions vitales des animaux, donc les fonctions accessoires pour les individus. Même si la reproduction est une fonction essentielle pour la survie de l'espèce, c'est une fonction accessoire pour l'individu. Si nécessaire, elle sera donc sacrifiée au profit du maintien des fonctions vitales.

Les marqueurs de fécondité et de fertilité (= viabilité) sont des repères indispensables pour établir des liens de cause à effet entre des facteurs de nature variée et la reproduction. Ce sont les seuls véritables censeurs de l'efficacité des traitements que les aquaculteurs imposent à des stocks de reproducteurs.

CONFÉRENCES - Nicole DEVAUCHELLE

BIBLIOGRAPHIE

- BACCI G., 1951. Hermaphroditismo ed intersessualità nei Gastropodi e Lamellibanchi. *Archiv. Zool. Ital.*, **7**, 57-151.
- BAROILLER J.F., GUIGEN Y., SMITH T., SCHARI M., LEBEGUE E., PODESTA A., 1998. Basis of sex determination and gonadal sex differentiation for sex control in aquaculture. In : Third European marine science and technology conference MAST, Lisbon 23-27 may 1998, Barthel K.G, BARTH H., BOHLE-CARBONELL M., FRAGAKIS C., LIPIATOU E., MARTIN P., OLLIER G., WEYDERT M., Eds, European Commission DG12 Science Research and development, **6**, 306-308.
- BAROILLER J.F., FOSTIER A., CAUTY C., ROGNON X., JALABERT B., 1996 Effects of high rearing temperatures on the sex ratio of progeny from sex reversed males of *Oreochromis niloticus*. The third International Symposium on Tilapia in Aquaculture. ICLARM Conf.Proc., **41**, 246-256.
- BLAZQUEZ M., ZANUY S., CARILLO M. et PIFERRER F., 1998. Effects of rearing Temperature on sex differentiation in the european Sea Bass (*Dicentrarchus labrax* L.). *J.Exp.Zool.*, **281**, 207-216.
- BROMAGE N., 1995. Broodstock management and seed quality. General considerations. In : Broodstock management and Larval quality, BROMAGE N. and ROBERTS R.J./ Eds, Blackwell Science publ., 1-24.
- BROMAGE N.R et ROBERTS R.J., 1995. Broodstock management and egg and larval quality. Blackwell Science publ., 424 pp.
- BRUCE M., MAZZORA de QUERO C., JORDAN N., REES J., PAPANIKOS N., BELL G., ROY W. et BROMAGE N., 2000. Nutrition-based enhancement of spawning performance of Atlantic Halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) broodstock. In : Reproductive physiology of Fish. NORBERG B., KJESBU O.S., TARANGER G.L., ANDERSSON E. et STEFANSSON S.O.Eds, { " " }.
- BUROKER N.E., 1983. Sexuality with respect to shell length and group size in the Japanese oyster *C.gigas*. *Malacologia*, **23**, 2, 271-279.
- CARILLO M., ZANUY S., PRAT F., CERDA J., RAMOS J., MANAMOS E., BROMAGE N., 1995. Sea Bass (*Dicentrarchus labrax*). In : Broodstock management and larval quality, BROMAGE N. and ROBERTS R.J./ Eds, Blackwell Science publ., 138-168.
- CHATAIN B., PERUZZI S., SAILLANT E., 1997. Sex determination in *Dicentrarchus labrax* : no evidence for male or female heterogamety. 4ème Atelier Déterminisme et Différenciation du sexe. 9-10 octobre 1997, organisé à RENNES par la société Française de génétique et la société Française de Biologie du Développement, 1 pp.
- CHOI K.S., POWELL E.N., LEWIS D.H. et RAY S.M., 1994. Instantaneous reproductive effort in female American oysters, *Crassostrea virginica*, measured by a new immunoprecipitation assay. *Biol. Bull.*, **186**, 41-61.
- COE W.R., 1943. Sexual differentiation in mollusks. I Pelecypods. *Quart.Rev.Biol.*, **18** : 154-164.
- COSSON J., 1999. Qualité des spermatozoïdes d'huîtres. Rapport scientifique de contrat IFREMER n° 982521420 DRV, 12 pp.
- COUTURIER S. et AIKEN D.E., 1989. Possible role of photoperiod in sea scallop reproduction. *C.R.Ass. Ann. Assoc. Agri. Canada*, **3**, 65-67.
- DESLOU PAOLI J.M. et HERAL M., 1988. Biochemical composition and energy value of *Crassostrea gigas* (Thunberg) cultured in the Bay of Marennes-Oleron. *Aquatic Living resources*, **1**, 239-249.
- DENLINGER D.L. et TANAKA S., 1998. Diapause. In : Encyclopedia of reproduction. KNOBIL E. et NEILL J.D., Academic press Publ., 863-872.

