

présentée

pour obtenir

LE TITRE DE DOCTEUR DE L'INSTITUT NATIONAL POLYTECHNIQUE DE TOULOUSE
SPECIALITE : SCIENCES AGRONOMIQUES

par

Gadis Sri Haryani BENGEN
née SJAMZOEIBIR

SUIVI DE LA MATURATION GONADIQUE
DES ALOSES, *Alosa alosa* L.
LORS DE LEUR MIGRATION EN GARONNE

Soutenue le 30 juin 1992 devant le jury composé de :

M. **L. ALBERTINI**

Professeur à l'INPT

Président

Mme S. BRUSLE

Maître de Conférences à l'Univ. de Perpignan

Mme J. KUGLER

Maître de Conférences à l'INPT

Melle J. PEQUIGNOT

Maître de Conférences à l'INPT

M. C. PALEVODY

Maître de Conférences à l'INPT

M. **A. BELAUD**

Professeur à l'INPT

Membres

M. J. CABLANCO

Professeur à l'INPT

M. J. MOREAU

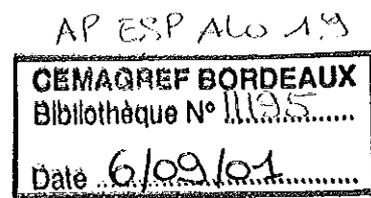
Professeur à l'INPT



THESE

présentée

pour obtenir



*LE TITRE DE DOCTEUR DE L'INSTITUT NATIONAL POLYTECHNIQUE DE TOULOUSE
SPECIALITE : SCIENCES AGRONOMIQUES*

par

*Gadis Sri Haryani BENGEN
née SJAMZOEER*

SUIVI DE LA MATURATION GONADIQUE DES ALOSES, *Alosa alosa* L. LORS DE LEUR MIGRATION EN GARONNE

Soutenue le 30 juin 1992 devant le jury composé de :

M.	L. ALBERTINI	<i>Professeur à l'IN.P.T.</i>	Président
Mme	S. BRUSLE	<i>Maître de Conférences à l'Univ. de Perpignan</i>] Membres
Mme	J. KUGLER	<i>Maître de Conférences à l'U.P.S.</i>	
Melle	J. PEQUIGNOT	<i>Maître de Conférences à l'U.P.S.</i>	
M.	C. PALEVODY	<i>Maître de Conférences à l'U.P.S.</i>	
M.	A. BELAUD	<i>Professeur à l'IN.P.T.</i>	
M.	J. CAPBLANCQ	<i>Professeur à l'U.P.S.</i>	
M.	J. MOREAU	<i>Professeur à l'IN.P.T.</i>	

AVANT PROPOS

Ce travail a été réalisé au laboratoire d'Ichtyologie appliquée de l'Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Toulouse (E.N.S.A.T.) où m'avait accueillie en 1987 Monsieur le Professeur A. BELAUD. Je tiens à lui exprimer ici toute ma gratitude, non seulement pour le soutien matériel et l'appui scientifique dont il m'a toujours fait bénéficier, mais plus encore, pour ses encouragements et sa grande patience.

Ma profonde reconnaissance s'adresse particulièrement à Madame J. KUGLER, Maître de Conférences à l'Université Paul-Sabatier (U.P.S.), qui a accepté la direction scientifique de cette étude et qui a été le principal témoin de ce travail. Ses précieux conseils, l'intérêt qu'elle a toujours manifesté pour mon travail, ont été indispensables à la mise en oeuvre de ce travail.

Je tiens à exprimer également ma sincère reconnaissance à Mademoiselle J. PEQUIGNOT, Maître de Conférences à l'U.P.S., pour avoir accepté d'être mon rapporteur et membre du jury, et également pour sa disponibilité, son aide et ses conseils dans le travail en microscopie électronique.

Monsieur C. PALEVODY, Maître de Conférences à l'U.P.S., qui a également accepté d'être mon rapporteur et a bien voulu participer à ce jury. Je voudrais le remercier pour ses conseils et son aide efficace dans le travail et la rédaction de l'étude cytologique.

J'adresse mon infinie gratitude à Madame S. BRUSLE, Maître de Conférences à l'Université de Perpignan, qui a accepté de juger ce travail. Ses critiques pertinentes et ses conseils m'ont été très précieux.

J'ai plaisir à remercier Monsieur le Professeur L. ALBERTINI de l'E.N.S.A.T. qui me fait l'honneur de présider ce jury, ainsi que Monsieur le Professeur J. CAPBLANCQ de l'U.P.S. et Monsieur le Professeur J. MOREAU de l'E.N.S.A.T. qui ont très aimablement accepté de participer à ce jury.

Je remercie Madame F. VELLAS, Maître de Conférences à l'U.P.S., ainsi que Monsieur J.P. PARENT, Maître de Conférences à l'U.P.S., pour m'avoir accueillie dans le laboratoire d'Ecophysiologie des Poissons où une partie de ce travail a été réalisée et aussi pour leurs conseils sur ce travail.

Les préparations et les observations en microscopie électronique ont été réalisées au laboratoire de Biologie Cellulaire de l'U.P.S., dirigé par Monsieur le Professeur HOLLANDE, et au centre de Microscopie électronique appliquée à la Biologie, Faculté de Médecine Toulouse Rangueil. J'ai constamment trouvé dans ce service l'accueil dévoué et les conseils précieux.

J'exprime ma sincère reconnaissance à Monsieur J.J. CASSOU-LEINS pour son aide et ses conseils lors de la campagne d'échantillonnage.

Je remercie les pêcheurs qui par leur disponibilité et leur aide ont permis la réalisation des pêches.

Je tiens à remercier Monsieur et Madame LIM pour leur aide chaleureuse et la profonde sympathie qu'ils m'ont toujours témoignées durant mon séjour en France.

Je dois à Dietriech et ma famille non seulement de m'avoir aidée et encouragée, mais aussi de m'avoir toujours soutenue pendant mes études avec beaucoup de patience et de compréhension.

Je ne peux pas terminer cet alinéa sans remercier toutes les équipes du Laboratoire d'Ichtyologie Appliquée E.N.S.A.T. et les camarades qui m'ont constamment exprimé leur sympathie et pour l'amitié qu'ils m'ont toujours montrée, trouvent ici l'expression de ma profonde amitié.

SOMMAIRE

INTRODUCTION	1
I. BIOLOGIE DE LA GRANDE ALOSE <i>Alosa alosa</i> L.	8
I.1. Systématique	8
I.2. Répartition géographique	8
I.3. Morphologie	10
I.4. Cycle biologique	10
I.5. Reproduction	12
I.6. Incubation et développement des juvéniles	13
I.7. Dévalaison des juvéniles	14
Conclusion	14
II. MATERIEL ET METHODES	16
II.1. Matériel biologique et techniques de pêches	16
II.2. Techniques de prélèvements	16
II.3. Techniques histologiques	18
II.4. Techniques cytologiques	18
II.5. Terminologie des différents stades ovocytaires	19
II.6. Techniques biochimiques	19
II.6.1. Dosage des lipides	19
II.6.2. Dosage des protéines	19
II.7. Analyse globale de caractères morfo-physiologiques	22
II.7.1. Facteur de condition (FC)	22
II.7.2. Poids du foie (PF)	22
II.7.3. Ovary index (OI)	22
II.7.4. Diamètre des ovocytes (DIA)	23
II.7.5. Analyse en Composantes Principales	23

III. RESULTATS	24
III.1. La gonade	24
III.1.1. L'ovogenèse	24
A. Histo-cytologie	24
B. Variations de composition biochimique	32
III.1.2. La spermatogenèse	34
A. Histo-cytologie	34
B. Variations de composition biochimique	36
III.2. Le foie	36
A. Histo-cytologie	36
B. Variations de composition biochimique	37
III.3. Le muscle	37
A. Histo-cytologie	38
B. Variations de composition biochimique	39
III.4. Analyse globale de caractères morpho-physiologiques	39
IV. DISCUSSION	45
IV.1. La gonade	45
A. L'ovogenèse	46
B. La spermatogenèse	56
C. La maturation gonadique et les phénomènes migratoires	61
IV.2. Les organes de réserve	65
A. Le foie	65
B. Le muscle	67
V. CONCLUSIONS GENERALES	71
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	75
PLANCHES	
ANNEXE	

INTRODUCTION

Plusieurs facteurs favorables ont fait du fleuve Garonne un axe privilégié de la migration de poissons. En aval, un estuaire de 625 km² à marée haute, long d'environ 120 km, largement ouvert sur l'Atlantique, permet l'établissement de toutes les nuances de salinité entre le fleuve et la mer et favorise la transition des poissons amphihalins. Le régime de la Garonne, nival pour sa partie pyrénéenne et pluvio-nival pour sa partie moyenne, entretient de forts débits au printemps (jusqu'au mois de juin) et en automne. Les fortes eaux coïncident avec les périodes de migration. Enfin les conditions hydrauliques, morphodynamiques et hydrobiologiques sont restées, en maints endroits, satisfaisantes pour le frai des espèces migratrices, malgré les remaniements du lit imputables aux extractions intensives de graviers (BEAUDELIN, 1987) et aux actions d'endiguement. La Garonne conserve cependant un caractère "sauvage" (FORTUNE, 1988) et a ainsi pu conserver des poissons migrateurs, malgré les impacts croissants des activités humaines.

Les poissons migrateurs qui fréquentent encore la Garonne ont été listés par C.T.G.R.E.F. (1979) et CASSOU-LEINS & CASSOU-LEINS (1981) (Tableau 1). Par ordre d'abondance décroissante, les anguilles et les aloses, bien qu'en régression au début des années 1980, devancent les salmonidés (le saumon atlantique, fait l'objet d'un plan de restauration (ROGUET, 1983, 1986) et la truite de mer, dont les effectifs ont été renforcés par l'importation d'embryons). L'esturgeon est encore pêché près de l'estuaire mais à quelques unités par an seulement (CASTELNAUD, 1988) et bénéficie de mesures de protection (ELIE *et al.*, 1988). Enfin un cyclostome : la lamproie marine, est capturée dans la partie basse de la Garonne, généralement en aval d'Agen jusqu'en 1972. La limite amont des migrations se situait à Toulouse, depuis 1912 où l'exploitation hydroélectrique de la chaussée du Bazacle avait coupé l'accès régulier des saumons à leurs zones de frayères en Ariège et en Haute Garonne.

L'évolution des techniques et les progrès du Génie Civil au cours des dernières décennies -jamais connus précédemment- ont permis de construire des ouvrages modernes sur les parties aval du fleuve. L'édification du complexe

Tableau 1 : Liste des espèces migratrices amphibiotes en Garonne

ESPECES	Limite amont avant 1972	Blocage à Golfech	Périodes de migration
CYCLOSTOME Lamproie marine <i>Petromyzon marinus</i>	moissac	oui	janvier - juin
CHONDROSTEEN Esturgeon <i>Acipenser sturio</i>	Agen	non	-
TELEOSTEENS Famille des Clupéidés:			
Grande alose <i>Alosa alosa</i>	Toulouse	oui	mars - août
alose feinte <i>Alosa ficta</i>	La Réole	non	-
Famille des Salmonidés:			
Saumon atlantique <i>Salmo salar</i>	Toulouse	oui	printemps et automne
Truite de mer <i>Salmo trutta fario</i>	Toulouse	oui	avril - septembre
Famille des Anguillidés:			
Anguille <i>Anguilla anguilla</i>	St. Gaudens	oui	juin - octobre

hydro-électrique de Golfech, mis en service en 1972, a, pour la première fois, créé un obstacle infranchissable de 17 mètres au milieu du segment Bordeaux-Toulouse. De ce fait, l'alose était à son tour menacée.

Les risques résultant de l'amputation de la zone accessible aux poissons migrateurs restants, par le complexe hydro-électrique de Golfech, n'étaient pas sans évoquer la disparition des saumons observée 50 années plus tôt ou celle des aloses dans d'autres grands fleuves en Europe comme le Rhône (RAMEYE *et al.*, 1976) ou le Douro (EIRAS, 1977) ou aux Etats Unis (FOERSTER &

REAGAN, 1977). Partant de la régression des captures observées au niveau de trois pêcheries, CASSOU-LEINS & CASSOU-LEINS (1981) avaient envisagé l'hypothèse d'une disparition des aloses en Garonne dans la décennie et alerté les autorités concernées.

Pourtant l'aloise présente à la fois un patrimoine multi-millénaire qu'il convient de sauvegarder et une ressource halieutique non négligeable (voir Annexe 1). La Garonne se situe en latitude au centre de son aire géographique naturelle.

Le plus urgent, à partir de 1980, était de capturer des géniteurs d'aloses restantes en aval de l'usine et de les transférer par camion dans le bief amont, en s'assurant que la reproduction fonctionnait dans le tronçon amont. Ces actions ont été réalisées en collaboration entre l'E.N.S.A.T. (Ichtyologie appliquée) et le Conseil Supérieur de la Pêche. Une fois les techniques de capture et de transfert rodées, c'est un effectif de 6 à 8000 aloses qui a été transféré annuellement, jusqu'en 1986.

Ces opérations de transfert ont aussi permis de vérifier le fonctionnement des frayères en amont (dont 18 étaient connues sur le Tarn et l'Aveyron avant l'édification du complexe de Golfech). L'ensemble des travaux réalisés par le Laboratoire d'Ichtyologie appliquée entre 1979 et 1987, récapitulé récemment par BELAUD & LABAT (1992), a contribué à la conception d'un ascenseur à poissons à Golfech, mis en service en 1987. Ceci marque un premier pas décisif dans la restauration des populations d'aloses en Garonne.

Avec l'aide de l'ascenseur automatique, le nombre d'aloses transférées annuellement est passé à 18000 en 1987, 67000 en 1988, 45000 en 1990 et 40000 en 1991. Ce passage massif d'aloses, entraînant un supplément de reproductions, conduira vraisemblablement à partir de 1993 à un renforcement important des effectifs d'adultes matures en Garonne. Il conviendra alors de gérer cette nouvelle affluence en utilisant au mieux toutes les frayères et les zones de développement des juvéniles de tout l'axe fluvial et des affluents accessibles. Déjà, les suivis des captures par les pêcheurs de l'estuaire d'une part et les comptages des pontes sur les frayères d'Agen et de Lamagistère, d'autre part, témoignent d'une augmentation des effectifs, avant même le temps

nécessaire au retour des aloses transférées par l'ascenseur. Ce phénomène est à mettre à l'actif des premières mesures de sauvegarde et aux premiers transferts par camion.

L'inquiétude des premières années 1980, quant au maintien de la migration des aloses en Garonne est désormais écartée. Il convenait alors de passer à l'étape suivante qui visera à établir les lignes d'une gestion de ce retour massif des aloses, afin d'exploiter au mieux les potentialités du milieu.

Cette gestion pourra s'appuyer sur les atouts précités (existence d'un stock abondant de géniteurs, accès à un réseau hydrographique de plus de 200 kilomètres recouvert par l'ascenseur de Golfech et par les passes à poissons de Toulouse). Les biotopes correspondants doivent être repérés et protégés. Au besoin, il serait possible d'intervenir sur la répartition des géniteurs le long de l'axe fluvial, en contrôlant les passages au niveau des dispositifs de franchissement successifs.

Mais alors le principal problème est de savoir selon quels critères il faut conduire cette gestion des géniteurs d'aloses. Les nombres et les dates de passage ne suffisent pas, il faut aussi connaître les modalités de la maturation gonadique des aloses.

Dans ce domaine, les données disponibles pour ce poisson "sauvage" sont très fragmentaires. On sait que la ponte s'étale sur plusieurs mois (de mai à juillet à Agen) (CASSOU-LEINS & CASSOU-LEINS, 1981), et qu'elle est essentiellement influencée par la température de l'eau (BELAUD & LABAT, 1991). On a également observé année après année qu'il y a un décalage de quelques jours à quelques semaines entre la date d'arrivée des aloses et le début de la ponte. Ce décalage se détermine en fonction de seuils thermiques qui sont de 15 à 16° C pour le début de la migration à Golfech (DAUTREY & LARTIGUE, 1983) et de 18 à 20° C pour le début des pontes en moyenne Garonne (CASSOU-LEINS & CASSOU-LEINS, 1981).

On doit aussi considérer que ce ne sont pas les mêmes géniteurs qui assurent la ponte durant toute la saison. En effet, d'une part on observe des cadavres d'aloses ayant terminé la ponte très tôt dans la saison (fin juin - début juillet) et, d'autre part, en fin de saison migratoire, on voit encore à l'ascenseur

de Golfech des aloses qui n'ont pas commencé à pondre (DAUTREY & LARTIGUE, 1983). Certaines années, comme en 1991, les aloses arrivées à la frayère de Golfech attendent un mois avant de pondre (BELAUD, communication personnelle). Il a aussi été supposé que les aloses sur le point de commencer à pondre et qui, pour des raisons diverses ne peuvent pas franchir immédiatement l'obstacle de Golfech, s'installent définitivement sur la frayère aval la plus proche et renoncent définitivement à migrer plus en amont (BELAUD & LABAT, 1992).

Le phénomène de maturation évolue donc différemment selon les conditions climatiques de l'année et selon les individus ; il conduit à un fort étalement des pontes qui peut contribuer à assurer la pérennité de l'espèce.

Pour étudier cette maturation gonadique, il n'était pas envisageable de mettre des aloses en observation dans des conditions de captivité. Les opérations de capture à Golfech (avant l'installation de l'ascenseur) ont confirmé l'extrême fragilité de ces poissons et leur vulnérabilité au stress de la capture, déjà signalée par divers auteurs (RAVERET-WATTEL, 1907; LE CLERC, 1941; C.T.G.R.E.F., 1979). Si les techniques de capture et de transport rapide dans le bief amont ont pu être maîtrisées, les essais de transport à Toulouse se sont toujours traduits par des échecs.

Les observations macroscopiques "in situ" ayant été faites au cours des années de transfert par camion et ayant montré leurs limites, il ne restait que la possibilité de capturer et sacrifier immédiatement les aloses, en divers endroits et à diverses périodes, et de faire ensuite des observations histologiques sur les organes prélevés et d'interpréter les résultats en liaison avec les caractéristiques de la migration et des conditions de milieu. Les prélèvements sanguins, essayés dans une phase d'expérimentation préliminaire, se sont révélés inutiles du fait de l'hémolyse systématique des cellules sanguines.

Le développement de la gonade des poissons est sous contrôle hormonal (revue de GURAYA, 1986). Faute de pouvoir obtenir des échantillons plasmatiques valables pour procéder à des dosages, il n'était pas envisageable de rechercher les taux d'hormones ou de toute autre substance apparaissant lors de la maturation ovocytaire des femelles (vitellogénine). Nous avons dû nous en

tenir à des prélèvements d'organes.

En premier lieu, les prélèvements ont concerné les gonades, femelles et mâles, du début de la migration (captures en mer au large de Royan) et jusqu'à la frayère (Lamagistère), dans le but de suivre les transformations des cellules germinales.

En second lieu, il a été prélevé des fragments de foie. En effet, le foie intervient dans la fabrication du vitellus lors de la vitellogenèse exogène (NG & IDLER, 1983). Ce processus physiologique semble synchrone chez toutes les femelles et serait déterminé par les facteurs environnementaux qui déclenchent des taux élevés de gonadostimulines, puis d'oestrogènes (GURAYA, 1986). A ce moment-là, le rapport hépato-somatique s'élève et la vitellogénine plasmatique apparaît. Les suivis du rapport hépato-somatique, de la structure histo-cytologique et du contenu du foie constitueront dans le cas présent un indice d'appréciation de la mise en place et de l'intensité de la vitellogenèse exogène. Comme, chez les mâles, cette molécule protéique n'apparaît pas, nous les utiliserons comme des "témoins".

Mais contrairement à ce qui s'observe généralement chez les poissons sédentaires, cette maturation gonadique se déroule en phase de jeûne synchronique et s'accompagne, au vu de l'amaigrissement progressif des poissons en cours de migration, d'une diminution des réserves. Pour suivre les transferts d'énergie, il était indiqué d'étudier les organes de stockage pendant la durée de la migration. Les observations ont donc porté, en plus du foie, sur la structure du muscle "blanc" et sa teneur en lipides et protéines.

Ce mémoire récapitule l'ensemble des prélèvements et des études en microscopie optique et électronique d'organe d'aloses, capturées depuis la mer (Royan) jusqu'à Lamagistère lors des migrations 1988, 1989, 1990 et 1991.

Les observations ont été interprétées de manière à mettre en évidence le déroulement des stades ultimes de la maturation ovocytaire, en relation avec les date et lieu de prélèvement, en relation avec les conditions de milieu rencontrées et en relation avec l'ensemble de l'évolution métabolique d'un animal en état de jeûne depuis le début de la migration.

Cette contribution revêt un intérêt fondamental (approche d'une espèce "sauvage" et dont les modalités de reproduction sont particulières) et un intérêt appliqué à la préservation et la gestion d'une espèce migratrice dont l'importance socio-économique est loin d'être négligeable.

Faute de référence antérieure concernant cette espèce, les observations effectuées sur les organes d'aloses seront discutées par rapport à la référence des poissons holobiotiques ou domestiques, qui ont fait l'objet de nombreux travaux physiologiques. Pour ce qui concerne les espèces migratrices anadromes, *Salmo salar* a été étudié par GREENE en 1926 et *Hypomesus japonicus* par YAMAMOTO en 1955a. La plupart des travaux effectués se rapportent à des poissons sédentaires voire en captivité ou soumis à des conditions de laboratoires. Certains ouvrages de synthèse comme celui de GURAYA (1986) et Fish Physiology (HOAR *et al.* eds., 1983) regroupent ces travaux.

I. BIOLOGIE DE LA GRANDE ALOSE *Alosa alosa* L.

I.1. Systématique

Les aloses sont des poissons Téléostéens qui appartiennent à la famille des Clupéidés, essentiellement marins mais plus ou moins euryhalins. Cette famille comprend de nombreux représentants vivant exclusivement en mer (sardine *Harengus miror*, hareng *Clupea harengus*). Il existe des clupéidés d'eau douce, notamment en Afrique occidentale (GOURENE, 1988).

Dans la sous-famille des Alosinae, les espèces du genre *Alosa* sont migratrices. Une clé de détermination a été proposée par SPILLMANN (1961).

I.2. Répartition géographique

Les espèces du genre *Alosa* se rencontrent en Amérique du Nord, en Europe et en Afrique, entre le 20ème et le 60ème parallèle. Il s'agit d'espèces différentes en Amérique et en Europe-Afrique.

En Amérique du Nord, on rencontre *Alosa sapidissima* (appelée "Shad") sur la côte Est. A partir de cette zone d'origine, cette alose a été introduite sur la côte pacifique, ce qui prouve la maîtrise possible de la fécondation artificielle et du transfert des oeufs embryonnés. Les autres espèces fréquentes sur le continent américain sont *Alosa pseudoharengus* dite "Alewife" ou "Gaspareau" et *Alosa aestivalis*.

En Europe, il existe 16 espèces ou sous-espèces dans les mers d'Azov, Noire et Caspienne. Ces espèces sont sédentarisées.

Pour la zone Atlantique d'Europe et d'Afrique, on distingue deux espèces et une sous-espèce :

- La grande alose *Alosa alosa* L.
- L'alose feinte *Alosa ficta*

et la sous-espèce d'alose feinte qui existe en Méditerranée et notamment dans le Rhône (lorsqu'il restait encore accessible aux migrateurs) : *Alosa ficta rhodanensis*. Cette alose du Rhône remontait dans le Gard et même dans la Saône jusqu'à ce que les grands barrages soient construits ce qui a provoqué la régression de cette sous-espèce (RAMEYE *et al.*, 1976). Actuellement cette

alose méditerranéenne est encore présente dans l'estuaire de l'Aude, mais sa migration se limite à 20 km de la mer.

Au niveau de la Garonne, *Alosa alosa* migre jusqu'en amont de Toulouse, profitant des récents aménagements en passe à poissons à Golfech (ascenseur mis en service en 1987), et à Toulouse (passes installées en 1987 et 1989 aux usines hydroélectriques de Toulouse). Des cadavres d'aloses ayant pondus leurs oeufs ont été repérés jusqu'aux barrages E.D.F. de Carbonne (40 km en amont de Toulouse) (observations des Gardes de la F.D.A.P.P. de la Haute-Garonne). Mais cette migration avait été auparavant interrompue à Toulouse depuis le début du siècle par le rehaussement du barrage du Bazacle puis en 1972 à Golfech par la construction d'un complexe hydro-électrique infranchissable.

L'alose feinte *Alosa ficta* se cantonne presque exclusivement dans les eaux mixtes de l'estuaire et la remontée des adultes ne dépasse pas La Réole (CASSOU-LEINS & CASSOU-LEINS, 1981).

La grande alose, qui a été l'objet de ce travail, effectuait jadis des migrations:

- Dans le Rhin, jusqu'en Suisse (FATIO, 1890). La disparition de l'alose dans le Rhin est située en 1910 (CASSOU-LEINS & CASSOU-LEINS, 1981).
- Dans la Seine, les aloses dépassaient Paris et Montereau (ROULE, 1922). Ce fut la construction des barrages de Poses et Martot, en 1887, qui conduisit en 20 ans à la disparition de l'alose vers 1905-1910 (CASSOU-LEINS & CASSOU-LEINS, 1981).
- Dans la Loire, en 1914, l'alose remontait dans la Creuse et le Cher et en Loire jusqu'à Roanne. Abondante encore en 1920 (LE CLERC, 1941), l'alose a régressé à la suite de la construction du barrage de Blois puis des barrages des prises d'eau des centrales nucléaires. Aucun obstacle n'étant à 100 % infranchissable, il subsiste une population d'alose dans la Loire. Les captures des pêcheurs représentent encore quelques dizaines de tonnes annuelles.
- Dans les rivières du Portugal, l'alose est encore présente et pêchée mais les aménagements hydroélectriques en cours menacent cette

migration (EIRAS, 1981).

- Au Maroc, il existait une migration de la grande alose dans l'Oued Sebou. La construction d'un barrage a "sédentarisé" une population d'aloses prisonnières des eaux douces (FURNESTIN & VINCENT, 1958).

I.3. Morphologie

La grande alose a un corps comprimé latéralement plus ou moins allongé (Planche 1). La bouche est oblique, largement fendue (jusqu'à l'arrière de l'aplomb de l'oeil). Les arcs branchiaux portent de longues branchiospines car les aloses sont planctonophages. Chez la grande alose, on peut en compter de 90 (SPILLMANN, 1961) à 140 (ROULE, 1922). Les flancs sont argentés, le dos est d'une couleur variant du verdâtre au violet. Il n'y a pas de ligne latérale. Sur la partie ventrale, des écailles particulières (ou scutelles) dirigées vers l'arrière forment une carène médiane tranchante. En arrière et en haut de l'opercule se distingue une tache foncée circulaire, bien marquée ; cette tache est parfois absente (SPILLMANN, 1961). Les particularités de l'anatomie interne sont, au niveau intestinal, une anse pylorique avec des caeca très adipeux en début de migration et, au niveau hépatique, la présence d'une vésicule biliaire volumineuse.

I.4. Cycle biologique

La biologie des aloses est connue à travers des travaux anciens (ROULE, 1922; LE CLERC, 1941) et des travaux plus récents (CASSOU-LEINS & CASSOU-LEINS, 1981; DOUCHEMENT, 1981; MENESSION-BOISNEAU *et al.*, 1986; SABATIE, 1990).

Récemment, une synthèse des connaissances disponibles sur la biologie de la grande alose a été réalisée par QUIGNARD & DOUCHEMENT (1991).

Le cycle se déroule essentiellement en mer, par une phase de croissance qui dure de 2 à 6 ans. Les aloses semblent rester sur le plateau continental à des profondeurs maximales de 200 à 300 mètres. Les récents travaux d'I.F.R.E.M.E.R. situent ces zones de grossissement sur le plateau continental de la côte atlantique française.

La migration anadrome des géniteurs concerne les mâles de 3 à 5 ans et les femelles de 4 à 6 ans. Les poids moyens sont de 985 grammes pour les mâles et de 1843 grammes pour les femelles (DAUTREY & LARTIGUE, 1983).

La migration vers l'estuaire commence au début du printemps. Dans les fonds d'estuaires, on observe les passages d'aloses à partir de fin février, début mars, avec un maximum en mai. Au niveau d'Agen, la migration commence en fin avril-début mai avec un optimum en juin. La vitesse de progression en eaux douces dépend fortement des conditions climatiques et hydrologiques rencontrées. Les arrivées à Toulouse, ces dernières années, s'échelonnent de la mi-juin au début juillet.

Il semble que, à l'instar du saumon, l'alose retourne dans sa rivière natale (DOUCHEMENT, 1981) ce qui isolerait "génétiquement" la population d'aloses de chaque axe fluvial. La répartition des aloses dans les divers affluents, très variable d'une année à l'autre selon le climat et l'hydrologie, indiquerait cependant que le phénomène de "homing" n'est pas affiné au point de distinguer les affluents et les niveaux du fleuve. En particulier, il n'y a eu aucune difficulté à faire remonter des aloses en amont de Toulouse alors que ces géniteurs ne pouvaient pas être nés dans ce secteur.

La ponte s'effectue chaque année sur des zones bien précises. Après la ponte, les géniteurs meurent et on observe de nombreux cadavres échoués. Les possibilités de suivi et de retour en mer sont infimes pour la grande alose. La présente étude confirmera, au niveau histologique, l'état de délabrement des aloses en fin de ponte.

La dévalaison des juvéniles était classiquement considérée comme déclenchée par les crues habituelles d'automne (SPILLMANN, 1961) mais, en absence de remontée des eaux à cette saison, la dévalaison s'effectue quand même pour la totalité des alosons. Dans l'estuaire, le maximum de passage d'alosons est observé en novembre (C.E.M.A.G.R.E.F., 1982). L'adaptation à l'eau de mer semble nécessiter toute la période hivernale.

1.5. Reproduction

■ Les frayères

La reproduction des aloses a lieu en des points de Garonne particuliers : les frayères à aloses. Ces frayères sont faciles à repérer du fait que les géniteurs s'y regroupent la nuit en surface, au cours de rassemblement bruyants. D'aval vers l'amont, la première frayère à grande alose se situe à Agen, la frayère suivante étant installée à Lamagistère juste en aval de l'aménagement de Golfech. Depuis le déblocage de l'obstacle du complexe hydroélectrique de Golfech (construction d'un ascenseur à poissons), on a constaté la constitution de nouvelles frayères sur l'Aveyron, sur le Tarn et sur la Garonne jusqu'aux portes de Toulouse. Il y a aussi des pontes d'aloses en amont de Toulouse mais non encore localisées.

■ La ponte des aloses

La ponte des aloses a été bien décrite par RAVERET-WATTEL (1907) :

"Dès la tombée du jour, les aloses commencent à se rechercher pour le frai. Souvent, quatre ou cinq mâles à la fois poursuivent la même femelle, qui se dérobe plus ou moins suivant qu'elle est plus ou moins prête à pondre. Cette poursuite, ces attaques, qui se font à fleur d'eau, sont désignées par les pêcheurs d'un mot expressif : "les aloses jouent". Ce jeu, dont le bruit s'entend de fort loin dans le calme de la nuit, se prolonge souvent jusqu'à une heure très avancée ; mais c'est vers minuit que la ponte est dans sa plus grande activité. Pour frayer, les aloses abandonnent les endroits profonds ; elles se rapprochent des bords et se portent de préférence sur des graviers dont la pente insensible donne, sur un long parcours, une profondeur moyenne de 50 centimètres. C'est là qu'elles se livrent à tous leurs ébats ; elles bondissent hors de l'eau, la font jaillir en gerbes, s'élancent, fuient, se joignent, et, par groupes de huit ou dix, décrivent mille évolutions capricieuses."

En Garonne, sur les frayères d'Agen, de Lamagistère et, plus récemment de Blagnac, on a pu bien observer ces rassemblements de frai à la tombée de la nuit, puis les actes bruyants de ponte, entre 1 h et 5 h du matin. Chaque ponte, caractérisée par la nage tournoyante de la femelle suivie par 1 ou

plusieurs mâles, dure environ 6 secondes. Chaque bruit est appelé "bulls" en Garonne. On a pu dénombrer jusqu'à 15000 "bulls" par nuit à Lamagistère en 1990 et 1991 (BELAUD, communication personnelle) mais le nombre de pontes par nuit est en fait très variable : il peut être nul en cas de refroidissement de l'eau ou de précipitation.

Peu avant le lever du jour, l'agitation de la frayère cesse. Certaines aloses passent encore lentement le corps hors de l'eau puis le site semble abandonné jusqu'à la nuit suivante.

On considère que la ponte des aloses se fait en plusieurs fois (5 à 7 fois) (ROULE, 1922 ; LE CLERC, 1941 ; HOESTLANDT, 1958 ; CASSOU-LEINS & CASSOU-LEINS, 1981). Au total, l'aloise pond environ 240000 oeufs par kilogramme de femelle.

Depuis plusieurs années, les frayères d'Agen et de Lamagistère font l'objet d'un suivi, avec comptage, nuit après nuit, du nombre de "bulls". Il est ainsi apparu que ces frayères voient leur fréquentation en augmentation, malgré l'ouverture de l'ascenseur de Golfech depuis 1987. On atteint parfois les limites de saturation de ces zones de ponte.

D'une nuit à l'autre, les comptages donnent des nombres de ponte très variables et qui s'expliquent de manière satisfaisante par l'évolution de la température de l'eau : existence d'un seuil de déclenchement des pontes en début de saison (de l'ordre de 18°), recrudescence des pontes en phases de réchauffement des eaux et blocage du processus dans la situation inverse.

1.6. Incubation et développement des juvéniles

La taille des oeufs se situe entre 1,5 et 2 mm. Les oeufs émis à chaque ponte sont fécondés dans la masse de l'eau puis dérivent en descendant au fond, où ils s'immobilisent dans les interstices des galets. La densité maximale des oeufs observée par CASSOU-LEINS & CASSOU-LEINS (1990) dépasse 130 unités par mètre carré en fond de zone de frayère. En fait les oeufs d'*Alosa alosa* dérivent sur plusieurs kilomètres quand le courant est fort. L'incubation dure en moyenne 4 jours (à 18°, 22°C).

La bibliographie est totalement dépourvue de données sur les larves

d'alose et on peut se baser sur les récentes observations de CASSOU-LEINS & CASSOU-LEINS (1990). Selon ces observations, les larves de 7 à 20 millimètres sont filiformes et translucides. Elles ont un comportement lucifuge et vivent sous les galets. Leur régime alimentaire est à base de zooplancton (crustacés) et de larves et nymphes de diptères. Il s'agit bien de proies vivantes autour des cailloux.

Les alosons, capturés au filet de maille 10 millimètres ont déjà la forme aplatie des adultes. Ils mesurent de 20 à 85 millimètres selon leur état de croissance estivale. Ils se tiennent principalement près du fond, mais n'hésitent plus à s'aventurer en pleine eau, où on les voit "moucher" en surface. Leurs proies sont alors complétées par des insectes (éphéméroptères, diptères). Les migrations des larves vers les bords du fleuve traduisent une recherche continue de nourriture (CASSOU-LEINS & CASSOU-LEINS 1990) et conduisent à supposer qu'il faut étaler au mieux la ponte des aloses pour permettre le développement d'un maximum de juvéniles d'aloses.

1.7. Dévalaison des juvéniles

La dévalaison, facilement observée à l'usine hydroélectrique de Golfech, se produit dès la fin août et en septembre-octobre. Les crues facilitent la dévalaison mais même, dans les conditions d'étiage prolongé des dernières années, le passage de juvéniles d'aloses s'effectue aux mêmes dates. Il est cependant plus étalé.

En estuaire, on dispose des observations du C.E.M.A.G.R.E.F. (division A.L.A. Bordeaux) qui indiquent les premières arrivées d'alosons en début août avec une abondance maximale en novembre puis l'émigration en mer à partir du printemps (C.E.M.A.G.R.E.F., 1982 ; TAVERNY, 1988).

Conclusion

Ce rapide passage en revue des caractéristiques de la reproduction de la grande alose montre le caractère très partiel des connaissances. Les observateurs sont limités à enregistrer à distance les actes de ponte et à tenter de corrélérer ce phénomène aux données climatologiques et physico-chimiques

de l'eau. Aucune expérimentation de laboratoire n'a permis d'approcher les mécanismes physiologiques mis en jeu.

Ces observations partielles montrent cependant un fort étalement des pontes sur plusieurs mois, permettant une utilisation optimale des ressources trophiques de la zone de frayère.

Les observations sur les juvéniles attirent l'attention sur l'importance de ce facteur trophique.

En revanche, aucune hypothèse valable ne permet d'expliquer le choix précis des zones de frayère par les géniteurs d'aloses et on peut supposer que ce choix garde un caractère conjoncturel lorsque les aloses sont matures et regroupées à un endroit donné. Tout se passe alors comme si, une fois la maturité atteinte, les aloses renonçaient à migrer plus en amont et restaient groupées sur les aires de ponte.

Il était donc urgent d'entreprendre des recherches sur les modalités des stades ultimes de la maturation gonadique, en espérant que les résultats puissent contribuer à avancer des hypothèses sur des phénomènes jusque là incompris.

II. MATERIEL ET METHODES

II.1. Matériel biologique et techniques de pêches

Les 237 aloses adultes capturées ont été pesées et mesurées. Les tailles s'échelonnent entre 420 et 560 mm (Ls) et les poids entre 650 et 2700 g. Ces caractéristiques morphologiques sont typiques des géniteurs en cours de migration et comparables aux mesures d'un plus grand échantillon observé chaque année à Golfech.

Les pêches ont été réalisées d'avril à juillet de 1988 à 1991 dans quatre secteurs de la Garonne (Figure 1). Suivant les lieux de pêche, la méthode de capture varie:

- à Royan, la pêche s'effectue au mois d'avril à l'aide d'un filet de fond fixe (filet à sole) par 20 m de fond, il s'agit d'un filet monofilament de 5 km de longueur;
- à Bordeaux (au niveau de l'estuaire de la Garonne), la capture des aloses s'est faite en mai au filet dérivant de 100 m de longueur et de 7 m de hauteur;
- à Agen (20 km en aval de la zone de frayère), en juin, la pêche se fait au "coul", sorte de grande épuisette de 1,20 m de diamètre munie d'une poche de 50 à 80 cm de diamètre portée par un manche de quatre mètres de longueur. La maille du filet est fixée légalement à 40 mm, ce qui permet la capture des aloses et des mullets. Ce type de pêche peut se pratiquer même par forte crue;
- à Lamagistère (la zone de frayère), la pêche se fait au "coul" en juin et juillet.

II.2. Techniques de prélèvements

Les prélèvements d'organes ont été effectués, sitôt après la capture, sur les berges du fleuve. Pour se rapprocher au mieux des conditions de laboratoire, le matériel avait été préparé et installé. Les fragments d'organes d'environ 5 mm (gonade, foie et muscle) ont été découpés et immergés dans le fixateur. La pénétration du fixateur a été facilitée par des incisions au sein même du fixateur. Les échantillons ont été conservés à moins de 10 °C.

Comme certains échantillons ne pouvaient être repris que le lendemain après retour au laboratoire, le liquide de Karnovsky, qui évite les effets de surfixation a été préféré.

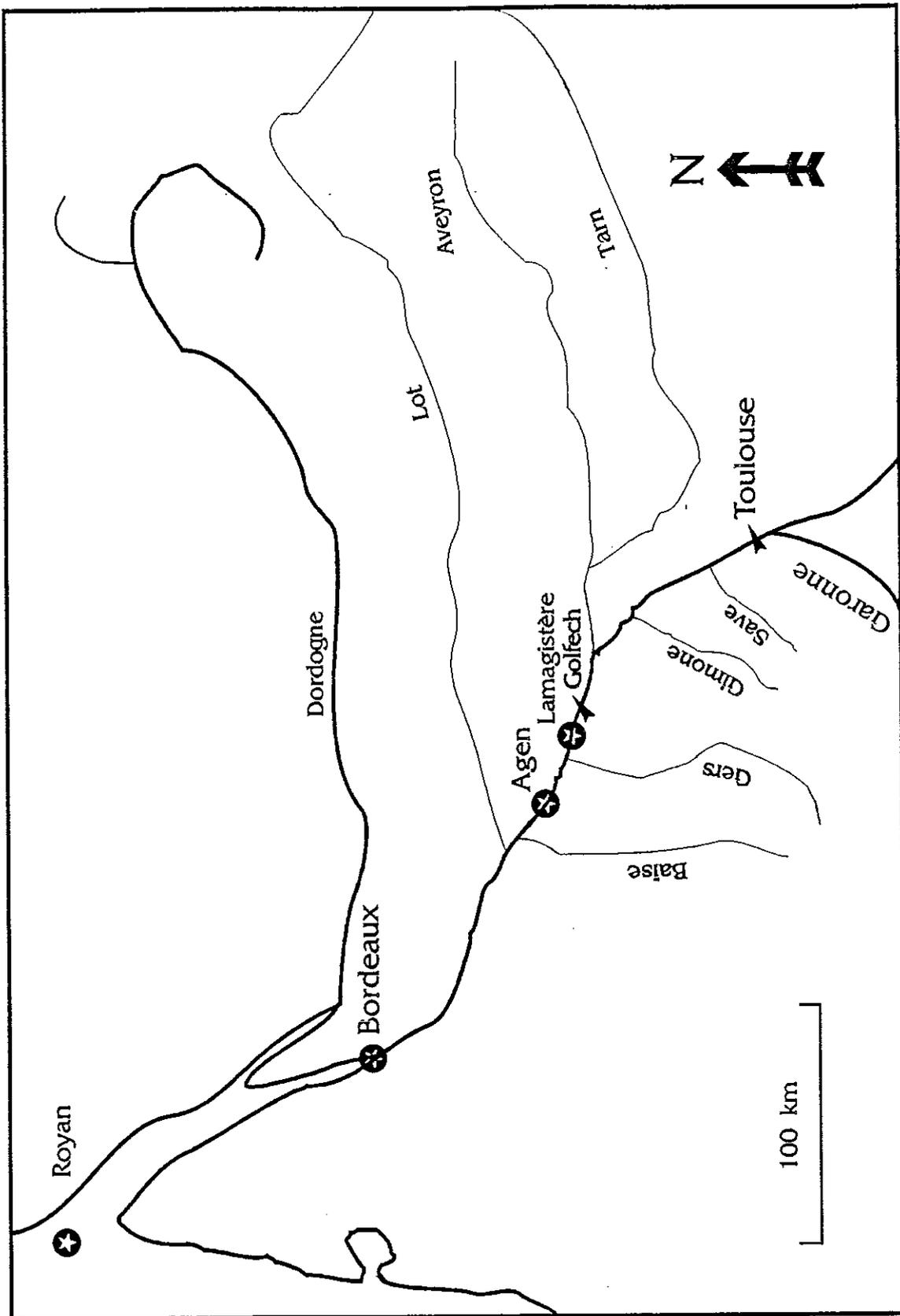


Figure 1. Localisation des quatre sites d'échantillonnage (★) des aloses, *Alosa alosa* L.

II.3. Techniques histologiques

Des fragments d'ovaires, de testicules et de foie ont été fixés au Bouin alcoolique pendant 3 jours, rincés ensuite à l'alcool, déshydratés et inclus dans la paraffine. Les coupes de 5 à 7 μm d'épaisseur ont été colorées suivant différentes techniques:

- la réaction à l'APS en vue de la connaissance de la nature chimique de certaines parties de l'ovocyte, mise en évidence des glucides par réaction à l'APS positive;
- la combinaison de la coloration au bleu Alcian (pH 3) et de la réaction à l'APS a permis de différencier les polysaccharides porteurs de groupements acides, neutres et glycols;
- la coloration de Mann-Dominici (GABE, 1968) a permis de distinguer les zones acidophiles et basophiles.

II.4. Techniques cytologiques

Pour la microscopie électronique à transmission (MET), deux fixations différentes ont été réalisées sur les échantillons d'ovaires, de testicules et de foies: l'une au glutaraldéhyde à 3% (425 milliosmoles), l'autre au liquide de Karnovsky (qui associe le formaldéhyde au glutaraldéhyde) (KARNOVSKY, 1965), pendant 10 heures à 4°C. Les échantillons sont ensuite rincés dans le tampon cacodylate (0,1 M à pH 7,2, enrichi en saccharose (7,5 %)), post-fixés au tétroxyde d'osmium à 1 % pendant 30 minutes à 4°C. Puis les tissus sont déshydratés à l'alcool et l'oxyde de propylène et inclus dans l'épon®.

Les coupes semi-fines (0.5 à 1 micron d'épaisseur) ont été colorées :

- au bleu de Toluidine qui permet une observation en microscopie photonique et met en évidence la présence de composés basophiles.
- au noir Soudan B et au jaune naphthol S pour détecter les lipides et les protéines.

Les coupes ultrafines (de 600 à 900 Å) sont contrastées à l'acétate d'uranyle et au citrate de plomb. La technique acide périodique-thiocarbohydrazide-protéinate d'argent (P.A.T.Ag) (THIERY, 1967) a permis la mise en évidence des polysaccharides.

Les mesures d'épaisseur de la Zona Radiata sont faites sur coupes semi-fines dont le noyau des ovocytes est observable et sur coupes ultrafines.

II.5. Terminologie des différents stades ovocytaires

La terminologie utilisée dans la description histologique des ovocytes est celle de STAHL & LERAY (1961) d'après les quatre catégories d'ovocytes distinguées par ARNDT (1956):

Stade I : ovocyte jeune, sans enclaves cytoplasmiques.

Stade II : apparition à la périphérie du cytoplasme et disposition sur plusieurs rangs des vacuoles corticales, à contenu APS-positif.

Stade III : cytoplasme rempli d'enclaves vitellines lipo-protéiques, vacuoles corticales refoulées à la périphérie où elles n'occupent qu'une zone étroite.

Stade IV : ovocyte parvenu à maturité, montrant une migration périphérique du noyau; tendance à la fusion des sphérules vitellines et disparition des vacuoles corticales.

II.6. Techniques biochimiques

Les prélèvements de muscle s'effectuent dans la région dorsolatérale et n'intéressent que le muscle blanc. Des prélèvements de foie et de gonade sont également pratiqués. Tous ces échantillons sont congelés dans l'azote liquide puis conservés à -18°C.

II.6.1. Dosage des lipides

Le taux des lipides est estimé par la méthode classique de FOLCH *et al.* (1957). La procédure est décrite dans le Schéma 1.

II.6.2. Dosage des protéines

Les protéines sont déterminées par la méthode de KJELDAHL (A.O.A.C., 1965). Leur quantité a été estimée en multipliant la quantité d'azote total par le coefficient moyen habituel de 6,25. La technique du dosage est décrite dans le Schéma 2.

Schéma 1 : Dosage des lipides totaux
(Méthode de FOLCH et al. 1957)

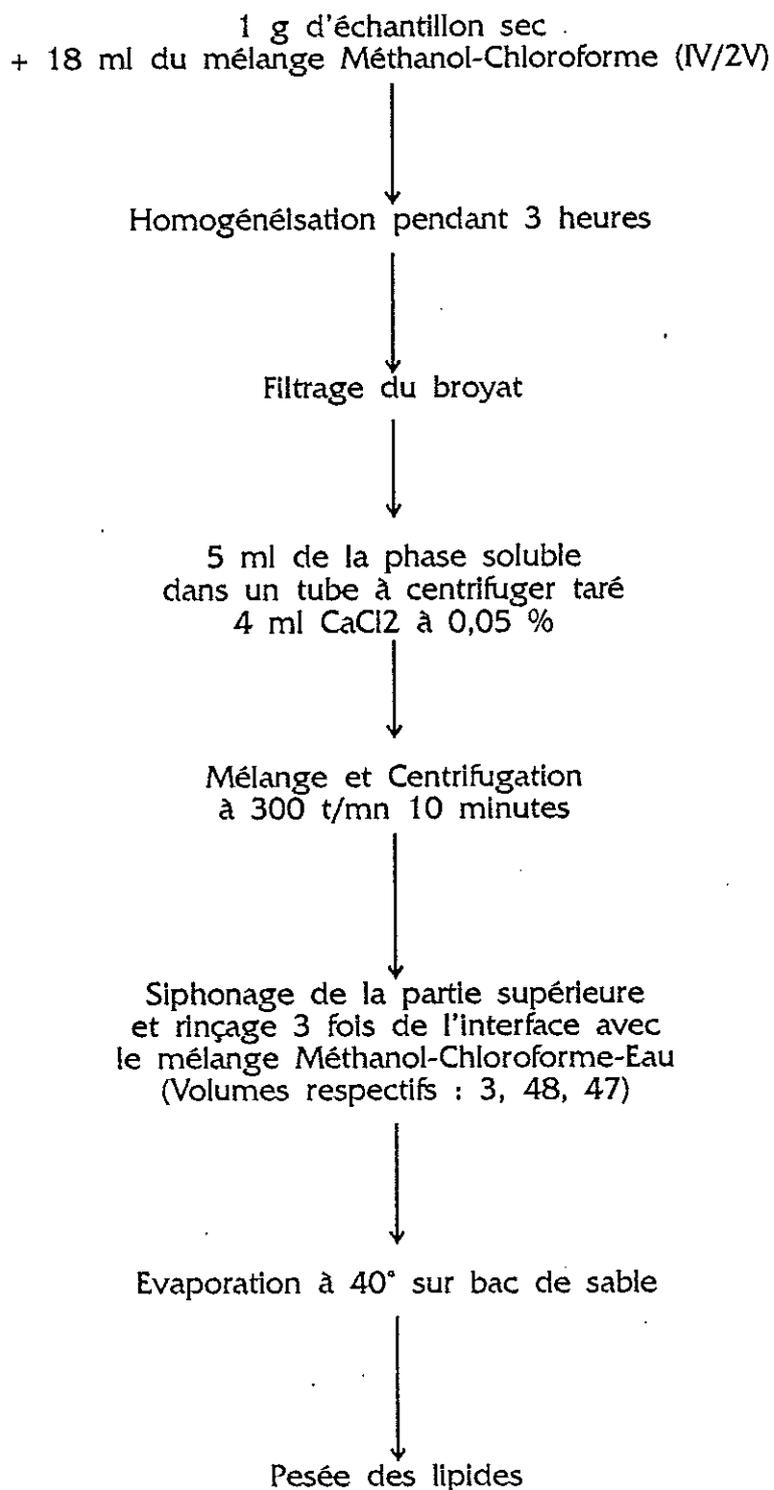


Schéma 2 : Dosage de l'azote total
(Méthode de KJELDAHL)

Dans un tube BUCHI
200 mg de tissu frais
+ 3 g de mélange de sélénium
+ 15 ml de H₂SO₄ concentré



Minéralisation
à l'unité BUCHI 425 Digesteur



Distillation à l'unité BUCHI 320
après neutralisation par un excès
de lessive de soude à 35 %



Récupération de l'azote sous forme
d'ammoniaque dans 100 ml d'acide
borique à 2 %



Dosage au titrimètre automatique
par H₂SO₄ N/5

II.7. Analyse globale de caractères morpho-physiologiques

II.7.1. Facteur de condition (FC)

Le facteur de condition (FC) est un indice d'évaluation de l'harmonie entre le poids et la longueur d'un poisson. Les poissons ayant une taille égale peuvent présenter des différences de poids dues à plusieurs facteurs : l'état de réplétion de l'estomac (exclu dans le cas présent), le développement des gonades, la masse musculaire ... (LE CREN, 1951).

En général, ceci est exprimée par un indice appelé facteur de condition (FC) qui est le rapport poids sur longueur de l'individu :

$$FC = W \times 100 / Ls^3$$

où W = poids de poisson (g) ; Ls = longueur standard (cm)

II.7.2. Poids du foie (PF)

Pendant la migration de reproduction où le poisson ne s'alimente pas, l'état nutritionnel peut aussi être évalué à partir du poids du foie (PF) qui est influencé par l'activité gonadique. Comme l'ont souligné LOVE, 1970 ; BULOW *et al.*, 1981, le poids du foie est fortement corrélé au développement des gonades, ce qui a été attribué à la participation de l'organe hépatique à la synthèse des précurseurs des produits gonadiques.

II.7.3 Ovary Index (OI)

L'étude de la maturation des gonades chez un poisson passe généralement par l'utilisation du rapport gonado-somatique R.G.S. (KARTAS & QUIGNARD, 1984). Mais pour des poissons anadromes qui ne se nourrissent pas durant leur remontée en eau douce comme l'alose, ce rapport est moins pertinent car la perte de poids somatique entraînée par la migration correspond à une diminution très importante de la masse du corps. Un indice adapté au cas des migrateurs peut alors être appliqué: l'ovary index (OI) (ABOUSSOUAN & LAHAYE, 1979):

$$\text{Ovary Index (OI)} = \frac{\text{poids des gonades (en g)}}{Ls^3 \text{ (en cm)}} \times 1000$$

Le poids réel est remplacé par un poids virtuel qui ne se déduit que de la longueur, invariable en cours de migration.

II.7.4 Diamètre des ovocytes (DIA)

La mesure du diamètre ovocytaire (DIA) est utile pour avoir des indications sur les différents processus de maturation des gonades. Le diamètre de 200 ovocytes par femelle a été mesuré sous loupe binoculaire équipée d'un micromètre.

II.7.5. Analyse en Composantes Principales

Les quatre caractères morpho-physiologiques (FC, PF, OI et DIA) considérés pour chaque alose (femelle) observée de Royan à Lamagistère, font l'objet d'une analyse statistique globale.

Nous avons choisi l'Analyse en Composantes Principales (ACP) (LEBART & FENELON, 1971 ; FOUCART, 1984 ; BENGEN, 1992) qui semble la mieux adaptée à la recherche des évolutions spatiales (lieux de prélèvement) et temporelles (dates de capture) des caractéristiques suivies.

L'intérêt de cette méthode est de permettre de décrire et d'explorer un ensemble de données. Son principe, rappelé par ESCOUFIER (1974) est le suivant: on peut représenter I individus (ou objets) sur lesquels on dispose de J variables numériques sous la forme d'une matrice Z des données $I \times J$. La i ème ligne ($1 \leq i \leq I$) contiendra toutes les informations relatives à l'individu i tandis que la colonne j , ($1 \leq j \leq J$) contiendra toutes les observations de la j ème variable étudiée.

En résumé, la méthode décrite permet d'obtenir une représentation plane des données à partir d'un espace de départ à n dimensions et cela, avec la meilleure approximation possible. Elle implique une transformation linéaire des variables de départ en variables nouvelles orthogonales entre elles deux à deux appelées composantes principales.

III. RESULTATS

III.1. La gonade (Tableaux 2, 3)

III.1.1. L'ovogenèse (Tableau 2)

A. Histo-cytologie

Chez toutes les aloses femelles pêchées à Royan et en début de migration, la vitellogenèse est nettement commencée, les ovaires sont volumineux et de nombreux ovocytes dépassent 800 μm de diamètre. Les ovocytes prévitellogénétiques sont très rares (stade I) et facilement reconnaissables à leur taille (120 μm de diamètre) et à la basophilie de leur cytoplasme (Planche 2 A). Leur nombre varie entre 1 et 2% du nombre total d'ovocytes d'aloses capturées à Royan, avant l'entrée des aloses en eau douce.

La majorité des ovocytes étudiés au cours de la remontée vers les frayères sont vitellogénétiques et représentent les 3 derniers stades de la terminologie de ARNDT (1956). La vitellogenèse s'accompagne d'une forte croissance ovocytaire et d'une évolution des enveloppes ovocytaires.

- Ovocytes vitellogénétiques au stade II (400 - 900 μm de diamètre) de Royan à Agen (d'avril à juin)

a. Structure de l'ovocyte

A ce stade, l'ovocyte présente une zone centrale de cytoplasme finement granuleux entourant un noyau à membrane irrégulière possédant de nombreux nucléoles (Planche 3 A). La région périphérique est caractérisée par la présence de vacuoles corticales (de 15 à 40 μm de diamètre) (Planche 2 B).

Ces vacuoles corticales sont fortement APS positives, ce qui traduit leur nature glucidique (Planche 2 B). La coloration bleu Alcian-APS permet de constater que le contenu de toutes les vacuoles corticales n'est pas identique. En effet, certaines, vivement colorées en bleu par le bleu Alcian, contiennent des polysaccharides acides. D'autres, rosés, sont uniquement APS positives et ne contiennent donc que des groupements glycols. D'autres enfin, de teinte grise, traduisent la coexistence de groupements acides et glycols.

Tableau 2. Récapitulation des évolutions de l'ovaire, du foie et du muscle d'Alosa alosa femelles pendant la migration de Royan à Lamagistère

LIEUX	OVAIRES						FOIE			MUSCLE		
	ov.pv. St.I	ov.p. St.II	ov.p. St.IV	Lpd. (%)	Ptn. (%)		Lpd. (%)	Ptn. (%)	Dev. ré.	Myofibr.	Lpd. (%)	Ptn. (%)
Royan (avril)	+	++	+	3.9	17.1		12.9	15.2	+	intactes	14.6	21.5
Bordeaux (mai)	+	++	++	4.2	19.5		11.1	15.5	++	intactes	11.2	19.6
Agen (juin)		+	+++	4.6	19.9		7.1	16.2	++	intactes	3.7	16.6
Lamagistère (juin)		+	+++	5.1	20.8		4.1	16.8	+++	désorg.	0.9	14.1
Lamagistère (juillet)		+	+++	5.2	22.1		3.4	16.9	+++	désorg.	0.8	13.9

Légendes:
 + : peu nombreux
 ++ : nombreux
 +++ : très nombreux
 ov.pv. : ovocytes prévitellogénétiques
 ov.p. : ovocytes vitellogénétiques
 St.I : stade I
 St. II : stade II
 St. III : stade III
 St. IV : stade IV

Tableau 3. Récapitulation des évolutions du testicule, du foie et du muscle d'Alosa alosa mâles pendant la migration de Royan à Lamagistère

LIEUX	TESTICULE						FOIE			MUSCLE		
	spg	spcl	spt	spz	Lpd. (%)	Ptn. (%)	Lpd. (%)	Ptn. (%)	Dév. ré.	Myofibr.	Lpd. (%)	Ptn. (%)
Royan (avril)	+	+++	++	+	2.1	14.6	15.2	11.2	+	intactes	9.5	18.21
Bordeaux (mai)	+	++	++	++	2.6	15.1	14.8	10.9	++	intactes	7.4	16.2
Agen (juin)		++	+++	++	2.8	16.2	11.3	10.5	++	intactes	4.3	15.4
Lamagistère (juin)		+	++	+++	3.1	17.5	6.1	9.3	++	désorg.	1.1	13.1
Lamagistère (juillet)		+	++	+++	3.2	17.6	5.1	9.1	++	désorg.	0.8	12.9

Lpd. : lipides (% poids frais)
 Ptn. : protéines (% poids frais)
 dév. ré. : développement réticulum
 Myofibr. : myofibrilles
 désorg. : désorganisées
 spg : spermatogonies
 spcl : spermatoocytes I
 spt : spermatoïdes
 spz : spermatozoïdes

De plus, des granules sphériques APS positifs se trouvent à l'intérieur de ces vacuoles corticales (Planche 2 B). La réaction APS positive de ces granules est supérieure à celle de la matrice environnante. Le traitement de coupes semi-fines au noir Soudan-jaune naphthol S met en évidence la nature lipidique de la matrice de ces vacuoles: elles sont donc lipoglucidiques (Planche 4 A et B).

S'ajoutant à ces vacuoles corticales, on observe un autre type d'inclusions à réaction APS négative et acidophiles (Planches 2 B et 3 A): ce sont les globules vitellins. Afin de préciser la nature chimique de leur contenu, nous avons traité des coupes semi-fines au noir Soudan-jaune naphthol S. Ces globules vitellins se colorent en jaune, et sont donc de nature protéique (Planche 4 A). La plupart sont de petite taille (2 à 4 μm) et s'intercalent à travers les vacuoles corticales. D'autres, plus gros (4 à 7 μm de diamètre) se situent en dessous.

D'autres globules apparaissent à ce stade: les globules lipidiques. Ce sont des globules soudanophiles situés entre les vacuoles corticales (Planche 4 B).

Au fur et à mesure de la migration, apparaissent de plus en plus des ovocytes de stade III qui seront décrits plus loin comme caractéristiques des ovocytes d'aloses venant juste d'arriver sur les frayères.

b. Structure des enveloppes ovocytaires (Tableau 4)

1. Zona Radiata (ZR)

A ce stade, une membrane APS positive et basophile ($3,5 \pm 0,5 \mu\text{m}$ d'épaisseur) colorée par le bleu de Toluidine (coloration suivant la méthode de Mann-Dominici) située entre les cellules folliculaires et l'ovocyte devient apparente (Planche 2 A).

Immédiatement sous la membrane APS positive, la région périphérique de l'ovocyte est caractérisée par une région homogène à réaction APS positive mais de coloration moins intense que la membrane sous folliculaires (Planche 2 B). Cette zone ($7,5 \pm 0,5 \mu\text{m}$ d'épaisseur) réagit à l'orange G et donc acidophile. La présence de cette région acidophile permet de préciser que la vitellogenèse a atteint la fin du stade II (ARNDT, 1956).

Ce stade n'a fait l'objet que d'une étude en microscopie optique et la formation de la Zona Radiata n'a pu être mise en évidence.

2. Cellules folliculaires

Au stade II les cellules folliculaires des aloses capturées en cours de remontée apparaissent de forme cubique et ont une épaisseur de $4 \pm 1 \mu\text{m}$ (Planches 2 B et 4 B).

3. Cellules de la thèque

Ces cellules constituent l'assise épithéliale la plus externe des enveloppes ovocytaires. A ce stade, elles présentent une forme allongée et aplatie (Planche 4 B). Elles sont peu nombreuses et de faible épaisseur (de $1,5 \pm 0,5 \mu\text{m}$ au niveau de noyau), leur cytoplasme est pauvre en organites. A la périphérie et au contact des cellules thécales on observe un tissu conjonctif riche en fibrilles de collagène et en nombreux capillaires sanguins.

Tableau 4. Récapitulation des caractéristiques ovocytaires d'Alosa alosa

OVOCYTES	DIAMETRE (μm)	INCLUSION			ENVELOPPES (μm)		
		VC	GV	GL	ZR	CF	TH
Stade I	< 120					2 - 2.5	
Stade II	400 - 900	+++	+	+	3 - 4 (zone APS +)	3 - 5	1 - 2
Stade III	900 - 1400	++	+++	++	12 - 31	5 - 7	2 - 4
Stade IV	1400 - 1800	+	+++	++	17 - 23	15 - 18	4 - 7

Légendes:

- VC : vacuoles corticales
- GV : globules vitellins
- GL : globules lipidiques
- ZR : zona radiata
- CF : cellules folliculaires
- TH : thèque

- Ovocytes au stade III (900 - 1400 μm de diamètre) de Royan à Lamagistère (d'avril à juin)

a. Structure de l'ovocyte

A côté des ovocytes de stade II, on trouve des ovocytes au stade III où les vacuoles corticales sont refoulées à la périphérie de l'ovocyte (Planche 3 B). Les granules sphériques APS positifs se trouvant à l'intérieur de ces vacuoles corticales, apparaissent plus denses aux électrons lors de l'étude en microscopie électronique (Planche 7 B).

Les globules vitellins augmentent en taille et en nombre et occupent la majeure partie de l'ovocyte; ils sont responsables du recul des vacuoles corticales en périphérie de l'ovocyte.

On peut distinguer 2 sortes de globules vitellins:

- les premiers à contenu hétérogène cristallin: les cristaux sont colorés en jaune par le jaune naphthol S; en bleu par le bleu de Toluidine, ils seraient donc de nature protéique. Leur diamètre varie de 10 - 26 μm (Planche 5 A et B).
- les seconds ont une structure hétérogène où l'on retrouve des cristaux semblables aux précédents ainsi que de fines granulations basophiles et métachromatiques colorées en pourpre par le bleu de Toluidine (Planche 5 C). Ces globules vitellins ont une taille importante qui varie entre 17 et 35 μm de diamètre (Planche 5 D).

A ce stade ils occupent tout l'ovocyte.

Les globules lipidiques sont toujours présents et ont une taille de 3 à 10 μm (Planche 5 A).

Bien que ces ovocytes deviennent alors majoritaires, ils existent en fait (mais en plus faible proportion) depuis le début de la migration (Royan) (Tableau 2). Ils sont caractéristiques des ovaires d'aloses qui viennent d'arriver sur les frayères (juin).

b. Structure des enveloppes ovocytaires (Tableau 4)

1. Zona Radiata

A ce stade, la Zona Radiata apparaît en microscopie optique finement radiée (Planche 3 B).

La microscopie électronique nous a permis d'y distinguer 2 couches d'aspect différent: la Zona Radiata Externe (ZRE) et la Zona Radiata Interne (ZRI) (Planches 7 A et 10 A). Ces couches sont perforées de pores à travers lesquels les microvillosités folliculaires et ovocytaires vont s'installer et permettre les échanges. La ZRE est fine ($4 \pm 1 \mu\text{m}$ d'épaisseur) (Planches 7 A et 10 A) et composée d'un matériel homogène où l'on distingue 3 zones plus ou moins denses aux électrons (Planche 8 A). Ces 3 régions sont percées de nombreux canalicules de structure régulière (Planche 7 C et D). La ZRI est plus épaisse ($21 \pm 5 \mu\text{m}$ d'épaisseur) (Planches 7 A et 10 A) et constituée de matériel fibreux formant des arcs. Les canalicules sont également très nombreux dans cette zone mais de forme différente des précédents: leur structure est torsadée (Planche 7 E).

2. Cellules folliculaires

En microscopie optique elles sont toujours de forme cubique (Planche 3 B), mais l'épaisseur augmente ($6 \pm 1 \mu\text{m}$) (Planches 4 C et 10 A). En microscopie électronique ces cellules sont bien développées: leur noyau est riche en chromatine, leur cytoplasme révèle une intense activité sécrétrice (Planche 8 B). Dans certaines cellules on remarque de nombreuses mitochondries au voisinage de la Zona Radiata et quelques grains de sécrétion denses ainsi que de nombreuses microvillosités en direction de l'ovocyte par l'intermédiaire des canaux radiaires.

Les cellules folliculaires sont séparées de la thèque par une lame basale de $0,17 \pm 0,03 \mu\text{m}$ d'épaisseur.

3. Cellules de la thèque

L'épaisseur de la thèque augmente également ($3 \pm 1 \mu\text{m}$) (Planche 4 C), et les cellules thécales sont plus nombreuses. Elles sont toujours de forme allongée, leur cytoplasme est toujours pauvre en organites (Planche 8 C).

- Ovocytes au stade IV (1400 - 1600 μm) à Lamagistère (période de ponte sur les frayères en juillet)

a. Structure de l'ovocyte

On peut observer au niveau des ovaires 3 sortes d'ovocytes au stade IV que nous différencierons par la terminologie suivante: stade IVa, stade IVb et stade IVc.

* stade IVa (ovocytes de 1400 à 1500 μm de diamètre): il s'agit d'ovocytes parvenus à maturité où les vacuoles corticales n'occupent plus qu'une zone très mince à la périphérie de l'ovocyte. Les globules vitellins sont identiques en taille, en nombre et en structure à ceux du stade III observés sur les aloses qui viennent d'arriver sur la frayère. Par contre, on observe la migration périphérique de la vésicule germinative: on peut voir en position excentrée le cytoplasme finement granuleux (Planche 6 A).

* stade IVb (ovocytes de 1500 à 1600 μm de diamètre): On observe un phénomène de fusion des globules vitellins occupant le centre de l'ovocyte: il y a formation de vacuoles de grande taille (70 à 90 μm) à contenu homogène (disparition des cristaux et des granulations basophiles).

Ces deux phénomènes de coalescence et d'homogénéisation vont peu à peu gagner les globules vitellins périphériques (Planche 6 B).

* stade IVc (> 1600 μm de diamètre): les ovocytes sont au maximum de leur taille (1800 μm). Les vacuoles corticales ont presque disparu. Il en persiste encore quelques unes, de petite taille. Tout le reste de l'ovocyte est occupé par des vacuoles de grande taille à contenu homogène (150 à 190 μm) (Planche 6 C). Quelques vacuoles peuvent atteindre 250 μm .