CONFÉRENCES - Nicole DEVAUCHELLE

BIBLIOGRAPHIE

- DEVAUCHELLE N., 1987a Four marine spawners in European hatcheries. Publication MEDRAP/FAO, 48 pp.
- DEVAUCHELLE N., ALEXANDRE J.C., LE CORRE N. et LETTY Y., 1987b. Spawning of Sole (*Solea solea*) in captivity. *Aquaculture*, **66**, 125-147.
- DEVAUCHELLE N., ALEXANDRE J.C., LE CORRE N. et LETTY Y., 1988a. Spawning of Turbot (*Scophthalmus maximus*) in captivity. *Aquaculture*, **69**, 159-184.
- DEVAUCHELLE N. et COVES D., 1988b. The characteristics of Sea bass (*Dicentrarchus labrax*) eggs : description, biochemical composition and hatching performances. *Aquat. Living Resour.*, **1**, 223-230.
- DEVAUCHELLE N. et COVES D., 1988c. Sea bass (*Dicentrarchus labrax*) reproduction in captivity : gametogenesis and spawning. *Aquat. Living Resour.*, **4**, 215-222.
- DEVAUCHELLE N., 1989. La reproduction des mollusques bivalves en éclosionerie. *Haliotis*, **19**, 315-324.
- DEVAUCHELLE N. et MINGANT C., 1990. Review of the reproductive physiology of the scallop, *Pecten maximus*, applicable to intensive aquaculture. *Aquat. Living Resour.*, **4**, 41-51.
- DEVAUCHELLE N., la reproduction chez des poissons et mollusques d'aquaculture. Mémoire présenté pour l'obtention de l'Habilitation à Diriger le Recherches, soutenue à l'Université de Bretagne Occidentale, **1**, 80 pp.
- DEVAUCHELLE N., BARRET J. et SALAUN G., 1997. La reproduction naturelle et contrôlée des bivalves cultivés en France. Rapport interne DRV 97-11 RA/RST/BREST, 217 pp.
- DEVAUCHELLE N., BOUSSAID B., LE PENNEC G., PHILIP de LABORIE L. et SALAUN G., 1998. Organization of the genital tract of the Japanese oyster, *Crassostrea gigas*, Poster présenté au «8th International Congress on Invertebrate Reproduction and Development». 8-14 Aout 1998.
- DEVAUCHELLE N., PHILIP de LABORIE L. et SALAUN G., 1999. Etude de la gonade de *Crassostrea gigas*. précautions méthodologiques ; Effet de l'âge et du site d'élevage sur son développement. Communication interne à l'IFREMER-FRANCE, Journées conchyliques 24-25 mars 1999 à Nantes, 1 p.
- DORANGE G., 1989. Les gamètes de *Pecten maximus* L. (Mollusca, Bivalvia). Thèse Doct. Univ., Université de Bretagne Occidentale, Volume **I**, 140 pp., Volume **II**, 33 pl.
- FAURE C., 1996. Paramètres physiologiques de l'émission et de l'activation des gamètes mâles de deux mollusques bivalves, la coquille St Jacques *Pecten maximus* L. et l'huître creuse *Crassostrea gigas* T. Thèse de l'université de Paris VII DENIS DIDEROT, 255 pp.
- FAURE C., DEVAUCHELLE N. et GIRARD J.P., 1994. Ionic factors affecting motility, respiration and fertilization rate of the sperm of the bivalve *Pecten maximus* L. *J. Comp. Physiol B*, **164**, 444-450.
- GIRIN M., 1991. L'aquaculture adulte. Aqua press Ed., 221 pp.
- GOUILLETQUER P., 1997. Cycle de reproduction de l'huître creuse, *Crassostrea gigas*. In : Groupe de travail sur la reproduction naturelle et contrôlée des bivalves cultivés en France, Nantes (France), IFREMER, Rapport interne DRV97-11 RA/RST/BREST, Devauchelle N., Barrei J. et Salaun G. coordonnateurs, 7-19.
- GUO X., HEDGECOCK D., HERSCHBERGER W.K., COOPER K., ALLEN S.K., 1998. Genetic determinants of protandric sex in the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* Thunberg. *Evolution*, **52**, 2, 394-402.
- HERAL M., 1990. Traditional oyster culture in France. In : Barnabe Ed., Bases biologiques et écologiques de l'aquaculture. Lavoisier, Tec et doc, VI : 347-397.