On voit apparaître un espace séparant l'ovocyte de la Zona Radiata (Planche 9 C).

Lamagistère est le principal point de rassemblement de frai d'aloses en moyenne Garonne. La ponte se déroule la nuit entre 2 heures et 4 heures. Elle est précédée par des déplacements rapides des aloses, à partir de la tombée de la nuit, c'est-à-dire vers 22 heures. Les premières apparitions de poissons en surface ne sont pas encore des pontes mais traduisent un comportement de reproduction.

Aux environs de 2 heures, lors de l'apparition des premiers "bulls", les géniteurs femelles pêchés sur la frayère au moment de leur tentative de ponte présentent des ovaires dont la morphologie est particulière (Figure 2): les gonades sont au maximum de leur développement, et on distingue deux vaisseaux sanguins très apparents. Entre ces vaisseaux sanguins et le bord interne de l'ovaire, on observe des ovocytes translucides et de taille importante (1700 à 1800 μm de diamètre). Ces ovocytes constituent la ponte de la nuit et on ne les observera pas le jour suivant. Par contre, tout le reste de la gonade se caractérise par des ovocytes opaques et de taille moins importante (1200 - 1500 μm).

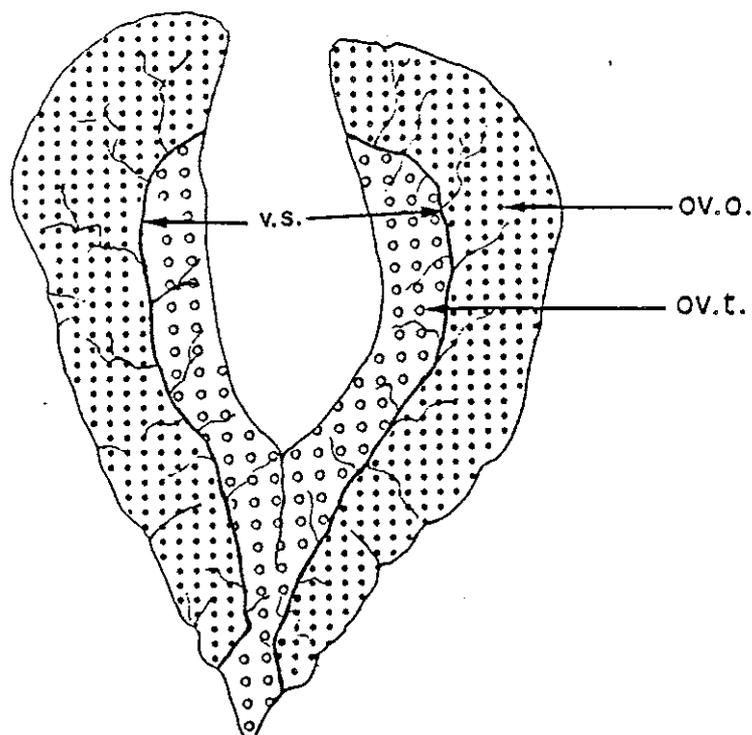


Figure 2. Schéma de l'ovaire de l'alose capturée à Lamagistère (ov.t.: ovocytes translucides; ov.o.: ovocytes opaques; v.s.: vaisseaux sanguins).

b. Structure des enveloppes ovocytaires (Tableau 4)

1. Zona Radiata

La Zona Radiata a diminué d'épaisseur ($20 \pm 3 \mu\text{m}$) et est devenue plus compacte; les pores ont diminué en taille (Planche 9 A).

- Zona Radiata Externe (ZRE)

On ne distingue plus les 3 couches de densité différente aux électrons, observées dans les stades précédents (Planche 9 B). Seules 2 zones subsistent:

- une zone externe percée encore de canalicules radiaires.
- une zone interne homogène.

L'épaisseur de la ZRE a diminué ($3 \pm 1 \mu\text{m}$).

- Zona Radiata Interne (ZRI)

Le nombre des canalicules torsadés de la ZRI a considérablement diminué, et on voit apparaître des stries circulaires, sinueuses, et parallèles, qui donnent à la zone de contact avec l'ovocyte un aspect irrégulier (Planche 9 B et C). L'épaisseur de la ZRI a également diminué ($17 \pm 2 \mu\text{m}$).

Cette structure caractérise l'ensemble du stade IV.

2. Cellules folliculaires

A ce stade, l'épaisseur de cette couche a augmenté ($16,5 \pm 1,5 \mu\text{m}$): la structure des cellules folliculaires est désorganisée; les vésicules du réticulum granuleux sont dilatées, et un décollement important apparaît au contact de la Zona Radiata (Planches 9 A, B et 10 B). Ces observations sont en faveur d'une dégénérescence des cellules folliculaires.

3. Cellules de la thèque

L'épaisseur de la thèque a augmenté ($5,5 \pm 1,5 \mu\text{m}$). Le cytoplasme des cellules thécales devient plus riche en réticulum et en mitochondries (Planche 10 B).

B. Variations de composition biochimique

La teneur en lipides de l'ovaire augmente de 3,9 à 5,2 % de Royan à Lamagistère (Figure 3).

La concentration protéique de l'ovaire augmente également de 17,0 à 22,1% pendant cette migration (Figure 3).

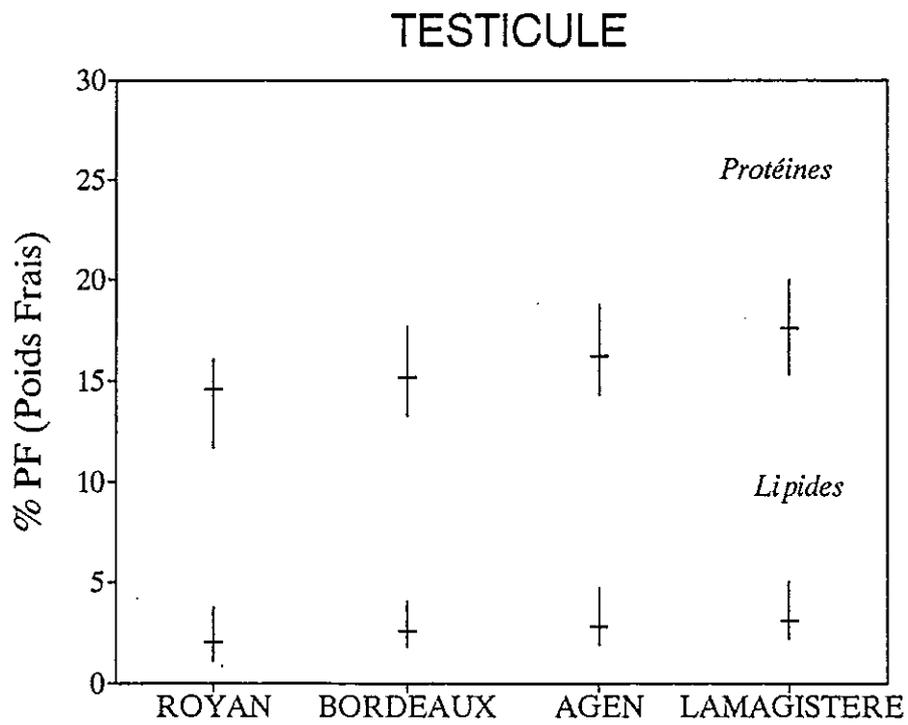
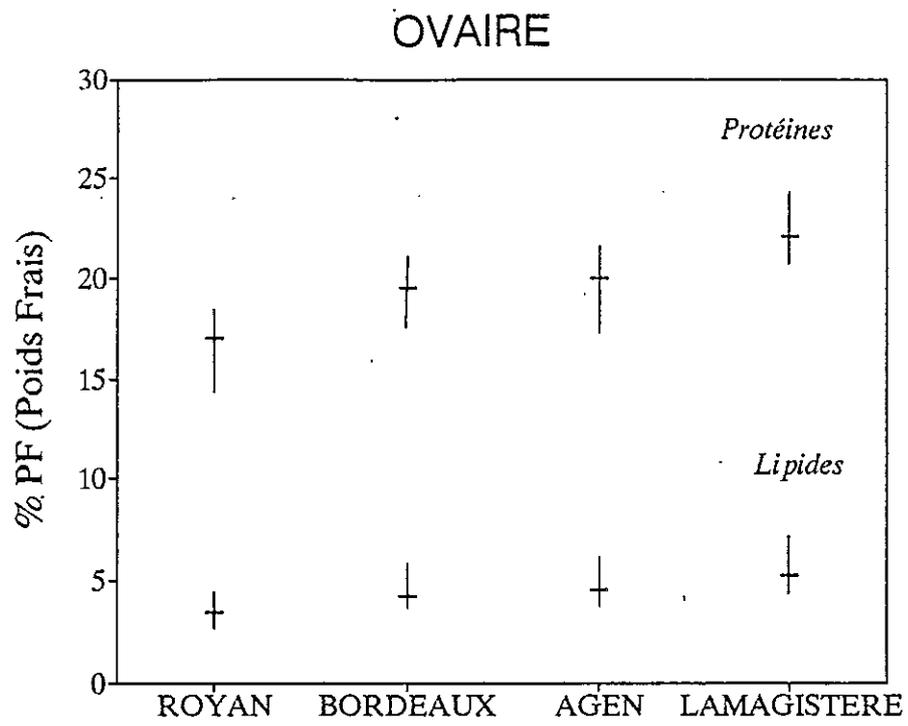


Figure 3. Variations du taux des lipides et des protéines de l'ovaire et du testicule chez les aloses.

III.1.2. La spermatogenèse (Tableau 3)

A. Histo-cytologie

Chez les aloses mâles capturées en début de migration et même à Royan, la spermatogenèse est nettement commencée, puisque les testicules sont volumineux et mettent en évidence des regroupements de cellules isogéniques aux stades spermatocytes I, spermatides et spermatozoïdes. On observe rarement des spermatogonies. Cette structure évolue peu jusqu'à Agen (Planche 11 A, B et C).

En périphérie des tubes séminifères on peut voir des noyaux de Sertoli (Planche 12 A). Les différentes sortes de cellules germinales ne semblent pas obéir à un rangement particulier dans les tubes séminifères (Planche 12 B).

- Spermatogonies

Les spermatogonies à faible densité électronique sont de forme ovale regroupées en cyste de 4 ou 5 cellules (Planche 13 A et B). Elles mesurent $7,4 \pm 2,6 \mu\text{m}$. Leur noyau, volumineux, $4,9 \pm 0,3 \mu\text{m}$, ovale est excentré. La chromatine granuleuse et dispersée forme de petits amas denses. Le nucléole est unique, mesurant $1,0 \pm 0,6 \mu\text{m}$, et excentré dans le noyau.

Dans le cytoplasme près de la membrane nucléaire, on observe la formation de "nuage".

Aucun pont cytoplasmique ne semble les réunir.

Nous n'avons pas distingué plusieurs sortes de spermatogonies. Leur nombre est très restreint chez les aloses mâles de Royan à Agen. A Lamagistère (frayère), nous n'en avons jamais observé sur nos coupes.

- Spermatocytes I

Les cystes à spermatocytes I sont nombreux (Tableau 3). Ils se présentent sous deux aspects différents:

- certains sont caractérisés par un noyau à chromatine homogène,
- d'autres présentent une chromatine sous forme irrégulière.

Les proportions de ces deux sortes de spermatocytes I sont à peu près équivalentes et leur taille est semblable ($5,33 \pm 0,1 \mu\text{m}$ sur $4,7 \pm 0,4 \mu\text{m}$ pour un noyau de $4,1 \pm 1,1 \mu\text{m}$ sur $3,7 \pm 1,5 \mu\text{m}$ d'où un rapport nucléoplasmique de 0,80) (Planche 14 A et B). Le complexe synaptonématique est nettement visible dans leur noyau (Planche 14 C). Ces deux types de spermatocytes I correspondraient au stade pachytène de la division I de la méiose.

Certains de ces spermatocytes I sont un peu plus avancés et peuvent s'observer au stade métaphase (Planches 12 A).

On peut observer des ponts cytoplasmiques unissant ces spermatocytes I. Les conditions de fixation en ont altéré la structure.

- Spermatides

Nous avons pu observer:

- des spermatides de $3,4 \pm 0,3 \mu\text{m}$ avec un noyau de $2,3 \pm 0,1 \mu\text{m}$ (Planche 15 A). Le rapport nucléoplasmique est de 0,70. Leur noyau est caractérisé par la présence de cordons denses et irréguliers de chromatine;
- des spermatides de plus petite taille $2,4 \pm 0,3 \mu\text{m}$. Leur noyau homogène, de $2,2 \pm 0,2 \mu\text{m}$ (Planche 15 B).

Les spermatides sont nombreuses dans les tubes séminifères d'alooses mâles tout le long de la migration (Tableau 3).

- Spermatozoïdes

Les spermatozoïdes d'aloose ont la structure classique des spermatozoïdes de Téléostéens. Leur morphologie est simple. Ils sont caractérisés par la présence d'une tête, d'une "pièce intermédiaire" et d'un flagelle.

La tête ($2,1 \mu\text{m}$) porte un noyau dont la chromatine se présente sous la forme d'amas denses à répartition hétérogène fibreuse (Planche 16 C). La membrane plasmique qui entoure la tête spermatique peut emprisonner des résidus cytoplasmiques.

La "pièce intermédiaire", réduite, ne constitue pas une véritable pièce intermédiaire. C'est là que se trouvent rejetés cytoplasme et mitochondries. L'insertion du flagelle est en position médiane au niveau de la tête spermatique.

Dans la terminologie de BILLARD (1970), le spermatozoïde d'alose fait partie du groupe 2: type truite (2,5 μm).

A Lamagistère (frayère), les tubes séminifères présentent une grande lumière centrale occupée par de nombreux spermatozoïdes libres (Planches 11 D et 16 B). Quelques spermatocytes I persistent près de la paroi des tubes séminifères (Planche 16 A).

B. Variations de composition biochimique

Chez les aloses mâles, on remarque une augmentation de la teneur en lipides du testicule pendant la migration de 2,0 à 3,1 % de Royan à Lamagistère (Figure 3). La concentration protéique augmente également de 14,6 à 17,6 % durant cette migration de Royan à Lamagistère (Figure 3).

III.2. Le foie (Tableaux 2, 3)

A. Histo-cytologie

A l'arrivée en eau douce, l'observation des aloses femelles montre que les hépatocytes sont chargés en glycogène et en lipides (Planche 17 B). On peut distinguer un réticulum granuleux et des mitochondries (Planche 17 A et B). Cet aspect des hépatocytes correspond à la vitellogenèse exogène.

A partir de Bordeaux et en liaison avec l'installation de la vitellogenèse exogène, la structure des hépatocytes se modifie: à Agen chez les femelles le réticulum granuleux est très abondant, organisé en un réseau parallèle, de nombreuses mitochondries à crêtes bien développées sont visibles. Cette structure semble mettre en évidence une intense activité sécrétrice (Planche 18 A et B). L'hétérogénéité de certaines inclusions lipidiques suggère une mobilisation de leur contenu (Planche 19 A et B). La réaction au P.A.T.Ag montre une diminution de la quantité de glycogène (Planche 18 A).

Au niveau de la frayère à Lamagistère, les inclusions lipidiques sont peu nombreuses, il ne reste plus que quelques granules de glycogène. Par contre, le réticulum granuleux et les mitochondries ont atteint leur développement maximum (Planche 19 C et D).

Chez les mâles en début de migration, les hépatocytes présentent les mêmes substances de réserves et un réticulum granuleux comparable à ceux de femelles (Planche 20 A). Les mêmes pertes se retrouvent au cours de la migration dans les foies chez les mâles. Par contre, on n'observe pas un développement comparable du réticulum granuleux. Il reste inchangé jusqu'à Lamagistère (Planche 20 B et C).

B. Variations de composition biochimique

Au cours de la remontée, la teneur en lipides dans le foie s'abaisse chez les deux sexes (de 15,2 à 3,4 %), mais le pourcentage de perte chez les femelles (73,7 %) est plus important que celui des mâles (66,9 %). On remarque une augmentation de la concentration des protéines du foie chez les aloses femelles (de 15,2 à 17,0 %). Par contre, chez les mâles elle s'abaisse (de 11,2 à 9,0 %) (Figure 4).

III.3. Le muscle (Tableaux 2, 3)

A. Histo-cytologie

En début de migration, les aloses présentent une musculature riche en myofibrilles étroitement accolées les unes aux autres (Planche 21 A). Ces myofibrilles ont une structure classique caractérisée par une alternance régulière de bandes isotropes et anisotropes (Planche 21 B). D'importantes réserves lipidiques sont observables entre les fibrilles (Planche 21 C).

La même structure s'observe jusqu'à Agen. Par contre, à l'arrivée à la frayère, on observe une altération importante du tissu musculaire: les myofibrilles sont beaucoup moins abondantes et séparées par d'importantes plages de cytoplasme (Planche 22 A). De plus, certaines d'entre elles sont particulièrement désorganisées (Planche 22 B et C).

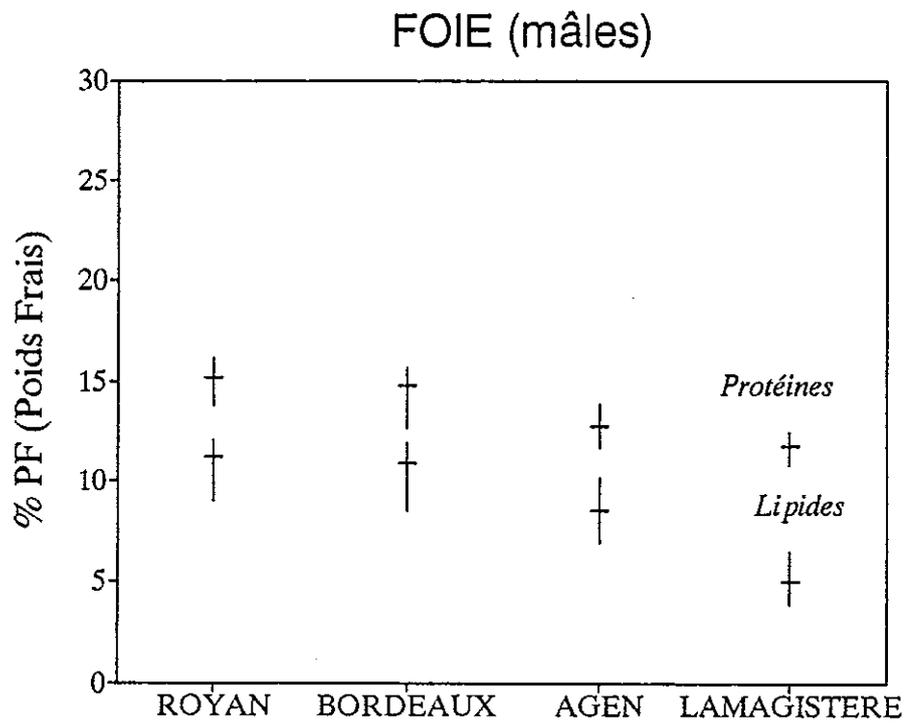
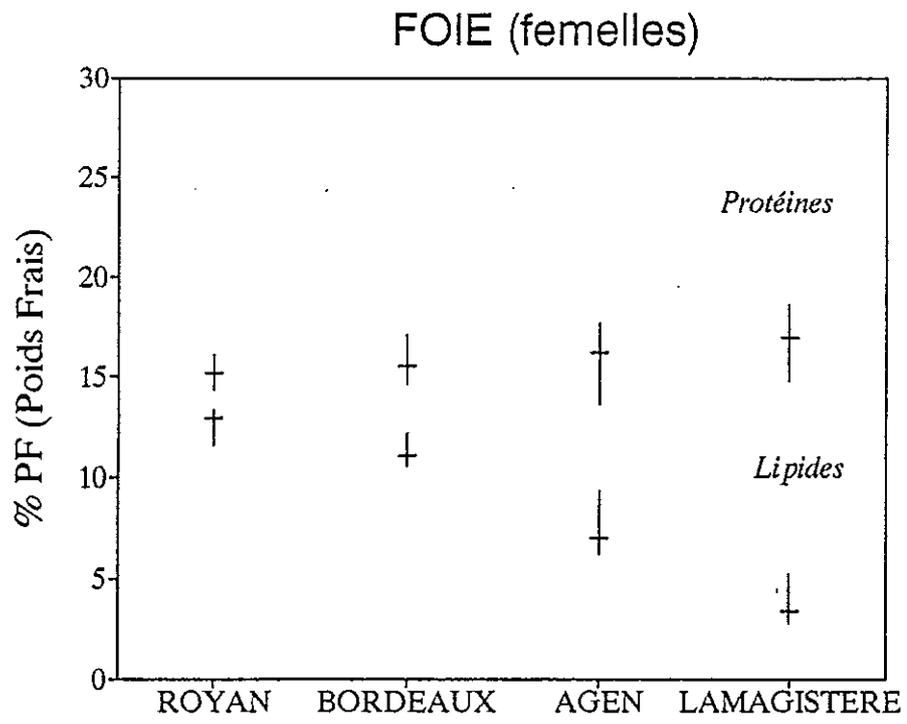


Figure 4. Variations du taux des lipides et des protéines du foie chez les aloses femelles et mâles.

B. Variations de composition biochimique

Chez les aloses mâles et femelles, la teneur en lipides s'abaisse fortement de 14,7 à 0,8 % ainsi que celle en protéines (de 21,7 à 13,0 %) (Figure 5). La perte en lipides et en protéines chez les mâles (91,4 % et 28,9 %) est moins importante que celle chez les femelles (94,2 % et 35,7 %).

III.4. Analyse globale de caractères morpho-physiologiques

L'analyse en composantes principales sur la matrice des corrélations (Tableau 5 A) conduit à la mise en évidence des axes factoriels dont la propriété est d'extraire progressivement le maximum d'information qui concerne les variables (caractères morpho-physiologiques). La qualité de cette information peut être mesurée par l'importance de la ou des plus grandes valeurs propres selon que l'on utilise un ou plusieurs facteurs pour la représentation (LEBART & FENELON, 1971). Ces valeurs propres permettent d'évaluer la part de la variance expliquée par chacun des axes (Tableau 5 B). Dans notre analyse en composantes principales, la contribution des deux premiers axes permet d'expliquer 90,8 % de la variance totale (Tableau 5 C). L'examen des éléments des vecteurs propres permet de connaître également l'importance de chacune des variables dans la définition des axes factoriels (Tableau 5 D) et en conséquence, de donner un «nom» à ces derniers.

La Figure 6 A a pour but de représenter la corrélation des variables avec leurs composantes principales: deux points voisins traduiront une corrélation des variables entre elles. Les coefficients de corrélation correspondants s'abstiennent en faisant le produit de la coordonnée du point variable sur la composante par la racine carrée de la valeur propre relative à cette composante (Tableau 5 E).

Les variables FC (facteur de condition) et PF (poids du foie) sont fortement corrélées entre elles et à un degré moindre avec la variable DIA (diamètre d'ovocytes). Ces deux premières variables se répartissent sur la partie positive de l'axe 1 et s'opposent à la variable DIA sur cet axe 1; elles définissent pratiquement cet axe (Figure 6 A).

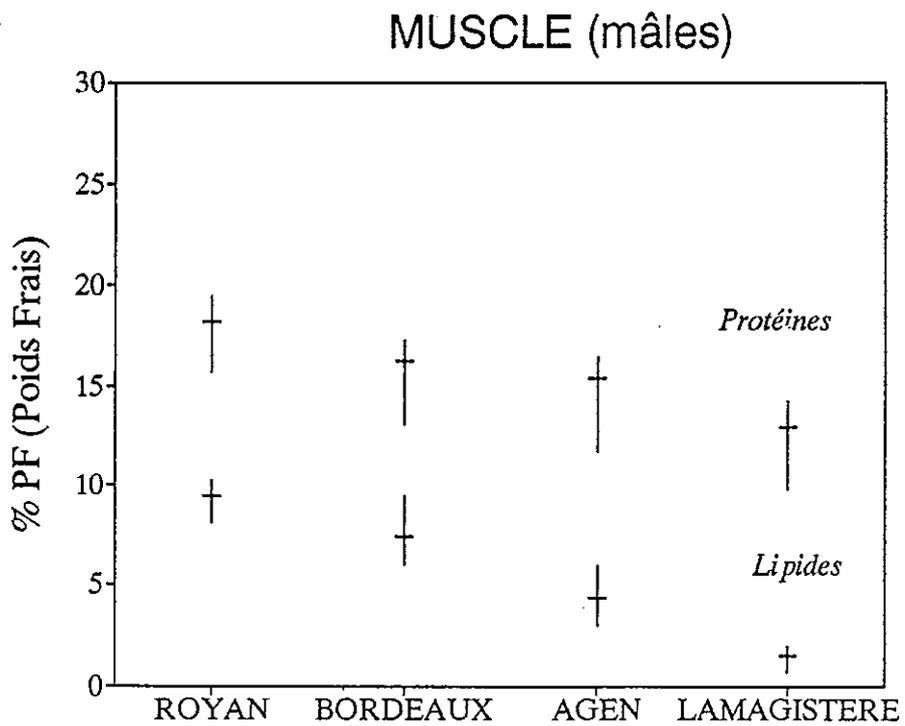
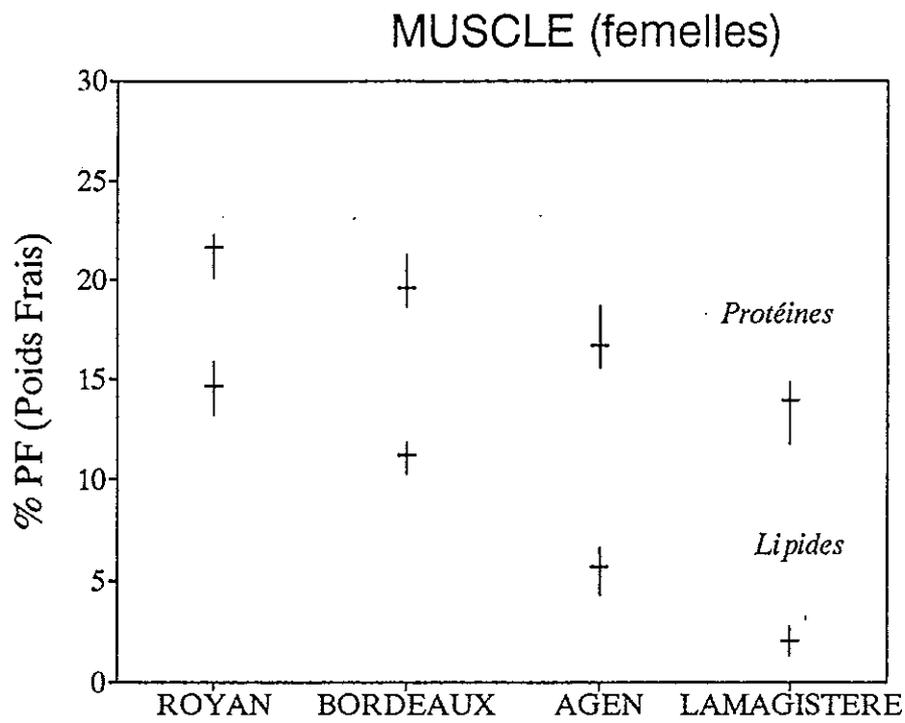


Figure 5. Variations du taux des lipides et des protéines du tissu musculaire chez les aloses femelles et mâles.

Tableau 5. - Analyse en Composantes Principales (A.C.P.)
 A: Demi-matrice des corrélations ; B: Valeur propre attachée à chaque facteur ; C: Pourcentage de la variance expliquée par chaque axe ; D: Eléments des vecteurs propres ;
 E: Corrélations des variables avec 4 premiers composantes principales.

Variables		FC	PF	OI	DIA
A	FC	1.000			
	PF	0.830	1.000		
	OI	0.145	-0.103	1.000	
	DIA	-0.793	-0.738	0.150	1.000

		F1	F2	F3	F4
B	Valeur propre (λ)	2.576	1.055	0.262	0.107

		F1	F2	F3	F4
C	Variance expliquée (%)	64.4	26.4	6.5	2.7

Variables	Axes				
	1	2	3	4	
D	FC	0.5859	0.2183	-0.0473	-0.7790
	PF	0.5766	-0.0463	-0.6726	0.4615
	OI	-0.0379	0.9682	0.0648	0.2388
	DIA	-0.5682	0.1135	-0.7357	-0.3508

Variables	Axes				
	1	2	3	4	
E	FC	0.9404	0.2242	-0.0242	-0.2547
	PF	0.9256	-0.0475	-0.3439	0.1509
	OI	-0.0608	0.9945	0.0331	0.0781
	DIA	-0.9120	0.1166	-0.3762	-0.1147

Bien que les variables FC et PF prennent respectivement en apparence plus d'importance sur les axes 3 et 4, cette importance est en fait négligeable car ces axes ne représentent respectivement que 6,5 % et 2,7 % de la variation.

La variable OI (ovary index) a des corrélations très faibles avec les précédentes. Elle prend donc peu d'importance sur l'axe 1 mais définit fortement l'axe 2 (Figure 6 A). On peut donc considérer que l'axe 1 est un axe d'état corporel (condition); l'axe 2 est un axe de maturation gonadique. Ces deux phénomènes sont donc statistiquement indépendants. En d'autres termes ces processus biologiques qui vont de pair doivent obéir à des cinétiques différents.

Dans l'espace défini par les deux premiers axes (Figure 6 B), les aloses observées à Royan (en mer) présentent des réserves corporelles (FC et PF) élevées et des diamètres ovocytaires plus petits (entre 600 et 1200 μm). Il en résulte une dispersion des individus de Royan vers le sens positif de l'axe 1. A l'opposé, les aloses en cours de migration vers la zone de frayère à Lamagistère s'amaigrissent nettement, ce qui déplace les points de la représentation des individus vers le pôle négatif de l'axe 1. Durant cette migration, les diamètres d'ovocytes sont augmentés (entre 1400 et 1800 μm).

Dans le sens du 2^e axe, les individus d'Agen sont rejetés vers le pôle positif, traduisant une valeur maximale de l'ovary index (OI) alors que ceux de Royan le sont vers le pôle négatif. Il existe donc un gradient de maturation gonadique, maximum à l'arrivée des aloses à Lamagistère (en juin).

Au moment de la ponte, les aloses femelles de Lamagistère se replacent largement vers le pôle négatif de l'axe 2 en raison de leur faible valeur d'ovary index, mais leur diamètre d'ovocytes plus élevés traduisent en fait leur état de maturité plus avancé (stade III et IV).

La représentation graphique sur ces deux premiers axes montre dans l'ensemble qu'à partir de Royan les aloses ont accumulé une grande quantité d'énergie sous forme de graisse, marquée par des réserves corporelles (FC et PF) élevées. Leur diamètres ovocytaires permettent également de constater que la vitellogenèse endogène est commencée.

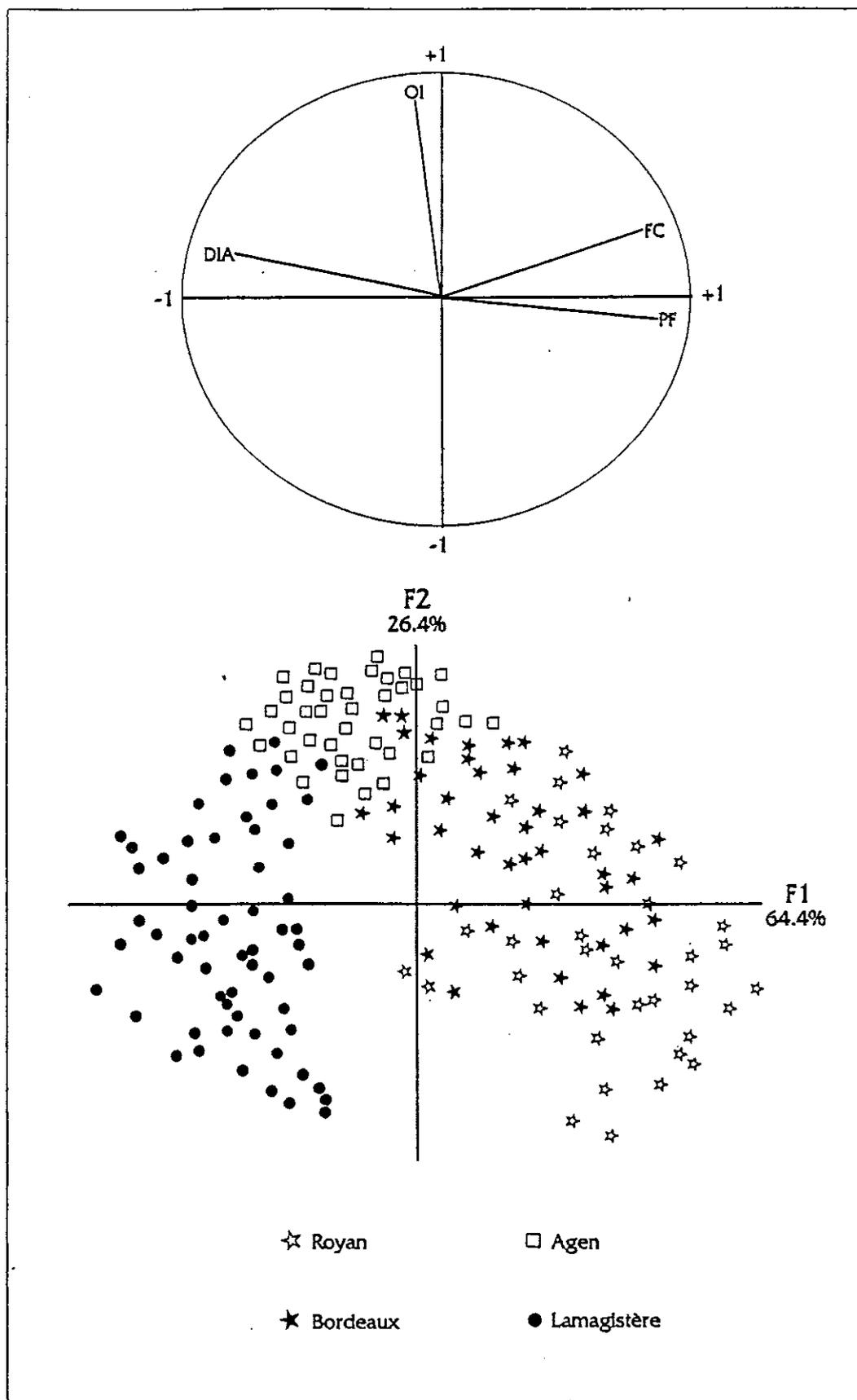


Figure 6. Analyse en Composantes Principales (ACP) des quatre caractères morpho-physiologiques (FC, PF, OI et DIA). A: représentation du cercle de corrélation des variables avec leur composantes principales (F1xF2); B: représentation des individus dans le plan des axes factoriels 1 et 2.

A leur entrée en eau douce jusqu'à Agen, une partie importante de l'énergie semble utilisée pour l'activité locomotrice et une autre partie à l'évolution gonadique. Ce phénomène se traduit par des larges recouvrements des « points individus » observés de Royan à Agen (Figure 6 B).

A l'arrivée à la frayère, on assiste à une utilisation différente de l'énergie emmagasinée. Les animaux dépensent moins d'énergie au niveau musculaire, l'énergie se reporte sur les stades ultimes de la gamétogenèse.

IV. DISCUSSION

IV.1. La gonade

La gamétogenèse chez l'alose n'avait pu être étudiée que sur une population particulière d'alose sédentarisée au lac d'El Kansera au Maroc (LAHAYE, 1960). Ces animaux ne présentent donc plus de comportement migratoire et ne constituent pas de ce fait une bonne référence.

Une autre étude a été faite en 1981 au Portugal sur le Douro par EIRAS qui rapporte, qu'au voisinage des estuaires, la gonade des aloses n'est pas mûre et que la maturation s'effectue au cours de la migration. Mais cette maturation peut être différente d'une rivière à l'autre (QUIGNARD & DOUCHEMENT, 1991).

En Garonne, de nombreuses observations pratiquées sur place au cours des migrations successives contrôlées par le laboratoire (DAUTREY & LARTIGUE, 1983; BENGEN *et al.*, 1991), ont permis de constater que les gonades des aloses sacrifiées (mâles et femelles) sont volumineuses (RGS de 8 à 15 ou OI de 1,5 à 2,0) et ceci dès les premières arrivées d'aloses sur le site.

Le premier problème à aborder est celui de la datation des étapes de la maturation gonadique.

Au cours de notre travail, toutes les aloses capturées dès Royan ont des gonades développées où l'on peut remarquer des ovocytes vitellogénétiques chez les femelles et des spermatozoïdes chez les mâles. La gamétogenèse est donc commencée dès le départ de la migration et même très avancée dans le cas des mâles.

Parmi les animaux qui quittent les aires de grossissement pour se rapprocher des côtes à la fin de l'hiver, les femelles ont effectué leur vitellogenèse endogène et les mâles leur spermatogenèse complète. Les femelles vont donc effectuer la vitellogenèse exogène au cours de la migration, et les derniers stades de maturation semblent obéir à une influence liée à la fois à des paramètres environnementaux et sociaux localisés au niveau des frayères.

A. L'ovogenèse

L'ultrastructure de la vitellogenèse chez les Téléostéens a été l'objet de nombreux travaux. C'est YAMAMOTO (1964) qui le premier l'étudie chez *Oryzias latipes*; puis DROLLER & ROTH (1966) chez *Lebistes reticulatus*, GOTTING (1966) chez certains poissons marins, ANDERSON (1968) chez *Syngnathus fuscus* et *Fundulus heteroclitus*, ULRICH (1969) chez *Brachydanio rerio*, CAPORICCIO (1976) chez *Dicentrarchus labrax*, RIEHL (1978) chez *Noemacheilus barbatulus* et *Gobio gobio*.

Des observations plus récentes ont été publiées: WALLACE & SELMAN (1981), SELMAN & WALLACE (1982, 1989), GURAYA (1982), BRUSLE (1985) et MATSUYAMA *et al.* (1991).

Stades de la différenciation ovocytaire

Le découpage en stades de la gamétogenèse est artificiel et permet d'exposer plus facilement l'évolution ovocytaire. La gamétogenèse est un phénomène continu où les différents événements s'enchaînent tout au long de la maturation ovocytaire.

1. L'ovocyte

De Royan à Agen, notre étude histocytologique des ovaires d'aloise a mis en évidence de nombreux ovocytes aux stades II et III.

L'état avancé de la gonade ne nous a pas permis d'observer de lamelles ovariennes ce qui pourrait expliquer la rareté des ovocytes prévitellogénétiques dans nos observations. Dans tous nos prélèvements les différents ovocytes n'avaient pas de cohésion entre eux.

Il est à noter que le changement radical eau de mer - eau douce, n'a pas d'incidence notable sur la cinétique de maturation ovocytaire et donc que ce sont d'autres stimuli qui achèvent la maturation ovocytaire.

- Au stade II

On peut observer dans le cytoplasme ovocytaire, des vacuoles corticales au contenu APS positif résultant de la vitellogenèse endogène.

De nombreux auteurs ont étudié l'évolution des différents composants ovocytaires au cours de la maturation gonadique de plusieurs espèces. Les premières manifestations de la vitellogenèse endogène se traduisent par la formation des vacuoles corticales. RIEHL (1978) montra que leur apparition se situait à la fin du stade I chez *Gobio gobio* et au stade II chez *Noemacheilus barbatulus*.

En microscopie électronique à transmission ces vacuoles corticales présentent une zone périphérique très peu dense aux électrons et une partie centrale dense et granuleuse. Lors des études photoniques, cette zone centrale s'est révélée très fortement APS positive (GURAYA, 1982). Au cours du présent travail, l'association du bleu Alcian à la réaction à l'APS a mis en évidence la coexistence de mucopolysaccharides acides et neutres. Ce résultat est en accord avec la classification de YAMAMOTO (1956) fondée sur la nature chimique des vacuoles corticales: les ovocytes de poissons anadromes (*Hypomesus japonicus* et *Salmo*) auraient à la fois des polysaccharides neutres et acides, à la différence de ceux des poissons marins (*Clupea pallasii* et *Liopsetta obscura*), qui n'auraient que des polysaccharides neutres, et de ceux des poissons d'eau douce (*Oryzias latipes*) qui ne présenteraient que des polysaccharides acides. Le cas de l'alose était donc intéressant à aborder dans ce contexte.

Certaines études sur différentes espèces ont montré qu'à ces mucopolysaccharides des vacuoles corticales peuvent s'associer des protéines. Il s'agirait de lectines associées à la membrane de vésicules corticales (GURAYA, 1986). Les fonctions biologiques précises de cette association ne sont pas encore élucidées.

Chez l'alose, la matrice de ces vacuoles réagit positivement au noir Soudan et serait donc de nature lipoglucidique.

Les vacuoles corticales se forment à partir du réticulum granuleux et de l'appareil de Golgi (GURAYA, 1986). Ce sont BALINSKY & DEVIS (1963) qui les premiers ont mis en évidence l'activité des dictyosomes chez *Xenopus*. Ces observations ont été confirmées ensuite par les travaux d'ANDERSON (1968), d'ULRICH (1969), de KUDO (1969), de RIEHL (1978) et de BRUSLE (1985).

Il semblerait donc que chez beaucoup de Téléostéens, les vacuoles corticales apparaissant les premières, soient issues du métabolisme propre de l'ovocyte (vitellogenèse endogène) et soient d'une façon assez générale de nature glucidique. Suivant les espèces, il pourrait s'associer à cette partie glucidique soit une fraction protéique d'origine ergastoplasmique (chez *Channa mallosus*, GURAYA, 1986), soit une fraction lipidique comme chez l'alose.

A ces vacuoles corticales s'associent d'autres vésicules colorées à l'orange G et donc acidophiles. Elles apparaissent entre les vacuoles corticales, dans la zone plus interne du cytoplasme. Ces vacuoles pourraient être de nature lipoprotéique et traduire le début de la vitellogenèse exogène en accord avec les nombreuses microvillosités folliculaires mises en évidence lors de l'étude cytologique des enveloppes ovocytaires.

Ces différentes inclusions se situent dans une structure cytoplasmique périphérique. La zone centrale est caractérisée par un cytoplasme finement granuleux portant un noyau à membrane nucléaire sinueuse riche en nucléoles. Cette morphologie ovocytaire correspond au stade II de la terminologie de ARNDT (1956).

- Au stade III

Au cours du stade III les vacuoles corticales persistent et les globules vitellins augmentent en taille et en nombre.

a. Les globules vitellins

L'apparition des globules vitellins au stade II correspond à la vitellogenèse exogène.

En effet, le développement important des cellules thécales permet de supposer que la sécrétion d'oestrogènes a débuté, celle-ci étant déterminante dans la fabrication de la vitellogénine par le foie. Cette molécule protéique, association de phosphovitine et de lipovitelline, est un précurseur du vitellus protéique et se localise dans les globules vitellins (YAMAMOTO, 1955b). Leur structure est variable selon les espèces.

Chez l'alose on constate l'apparition de nombreux cristaux de formes variées au niveau des globules vitellins. A cette structure cristalline peuvent

s'associer des grains basophiles et métachromatiques donnant ainsi deux types de globules vitellins.

Chez d'autres espèces, les globules vitellins ont une structure homogène (*C. labrosus*, *L. aurata*, *C. carassius* étudiés par KUDO, 1969). YAMAMOTO & OOTA (1967), chez *Brachydanio rerio*; ULRICH (1969), chez *Brachydanio*, et RIEHL (1977, 1978), chez *Noemacheilus barbatulus*; ont observé une structure cristalline comparable aux présents résultats chez l'alose. Les études de LANGE *et al.* en 1983 ont précisé la nature de cette structure cristalline: il s'agit de cristaux de lipovitelline et de phosvitine.

Chez l'alose, la mise en évidence de la nature acide des grains, caractérisant certains globules vitellins, permet de penser qu'ils peuvent représenter la fraction phospholipidique de la vitellogénine, et plus particulièrement la phosvitine où plusieurs auteurs ont mis en évidence de nombreux acides aminés en liaison avec de l'acide phosphorique (MANO & YOSHIDA, 1969).

La lipovitelline serait-elle stockée sous forme de cristaux chez l'alose ?

Au cours du déroulement du stade III, la proportion de ces globules vitellins croît. Ils occupent tout l'ovocyte repoussant les vacuoles corticales vers la périphérie où elles n'occupent plus qu'une zone de faible épaisseur. Ces stades II et III sont nombreux dans les ovaires d'aloses en phase initiale de migration (de Royan à Agen). L'étude ultrastructurale au cours de la formation de ces globules vitellins a mis en évidence l'existence de nombreuses microvillosités ovocytaires et folliculaires associées à des vésicules de pinocytoses, indiquant des échanges entre l'ovocyte et les cellules folliculaires, et accréditant l'hypothèse d'une origine exogène du contenu des globules vitellins. Ce contenu de nature protéique correspondrait à la vitellogénine qui, par analogie avec les travaux antérieurs, pourrait être d'origine hépatique. Cette origine a été confirmée par autoradiographie chez *Brachydanio* (KORFSMEIER, 1966). L'apparition de ces globules peut se faire assez tôt au cours de la vitellogenèse: les travaux de SHACKLEY & KING (1977), de ULRICH (1969), de LE MENN (1982) et de BRUSLE (1985), montrent que la vitellogenèse exogène peut démarrer en même temps que la vitellogenèse endogène.

Ceci semblerait se confirmer chez l'alose, les premiers globules vitellins apparaissent à la fin du stade II dès le début de la migration à Royan.

Un autre type d'inclusion apparaissent dès le stade II: les globules lipidiques.

b. Les globules lipidiques

Ce sont généralement des globules denses aux électrons, homogènes, souvent sphériques. On connaît peu de chose sur leur origine. DROLLER & ROTH en 1966, et RIEHL en 1978, ont émis l'hypothèse d'une nature golgienne. SHACKEY & KING (1977) avancent une origine endogène. Par contre, CAPORICCIO (1976) envisage une origine mitochondriale liée à l'état de jeûne pour la femelle.

La présence de ces globules lipidiques chez l'alose pourrait être semblable à celle observée chez le loup par CAPORICCIO (1976). En effet, l'alose est en état de jeûne synchronique depuis le début de la migration.

- Stade IV

Seules les aloses capturées sur les frayères et à des dates avancées dans la saison de migration (juillet), nous ont permis d'observer une structure de stade IV. Nous constatons ce stade uniquement sur les zones de frayère. Comme il n'y a que 20 km d'écart entre Agen (où nous avons observé des ovocytes II et III) et Lamagistère (stade IV), nous pouvons émettre l'hypothèse d'un passage "rapide" (en 5 jours) du stade III au stade IV.

De nombreux auteurs ont remarqué que le stade IV peut se découper en 2 phases principales (FORBERG, 1982). La première correspondant à la migration périphérique du noyau. Cette étape, d'après WASSERMAN & SMITH (1978), serait une phase de "blocage" ovocytaire. L'ovocyte pourrait rester à ce stade là jusqu'à l'apparition d'un stimulus approprié.

L'étape suivante voit s'installer un phénomène de coalescence; les globules vitellins fusionnent en vésicules de grande taille. Le noyau n'est plus visible. WASSERMAN & SMITH (1978) considèrent alors l'ovocyte comme mûr. Tout examen histologique devient alors difficile.

Nous avons retrouvé ces deux étapes chez l'alose. Au cours de la première étape, nous avons pu observer la migration périphérique du noyau. La seconde permet de constater le phénomène de coalescence décrit chez *M. villosus* par FORBERG (1982). Mais chez l'alose, à ce phénomène de coalescence, s'ajoute la disparition progressive des cristaux formés au cours du stade III. Ce phénomène a pour point de départ la zone centrale de l'ovocyte et débute au cours de cette deuxième étape.

Il nous semble opportun de proposer d'adopter une étape supplémentaire (stade IVc) chez l'alose qui serait marquée par l'augmentation de la taille de l'ovocyte; les vésicules dorénavant homogènes peuvent atteindre la taille de 250µm. Les vacuoles corticales n'occupent plus qu'une zone réduite à la périphérie de l'ovocyte.

Ces différents phénomènes, caractérisant le stade IV, peuvent être considérés comme représentant la maturation ovocytaire. D'après de nombreux auteurs (SELMAN & WALLACE, 1989), ce phénomène peut s'accomplir en 24 heures et dépend des espèces et de certains paramètres de l'environnement (température, stimuli optiques: vision de la frayère, du sexe opposé, etc.).

Ces différents facteurs induiraient donc chez l'alose le stade IVa: c'est-à-dire, la migration périphérique du noyau. Les ovocytes à ce stade pourraient rester sans évolution en attendant les différents stimuli nécessaires pour atteindre les stades suivants.

D'après nos observations sur la frayère, ces stimuli pourraient être: en plus de la température favorable, d'ordre lumineux (nuit) et/ou d'ordre comportemental (résultant de l'excitation du groupe d'aloses à partir de la tombée de la nuit). Ceci nous permettrait d'expliquer le fait observé antérieurement selon lequel par conditions thermiques favorables, tout obstacle à la migration, en regroupant suffisamment de géniteurs, provoque des pontes sur une frayère proche surpeuplée, ou peu propice à la ponte. A partir de ce moment là, ces aloses renonceraient à poursuivre la migration.

Cette hypothèse accorderait donc au facteur social que constitue le regroupement d'animaux, un rôle important à côté de celui de la température connue depuis longtemps. Ces résultats nous conduisent à conseiller d'éviter

tout ralentissement au début de la migration des aloses en supprimant tous les obstacles si on veut voir se peupler de nouvelles frayères en amont.

2. Les enveloppes ovocytaires

Situées en périphérie de l'ovocyte, elles jouent un rôle essentiel dans la protection des ovocytes et lors de la fécondation. On distingue la Zona Radiata, les cellules folliculaires et la thèque. Parallèlement à la vitellogenèse observée dans l'ovocyte, les enveloppes ovocytaires subissent des modifications.

De nombreux auteurs ont étudié ces évolutions: GOTTING (1967); ANDERSON (1967); YAMAMOTO & ONOZATO (1968); LONNING (1972); CHINAREVA & KIRCHINSKAJA (1975); CAPORICCIO (1976); WOURMS (1976); RIEHL (1978); SHACKLEY & KING (1977); TESORIERO (1977); ERHARDT (1978); VAN DEN HURK & PEUTE (1979); GRIERSON & NEVILLE (1981); LOPES *et al.* (1982); SELMAN & WALLACE (1982); STEHR (1982); BRUSLE (1985); GOETZ *et al.* (1987); MATSUYAMA *et al.* (1991).

Nous avons bien observé ces enveloppes ovocytaires chez l'aloise et nous comparerons nos propres observations à ces travaux antérieurs.

- La Zona Radiata

L'origine de la Zona Radiata est très controversée. Sa formation est attribuée soit à l'ovocyte, soit à l'épithélium folliculaire, soit aux deux à la fois (ANDERSON, 1967; CHINAREVA & KIRCHINSKAJA, 1975; WOURMS, 1976; SHACKLEY & KING, 1977; TESORIERO, 1977; ERHARDT, 1978; STEHR, 1982; LOPES *et al.*, 1982).

Cette enveloppe évolue durant toute la croissance ovocyttaire, et son architecture devient très complexe (ANDERSON, 1967). GRIERSON & NEVILLE (1981) établissent que la Zona Radiata est formée de 2 couches, chez quatre espèces (*Salmo gairdneri*, *Salmo trutta*, *Pleuronectes platessa*, *Gadus morhua*): une couche externe homogène, perforée de canalicules radiaires à section circulaire, et une couche interne formée de fibres caractéristiques en forme d'arcs, qui sont en réalité des sections obliques de fibres hélicoïdales. Associés à ces fibres, des canalicules torsadés à section non circulaire caractérisent cette

couche interne. Cette dernière est souvent formée de plusieurs lamelles dont le nombre et la disposition ont fait l'objet de plusieurs études (revue de GURAYA, 1986). Des différences considérables existent, en effet, dans l'épaisseur et le nombre des lamelles de la Zona Radiata (LONNING, 1972) et cela proscrit toute généralisation sur la structure des enveloppes de l'ovocyte. L'étude comparative de LONNING (1972) sur plusieurs espèces semble montrer que la structure de la Zona Radiata est plus liée à la biologie de la reproduction qu'à des affinités taxonomiques. GOTTING (1967) propose une classification entre oeufs pélagiques, où la Zona Radiata est mince, et oeufs démersaux où son épaisseur serait plus importante. Nous n'avons pas pu mettre en évidence l'existence de plusieurs lamelles dans la Zona Radiata interne chez l'alose.

La microscopie électronique n'a pu concerner que des ovocytes aux stades III et IV. Le stade II en microscopie optique ne nous a fait apparaître qu'une région ovocytaire périphérique homogène séparée des cellules folliculaires par une membrane APS positive à réaction basophile. Nous n'avons donc pu mettre en évidence l'apparition de la Zona Radiata qu'aux stades III et IV.

La Zona Radiata chez *Alosa alosa* atteint une épaisseur de 31 μm alors qu'elle se situe entre 1,8 μm et 2,5 μm pour les oeufs pélagiques (LONNING, 1972). Cette épaisseur pourrait être liée à la nature des oeufs d'alose qui sont des oeufs démersaux soumis à des frottements considérables sur des fonds de graviers dans des zones à courant rapide.

Avec le stade III de maturation ovocytaire, la Zona Radiata a atteint son épaisseur maximale.

Au cours du stade IV, on constate une modification de la Zona Radiata. MATSUYAMA *et al.* (1991) montrent qu'elle devient plus compacte, la ZRI (Zona Radiata Interne) et la ZRE (Zona Radiata Externe) diminuent en épaisseur.

Chez l'alose, nous retrouvons la perte d'épaisseur constatée par MATSUYAMA *et al.* (1991): de 31 à 21 μm . De plus, l'évolution de la ZRE diffère de celle de la ZRI. Seule la couche la plus externe de la ZRE persiste en conservant sa structure. La couche intermédiaire voit diminuer le diamètre de canalicules. La couche la plus interne n'est plus repérable.

La ZRI diminue elle aussi en épaisseur, la taille des canalicules torsadés s'abaisse; on voit apparaître des stries circulaires rendant la zone de contact avec l'ovocyte, irrégulière. Une zone de rupture se met en place entre la ZRI et l'ovocyte.

- Les cellules folliculaires

Parmi les enveloppes de l'oeuf, les cellules folliculaires, peu nombreuses dans les premiers stades de développement des ovocytes (BRUSLE, 1980), forment un épithélium continu à la surface externe de la Zona Radiata; elles persistent pendant le développement de l'ovocyte. Leur morphologie évolue avec le développement ovocytaire: elles présentent un aspect aplati au stade I. Elles deviennent ensuite cubiques aux stades II et III et l'on peut observer dans leur cytoplasme abondant, mitochondries, appareil de Golgi, ergastoplasme montrant leur évolution vers un rôle sécréteur (RIEHL, 1978). Chez l'aloose, les cellules folliculaires sont bien développées et leur cytoplasme riche en nombreuses vésicules révèle une activité sécrétrice. De nombreuses villosités sont visibles en direction de la Zona Radiata. Ces caractéristiques structurales permettent une vitellogenèse exogène intense. Cette dernière ayant débuté à la fin du stade II par l'apparition des vésicules acidophiles dans la zone interne du cytoplasme.

De nombreux échanges vont s'effectuer entre les cellules folliculaires et l'ovocyte. Ces échanges se traduisent par l'apparition de vésicules de pinocytoses dans le cytoplasme ovocytaire. La vitellogénine élaborée par le foie gagnera ainsi les globules vitellins mis en évidence dans les ovocytes.

Avec le stade IV correspondant à la maturation ovocytaire, on voit se dégrader la structure des cellules folliculaires. MATSUYAMA *et al.* (1991) remarquent, lors de la migration périphérique du noyau, que les cellules folliculaires s'étirent, des espaces intercellulaires se manifestent entre les cellules, le réticulum granuleux se dilate. La granulosa devient plus compacte et diminue en épaisseur.

Nous retrouvons ces importantes altérations cellulaires, dans la granulosa chez l'aloose. La structure des cellules folliculaires semble désorganisée. Ceci pourrait nous confirmer le stade IVa observé à Lamagistère comme

correspondant à la migration périphérique du noyau.

Contrairement aux travaux de MATSUYAMA *et al.* (1991), l'épaisseur de la granulosa est plus importante que dans les stades précédents.

L'espace qui apparaît entre les cellules folliculaires et la Zona Radiata traduit l'imminence de l'ovulation.

- Les cellules de la thèque

La thèque entourant l'épithélium folliculaire est composée de fibres de collagène, d'un réseau de capillaires et de cellules d'aspect proche des fibroblastes. Certains auteurs ont mis en évidence la présence de cellules hypertrophiées, généralement appelées "special thecal cells" (voir revue de GURAYA, 1986). Des études histochimiques ont démontré la présence de diverses enzymes au niveau de la thèque en liaison avec la biosynthèse de stéroïdes (revue de GURAYA, 1986). Chez la truite adulte, les cellules de la thèque montrent un maximum d'activité enzymatique au moment de la maturation méiotique et de l'ovulation (VAN DEN HURK & PEUTE, 1979). Ceci pourrait être lié au début de la production de stéroïde (17α -hydroxy- 20β -dihydroprogestérone ou 17.20P), sous l'influence de gonadotrophine (GURAYA, 1986). GOETZ *et al.* (1987) démontrent la participation de ces cellules dans le déterminisme de la maturation ovocytaire chez les Salmonidés. YOUNG *et al.* (1983) pensent que ce stéroïde peut avoir une influence sur le frai par synthèse de prostaglandines qui jouent un rôle important lors de l'ovulation. Ce stéroïde participe aussi à l'élaboration de phéromones chez le carassin (STACEY *et al.*, 1987).

LILEY *et al.* (1986, 1987) montrent que l'ovulation s'accompagne chez les Salmonidés de l'émission de phéromones qui augmentent l'activité sexuelle des mâles. LILEY & ROUGER en 1990, suggèrent que la 17,20P a un rôle dans la synchronisation des phénomènes de maturation et des phénomènes comportementaux lors du frai. En plus, de ce rôle dans la maturation, la 17,20P, ou certains de ces métabolites induiraient et maintiendraient le comportement reproducteur des femelles.

Chez l'alose au cours du stade II, la thèque compte peu de cellules thécales; elle est de faible épaisseur. Avec le stade III leur nombre augmente. Le stade IV est caractérisé par l'accroissement maximum de l'épaisseur de la thèque. Mais l'activité stéroïdogenique de cette enveloppe n'a pu être mise en évidence lors de nos observations.

B. La spermatogenèse

La différenciation spermatogénétique à partir de la spermatogonie se déroule dans le testicule à l'intérieur des tubes séminifères constitués de cystes. Ceux-ci sont limités par des cellules appelées les cellules de Sertoli (ROOSERUNGE, 1977; BILLARD *et al.*, 1982).

Chez les Téléostéens il existe 2 types de structure testiculaire (GRIER, 1981; BILLARD, 1986):

- l'un où les gonies sont éparses le long des tubes séminifères, c'est le type lobulaire de BILLARD (1986) qui correspondent au type "unrestricted" de GRIER (1981);
- l'autre où les gonies sont concentrées à l'apex des tubes séminifères et correspondent au type tubulaire de BILLARD (1986) et "restricted" de GRIER (1981).

En début de spermatogenèse, les spermatogonies sont enveloppées par les cellules de Sertoli pour former des cystes où la spermatogenèse s'effectue de façon synchrone. On distinguera donc des cystes à spermatogonies, à spermatocytes I, II, à spermatides et à spermatozoïdes. Ces cystes se localisent autour d'une lumière centrale dans laquelle se déverseront les spermatozoïdes mûrs lors de la spermiation.

Chez les Téléostéens à testicules de type lobulaire "unrestricted", l'étude de la spermatogenèse s'est surtout intéressée aux espèces dont on voulait améliorer la reproduction artificielle: chez *Salmo salar* (JONES, 1940); chez le gardon (ESCAFFRE & BILLARD, 1976); chez la tanche (BILLARD, 1986), chez la carpe (KOLDRAS *et al.*, 1990), chez le brochet (HOFFMAN *et al.*, 1980; BILLARD, 1986) et chez la truite (BILLARD, 1986, 1987). L'étude du spermatozoïde a été faite pour les poissons d'eau douce par BILLARD en 1970.

A notre connaissance il n'y a pas eu d'étude ni sur la spermatogenèse ni sur le spermatozoïde d'*Alosa alosa*.

L'alose présente un testicule de type lobulaire "unrestricted". Dès le début de la migration, on trouve des cystes à spermatozoïdes dans le testicule. La spermatogenèse a donc commencé en mer sur les aires de grossissement. De Royan à Agen la structure du testicule d'alose évolue peu. A Lamagistère, les tubes séminifères sont caractérisés par de nombreux spermatozoïdes libres au niveau de la lumière centrale, quelques spermatocytes I persistent en périphérie des tubes séminifères.

- Les spermatogonies

Facilement décelables par leur faible densité électronique, les spermatogonies présentent des caractères de cellules indifférenciées à rapport nucléoplasmique élevé, à organisation cellulaire simple relativement pauvres en organites cytoplasmiques. Un matériel dense est observé au voisinage du noyau. Ce matériel d'origine nucléaire sera appelé "ciment" quand il est associé à des mitochondries formant alors des groupements mitochondriaux et "nuage" quand il en est indépendant (ANDRE, 1962; CLEROT, 1976).

Chez l'alose, il est rare de rencontrer lors de l'étude cytologique des tubes séminifères, un cyste à spermatogonies. Nous n'avons pu en mettre en évidence que rarement dans les testicules d'aloses de Royan à Agen. Ces spermatogonies sont comparables à la description faite précédemment.

- Les spermatocytes I

Les spermatocytes I présentent en général une croissance cellulaire. Chez les Téléostéens les travaux de MOSER (1967) ont montré, au contraire, une décroissance en taille et une élévation du rapport nucléoplasmique, par opposition aux autres vertébrés (NICANDER & PLOEN, 1969). Il en est de même chez l'alose. Les spermatocytes I observés sont de taille inférieure à celle des gonies, leur rapport nucléoplasmique s'est élevé; on observe la disparition du nucléole et l'apparition du complexe synaptonématique qui caractérise de la division I de la méiose.

- Les spermatocytes II

Il est rare de rencontrer des spermatocytes II issus de la première division méiotique, car leur durée de vie est brève, ils se divisent rapidement pour devenir des spermatides (NAGAHAMA, 1983).

Nous n'avons pu en déceler lors de notre étude chez l'aloë.

- Les spermatides

Tout comme les spermatocytes, les spermatides sont regroupées dans des cystes (limités par des cellules de Sertoli) . Elles sont reliées entre elles par des ponts (BILLARD, 1970; MATTEI *et al*, 1978; BRUSLE, 1982).

La différenciation des spermatides en spermatozoïdes ou spermiogénèse consiste en une réorganisation nucléaire et cytoplasmique avec développement du flagelle.

Suivant les espèces, les modalités de cette différenciation sont très variées, et la complexité et la longueur de la spermiogénèse ont été mis en relation avec la morphologie finale du spermatozoïde (MATTEI, 1969).

On peut observer différentes phases que l'on peut ramener à deux étapes essentielles:

- la première étape regroupant les différents événements préparatoires à la spermiogénèse "sensu stricto": diminution progressive de la taille des spermatides, perte de leurs rapports de contiguïté, condensation de la chromatine, apparition du flagelle à partir du centriole distal.
- la deuxième étape correspondant aux modifications importantes (mouvements intracellulaires du diplosome, du noyau et des mitochondries) subies en fin de spermiogénèse par les spermatides.

Chez l'aloë on trouve de nombreux cystes à spermatides de Royan à Lamagistère. Deux populations de taille différente sont décelables. Dans l'une d'entr'elles, le noyau présente une chromatine sous forme de cordon.

Les conditions de fixation sur le terrain ne nous en ont pas permis d'étudier de façon détaillée les différentes étapes de la spermiogénèse.

- Les spermatozoïdes

La morphologie des spermatozoïdes a été étudiée chez de nombreuses espèces de Téléostéens (BILLARD, 1969; MATTEI, 1969). La morphologie du gamète mâle est subdivisée, en tête, complexe centriolaire, flagelle. Il n'y a pas d'acrosome. D'une manière générale, le spermatozoïde comporte un noyau arrondi et des mitochondries peu nombreuses séparées du flagelle par le canal cytoplasmique.

L'étude comparée de la structure du spermatozoïde de quelques espèces de Téléostéens permet de distinguer trois catégories d'après leur degré d'évolution (BILLARD, 1969):

- groupe 1 (carpe et brochet): les spermatozoïdes sont peu élaborés, présentent une tête ovoïde. Les mitochondries et les cytoplasmes sont rejetés dans la partie postérieure de la tête. Il n'y a pas de pièce intermédiaire véritable. Le flagelle est inséré sur un côté de la tête spermatique;
- groupe 2 (truite): la tête spermatique subit un allongement et acquiert une symétrie de révolution. Les mitochondries peuvent fusionner et forment une collerette dans la partie postérieure de la tête;
- groupe 3 (guppy): la tête spermatique est très allongée et présente une symétrie bilatérale. Les mitochondries s'organisent sous la forme d'un long manchon dans la partie postérieure de la tête, mais restent séparées du flagelle par le canal cytoplasmique comme dans les deux groupes précédents.

La morphologie du spermatozoïde paraît donc susceptible de rendre compte du degré d'évolution phylogénétique des processus de reproduction dans les différents groupes de Téléostéens (GRIER, 1981).

Chez l'aloise, on trouve de nombreux cystes à spermatozoïdes de Royan à Lamagistère. A Lamagistère, sur les frayères, la lumière des tubes séminifères est occupée par de nombreux spermatozoïdes libres, de type truite.

Le cycle reproducteur des mâles de Téléostéens est dominé par deux événements majeurs: la spermatogenèse et la spermiation (ou l'émission des spermatozoïdes). Suivant les espèces; ces deux phénomènes peuvent être en continuité (chez la truite et la tanche) ou séparés (chez la carpe et le brochet) par une période d'attente hivernale.

La spermatogenèse est considérée comme essentiellement déterminée par les variations amples à long terme: changement de saison, de longueur de jour et cycle thermique annuel. La spermiation est plus directement provoquée par des variations environnementales à court terme entraînant une réponse rapide: dépassement d'un seuil thermique critique, stimuli environnementaux (substrat de ponte) ou sociaux (présence des femelles).

De nombreux auteurs ont mis en évidence chez la truite (BILLARD *et al.*, 1978; SANCHEZ-RODRIGUEZ *et al.*, 1978), chez *Oncorhynchus* (UEDA *et al.*, 1983a) et chez d'autres Salmonidés (CRIM *et al.*, 1975; STUART-KREGOR *et al.*, 1981) une élévation des taux de gonadotrophines plasmatiques au moment du frai. Ce pic traduirait un déclenchement hormonal du processus. Les travaux de LILEY *et al.* (1986) font la démonstration des influences sociales dans les mécanismes de libération des hormones. Il se produit une augmentation spectaculaire du taux de gonadotrophine et de 17,20P chez les mâles en contact avec des femelles édifiant les nids. La 17,20P a été dosée chez les mâles de nombreuses espèces et a été étroitement associée à la période de frai (*Oncorhynchus nerka*, SCHMIDT & IDLER, 1962; *Salmo gairdneri*, SCOTT & BAYNES, 1982; BAYNES & SCOTT, 1985; *O. rhodurus*, UEDA *et al.*, 1983b; *O. keta*, UEDA *et al.*, 1984). BAYNES & SCOTT en 1985, notent un lien entre le nombre moyen de spermatozoïdes pouvant être obtenus d'un géniteur mâle et le taux de 17,20P. Les mêmes auteurs en 1982, ont montré que le mécanisme d'action de la 17,20P consistait en une modification de la teneur en K⁺ du liquide séminal qui permettrait l'acquisition de la mobilité pour les spermatozoïdes. En effet, des taux élevés de K⁺ inhibent l'activation du spermatozoïde avant la spermiation.

KYLE *et al.* (1982), montrent que le taux de gonadotrophine augmente en moins de deux heures après la mise en présence d'un poisson rouge mâle avec un partenaire de reproduction. Cette vue augmente en plus le volume de sperme émis.