CONFÉRENCES - Nicole DEVAUCHELLE

BIBLIOGRAPHIE

KENNEDY V.S., NEWELL R.I.E, EBLE A.F, 1996. The Eastern oyster *Crassostrea virginica*, Maryland Sea Grant College publ., 734 pp.

KNOBIL E. et NEILL J.D., 1998. Encyclopedia of Reproduction. Academic Press publ. Volumes **1** à **4**, 4300 pp.

KJORSVIK E. et HOMEFJORD I., 1995. Atlantic Halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) and Cod (*Gadus morhua*). In : Broodstock management and larval quality, BROMAGE N. and ROBERTS R.J./ Eds, Blackwell Science publ., 169-196.

LACAZE-DUTHIERS H., 1854. Recherches sur les organes génitaux des acéphales Lamellibranches. Ann. Sci. Nat. Zool., **2** : 155-248.

LAHLOU B. et VITIELLO P., 1993. Aquaculture : Fundamental and applied research. American Geophysical Union Washington publ., 316 pp.

LANGO-REYNOSO F., DEVAUCHELLE N., LE PENNEC M. et HATT P.J., 1999. Elements of reproductive strategy in oysters, *Crassostrea gigas*, from the « Rade de Brest », France. Invertebrate Reproduction and development, **36** : 1-3, 141-144.

LANGO-REYNOSO F., 1999. Détermination de la sexualité chez l'huître *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793). Thèse de Doctorat de l'Université de Bretagne Occidentale, 142 pp.

LARVOR H., 1996. La biominéralisation de *Pecten maximus* (L.) : anomalies liées aux perturbations du milieu. Thèse de l'Université de Bretagne Occidentale, Volume **I**, 187 pp., Volume **II**, 34 Pl.

LOOSANOFF V., 1937a. Spermatogenesis in the hard shell clam (*Venus mercenaria*). Yale J. Biol. Med, **9** : 437-442.

LOOSANOFF V., 1937b. Development of the primary gonad and sexual phases in *Venus mercenaria* L.. Biol. Bull., **72**, 389-405.

LOOSANOFF V., 1937c. Seasonal gonadal changes in the adult *Venus mercenaria* L. Biol. Bull., **72**, 406-416.

LUCAS A., 1965. Recherche sur la sexualité des Mollusques Bivalves. Thèse de la Faculté des Sciences de l'Université de Rennes, 135 pp.

MARTEIL L., 1976. La conchyliculture française. II : Biologie de l'huître et de la moule. Rev. Trav. Inst. Pêches Marit., **18**, 1, 153-346.

MARTIN A.G., LITTAYE-MARIETTE A., LANGLADE A. et ALLENOU J.P., 1997. Cycle de reproduction naturelle de l'huître plate *Ostrea edulis*. Groupe de travail sur la reproduction naturelle et contrôlée des bivalves cultivés en France, Nantes (France), IFREMER, Rapport interne DRV97-11 RA/RST/BREST, Devauchelle N, Barret J. et Salaun G. coordonnateurs, 21-33.