Chez l'alose, où la spermatogenèse est commencée dès le départ de la migration (Royan) et où l'émission du sperme n'a lieu que sur les frayères, spermatogenèse et spermiation sont en continuité. La spermatogenèse a donc

lieu avant le mois de avril, sans que les présents résultats puissent préciser la période. A Royan, nous trouvons les différentes générations de cellules germinales, spermatozoïdes compris. Ces spermatozoïdes sont retenus dans les tubes séminifères durant toute la durée de la migration. Cette conservation et l'immobilisation des spermatozoïdes pourraient être sous contrôle hormonal et assurées par la présence de taux élevés de K^+ dans le liquide séminal (SCHLENK & KAHMANN, 1937).

A Lamagistère, sous l'influence de l'environnement de la frayère, la spermiation pourrait se produire en quelques heures par une augmentation du taux d'hormones circulantes.

La présence de quelques spermatocytes I aux côtés des spermatozoïdes dans les tubes séminifères, pourrait permettre un étalement de la reproduction des mâles en liaison avec la mise en évidence de pontes fractionnées chez les femelles.

Le présent travail ne permet pas d'identifier formellement les stimuli qui initient cette évolution rapide. A la faveur des résultats des observations faites sur place, on peut invoquer un rôle de la température de la journée et de la soirée précédant la ponte (une évolution croissante de la température renforce le nombre de pontes). De plus, tous les observateurs ont rapporté des phénomènes de groupe (des "jeux" (RAVERET-WATTEL, 1907)), qui commencent dès les dernières heures du jour et où les aloses parcourent rapidement et en groupe l'ensemble de la frayère. Ces "jeux" pourraient être le signal déclenchant les sécrétions hormonales contrôlant la spermiation.

C. La maturation gonadique et les phénomènes migratoires

Depuis 1981, diverses observations ont été effectuées à Golfech par les chercheurs du Laboratoire d'ichtyologie appliquée. La plupart de ces résultats concernent la conception d'un système de franchissement automatique de l'ouvrage par les poissons et notamment par les aloses (BELAUD & LABAT, 1992). Parmi ces observations préalables à la construction d'un ascenseur, certaines concernent les valeurs de sex-ratio et l'état de maturation gonadique de femelles interceptées à ce niveau (DAUTREY & LARTIGUE, 1983).

D'autres observations effectuées depuis la mise en service de l'ascenseur en 1987, basées sur les contrôles des passages à l'ascenseur, ont permis de s'intéresser à l'affluence des aloses juste après des épisodes de pannes mécaniques du système.

L'ensemble de ces observations de terrain avait conduit les différents chercheurs du laboratoire à s'interroger sur les modalités de maturation finale des aloses et sur leur comportement à partir de ce moment-là. Ces réflexions ont suscité le présent travail qui se devait à son tour de contribuer à l'explication des phénomènes.

C.1. Observations des ovaires d'aloses

Les observations de DAUTREY & LARTIGUE (1983) ont conduit à établir les pourcentages des aloses femelles interceptées à Golfech qui présentaient des signes de ponte commencée:

0% en mai

4,4% en juin

9,9% en juillet.

Ce pourcentage reste donc faible en fin de saison, alors que la ponte observée aux frayères voisines est presque terminée.

On émettra donc l'hypothèse selon laquelle les aloses qui ont déjà atteint le stade IV ovocytaire et expulsé une partie de leurs oeufs cessent dans leur grande majorité leur migration. Dans ces conditions les aloses qui sont interceptées à l'usine hydroélectrique de Golfech en fin de saison sont en majorité des aloses immatures, vraisemblablement nouvellement arrivées sur le site. Cette observation antérieure de DAUTREY & LARTIGUE (1983) trouve donc, avec l'étude plus fine de la maturation gonadique, une base d'interprétation biologique.

C.2. Le sex-ratio des aloses observées à Golfech

En Gironde, le C.T.G.R.E.F. (1979) note une majorité de mâles alors que la même année, CASSOU-LEINS & CASSOU-LEINS (1981) constatent à la frayère d'Agen un équilibre entre les mâles et les femelles.

Les études du Laboratoire d'ichtyologie entre 1981 et 1984 à Golfech ont indiqué chaque année une prédominance des femelles. Le parcours migratoire peut donc conduire à une dissociation partielle des aloses selon le sexe.

Les observations faites à Golfech de 1981 à 1984, portant sur environ 20000 aloses, ont permis d'établir la proportion des mâles (nombre de mâles pour 1 femelle) quinzaine par quinzaine:

2ème Q. MAI	0,87
1ère Q. JUIN	0,58
2ème Q. JUIN	0,67
1ère Q. JUILLET	0,65

Les valeurs moyennes sont très variables d'une année à l'autre. On peut considérer soit que le déséquilibre existe dès l'origine de la migration, soit que les conditions hydrauliques et climatiques rencontrées ont exercé en cours de migration dans le fleuve une sélection différente selon les sexes. L'interprétation se complique encore du fait que la migration se fait par vagues successives atteignant Golfech entre mai et juillet. Nous nous baserons donc seulement sur les résultats moyens qui globalisent 4 années.

Ainsi, pour ce qui concerne l'évolution relative de la proportion des mâles dans les géniteurs contrôlés à Golfech, on constate globalement (sur plusieurs années) que la proportion des mâles est plus forte en tout début de migration, diminue en début juin et s'élève à nouveau en fin de migration (Tableau ci-dessus). Les résultats sont donc en faveur d'une arrivée plus précoce et d'un plus long maintien de l'activité migratoire pour les mâles.

La présente recherche ne donne aucun élément d'explication de l'arrivée précoce des mâles. En revanche, l'arrêt de la migration des femelles précédant légèrement celui des mâles, pourrait coïncider avec l'apparition du stade ultime de la maturation ovocytaire et avec l'arrêt des femelles sur la zone de ponte.

C.3. Comportement migratoire après les phases d'arrêt de l'ascenseur

Le suivi, jour après jour, des passages d'aloses à l'ascenseur, depuis 1987, a permis d'identifier les facteurs déterminants de l'activité migratoire, qui sont essentiellement de nature thermique et hydraulique (BELAUD *et al.*, 1985). A chaque tentative de passage, les aloses se présentent devant l'obstacle en période diurne et "disparaissent" en période nocturne.

Les cas d'arrêts (pannes) du système de transfert automatique, ont permis de s'intéresser au comportement des aloses au moment de la restauration du libre passage.

En 1989, une interruption de l'ascenseur entre le 11 et le 16 mai ne semble pas avoir découragé les aloses, très abondantes le jour de la remise en service (E.N.S.A.T., 1990). Par contre, une panne entre le 7 et le 12 juillet de la même année, en pleine période de migration, conduit à une extinction de la migration malgré le rétablissement du libre passage le 13 juillet. Ceci accredit l'hypothèse d'un renoncement à la migration dès lors que les aloses ont atteint un certain stade de leur maturation gonadique, ce qui se serait produit en juillet et non en mai dans les exemples précédents.

En 1990, un attentat a contraint à vidanger le canal artificiel de Golfech et à arrêter l'ascenseur du 15 mai au 8 juin. Les aloses nombreuses au moment de l'attentat ne sont pas passées en surnombre au rétablissement du passage, alors que la frayère de Lamagistère enregistrait parallèlement une activité sans précédent (E.N.S.A.T., 1991). Il peut donc exister un antagonisme entre l'activité de ponte et la poursuite de la migration. Le fait de parvenir à maturation peut donc être considéré comme un terme de l'activité migratoire de l'alose.

L'année 1991 accredit ce point de vue par un scénario différent (E.N.S.A.T., 1992). Les eaux de la Garonne sont restées froides du fait de la fonte de neiges abondantes dans la chaîne pyrénéenne, jusqu'au 20 juin. Cette stagnation des aloses en aval de l'usine a été favorable à la ponte, effectivement constatée à la frayère de Lamagistère. Lorsque la température est brutalement devenue favorable à la migration à partir de la fin juin, on n'a cependant enregistré qu'un faible nombre de passages avant l'extinction de la migration. Les divers cas observés indiquent que le retard à la migration, qu'il soit d'origine

naturelle ou artificielle, facilite la maturation gonadique et la ponte immédiate après l'apparition du stade ovocytaire IV et inhibe le comportement migratoire ultérieure.

Ce phénomène de fixation sur la frayère des aloses femelles qui sont parvenues aux stades ultimes de la maturation gonadique, confirmé à la fois par les observations histocytologiques et par les observations comportementales antérieures, revêt un intérêt déterminant pour la gestion des passages d'aloses : il est impératif que l'ascenseur soit attractif et efficace dès les premières arrivées d'aloses sur le site de Golfech car c'est à ce moment-là que les femelles non mûres présentent le plus de détermination pour passer. Les révisions de l'appareil doivent être effectuées suffisamment à l'avance. Il n'est pas possible d'envisager un rattrapage des passages non assurés aux premières tentatives.

IV.2. Les organes de réserve

A. Le foie

Chez un grand nombre de vertébrés inférieurs, l'élaboration du vitellus au cours de l'ovogenèse représente un important travail de synthèse. Toutes les fonctions de l'organisme participent plus ou moins à la formation des ovocytes. Le foie est particulièrement mis à contribution à cette occasion. GERICKE (1946) et CLAVERT (1950) l'ont mis en évidence chez les oiseaux. De nombreux travaux ont mis en évidence le rôle du foie dans la vitellogenèse (ZAHND, 1959; MELLINGER, 1966; NG & IDLER, 1983).

Chez la truite pendant la vitellogenèse endogène les hépatocytes sont caractérisés par un réticulum granuleux moyennement développé, un cytoplasme riche en glycogène et en lipides. Il n'y a pas de différence entre le foie des mâles et des femelles. Pendant la vitellogenèse exogène le réticulum granuleux se développe de façon importante, les vésicules golgiennes de grande taille contiennent du matériel dense aux électrons, les mitochondries sont nombreuses, les réserves glucidiques et lipidiques diminuent. Toutes ces modifications dans l'ultrastructure du foie suggèrent que le réticulum granuleux participe à une synthèse protéique, l'appareil de Golgi participe au conditionnement de ces protéines, les mitochondries fournissent l'énergie

nécessaire à ce processus. Synchronisée avec cette hyperactivité hépatique, l'activité stéroïdogénique est importante (AIDA *et al.*, 1973; PEUTE *et al.*, 1978; VAN BOHEMEN *et al.*, 1981). Les truite mâles ne présentent pas de modifications aussi importantes lors de la maturation gonadique.

Le poids du foie identique chez les mâles et les femelles avant la gamétogenèse, augmente de façon importante chez les femelles au début de la vitellogenèse exogène (16 % chez le brochet, MEDFORD & MACKAY, 1978); puis diminue de façon constante jusqu'au frai.

De plus, les hépatocytes des mâles et des femelles ont un cytoplasme contenant de glycogène et de volumineuses inclusions lipidiques (ZAHND, 1959).

Tous ces travaux s'adressent à des animaux nourris qui trouvent donc dans les rations les éléments nécessaires à leur métabolisme, et à leur gamétogenèse.

Chez les aloses, qui sont des animaux migrateurs, l'alimentation s'interrompt dès l'arrivée en eau douce. Donc l'animal ne pourra assurer les besoins de son métabolisme et de sa gamétogenèse qu'en puisant dans les réserves accumulées avant la migration, au niveau de plusieurs organes de stockage et dans notre cas dans le foie et le muscle.

En conséquence, le rapport hépatosomatique évoqué dans les travaux effectués au cours de la gamétogenèse par de nombreux auteurs se trouve ici inapplicable car la perte pondérale du foie et du corps masque la mise en activité hépatique lors de l'installation de la vitellogenèse exogène.

En revanche, l'analyse biochimique met en évidence une augmentation de la teneur en protéines à partir de Bordeaux (début de la vitellogenèse exogène marquée par l'apparition des globules vitellins dans l'ovocyte au stade II).

Chez l'aloise en début de la migration, les foies des mâles et des femelles sont riches en glycogène et en lipides. On peut constater la présence d'un réticulum granuleux moyennement développé.

Au cours de la migration, on peut constater le maintien de la structure du réticulum granuleux, alors que les réserves glucidiques et lipidiques diminuent. Par contre, les aloses femelles à Agen ont des hépatocytes caractérisés par un

abondant réticulum granuleux en réseau parallèle et de nombreuses mitochondries. Les réserves lipidiques se présentent sous une forme particulière suggérant une mobilisation de leur contenu.

A Lamagistère sur la frayère, le foie des mâles a perdu la plupart de réserves et conserve un réticulum granuleux peu abondant. Chez les femelles, les réserves sont également épuisées mais le réticulum granuleux reste très abondant et fonctionnel.

Il semblerait que sur les aires de grossissement en mer, les migrateurs mâles et femelles aient accumulé au niveau du foie d'importantes réserves lipidiques et glucidiques. Ces réserves semblent en majeure partie être utilisées pour l'effort musculaire que représente la migration.

Le foie n'intervenant pas dans la gamétogenèse chez le mâle semble confirmer cette hypothèse. Les analyses biochimiques font apparaître une perte importante en lipides et protéines. Chez la femelle les réserves sont utilisées à la fois pour le voyage et l'élaboration du vitellus. Les résultats des analyses biochimiques montrent que la perte en lipides chez les femelles est supérieure à celle des mâles, alors que le contenu protéique augmente en rapport avec la fabrication du vitellus. Les lipides sont utilisés chez les femelles comme source d'énergie pour le déplacement et aussi pour la synthèse protéique.

Sur la frayère, les hépatocytes des mâles et des femelles contiennent peu de réserves, le réticulum granuleux persiste chez les mâles et semble en activité chez les femelles car la vitellogenèse est étalée dans le temps: les ovaies des aloses contiennent à Lamagistère des ovocytes mûrs mais aussi des ovocytes aux stades II et III où la vitellogenèse est en cours.

B. Le muscle

- Rappel anatomique sur le muscle latéral des Téléostéens -

Le muscle latéral dérive de la différenciation des myotomes. La première étude détaillée effectuée sur le muscle latéral a été réalisée par GREENE (1912) et a permis de distinguer un muscle profond (2) et un muscle superficiel (1): Ces fibres se différencient par leur position dans le myomère mais aussi par leur coloration (Figure 7).

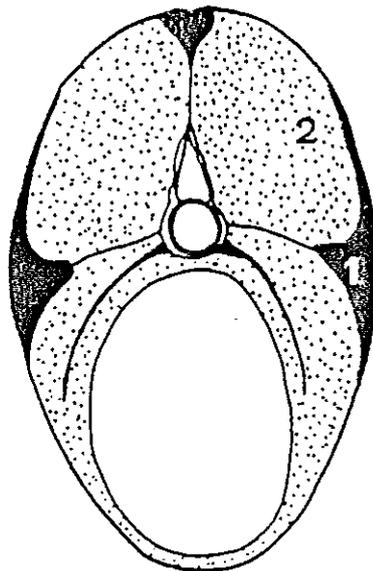


Figure 7. Représentation schématique d'une coupe transversale de carpe (d'après GAS, 1976).

Les fibres superficielles situées en (1) sont rouges en totalité, alors que les fibres profondes situées en (2) sont entièrement blanches.

Les fibres "rouges" en section transversale présentent une ultrastructure où l'on remarque une hétérogénéité du diamètre des fibres, et une disposition des myofibrilles particulières: les plus internes sont à section circulaire, les plus externes de plus grande taille ont une section rectangulaire. Un sarcoplasme important occupe la périphérie des fibres et contient de nombreuses mitochondries, des gouttelettes lipidiques et de larges aires de glycogène.

Par contre, les fibres "blanches" possèdent une aire sarcoplasmique périphérique réduite contenant peu de gouttelettes lipidiques, peu de mitochondries et des réserves glycogéniques moindres.

Les fibres "rouges" responsables de l'activité posturale (BARETS, 1961) ne représentent qu'un volume réduit mais contiennent la majeure partie des réserves glucidiques. Les fibres "blanches" sollicitées lors des manoeuvres momentanées constituent une réserve protéique importante. Cette réserve protéique importante lui permet en outre de jouer un grand rôle pendant un jeûne prolongé (GAS, 1976).

Le jeûne synchronique constaté chez les aloses en migration nous a donc amené à étudier l'évolution du muscle "blanc" au cours de la migration chez l'aloise. Pondéralement plus important, le muscle "blanc" est seul utilisé pour l'analyse biochimique.

Les travaux de GAS en 1976 chez la carpe en état de jeûne ont montré en microscopie électronique qu'au cours des six premiers mois, la réduction du nombre des particules glycogéniques est sensible. L'ultrastructure des fibres n'est cependant pas modifiée. Par contre, si la période de dénutrition se prolonge, un gonflement du réticulum puis de certaines mitochondries est observé. La trame sarcoplasmique s'éclaircit. Si la durée du jeûne excède 8 ou 9 mois, les myofibrilles sont altérées à leur tour. Sur des sections transversales passant au niveau des bandes A, l'apparition de plages claires traduit la disparition de certains filaments de myosine. Ces lésions s'intensifient et de nombreuses fibres perdent leur structure hautement organisée en raison de la dégradation de la myosine. Des fibrilles, ne persistent que les fins filaments d'actine insérés sur les stries Z. Par la suite, se produit une désorganisation complète de la fibre probablement due à des ruptures du système T et l'orientation originelle des myofibrilles disparaît (Figure 8).

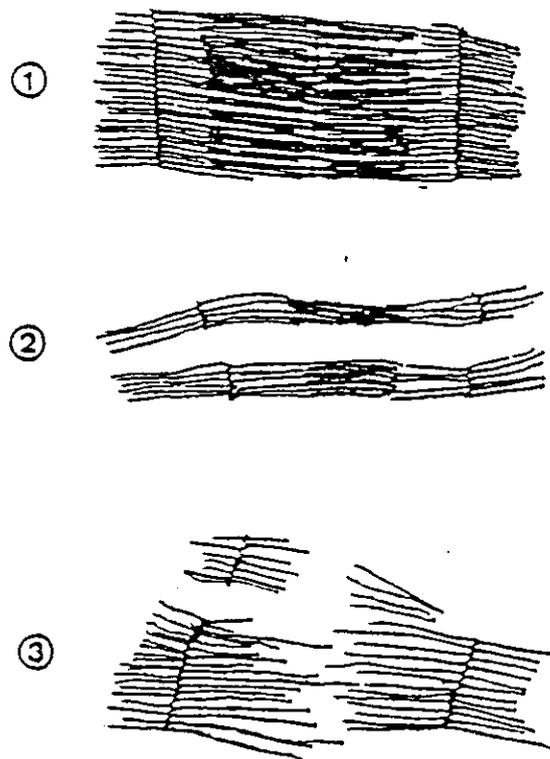


Figure 8. Principales étapes de la désorganisation des myofibrilles (d'après GAS, 1976)
 (1: organisation d'un sarcomère chez un animal nourri; 2: le jeûne entraîne une diminution des myofibrilles; 3: désorganisation des myofibrilles)

Chez l'alose en Garonne, le muscle "blanc" en début de migration présente une structure classique en accord avec la description de GAS chez la carpe. Cette structure se maintient jusqu'à Agen.

Les analyses biochimiques du muscle chez *Oncorhynchus nerka* montrent une diminution des protéines et des lipides pendant la migration (IDLER & BITNERS, 1959). EIRAS chez l'alose au Portugal (1981) retrouve cette perte en lipides et protéines. Nous avons observé les mêmes modifications dans le muscle d'aloses de Royan à Lamagistère. La forte baisse des protéines et des lipides met bien en évidence la mobilisation de ces réserves musculaires pendant la migration.

A Lamagistère, de dramatiques altérations sont observables dans le muscle des aloses mâles et femelles. Ces altérations correspondent à celles décrites par GAS après un jeûne excédant 8 ou 9 mois (Figure 8).

La structure des myofibrilles est altérée. L'apparition de plages claires pourrait traduire la disparition de certains filaments de myosine. Il se produit en fin une désorganisation complète de la fibre. La perte en lipides et protéines demeure constante.

On observe donc sur chez les aloses au niveau des frayères, des muscles ayant subi en 4 mois maximum de migration, une altération comparable à 9 mois de jeûne chez une carpe en aquarium. Cette dégradation rapide et importante pourrait être due à une activité physique peu comparable à celle des carpes en aquarium. A cette activité s'ajoute la vitellogenèse chez la femelle.

Cet état de délabrement constaté dans la musculature de l'alose semble en accord avec les observations faites sur le terrain. En effet, les géniteurs meurent pour la plupart après la reproduction. Leur musculature semble bien impropre au retour vers la mer.

CONCLUSIONS GENERALES

1. Ce travail concerne l'évolution des gonades et des organes de réserve des aloses *Alosa alosa* L. en cours de migration. L'étude commence pour des aloses capturées en mer au large de Royan au mois d'avril, en sortie de leurs aires de grossissement. Cet "état initial" est caractérisé par une accumulation de réserves au niveau du foie et du muscle, une gamétogenèse commencée pour les femelles et les mâles. Au cours de migration, ces derniers feront augmenter le nombre de spermatozoïdes contenus dans les tubes séminifères.

2. Partant de cet état initial, l'étude anatomo-microscopique des organes d'aloses en cours de migration conduit à distinguer 2 phases successives:

a. une phase de priorité migratrice où l'énergie préalablement accumulée dans le muscle et le foie est utilisée pour assurer en priorité le fonctionnement musculaire alors que les femelles restent aux stades ovocytaire II et III (diamètre inférieur à 1400 μm);

b. une phase de priorité gonadique, avec grossissement rapide des ovocytes, qui ne s'observe que lorsque les aloses ont atteint les zones de frayère et lorsque les conditions environnementales ont évolué (température, rassemblement des géniteurs). Les ovocytes évoluent alors en quelques jours, les stades ultimes IV ne s'observent que pour la fraction des ovocytes qui va être expulsée dans la même nuit. Chez les mâles, les tubes séminifères sont caractérisés par un nombre très important de spermatozoïdes libres dans la lumière centrale.

Il semble donc que contrairement au saumon migrateur anadrome qui présente aussi un jeûne synchronique, qui migre et réalise simultanément la maturation gonadique (GREENE, 1912, 1926), l'alose sépare ces deux processus. Elle se déplace d'abord en utilisant l'énergie emmagasinée dans le muscle et le foie sous forme de graisse et de glycogène, la gonade étant "stabilisée" en début de vitellogenèse exogène chez la femelle. Dès qu'elle est bloquée par un obstacle physique ou qu'elle s'est fixée sur une frayère, l'alose accélère sa maturation gonadique, en profitant de la réduction des dépenses liés à la nage. L'énergie nécessaire à la maturation semble provenir de l'activité

hépatique car à Lamagistère l'état du muscle ne semble plus apte à fournir le matériel et l'énergie nécessaires.

La principale conclusion est l'insensibilité directe de ces processus vis-à-vis du facteur salinité qui était a priori la principale stimulation exercée sur l'alose.

3. Le cycle reproducteur des mâles de Téléostéens est dominé par deux événements: la spermatogenèse et la spermiation. Suivant les espèces, ces deux phases peuvent être en continuité (chez la truite et la tanche) ou séparées (chez la carpe et le brochet) par une période d'attente hivernale.

Chez l'alose, la spermatogenèse est commencée dès le départ de la migration en avril et l'émission du sperme a lieu sur les frayères en juillet. La spermatogenèse et la spermiation sont donc en continuité. Au départ de la migration à Royan, nous avons observé les différentes générations de cellules germinales, spermatozoïdes compris. Ces spermatozoïdes sont stockés dans les tubes séminifères durant toute la durée de la migration. En faisant appel aux données bibliographiques, cette conservation et l'immobilisation des spermatozoïdes pourraient être assurées par un environnement ionique particulier dans le liquide séminal.

A Lamagistère, sous l'influence de l'environnement de la frayère et de l'excitation du groupe d'aloses lors des "jeux" qui commencent dès la tombée de la nuit, la spermiation est synchronisée avec la ponte des aloses femelles.

La présence de quelques spermatocytes I aux côtés des spermatozoïdes dans les tubes séminifères d'aloses parvenues aux frayères, pourrait contribuer à l'étalement de la reproduction des mâles en liaison avec la mise en évidence de pontes fractionnées chez les femelles.

4. La présente étude met en évidence une évolution ovocytaire marquée par:

- de nombreux ovocytes aux stades II et III en début de migration (Royan) en avril,
- une majorité d'ovocytes au stade III à l'arrivée sur les frayères (Lamagistère) en mai et juin,

- une majorité d'ovocytes aux stades III et IV sur les frayères en juillet.

5. De nombreux auteurs ont remarqué que le stade IV pouvait se découper en 2 phases principales:

- la première, correspondant à la migration périphérique du noyau, serait une phase de "blocage" ovocytaire;
- la seconde voit s'installer un phénomène de coalescence; les globules vitellins fusionnent en vésicules de grande taille.

Nous avons retrouvé ces deux étapes chez l'alose. Mais au phénomène de coalescence, s'ajoute la disparition progressive des cristaux formés au cours du stade III. Ce phénomène a pour point de départ la zone centrale de l'ovocyte et débute au cours de cette deuxième étape.

Il nous a semblé opportun de proposer d'adopter une étape supplémentaire (stade IVc) chez l'alose qui serait marquée par l'augmentation de la taille de l'ovocyte; les vésicules dorénavant homogènes peuvent atteindre la taille de 250 μm . Les vacuoles corticales n'occupent plus qu'une zone réduite à la périphérie de l'ovocyte.

Ces différents phénomènes, caractérisant le stade IV, peuvent être considérés comme critère d'accomplissement de la maturation ovocytaire.

6. Ce sont des événements environnementaux propres à la frayère qui induiraient chez l'alose femelle le stade IVa: c'est-à-dire, la migration périphérique du noyau. Les ovocytes à ce stade pourraient rester sans évolution en attendant les différents stimuli nécessaires pour atteindre les stades suivants.

D'après nos observations sur la frayère, ces stimuli pourraient être: en plus de la température favorable, d'ordre lumineux (nuit) et/ou d'ordre comportemental (résultant de l'excitation du groupe d'aloses à partir de la tombée de la nuit). Ceci nous permettrait d'expliquer le fait observé antérieurement selon lequel par conditions thermiques favorables, tout obstacle à la migration, en regroupant suffisamment de géniteurs, provoque des pontes sur une frayère proche déjà surpeuplée, ou sur une zone peu propice à la ponte. A partir de ce moment là, ces aloses renonceraient à poursuivre la migration.

Cette hypothèse accorderait donc au facteur social que constitue le regroupement d'animaux, un rôle important à côté de celui de la température connu depuis longtemps. Ces résultats nous conduisent à conseiller d'éviter tout ralentissement au début de la migration des aloses en supprimant tous les obstacles si on veut voir se peupler utilement de nouvelles frayères en amont.

7. Cette recherche à caractère essentiellement appliqué a permis de mettre en évidence des éléments qui peuvent orienter des recherches plus fondamentales. On a déjà mentionné plus haut l'absence de l'influence notable du changement de salinité sur la maturation gonadique. D'autres observations nous paraissent intéressantes dans la mesure où elles intéressent un poisson "sauvage", qu'on ne sait pas encore stabuler en laboratoire.

Cette recherche de thèse pourrait susciter d'autres études sur le déterminisme de l'accélération finale de la maturation ovocytaire et le déclenchement de la spermiation, afin de comprendre comment se fait l'étalement des pontes dans la saison.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ABOUSSOUAN A. & J. LAHAYE, 1979. - Les potentialités des populations ichtyologiques. Fécondité et ichtyoplancton. *Cybium*, 6: 29-46.

AIDA K., H. HIROSE & M. YOKOTE, 1973. - Physiological studies on gonadal maturation of fishes. II. Histological changes in the liver cells of ayu following gonadal maturation and estrogen administration. *Bull. Jap. Soc. Fish.*, 39: 1107-1115.

ANDERSON E., 1967. - The formation of primary envelope during oocyte differentiation in Teleost. *J. Cell Biol.*, 35: 193-212.

ANDERSON E., 1968. - Cortical alveoli formation and vitellogenesis during oocyte maturation in the pipefish, *Syngnathus fuscus*, and the killifish, *Fundulus heteroclitus*. *J. Morphol.*, 125: 23-60.

ANDRE J., 1962. - La formation de mitochondries nouvelles dans les spermatocytes de rat. Vth Int. Congr. Electr. Microsc. Philadelphie, 2:00-1.

A.O.A.C., 1965. - Official methods of analysis. Association of Agriculture chemists. 10th ed., Washington DC.

ARNDT E.A., 1956. - Histologische und Histochemische Untersuchungen über die Oogenese und bipolare Differenzierung von Süßwasser-Teleosteern. *Protoplasma*, 47: 1-36.

BALINSKY B.I. & R.J. DEVIS, 1963. - Origin and differentiation of cytoplasmic structures in the oocytes of *Xenopus laevis*. *Acta Embryol. Morphol. Exp.*, 6: 55-108.

BARETS A., 1961. - Contribution à l'étude des systèmes moteurs "lent" et "rapide" du muscle latéral des Téléostéens. *Arch. Anat. Microsc. Morphol. Exp.*, 50: 91-187.

BAYNES S.M. & A.P. SCOTT, 1985. - Seasonal variations in parameters of milt production and in plasma concentrations of sex steroids of male rainbow trout *Salmo gairdneri*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 57: 150-160.

BEAUDELIN P., 1987. - Les méfaits des extractions de galets de Garonne. *Revue Adour-Garonne*, 34: 10-13.

BELAUD A., R. DAUTREY, R. LABAT, J.P. LARTIGUE & P. LIM, 1985. - Observations sur le comportement migratoire des aloses (*Alosa alosa* L.) dans le canal artificiel de l'usine de Golfech. *Annls. Limnol.*, 21(2): 161-172.

BELAUD A. & R. LABAT, 1991. - La ponte d'un poisson migrateur de la Garonne: La grande Alose *Alosa alosa* L. *Ichthyophysiologicala acta*, 14: 123-126.

BELAUD A. & R. LABAT, 1992. - Etude ichthyologique préalable à la construction d'un dispositif de franchissement du barrage de Golfech par les poissons migrateurs de la Garonne. *Hydroécol. appl.* (sous presse).

BENGEN D.G., 1992. - Contribution à la typologie fonctionnelle des bras morts de la Garonne. Approches physico-chimique et ichthyologique. Thèse de doctorat, INP Toulouse, 164p.

BENGEN G., J. KUGLER & J. PEQUIGNOT, 1991. - Etude des ovocytes d'*Alosa alosa* L. (Clupeidae) au cours de sa migration anadrome en Garonne. *Cybium*, 15 (3): 229-238.

BILLARD R., 1969. - Ultrastructure comparée des spermatozoïdes de quelques poissons Téléostéens. In: *Comparative spermatology*. Quaderno n° 137, 71-79, Baccetti éd.

BILLARD R., 1970. - La spermatogénèse de *Poecilia reticulata*. IV. La spermiogénèse. Etude ultrastructurale. *Ann. Biol. Anim., Biochim., Biophys.*, 10: 493-510.

BILLARD R., B. BRETON, A. FOSTIER, B. JALABERT & C. WEIL, 1978. - Endocrine control of the Teleost reproductive cycle and its relation to external factors: Salmonid and Cyprinid models. In *Comparative endocrinology* (P.J. GAILLARD & H.H. BOER eds.), Elsevier. Nord Holland, 37-48.

BILLARD R., A. FOSTIER, C. WEIL & B. BRETON, 1982. - Endocrine control of spermatogenesis in Teleost fish. *Can. J. Fish. Aquat.*, 39: 65-79.

BILLARD R., 1986. - Spermatogenesis and spermatology of some Teleost fish species. *Reprod. Nutr. Dév.*, 26 (4): 877-920.

BILLARD R., 1987. - Testis growth and spermatogenesis in Teleost fish; the problem of the large interspecies variability in testis size. In *Proc. 3rd Int. Symp. on the Reproductive Physiology of Fish* (D.R. IDLER; L.W. CRIM & J.M. WALSH, eds.), St. John's, Newfoundland, 183-186.

BRUSLE S., 1980. - Fine structure of early previtellogenic oocytes in *Mugil (Liza) auratus* Risso, 1810 (Teleostei, Mugilidae). *Cell Tiss. Res.*, 207: 123-134.

BRUSLE S., 1982. - Contribution à la connaissance de la sexualité de poissons Téléostéens marine gonochoriques (Mugillidés) et hermaphrodites (Serranidés). Thèse doct. Etat, Perpignan, 360p.

BRUSLE S., 1985. - Fine structure of oocytes and their envelopes in *Chelon labrosus* and *Liza aurata* (Teleostei, Mugilidae). *Zool. Sci.*, 2: 681-693.

BULOW F.J., M.E. ZEMAN, J.R. WINNINGHAM & W.F. HUDSON, 1981. - Seasonal variation in RNA-DNA ratios and in indicator of feeding, reproduction, energy storage, and condition in a population of bluegill (*Lepomis macrochirus*) Rafinesque. J. Fish Biol., 18: 237-244.

CAPORICCIO B, 1976. - Etude ultrastructurale et cytochimique de l'ovogenèse du Loup (*Dicentrarchus labrax* L.). Thèse 3ème cycle. USTL Montpellier, 87p.

CASSOU-LEINS F. & J.J. CASSOU-LEINS, 1981. - Recherches sur la biologie et l'halieutique des migrateurs de la Garonne et principalement de l'Alose, *Alosa alosa* L. Thèse de 3ème cycle, INP Toulouse, 212p.

CASSOU-LEINS F. & J.J. CASSOU-LEINS, 1990. - La frayère d'alose feinte (*Alosa fallax*) de Tartifume. Rapp. Conseil général de Gironde, 34p.

CASTELNAUD G., 1988. - L'opération de marquage de l'esturgeon dans l'estuaire de la Gironde (France): une dimension européenne. Conseil Int. pour l'exploration de la mer, Comité des poissons anadromes et catadromes, paper CM 1988/28, 11p.

CASTELNAUD G. & D. BABIN, 1990. - La pêche professionnelle aux filets et aux engins dans les eaux continentales françaises. 2ème partie. Rapport C.E.M.A.G.R.E.F. - Ministère de l'Environnement, 145p.

C.E.M.A.G.R.E.F., 1982. - Etude de surveillance halieutique de l'estuaire de la Gironde, 1979-1980. Rapp. E.D.F./ C.E.M.A.G.R.E.F. div. A.L.A. Bordeaux: 91p.

CHINAREVA I.D. & E.B. KIRCHINSKAJA, 1975. - Electron microscopic study of formation of egg membranes of oocytes of the last year of development in pilled. Arkh. Anat. Histol. Embriol., 68: 94-99.

CLAVERT J., 1950. - Modifications du foie de Pigeon au cours du cycle ovarien. C.R. Soc. Biol., 144: 282-283.

CLEROT J.C., 1976. - Les regroupements mitochondriaux des cellules germinales des poissons Téléostéens Cyprinidés. I. Etude ultrastructurale. J. Ultrastruct. Res., 54: 461-475.

CRIM L.W., E.G. WATTS & D.M. EVANS, 1975. - The plasma gonadotrophin profile during sexual maturation in a variety of salmonid fishes. Gen. Comp. Endocrinol., 27: 62-70.

C.T.G.R.E.F., 1979. Etude halieutique de l'estuaire de la Gironde. Rapp. C.T.G.R.E.F. div. A.L.A. Bordeaux: 189 p.

DAUTREY R. & J.P. LARTIGUE, 1983. - Recherches sur la migration des aloses (*Alosa alosa*) et des truites de mer (*Salmo trutta*) en Garonne (site de Golfech). Thèse de 3ème cycle, INP Toulouse: 212p.

DOUCHEMENT C., 1981. - Les aloses des fleuves français, *Alosa fallax*, Lacépède 1803 et *Alosa alosa*, Linné 1758; biométrie, écobiologie: autonomie des populations. Thèse de 3ème cycle, USTL Montpellier: 377p.

DROLLER M.J. & T.F. ROTH, 1966. - An electron microscope study of yolk formation during oögenesis in *Lebistes reticulatus guppyi*. J. Cell Biol., 28: 209-232.

EIRAS J.C., 1977. - Algumas medilas de protecao do savel (*Alosa alosa* L.) de Rio Douro. Publ. Inst. Zool. Augusto Nobre, Porto, 134: 1-6.

EIRAS J.C., 1981. - Contribuiçào para o conhicimento da biologia de *Alosa alosa* L. Estudo de algumas modificaöes somaticas, fisiogicas et bioquimicas durante a migraçào anadroma no rio Douro. Thèse d'état, Université de Porto, 229p.

ELIE P., B. BOIGONTIER & E. ROCHARD, 1988. - Etude de suivi halieutique de l'estuaire de la Gironde (1987). Rapp. EDF/ CEMAGREF div. ALA Bordeaux: 210p.

E.N.S.A.T., 1990. - Centrale de Golfech. Etude Ichtyologique. Rapport E.D.F., 57p.

E.N.S.A.T., 1991. - Suivi de la mise en service de la tranche 1. Etude Ichtyologique. Rapport E.D.F., 90p.

E.N.S.A.T., 1992. - Suivi de la centrale nucléaire de Golfech. Etude de l'ichtyofaune. Rapport E.D.F., 154p.

ERHARDT H., 1978. - Elektronenmikropische untersuchungen an den Eihüllen von *Lutjanus analis* (Cuvier & Valenciennes, 1828) (Lutjanidae, Perciformis, Pisces). Biol. Zentralbl., 97: 181-187.

ESCAFFRE A.M. & R. BILLARD, 1976. - Le cycle spermatogénétique du gardon *Rutilus rutilus*. Cah. Lab. Montereau, 3: 43-46.

ESCOUFIER Y., 1974. - Cours de statistique et informatique appliquées. Document multicopié. USTL, Montpellier.

FATIO V, 1890. - Faune des Vertébrés de la Suisse. Vol. V, Poissons, 2^e partie.

FOLCH R., M. LEES & G.H.S. STANLEY, 1957. - A simple method for the isolation and purification of total lipides from animal tissues. J. Biol. Chem., 226: 497-509.

FORBERG K.G., 1982. - A histological study of development of oocytes in capelin, *Mallotus villosus villosus* (Müller). J. Fish Biol., 20: 143-154.

FORTUNE M., 1988. - Usages passés et écologie de la Garonne. Thèse de doctorat, INP Toulouse, 162p.

FOERSTER J.W. & J.P. REAGAN, 1977. - Management of the northern Chesapeake Bay American shad. Biol. Conserv. Netherl., 3: 179-201.

FOUCART T., 1984. - Analyse factorielle de tableaux multiples. Masson, Paris, 185p.

FURNESTIN J. & A. VINCENT, 1958. - Variations des branchiospines dans le genre *Alosa*. C.R. Hebd. Acad. Sci., 246 (3): 3376.

GABE M., 1968. - Techniques histologiques. Masson & Cie, eds., 1113p.

GAS N., 1976. - Cytophysiologie de l'appareil digestif et du tissu musculaire de la carpe modifications structurales et fonctionnelles induites par le jeûne et la réalimentation. Thèse d'état, Univ. Paul Sabatier, Toulouse, 227p.

GERICKE A.M., 1946. - The nutrition of Poultry. Bull. De P. Agric. South. Africa, 260p.

GOETZ F.W., A.Y. FOSTIER, B. BRETON & B. JALABERT, 1987. - Hormonal changes during meiotic maturation and ovulation in the brook trout (*Salvelinus fontinalis*). Fish Physiol. Biochem., 3: 203-211.

GOTTING K.J., 1966. - Zur Feinstruktur der Oocyten mariner Teleosteer. Helgoländer wiss. Meeresunters, 13: 118-170.

GOTTING K.J., 1967. - Der follicel und die peripheren Strukturen der Oocyten der Teleosteer und Amphibien. Z. Zellforsch., 79: 481-491.

GOURENE G., 1988. - Révision systématique des clupéidés d'eau douce de l'ouest et du centre Africain: Morphologie, biométrie, ostéologie et zoogéographie des genres *Pellonula*, *Odaxothrissa*, *Cynothrissa*, *Poecilothrissa* et *Microthrissa*. Thèse de doctorat, INP Toulouse, 263p.

GREENE C.W., 1912. - A new type of fat storing muscle in the salmon, *Onchorhynchus tshawyscha*. Am. J. Anat., 13: 175-218.

GREENE C.W., 1926. - The physiology of spawning migration. Physiol. Rev., 6: 201-241.

GRIER H.J., 1981. - Cellular organization of the testis and spermatogenesis in Fishes. Amer. Zool., 21, 345-357.

GRIERSON J.P. & A.C. NEVILLE, 1981. - Helicoidal architecture of fish eggshell. Tiss. Cell, 13(4): 819-830.

GURAYA S.S., 1982. - Recent progress in the structure, origin, composition, and function of cortical granules in animal egg. *Int. Rev. Cytol.*, 78: 257-360.

GURAYA S.S., 1986. - The cell and molecular biology of fish oogenesis. *Monographs in developmental biology* (H.W. SAUER, ed.) Karger, Basel. 223p.

HOAR W.S., D.J. RANDALL & E.M. DONALDSON (eds.), 1983. - *Fish Physiology*, Vol.IX: Reproduction. Part A: Endocrine Tissues and hormones. Academic Press, London, 483p.

HOESTLANDT H., 1958. - Reproduction de l'alose atlantique (*Alosa alosa*, Linné) et transfert au bassin méditerranéen. *Verh. Internat. Ver. Limnol.*, XIII: 736-742.

HOFFMAN R., P. WONDRAK & W. GROTH, 1980. - Seasonal anatomical variations in the testes of European pike, *Esox lucius* L. *J. Fish Biol.*, 16: 475-482.

IDLER D.R. & I. BITNERS, 1959. - Biochemical studies on Sockeye Salmon during spawning migration. V. Cholesterol, fat, protein and water in the body of the standard fish. *J. Fish. Res. Bd Can.*, 16(2): 235-241.

JONES J.W., 1940. - Histological changes in the testes in the sexual cycle of the male salmon parr (*Salmo salar* L. juv.). *Proc. R. Soc. Ser. B.*, 128: 499-509.

KARNOVSKY M.J., 1965. - A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolarity for use in electron microscopy. *J. Cell Biol.*, 27: 137a-138a.

KARTAS F. & J.P. QUIGNARD, 1984. - La fécondité des poissons téléostéens. *Collection de Biologie des Milieux Marins* 5, Masson, Paris, 121p.

KOLDRAS M, K. BIENIARZ & D.E. KIME, 1990. Sperm production and steroidogenesis in testes of the common carp, *Cyprinus carpio* L., at different stages of maturation. *J. Fish Biol.*, 37: 635-645.

KORFSMEIER K.H., 1966. - Zur genese des Dottersystems in der Oocyte von *Brachydanio rerio*. Autoradiographische Untersuchungen. *Z. Zellforsch.*, 71: 283-296.

KUDO S., 1969. - Electron microscopic observation on the developing oocytes of the crucian, *Carassius carassius*. *Gunma Med. Sci. Jap.*, 17-18: 104-131.

KYLE A.L., N.E. STACEY & R.E. PETER, 1982. - Sexual stimuli associated with increased gonadotrophin and milt levels in goldfish. In *Proc. Int. Symp. on Reproductive Physiology of Fish* (C.J.J. RICHTER & H.J.Th. GOOS, eds.), Pudoc, Wageningen, Netherlands, 240.

LAHAYE J., 1960. - Croissance et maturation des ovocytes chez la forme totalement adaptée aux eaux douces de l'alose marocaine (*Alosa alosa* L.). Evolution cytologique. Stades sexuels et cycle biologique. Rev. Trav. Inst. Pêches Marit., 24(4): 499-511.

LANGE R.H., H.P. RICHTER, R. RIEHL, K. ZIEROLD, T. TRANDABURU & G. MAGDOWSKI, 1983. - Lipovitellin-phosvitin crystals with orthorombic features: thin-section electron microscopy, gel electrophoresis, and microanalysis in Teleost and amphibian yolk platelets and a comparison with other vertebrates. J. Ultrastruc. Res., 83:122-140.

LEBART L. & J.P. FENELON, 1971. - Statistique et informatique appliquées. Dunod, Paris, 426p.

LE CLERC M., 1941. - Note sur des essais de multiplication artificielle de l'alose dans le bassin de la Loire. Bull. Fr. Piscic., 123: 27-37.

LE CREN E.D., 1951. - The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch (*Perca fluviatilis*). J. Anim. Ecol., 20: 201-219.

LE MENN F., 1982. - Ultrastructure of cellular and non-cellular layers surrounding the oocyte of Teleostean *Gobius niger* L.: preliminary observation. In Proc. Int. Symp. on Reproductive Physiology of Fish (C.J.J. RICHTER & H.J.Th. GOOS, eds.), Wageningen, Netherland, 198p.

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

LILEY N.R., J.R. CARDWELL & Y. ROUGER, 1987. - Current status of hormones and sexual behaviour in fish. In Proc. 3rd Int. Symp. on Reproductive Physiology of Fish (D.R. IDLER; L.W. CRIM & J.M. WALSH, eds.), St. Johns, Newfoundland, 142-149.

LILEY N.R. & Y. ROUGER, 1990. - Plasma levels of gonadotropin and $17\alpha,20\beta$ -hydroxy-4-pregnen-3-one in relation to spawning behaviour of rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum). J. Fish Biol., 37: 699-711.

LONNING S., 1972. - Comparative electron microscopic studies of Teleostean eggs with special reference to the chorion. Sarsia, 49: 41-48.

LOPES R.A., H.S. LEME DOS SANTOS, J.R.V. COSTA, M.G. PELIZARO & N. COSTAGNOLI, 1982. - Histochemical study of oocyte zona radiata of the lambari *Astyanax bimaculatus lacustris* (Osteichthyes: Characidae). Zool. Anz., 208: 265-268.

LOVE R.M., 1970. - The chemical biology of fishes. Academic Press, London & New York, 547p.

MANO Y. & M. YOSHIDA, 1969. - A novel composition of phosphatins from salmon and trout roe. J. Biochem., 66: 105-108.

MATTEI X., 1969. - Contribution à l'étude de la spermiogenèse et des spermatozoïdes de poissons par la méthode de la microscopie électronique. Thèse Doct. Etat., Montpellier, 148p.

MATTEI C. & MATTEI X., 1978. - La spermiogenèse d'un poisson Téléostéen (*Lepodogaster lepodogaster*). I. La spermatide. Biol. Cell., 32: 257-266.

MATSUYAMA M, Y. NAGAHAMA & S. MATSUURA, 1991. Observations on ovarian follicle ultrastructure in the marins Teleost, *Pagrus major*, during vitellogenesis and oocytes maturation. Aquaculture, 92(1): 67-82.

MEDFORD B.A. & W. MACKAY, 1978. - Protein and lipid content of gonads, liver, and muscle of the northern pike (*Esox lucius*) in relation to gonad growth. J. Res. Bd Can., 35: 213-219.

MELLINGER J, 1966. - Etude biométrique et histophysiologique des relations entre les gonades, le foie et la thyroïde chez *Scylliorhinus caniculus* (L.). Contribution à l'étude des caractères sexuels secondaires des chondrichthyens. Cah. Biol. Mar., VII: 107-137.

MENESSON-BOISNEAU C., P. BOISNEAU & J.L. BAGLINIERE, 1986. - Premières observations sur les caractéristiques biologiques des adultes de grande alose (*Alosa alosa* L.) dans le cours moyen de la Loire. Acta V. ecol., 7 (4): 337 - 353.

MOSER H.G., 1967. - Seasonal histological changes in gonads of *Sebastes paucispinis* Ayres, an ovoviviparous Teleost (family Scorpaenidae). J. Morphol., 123: 329-354.

NAGAHAMA Y., 1983. - The functional morphology of Teleost gonads. In Fish Physiology, vol IX (A): Reproduction (W.S. HOAR, D.J. RANDALL & E.M. DONALDSON, eds.), Academic Press, London, 223-276.

NG. T.B. & D.R. IDLER, 1983. - Yolk formation and differentiation in Teleost fishes. In Fish Physiology, vol. IX (A): Reproduction. (W.S. HOAR, D.J. RANDALL & E.M. DONALDSON, eds.), Academic Press, London, 373-404.

NICANDER L. & L. PLOEN, 1969. - Fine structure of spermatogonia and primary spermatocytes in rabbits. Z. Zellforsch., 99: 221-234.

PEUTE J., M.H. VAN DER GAAG & J.G.D. LAMBERT, 1978. - Ultrastructure and lipid content of liver of the zebra fish *Brachydanio rerio* related to vitellogenin synthesis. *Cell Tiss. Res.*, 186: 297-308.

QUIGNARD J.P. & C. DOUCHEMENT, 1991. *Alosa alosa* (Linnaeus, 1758). In: The freshwater fishes of Europe, vol.2: Clupeidae, Anguillidae (H. HOESTLANDT, ed.), Aula verlag, Wiesbaden, 88-126.

RAMEYE L., A. KIENER, C.P. SPILLMAN & J. BIOUSSE, 1976. - Aspects de la biologie de l'alose du Rhône. Pêches et difficultés croissantes de ces migrations. *Bull. Fr. Pisc.*, 263: 50-56.

RAVERET-WATTEL C., 1907. - La pisciculture. Kliencksieck ed., Paris, vol.2, 508p.

RIEHL R., 1977. - Parakristalline Körper in jungen Oocyte der Schmerle *Noemacheilus barbatulus* L. (Teleostei, Cobitidae). *Z. Naturforsch.*, 32: 305-306.

RIEHL R., 1978. - Licht und elektronenmikroskopische untersuchungen an den oocyten der Süßwasser Teleosteer *Noemacheilus barbatulus* (L.) und *Gobio gobio* (L.) (Pisces, Teleostei). *Zool. Anz.*, 201:113-121.

ROGUET M., 1983. - Bilan et perspectives du "plan saumon". Le retour du saumon. *Rev. Adour-Garonne*, 26: 3-9.

ROGUET M., 1986. - La restauration des poissons migrateurs dans le bassin de l'Aveyron. *Rev. Adour-Garonne*, 33: 12-17.

ROOSEN-RUNGE E.C., 1977. - The process of spermatogenesis in animals. *Dev. Cell Biol. Ser. No.5*. Cambridge Univ. Press, London & New York.

ROULE L., 1922. - La migration reproductrice et la protandrie de l'alose feinte. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, 10 (5): 61-76.

SABATIE M.R., 1990. - Croissance linéaire de l'alose vraie, *Alosa alosa* Linné, 1758 (Clupeidae), dans l'oued Sebou (Façade Nord-Atlantique du Maroc). *Cybiurn*, 14(2): 131-142.

SANCHEZ-RODRIGUEZ M., A.M. ESCAFFRE, S. MARLOT & P. RENAUD, 1978. The spermiation period in the rainbow trout (*Salmo gairdneri*). Plasma gonadotropin and androgen levels, sperm production and biochemical changes in the seminal fluid. *Ann. Biol. Anim. Biochem. Biophys.*, 18: 943-948.

SCHLENK W. & N. KAHMANN, 1937. - Die chemische Zusammensetzung des spermaliquors und ihre physiologische Bedeutung. Untersuchung am Forellensperma. *Biochem. Z.*, 295: 283-301.

SCHMIDT P.J. & D.R. IDLER, 1962. - Steroid hormones in the plasma of salmon at various states of maturation. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 2: 204-214.

SCOTT A.P. & S.M. BAYNES, 1982. - Plasma levels of sex steroids in relation to ovulation and spermiation in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). In *Proc. Int. Symp. on Reproductive Physiology of fish* (C.J.J. RICHTER & H.J.Th. GOOS, eds). Pudoc, Wageningen, Netherlands, 103-106.

SELMAN K. & R.A. WALLACE, 1982. - The inter- and intracellular passage of proteins through the ovarian follicle in teleosts. In *Proc. Int. Symp. on Reproductive Physiology of Fish* (C.J.J. RICHTER & H.J.Th. GOOS, eds). Pudoc, Wageningen, Netherlands, 151-154.

SELMAN K. & R.A. WALLACE, 1989. - Cellular aspects of oocyte growth in Teleosts. *Zool. Sci.*, 6: 211-231.

SERTIER M., P. ELIE & E. ROCHARD, 1990. - Etude de suivi halieutique de l'estuaire de la Gironde. *Rapp. CEMAGREF Bordeaux*, 230p.

SHACKLEY S.E. & P.E. KING, 1977. - Oogenesis in a marine Teleost, *Blennius pholis* L. *Cell Tiss. Res.*, 181: 105-128.

SPILLMANN J., 1961. *Faune de France: 65 poissons d'eau douce*. Féd. Fr. Soc. Sci. Nat., Off. Cnt. Faunis., P. Chevalier, Paris: 303p.

STACEY N.E., P.W. SORENSEN, J.G. DULKA, G.J. VAN DER KRAAK & T.J. HARA, 1987. - Teleost sex pheromones: recent studies on identity and function. In *Proc. 3rd Int. Symp. on the Reproductive Physiology of Fish* (D.R. IDLER, L.W. CRIM & J.M. WALSH, eds.), St. John's, Newfoundland, 150-153.

STAHL A. & C. LERAY, 1961. - L'ovogénèse chez les poissons téléostéens. *Archs. Anat. Microsc.*, 50(2): 251-267.

STEHR C.M., 1982. - The development of the hexagonally structured egg envelope of the C-O sole (*Pleuronichthys coenosus*). M.Sc thesis, Univ. Washington.

STUART-KREGOR P.A.C., J.P. SUMPTER & J.M. DODD, 1981. - The involvement of gonadotrophin and sex steroids in the control of reproduction in the parr and adults of Atlantic salmon *Salmo salar* L. *J. Fish Biol.*, 18: 59-72.

TAVERNY C., 1988. - Tentative d'estimation de la mortalité des juvéniles *Alosa alosa* et *Alosa fallax* engendrée par trois activités humaines dans l'estuaire de la Gironde, 1985-1986. *Symp. CECPI, Göteborg*: 24p.

TESORIERO J.V., 1977. - Formation of the chorion (zona pellucida) in the Teleost, *Oryzias latipes*. II. Polysaccharide cytochemistry of early oogenesis. *J. Histochem. Cytochem.*, 25: 1376-1380.

THIERY J.P., 1967. - Mise en évidence des polysaccharides sur coupes fines en microscope électronique. *J. Microsc.*, 6: 987-1018.

TOURTE M., F. MIGNOTTE & J.C. MOUNOLOU, 1981. - Organization and replication activity of the mitochondrial mass of oogonia and previtellogenic oocytes in *Xenopus laevis*. *Dev. Growth Diff.*, 23: 9-21.

UEDA H., Y. NAGAHAMA, F. TASHIRO & L.W. CRIM, 1983a. - Some endocrine aspects of precocious sexual maturation in amago salmon *Oncorhynchus rhodurus*. *Bull. Jap. Soc. Scient. Fish.*, 49: 587-596.

UEDA H., G. YOUNG, L.W. CRIM, A. KAMBEGAWA & Y. NAGAHAMA, 1983b. - $17\alpha,20\beta$ dihydroxy-4-pregnen-3-one: plasma levels during sexual maturation and *in vitro* production by the testes of amago salmon (*Oncorhynchus rhodurus*) and rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Gen. Comp. Endocrinol.*, 51: 106-112.

UEDA H., O. HIRO, A. HARA, K. YAMAUCHI & Y. NAGAHAMA, 1984. - Changes in serum concentration of steroid hormones, thyroxine, and vitellogenin during spawning migration of chum salmon *Oncorhynchus keta*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 53: 203-211.

ULRICH E., 1969. - Etude des ultrastructures au cours de l'ovogenèse d'un poisson Téléostéen, le danio, *Brachydanio rerio*. *J. microsc.*, 8: 447-478.

VAN BOHEMEN C.G., J.G.D. LAMBERT & J. PEUTE, 1981. Estrogen synthesis in relation to estrons, estradiol, and vitellogenin plasma levels during the reproductive cycle of the female rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 45: 105-114.

VAN DEN HURK R. & J. PEUTE, 1979. - Cyclic changes in the ovary of the rainbow trout, *Salmo gairdneri*, with special reference to sites of steroidogenesis. *Cell Tiss. Res.*, 199: 289-306.

WALLACE R.A. & K. SELMAN, 1981. - Cellular and dynamic aspects of oocyte growth in Teleosts. *Am. Zool.*, 21: 325-343.

WASSERMAN W.J. & L.D. SMITH, 1978. - Oocyte maturation in nonmammalian vertebrates. In *The Vertebrate ovary* (R.E. JONES, ed.), New York & London, 443-468.

WEAKLEY B.S., 1976. - Variations in mitochondrial size and ultrastructure during germ cell development. *Cell Tiss. Res.*, 169: 531-550.

WEEB B.F., 1976. - An autoradiographic study of tritiated uridine incorporation into the larval ovary of *Xenopus laevis*. *Anat. Rec.*, 184: 285-300.

WOURMS J.P., 1976. - Annual fish oogenesis. I. Differentiation of the mature oocyte and formation of the primary envelope. *Dev. Biol.*, 50: 338-354.

YAMAMOTO K., 1955a. - Studies on the formation of fish egg. IV. The chemical nature and origin of the yolk vesicle in the oocytes of the smelt *Hypomesus japonicus*. Annot. Zool. Jap., 28: 233-237.

YAMAMOTO K., 1955b. - Studies on the formation of fish egg. V. The chemical nature and origin of the yolk vesicle in the oocytes of the herring, *Clupea pallasii*. Annot. Zool. Jap., 28: 158-162.

YAMAMOTO K., 1956. - Studies on the formation of fish eggs. III. Localization of polysaccharides in oocytes of *Liopsetta obscura*. J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser., 4(12): 391-399.

YAMAMOTO M., 1964. - Electron microscopy of fish development. III. Changes in the ultrastructure of the nucleus and cytoplasm of the oocyte during its development in *Oryzias latipes*. J. Fac. Sci. Tokyo Univ. Sect. II (10): 335-346.

YAMAMOTO K. & H. ONOZATO, 1968. - Steroid-producing cells in the ovary of the zebra fish, *Brachydanio rerio*. Annot. Zool. Jap., 41: 119-128.

YAMAMOTO K. & I. OOTA, 1967. - Fine structure of yolk globules in the oocyte of the zebra fish, *Brachydanio rerio*. Annot. Zool. Jap., 40: 20-27.

YOUNG G., H. UEDA & Y. NAGAHAMA, 1983. - Estradiol-17 β and 17 α ,20 β -dihydroxy-4-pregnen-3-one production by isolated ovarian follicles of amago salmon (*Oncorhynchus rhodurus*) in response to mammalian pituitary and placental hormones and salmon gonadotrophin. Gen. Comp. Endocrinol., 52: 329-335.

ZAHND J.P., 1959. - Modifications hépatiques liées au cycle ovarien chez deux poissons ovipares: *Xiphophorus helleri* et *Lebistes reticulatus*. Arch. Anat. microsc. morph. exp., 48 (2): 231-260.

PLANCHE 1

Photo A: Alose *Alosa alosa* L. à Agen

Photo B: Alose *Alosa alosa* L. à Lamagistère

PLANCHE 1



PLANCHE 2

Ovocyte prévitellogénétique stade I et ovocytes vitellogénétiques stade II

Photo A: Coloration Mann-Dominici

Ovocyte stade I (▲) (120 μm de diamètre):

Cytoplasme fortement basophile (Cy), noyau (N).

Ovocyte stade II (510 μm de diamètre):

Vacuoles corticales (VC), couche hyaline acidophile en périphérie du cytoplasme ovocytaire (*), membrane basophile sous folliculaire (▲).

Photo B: Coloration APS

Ovocyte stade II (900 μm de diamètre):

Vacuoles APS négatives et acidophiles en position plus centrale (▲), vacuoles corticales APS positives comportant des granules sphériques (VC), couche hyaline APS positive (*), cellules folliculaires (CF).

La barre tracée dans chaque photo représente 50 μm

PLANCHE 2

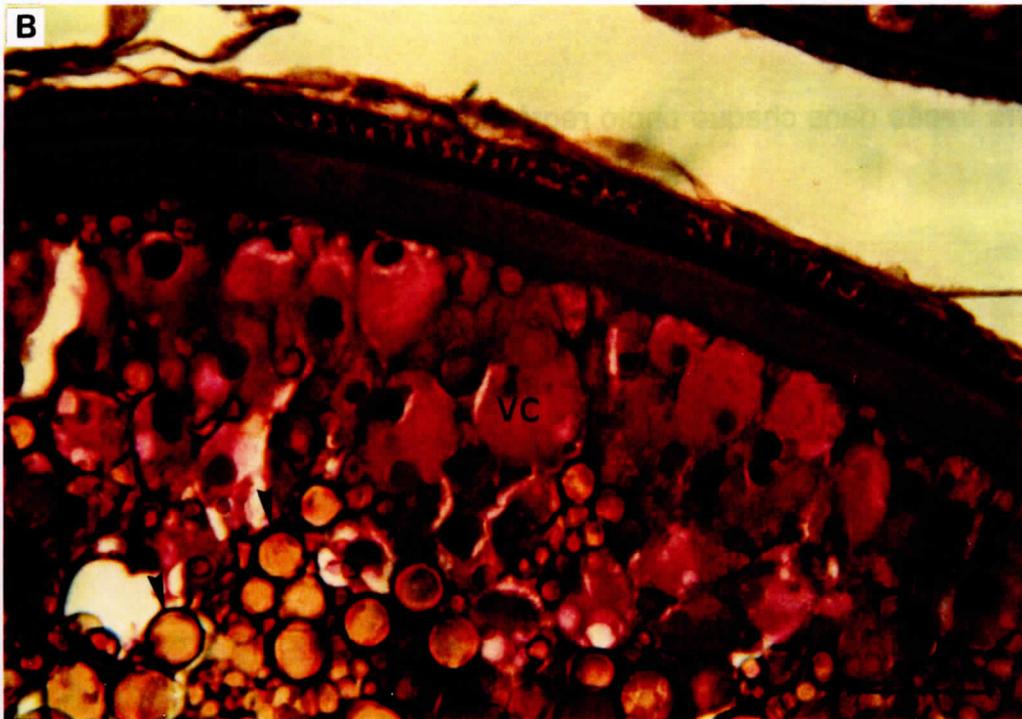
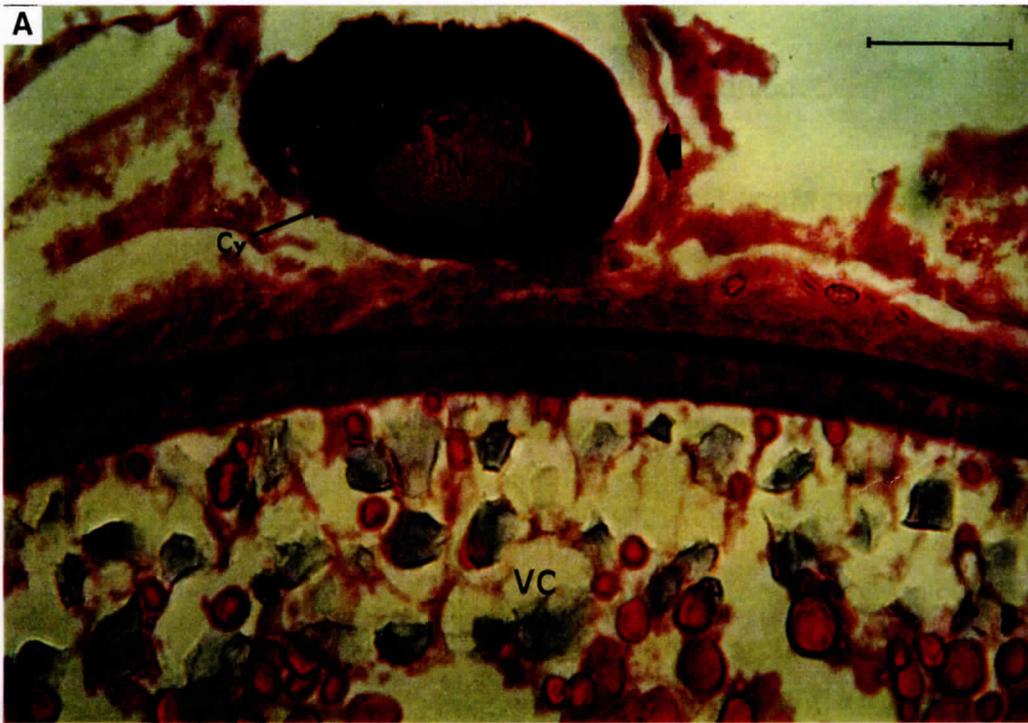


PLANCHE 3

Ovocytes vitellogénétiques stade II et stade III

Photo A: Coloration Mann-Dominici

Ovocyte stade II (870 μm de diamètre):

Cytoplasme finement granuleux, noyau à membrane irrégulière (N) à nombreux nucléoles périphériques (n), vacuoles APS négatives à réaction acidophiles (\blacktriangle), vacuoles corticales légèrement basophiles (VC), cellules folliculaires (CF).

Photo B: Coloration Mann-Dominici

Ovocyte stade III (1070 μm de diamètre):

Vacuoles corticales (VC), Zona Radiata finement striée (ZR), Cellules folliculaires (CF).