MASSAPINA C., JOAQUIM S., MATIAS D. et DEVAUCHELLE N., 1999. Oocyte and embryo quality in *Crassostrea gigas* (Portuguese strain) during a spawning period in Algarve, South Portugal. Aquatic Living Resource, **12**, 5 : 327-333.

NORBERG B., KJESBU O.S., TARANGER G.L., ANDERSSON E et STEFANSSON S.O., 2000. Proceedings of the 6th International Symposium on the reproductive physiology of Fish, John GRIEG A.S publ., 499 pp.

O'BEIRN F.X., WALKER R.L., JANSEN M.L., HEFFERNAN P.B., 1998. Microgeographical variations in gametogenesis and sex ratios in the eastern oyster at two marsh sites in Gorgia. Trans. Am. Fish. Soc., **127**, 2, 298-308.

CONFÉRENCES - Nicole DEVAUCHELLE

BIBLIOGRAPHIE

PIEAU C., Déterminisme environnemental du sexe dans le règne animal. 4ème Atelier Déterminisme et Différenciation du sexe. 9-10 octobre 1997, organisé à RENNES par la société Française de génétique et la société Française de Biologie du Développement, 2 pp.

PLET M., 1998., Influence de la température sur la gonadogenèse et le déterminisme du sexe de l'huître creuse *Crassostrea gigas*, rapport de stage interne d'IFREMER, 29 pp.

REINBOTH R., 1997. Différenciation du sexe chez les poissons. 4ème Atelier Déterminisme et Différenciation du sexe. 9-10 octobre 1997, organisé à RENNES par la société Française de génétique et la société Française de Biologie du Développement, 2 pp.

SAOUT C., 2000. Contrôle de la reproduction chez *Pecten maximus* L. : Etudes *in situ* et expérimentales. Thèse de l'Université de Bretagne Occidentale. Volume I, 108 pp., Volume II, 62 pp..

SASTRY A.N., 1975. Physiology and ecology of reproduction in marine invertebrates. In : Physiological Ecology of Estuarine Organisms. F.J. Vernberg Ed., 279-299.

SHUMWAY S.E., 1996. Natural environment factors. In : The Eastern Oyster *Crassostrea virginica*, Kennedy V.S., NEWELL I.E., EBLE F. Eds, Maryland Sea Grant publ., 467-514.

SOLETCHNIK P, LE MOINE O., FAURY N., RAZET D., GEAIRON P. et GOULLETQUER P., 1999. Summer mortality of the oyster in the Bay Marennes-Oleron : Spatial variability of environment and biology using a geographical information system (GIS). Aquatic Living Resources, **12**, 2, 131-143.

THOMPSON R.J., NEWELL R.I.E., KENNEDY V.S., MANN R., 1996. Reproductive processes and early development. In : The Eastern Oyster *Crassostrea virginica*, Kennedy V.S., NEWELL I.E., EBLE F. Eds, Maryland Sea Grant publ., 335-370.

VALDEZ-RAMIREZ M.E., 1999. Estimation de la qualité des gamètes femelles et des embryons de l'huître creuse *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793). Thèse de l'Université de Bretagne Occidentale, 207 pp..

VIVIEN-ROELS B., 1998. Présence, synthèse et rôle possible de la mélatonine chez les Invertébrés. Bulletin de la Société d'Ecophysiologie, Tome XXIV, 10-14.

ZOHAR Y., HAREL M., HASSIN S., TANDLER A., 1995. Gilt-Head Sea Bream (*Sparus aurata*). In : Broodstock management and egg and larval quality, Bromage N.R. and Roberts R.J. Eds., Blackwell Science publ., 94-117.

ZWAENEPOEL H., 1922. Elements de zootechnie générale et de génétique animale. Eds Imprimerie médicale et scientifique, Bruxelles, 462 pp.