La barre tracée dans chaque photo représente 50 μm

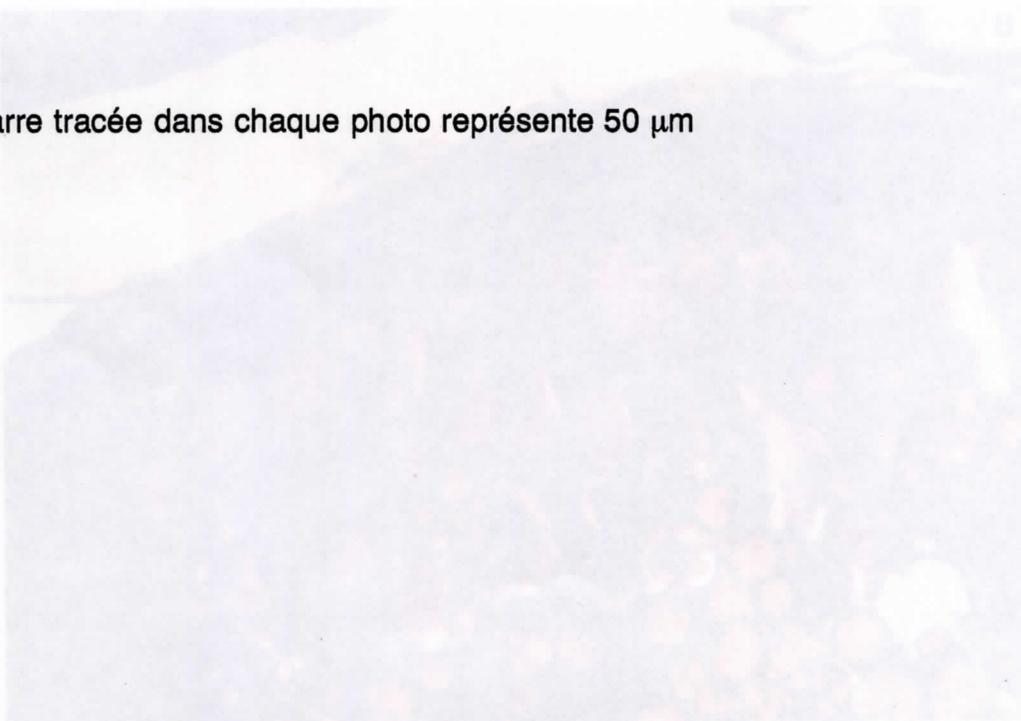


PLANCHE 3

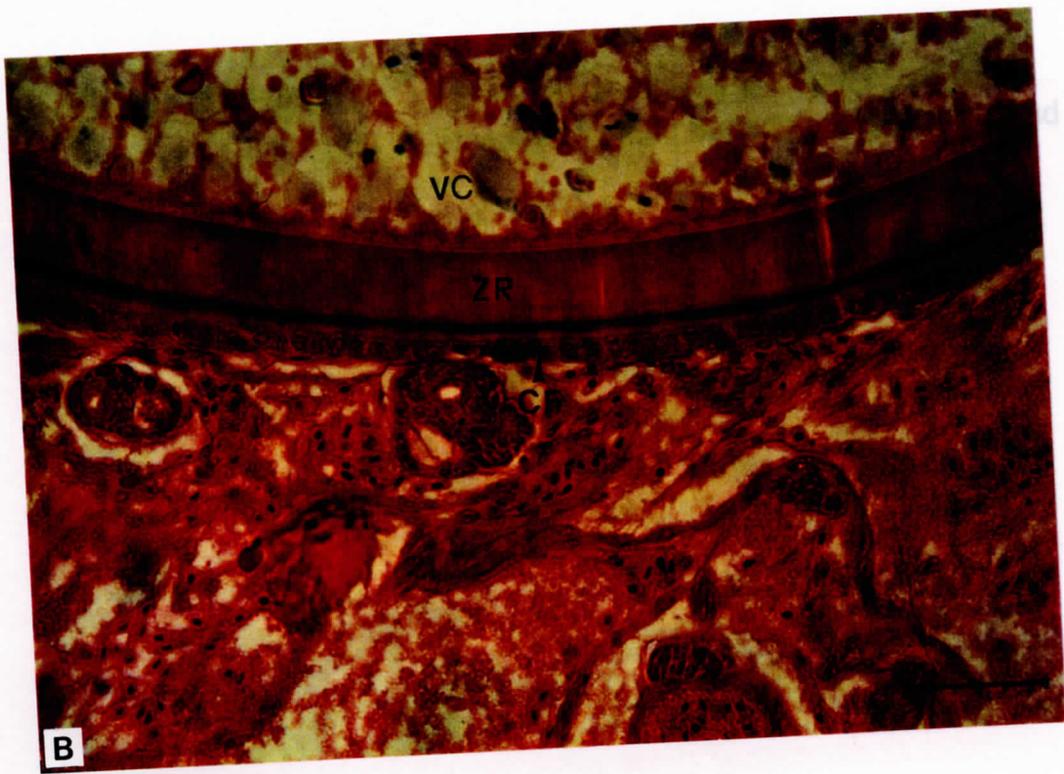
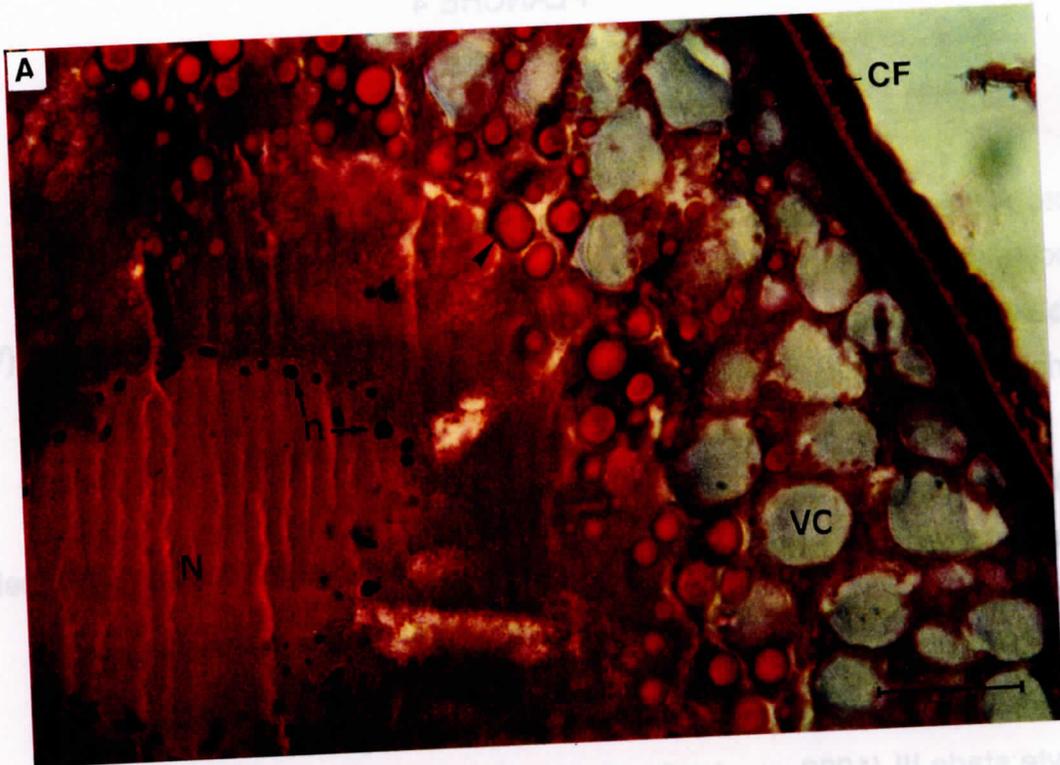


PLANCHE 4

Ovocytes vitellogénétiques stade II et stade III

Photo A (semi fine): Coloration noir Soudan-jaune naphthol S

Ovocyte stade II (540 μm de diamètre):

Globules vitellins protéiques (\blacktriangle), globules lipidiques (*), vacuoles corticales (VC) à matrice soudanophile.

Photo B (semi fine): détail de la photo A

Vacuoles corticales à matrice soudanophile (VC), cellules folliculaires (CF), cellules thécales (TH),

Photo C (semi fine): Coloration noir Soudan-jaune naphthol S

Ovocyte stade III (1230 μm de diamètre):

Vacuoles corticales (VC), Zona Radiata (ZR), cellules folliculaires (CF), cellules thécales (TH).

La barre tracée dans chaque photo représente 20 μm

PLANCHE 4

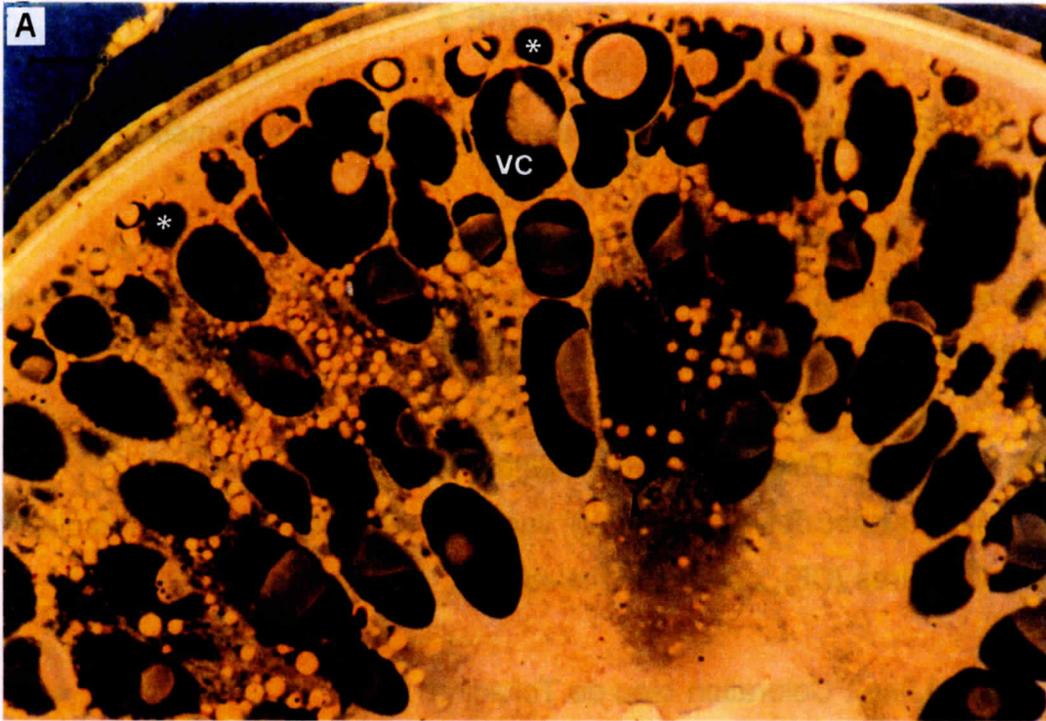


PLANCHE 5

Ovocyte vitellogénétique stade III (1280 μm de diamètre)

Photo A (semi fine): Coloration noir Soudan-jaune naphtol S

Globules vitellins (GV) avec des cristaux, globules lipidiques (*), vacuoles corticales (VC) à matrice soudanophile, Zona radiata (ZR).

Photo B (semi fine): Coloration bleu de Toluidine

Globules vitellins avec des cristaux (GV), vacuoles corticales (VC), Zona Radiata (ZR), cellules folliculaires (CF), cellules thécales (TH).

Photo C (semi fine): Coloration bleu de Toluidine

Certains globules vitellins portent des granulations métachromatiques basophiles (grains rouges).

Photo D (semi fine): Coloration bleu de Toluidine

Détail de globules vitellins portant des grains et des cristaux.

La barre tracée dans chaque photo représente 10 μm

PLANCHE 5

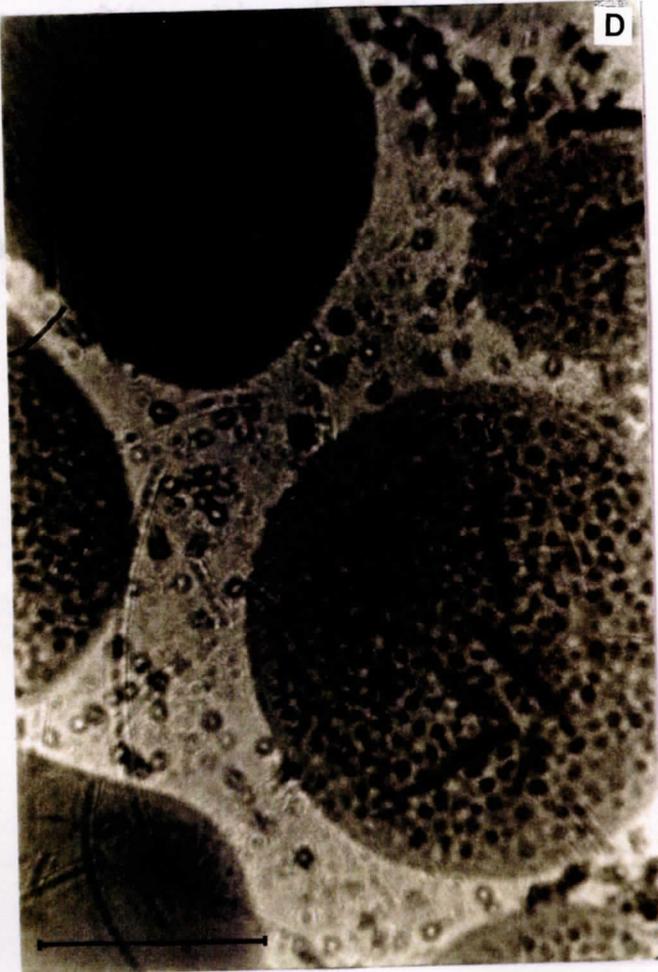
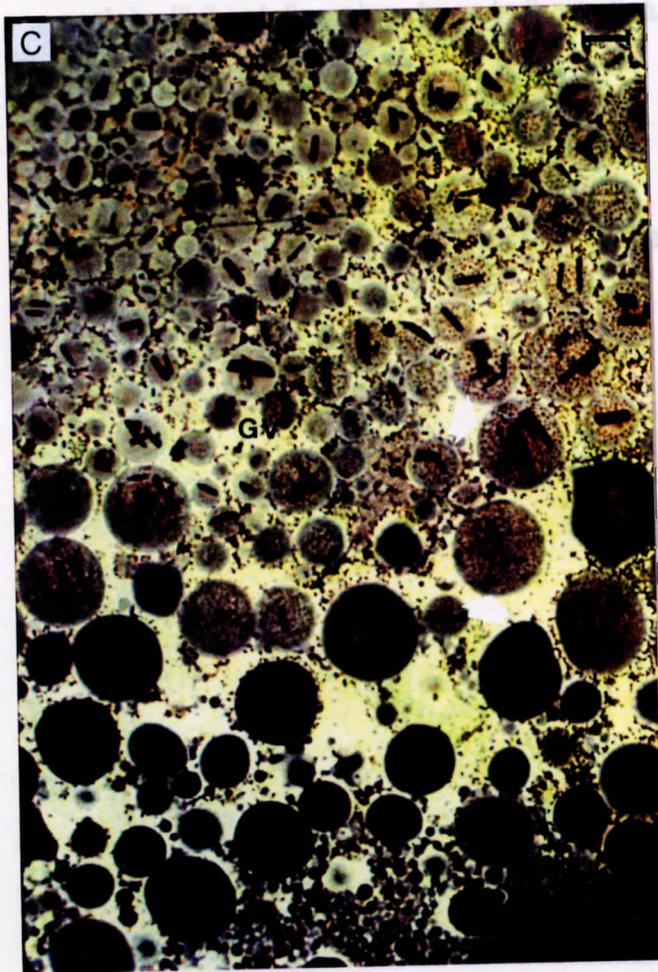
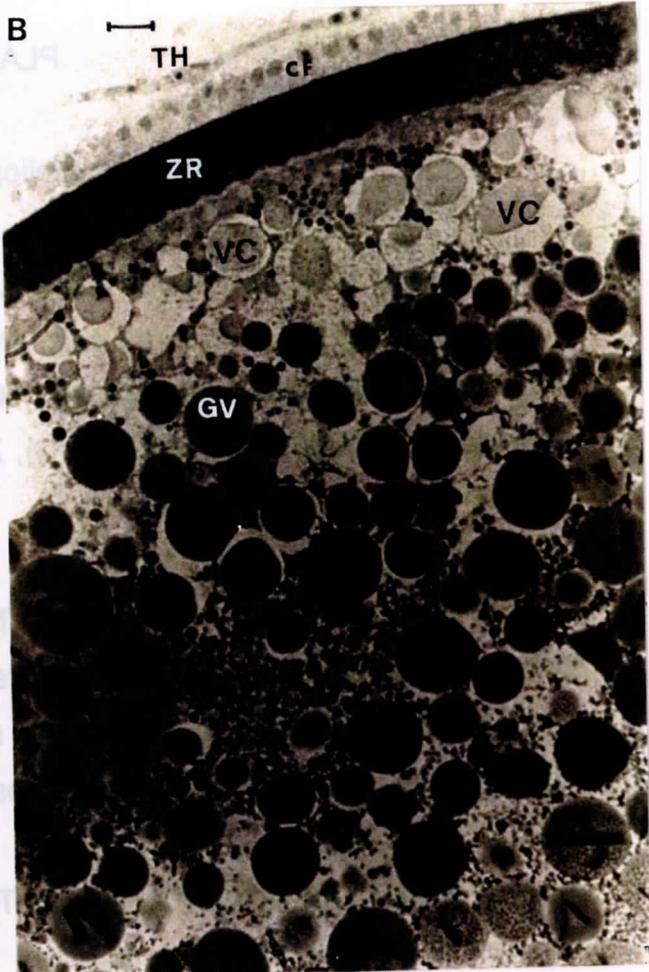
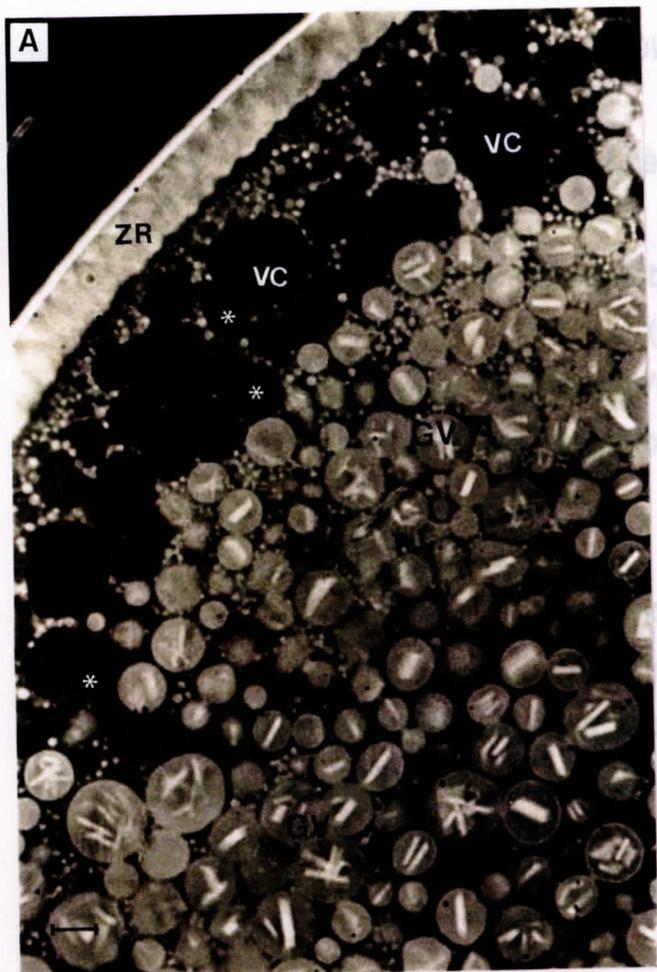


PLANCHE 6

Ovocytes vitellogénétiques stade IV

Photo A (semi fine): Coloration noir Soudan-jaune naphtol S

Ovocyte stade IVa (1450 μm de diamètre):

Globules vitellins avec des cristaux (GV), vésicule germinative (VG), vacuoles corticales à matrice soudanophile (VC), Zona Radiata (ZR).

Photo B (semi fine): Coloration bleu de Toluidine

Ovocyte stade IVb (1530 μm de diamètre):

Les cristaux apparaissant en noir ne sont plus que dans les globules vitellins périphériques. Début de coalescence des globules vitellins de la zone centrale.

Photo C (semi fine): Coloration bleu de Toluidine

Ovocyte "ovulé" (1670 μm de diamètre):

Disparition totale des cristaux et des granulations. Il n'y a plus de cellules folliculaires.

La barre tracée dans chaque photo représente 100 μm

PLANCHE 6

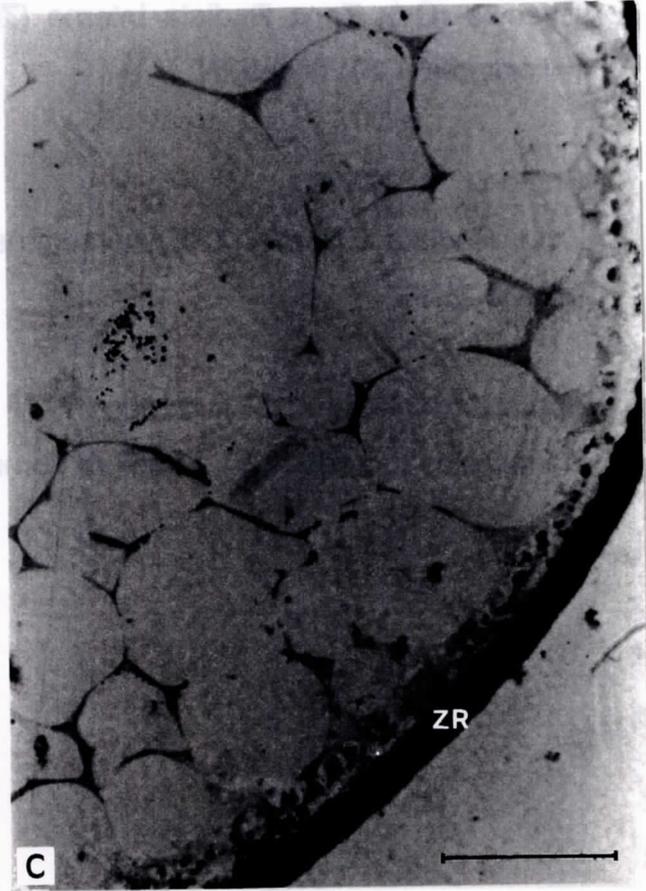
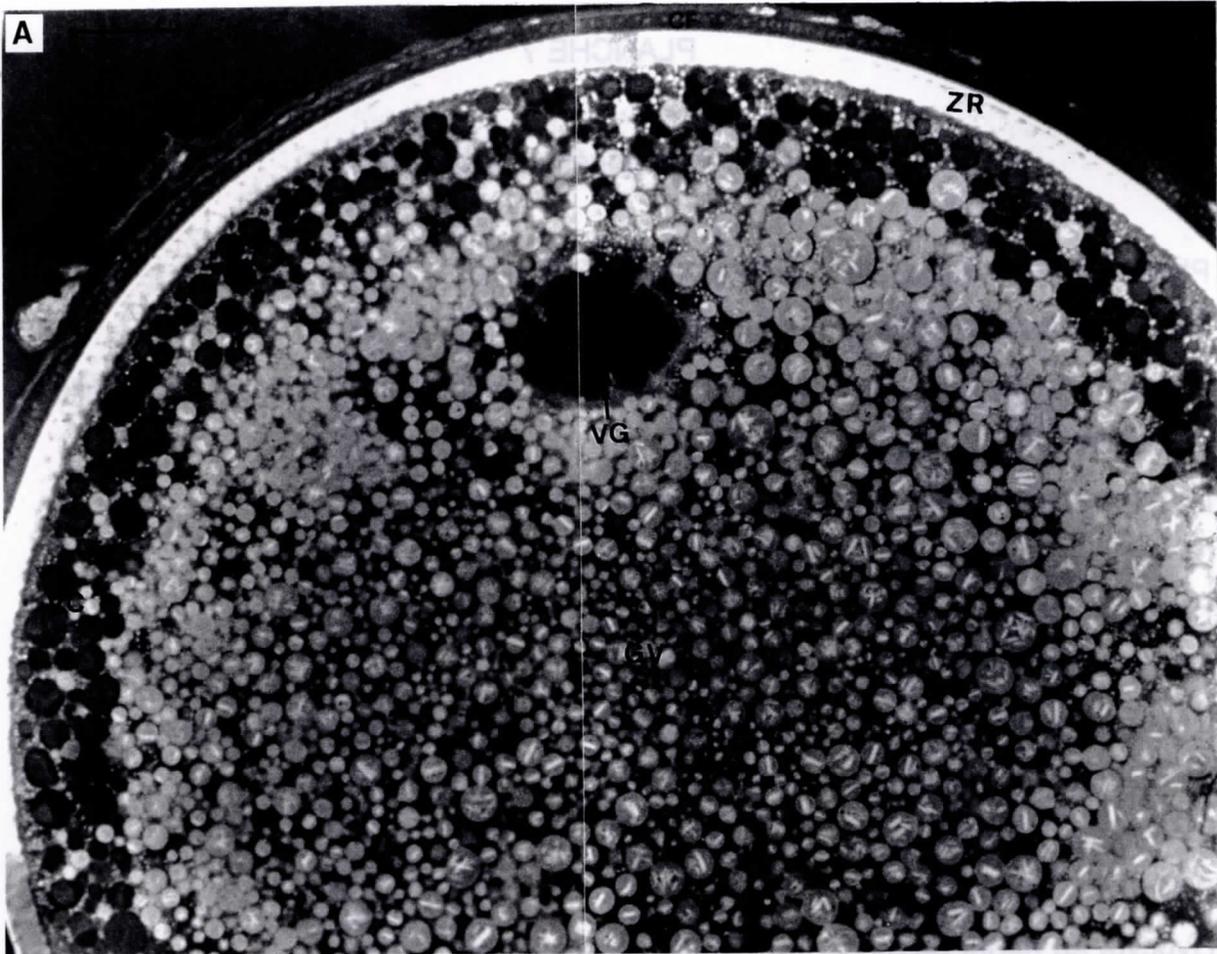


PLANCHE 7

Ovocytes vitellogénétiques stade III

Photo A (semi fine): Coloration bleu de Toluidine

Ovocyte stade III (1020 μm de diamètre):

Vacuoles corticales avec granules sphériques (VC), Zona Radiata (ZR), cellules folliculaires (CF), thèque (TH).

La barre tracée dans cette photo représente 10 μm .

Photo B: x 3500

Ovocyte stade III (1020 μm de diamètre):

Détail du cytoplasme cortical avec vacuoles corticales polysaccharidiques contenant un granule sphérique (*).

Photo C: x 6000

Ovocyte au début de stade III (910 μm de diamètre):

Ovocyte (Ov), Zona Radiata Interne (ZRI), Zona Radiata Externe (ZRE), cellules folliculaires (CF), noyau (N).

Photo D: x 22500

Zona Radiata Externe (ZRE) homogène, canalicules radiaires (\blacktriangle), Zona Radiata Interne (ZRI).

Photo E: détail de ZRI x 22500

Canalicules torsadés (\blacktriangle), structure fibreuse (*).

PLANCHE 7

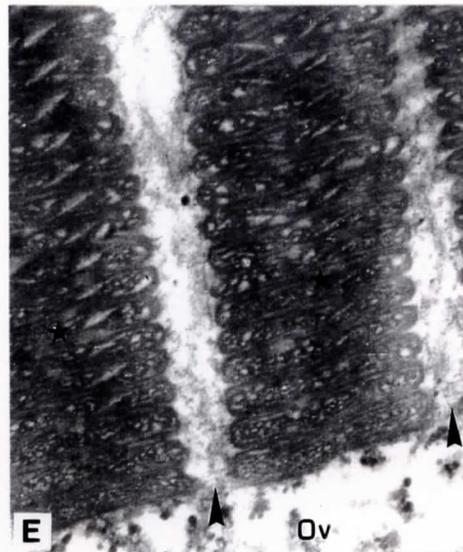
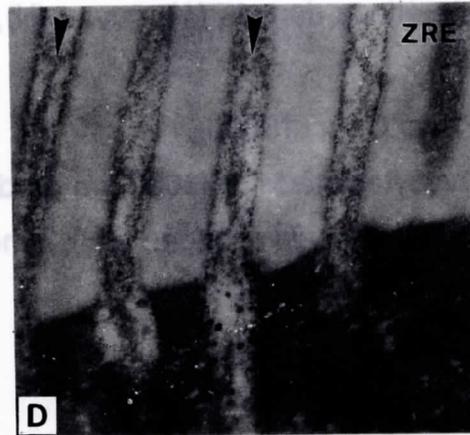
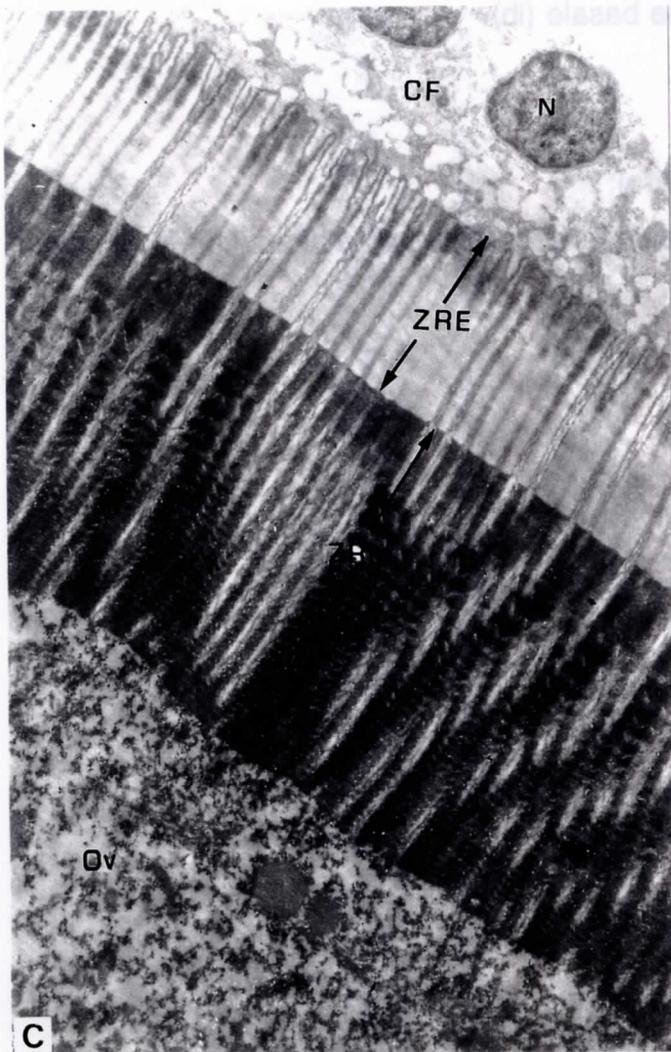
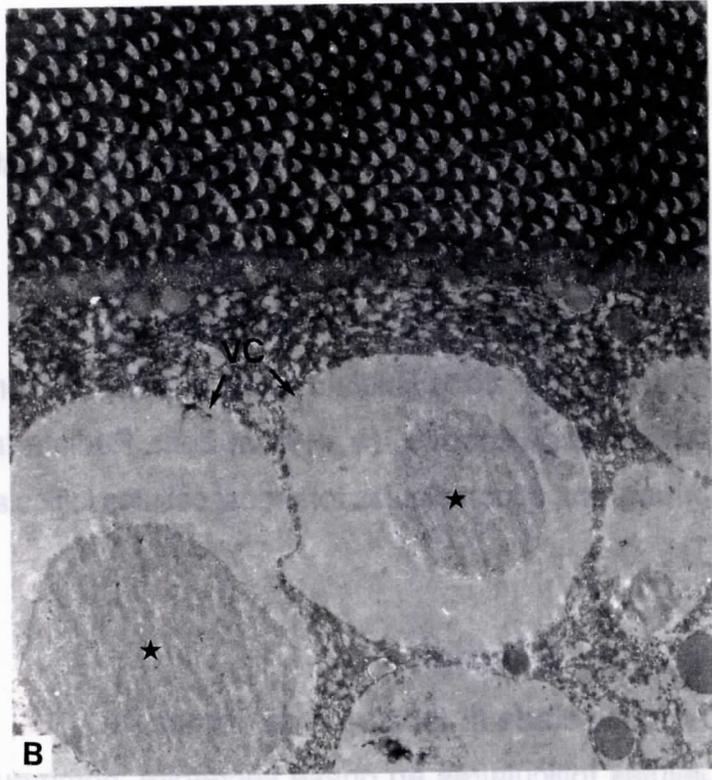
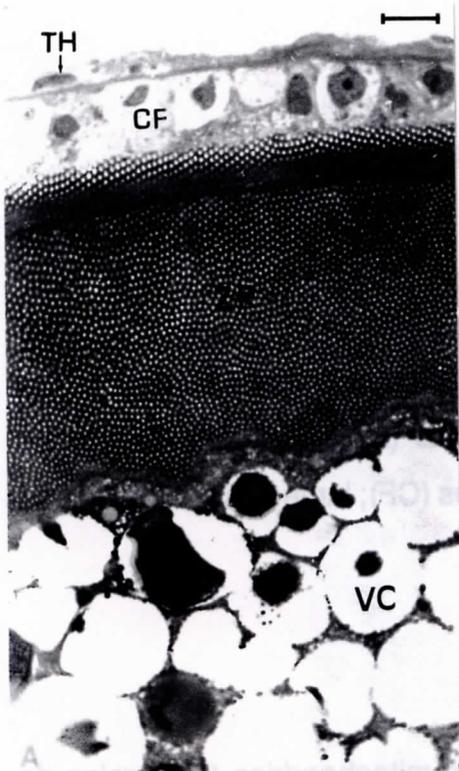


PLANCHE 8

Enveloppes ovocytaires stade III

Photo A: x 4350

Ovocytes stade III (1020 μm de diamètre):

Zona Radiata: Zona Radiata Externe (ZRE) où l'on distingue 3 zones plus ou moins denses aux électrons (✕, *, *) et Zona Radiata Interne (ZRI) à matériel fibreux en forme d'arc, et canalicules torsadés; cellules folliculaires (CF); lame basale (lb); thèque (TH).

Photo B: x 10800

Ovocytes stade III (1020 μm de diamètre):

Cellules folliculaires en phase sécrétoire, nombreuses mitochondries (M), grains de sécrétions denses (▲), noyau (N), lame basale (lb).

Photo C: x 15000

Ovocytes stade III (1020 μm de diamètre):

Cellule thécale allongée (TH), lame basale (LB), cellules folliculaires (CF) avec noyau (N).

PLANCHE 8

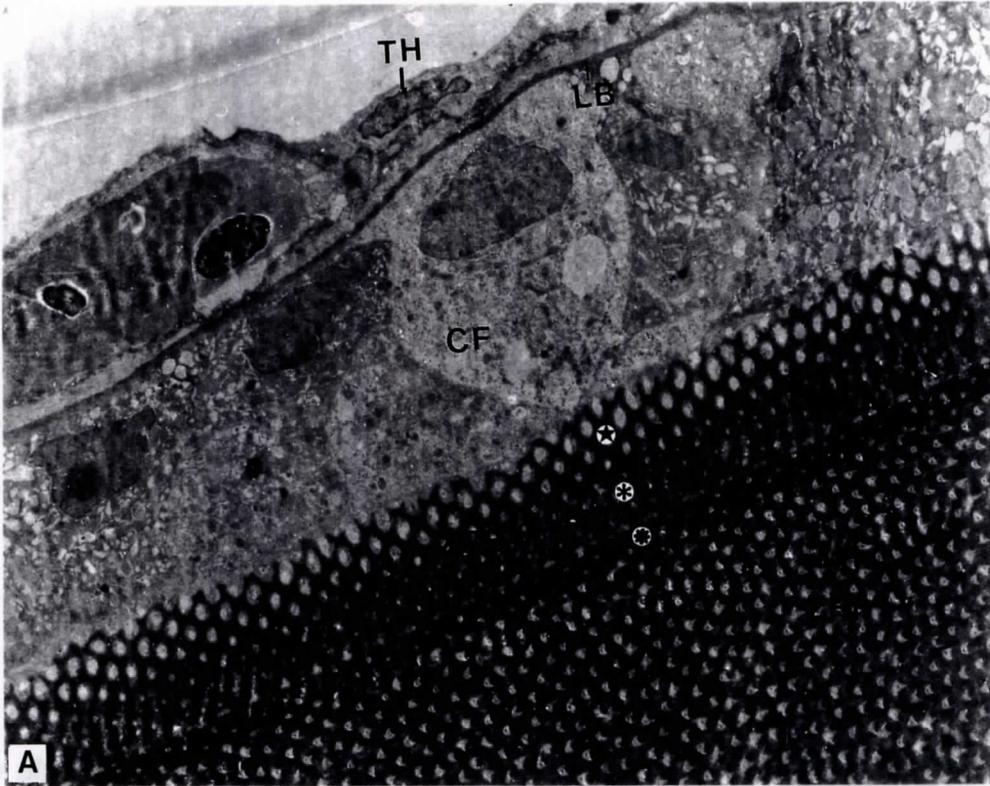


PLANCHE 9

Enveloppes ovocytaires stade IV

Photo A: x 1500

Ovocyte stade IV (1540 μm de diamètre):

Zona Radiata (ZR), enveloppe folliculaire où on ne le distingue plus de structure cellulaire organisée (CF), début de décollement avec Zona Radiata (*), cellules thécales (TH).

Photo B: x 7500

Détail de la photo A:

Décollement entre Zona Radiata et enveloppe folliculaire (*), Zona Radiata externe (ZRE) avec 2 couches, zona radiata interne avec canalicules peu nombreux et apparition des stries circulaires.

Photo C: x 7500

Ovocyte stade IV (1610 μm de diamètre):

Décollement entre ZRI et l'ovocyte (*).

PLANCHE 9

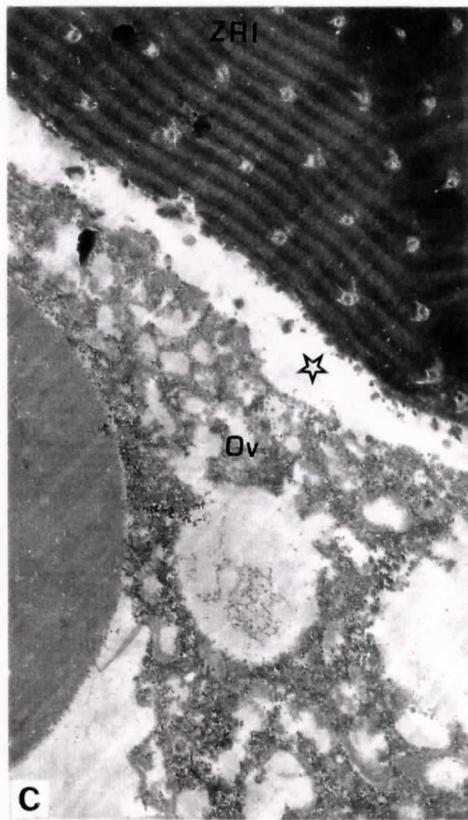
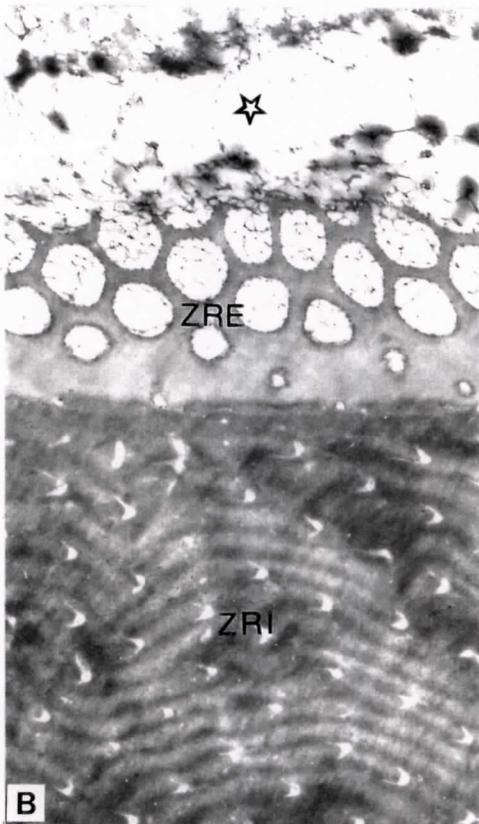
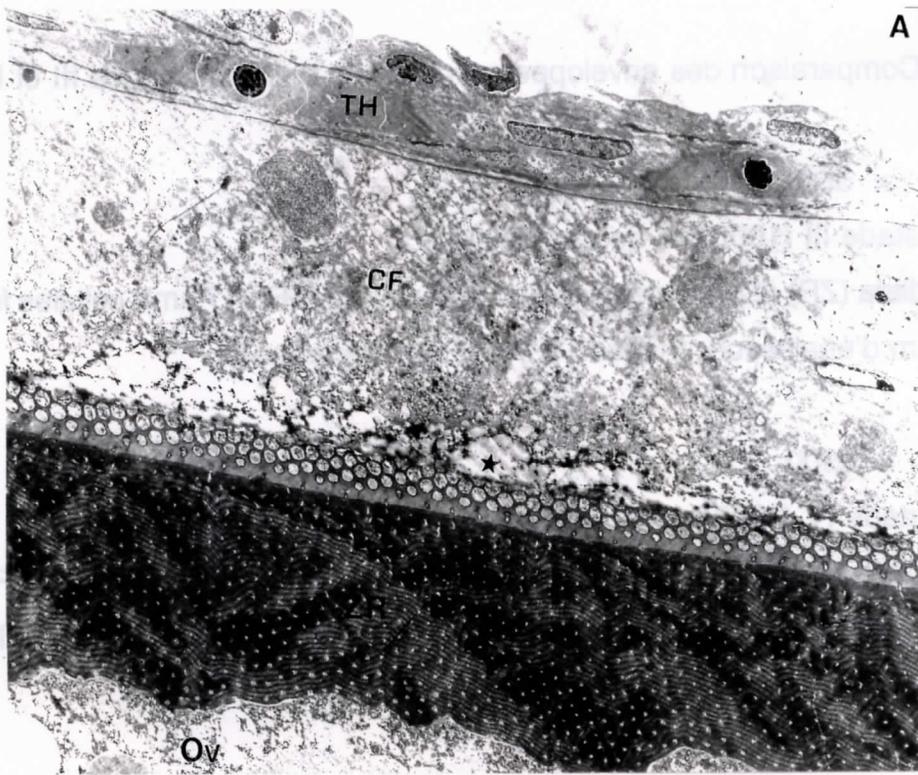


PLANCHE 10

Comparaison des enveloppes ovocytaires entre les stades III et IV

Photo A: x 5500

Ovocyte stade III (1000 μm de diamètre):

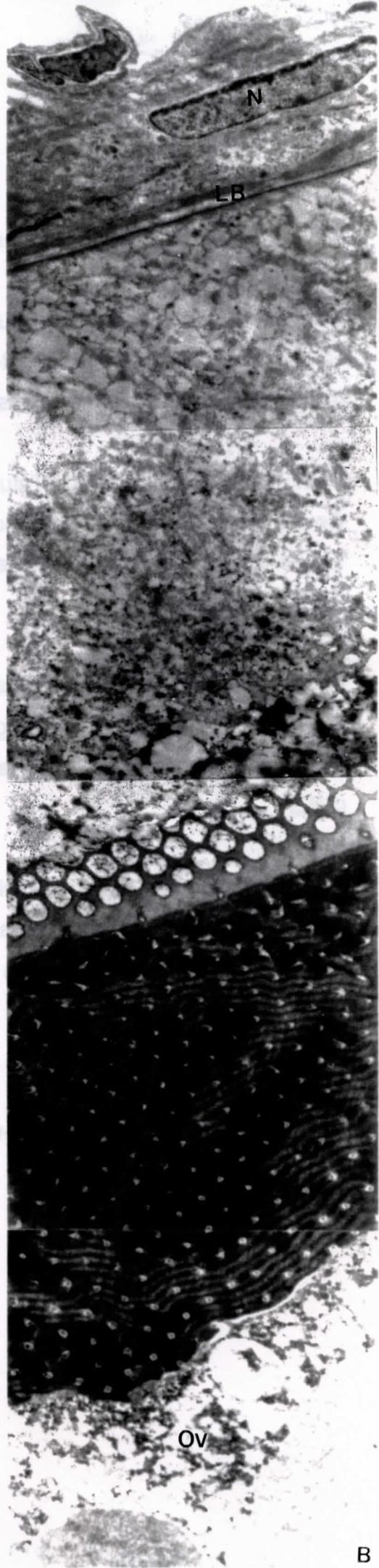
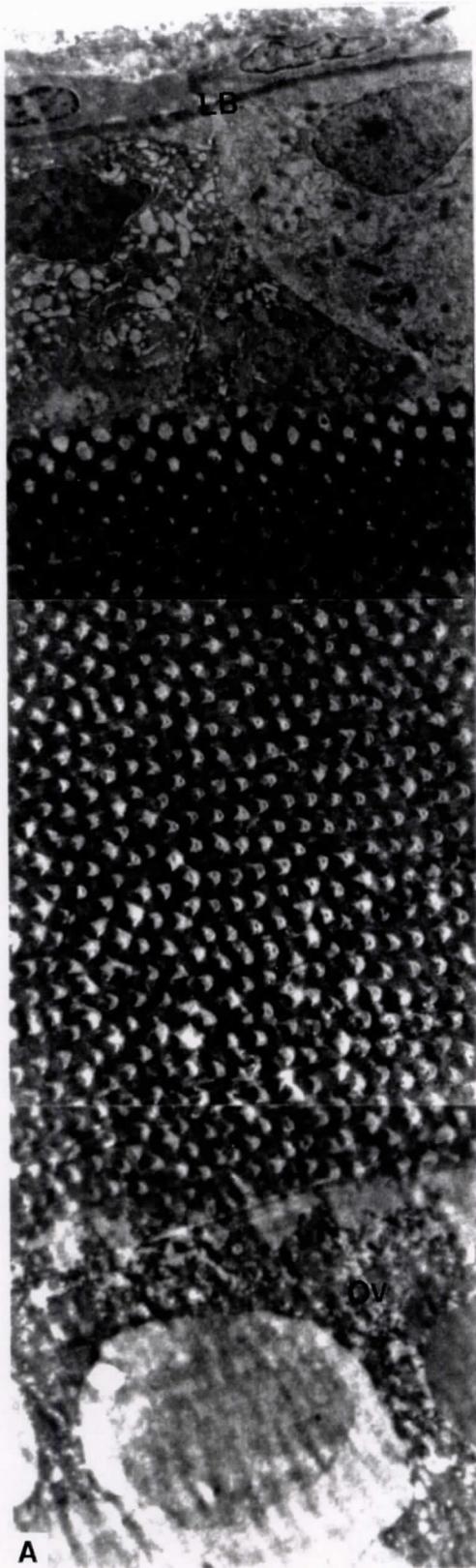
Zona Radiata (ZR) (22 μm d'épaisseur): ZRE (5 μm), ZRI (17 μm); cellules folliculaires (CF) (7 μm d'épaisseur); thèque (TH) (2,5 μm d'épaisseur).

Photo B: x 5500

Ovocyte stade IV (1540 μm de diamètre)

Zona Radiata (ZR) (18 μm d'épaisseur) plus compacte: ZRE (3 μm), ZRI (15 μm); enveloppe folliculaire (CF) altération des structures cellulaires; thèque (TH) (7 μm d'épaisseur).

PLANCHE 10



TH

CF

ZRE

ZRI

A

OV

B

PLANCHE 11

Spermatogenèse d'*Alosa alosa*

Photo A: Coloration Bleu de Toluidine

Coupe semi fine du testicule à Royan

Tubes séminifères: spermatocytes I (SPC), spermatides (SPT), spermatozoïdes (SPZ).

Photo B: Coloration Bleu de Toluidine

Coupe semi fine du testicule à Bordeaux

Tubes séminifères: spermatocytes I (SPC), spermatides (SPT) et spermatozoïdes (SPZ).

Photo C: Coloration Bleu de Toluidine

Coupe semi fine du testicule à Agen

Tubes séminifères: spermatocytes I (SPC), spermatides (SPT) et spermatozoïdes (SPZ).

Photo D: Coloration Bleu de Toluidine

Coupe semi fine du testicule à Lamagistère

Tubes séminifères: spermatocytes I (SPC), spermatides (SPT), spermatozoïdes (SPZ).

La barre tracée dans chaque photo représente 30 μm

PLANCHE 11

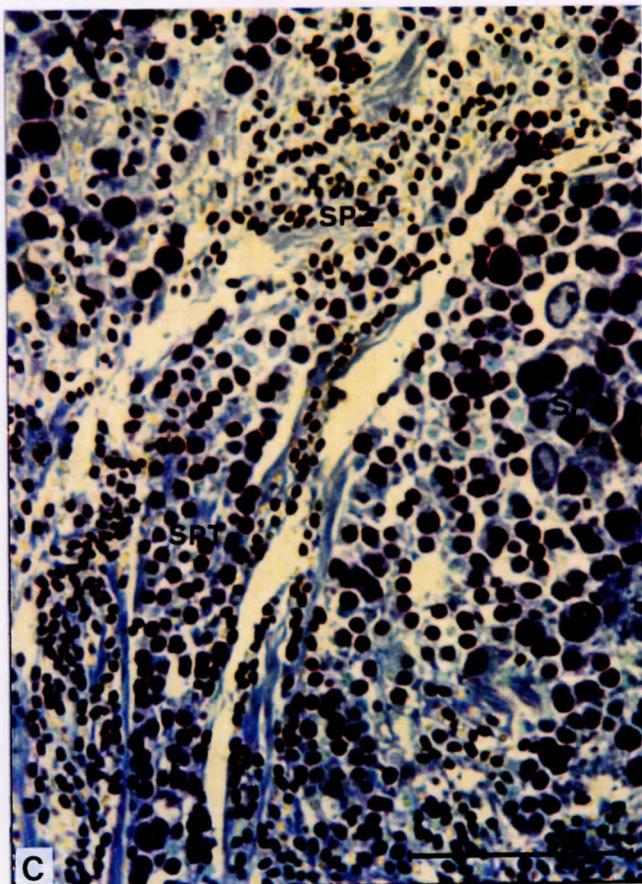
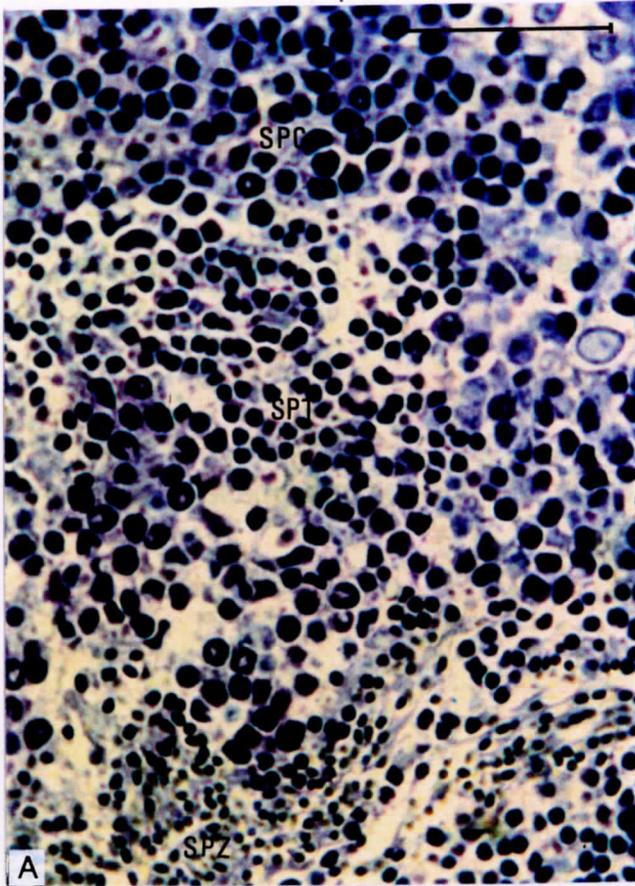


PLANCHE 12
Spermatogenèse d'*Alosa alosa*

Photo A: x 10500

Cellules de Sertoli (CSe), noyau (N), nucléole (n), paroi du tube séminifère (▲), spermatocyte I (SPC 1).

Photo B: x 4500

Vue d'ensemble: spermatocytes I (SPC 1), spermatocytes I en métaphase de division I (✱), spermatides (SPT), spermatozoïdes (spz).

PLANCHE 12

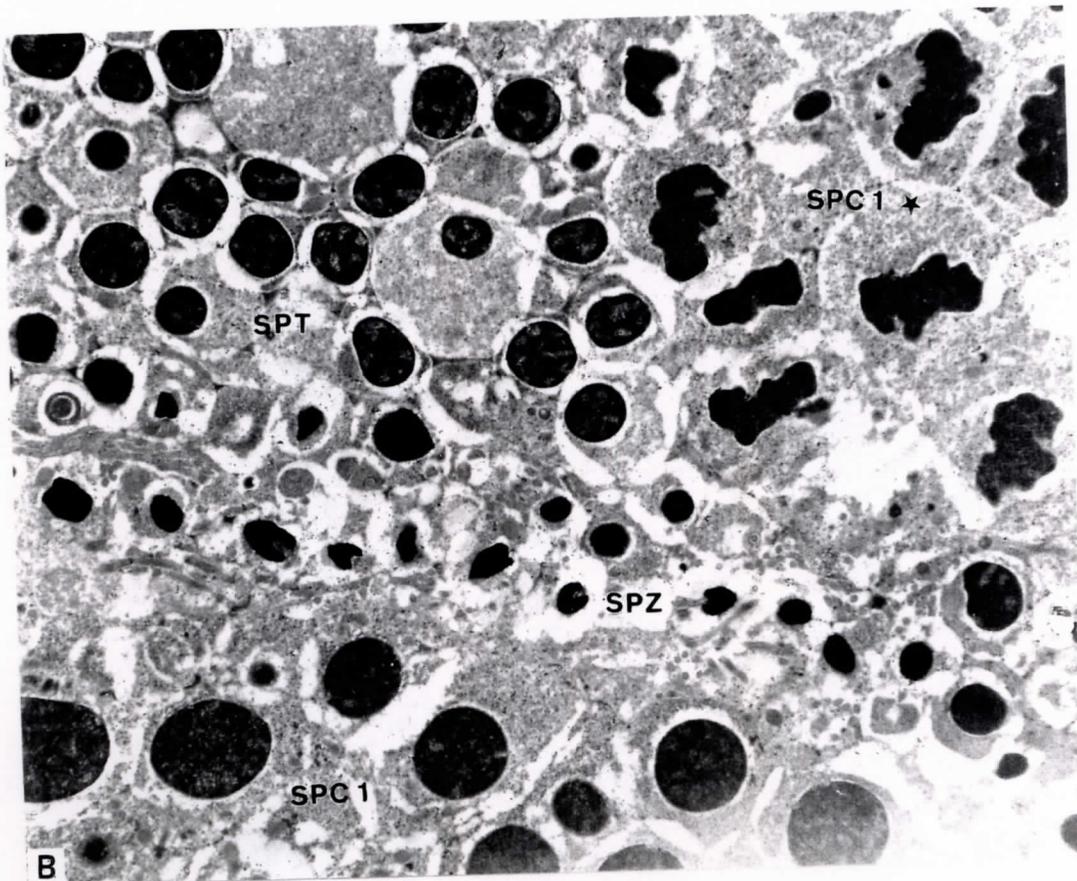


PLANCHE 13

Spermatogonies d'*Alosa alosa*

Photo A: x 4500

Vue d'ensemble: spermatogonies (SPG), noyau (N), nuage (nu), spermatocytes I (SPC I), paroi du tube séminifère (▲).

Photo B: x 7800

Spermatogonies: noyau (N), nucléole (n), nuage (nu), mitochondries (mi).

PLANCHE 13

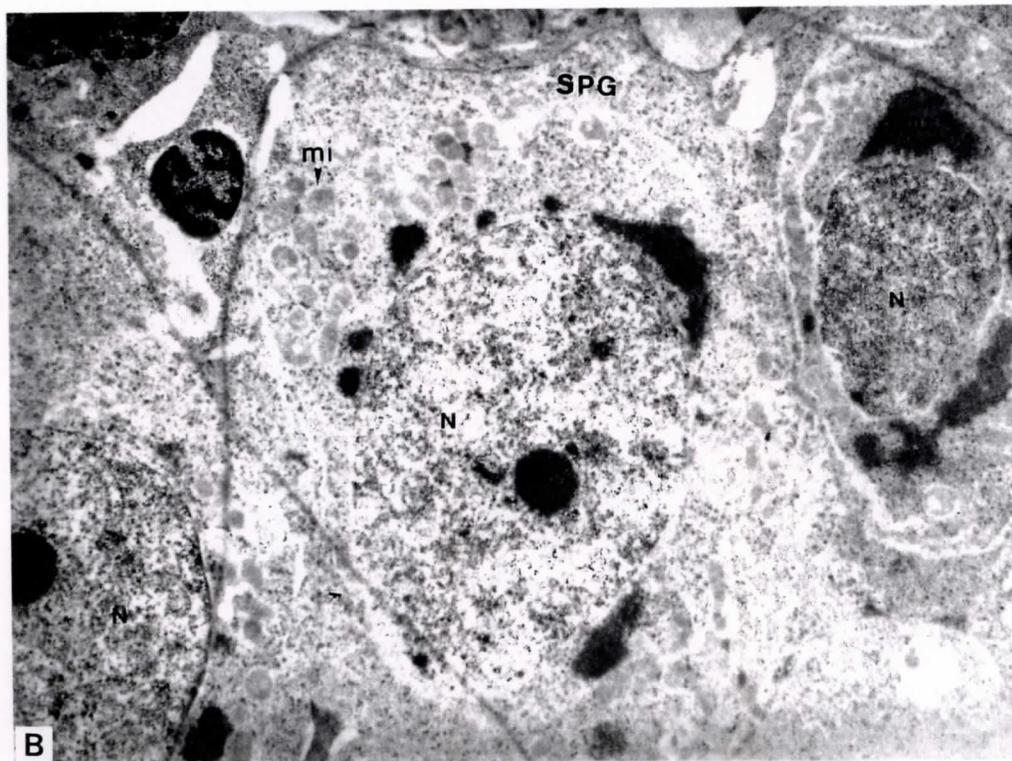
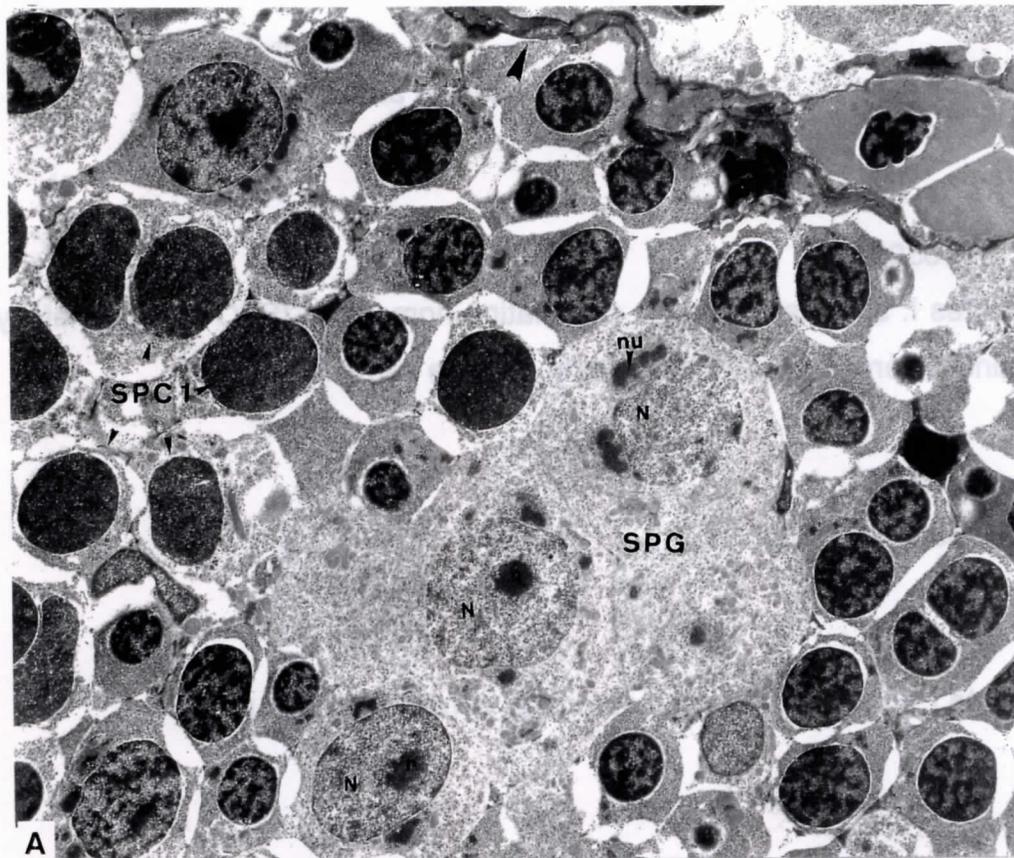


PLANCHE 14

Spermatocytes I d'*Alosa alosa*

Photo A: x 10500

Spermatocytes I: spermatocytes I à chromatine homogène (SPC 1), spermatocyte I à chromatine hétérogène (SPC 1 *), paroi du tube séminifère (▲).

Photo B: x 13800

Groupe de spermatocytes I.

Photo C: x 50000

Spermatocyte I en pachytène avec complexe synaptonématique (CS).

PLANCHE 14

PLANCHE 14

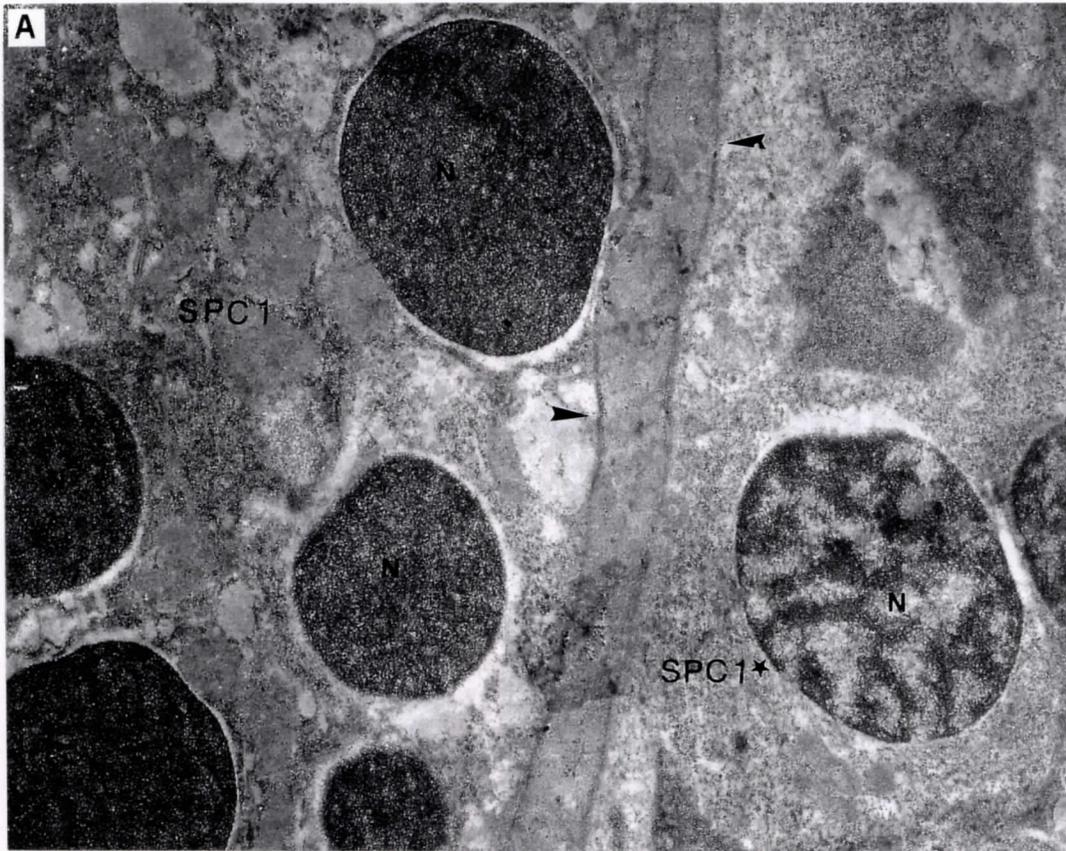


PLANCHE 15

Spermatides d'*Alosa alosa*

Photo A: x 10500

Vue d'ensemble: spermatides (SPT), spermatocytes I (SPC 1), noyau (N).

Photo B: x 26800

Spermatides: noyau avec encoche nucléaire.

PLANCHE 15

PLANCHE 15

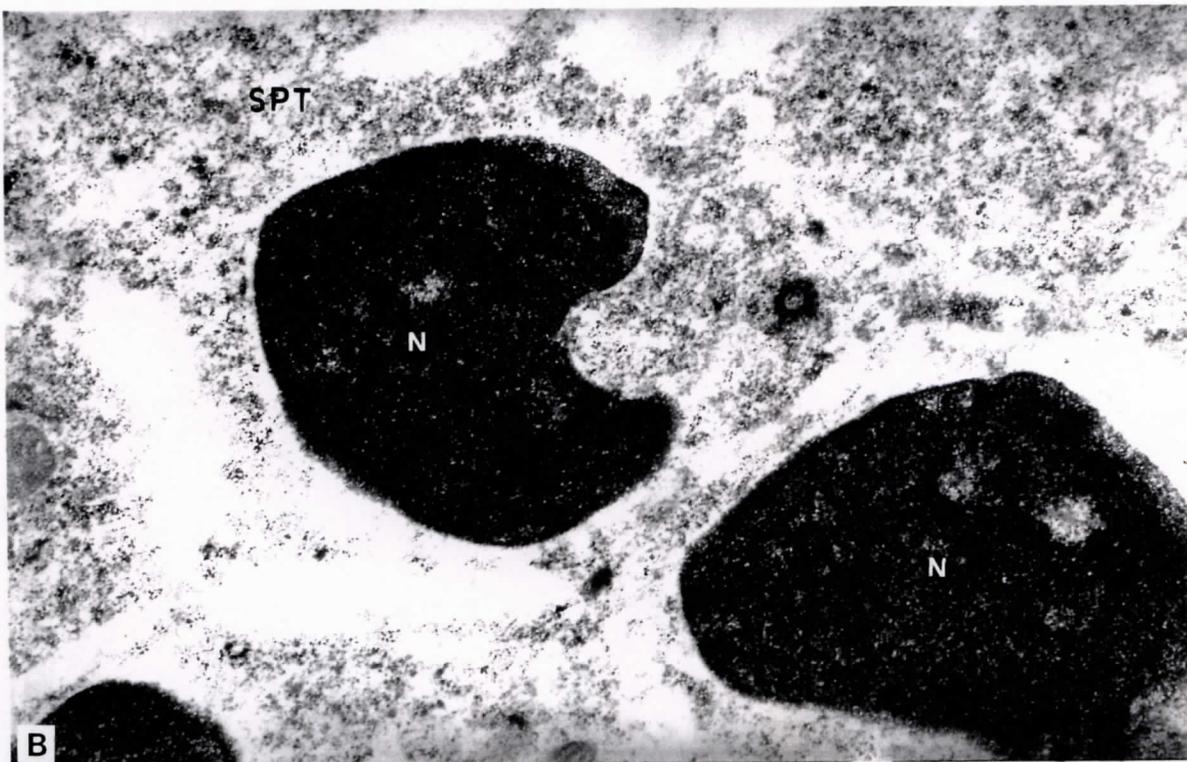
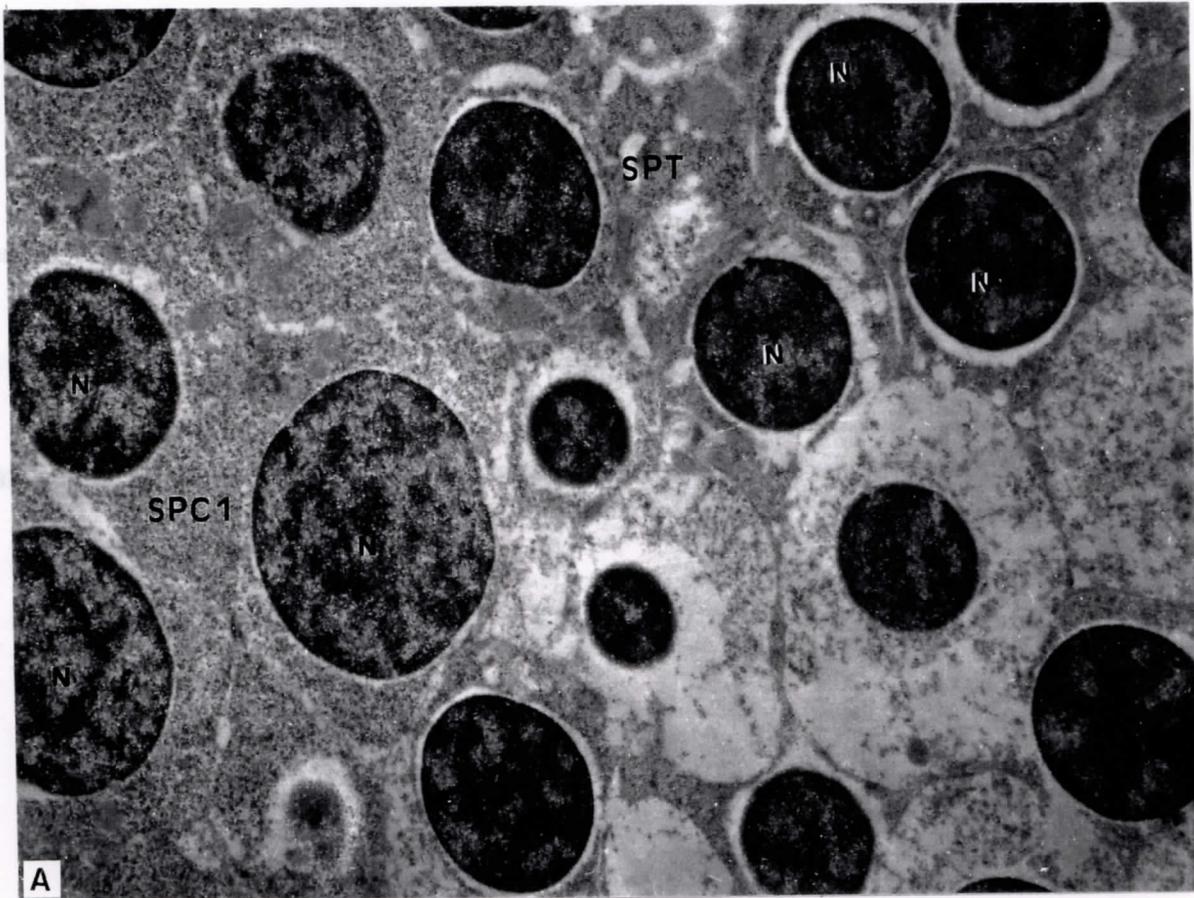


PLANCHE 16

Testicule d'*Alosa alosa* à Lamagistère

Photo A: x 7800

Spermatocytes I contre la paroi (SPC 1), spermatides (SPT), spermatozoïdes libres (SPZ), paroi du tube séminifère (▲).

Photo A: x 18400

Lumière du tube séminifère contenant des spermatozoïdes libres: tête (t), collerette (c), flagelles (f).

PLANCHE 16

PLANCHE 16

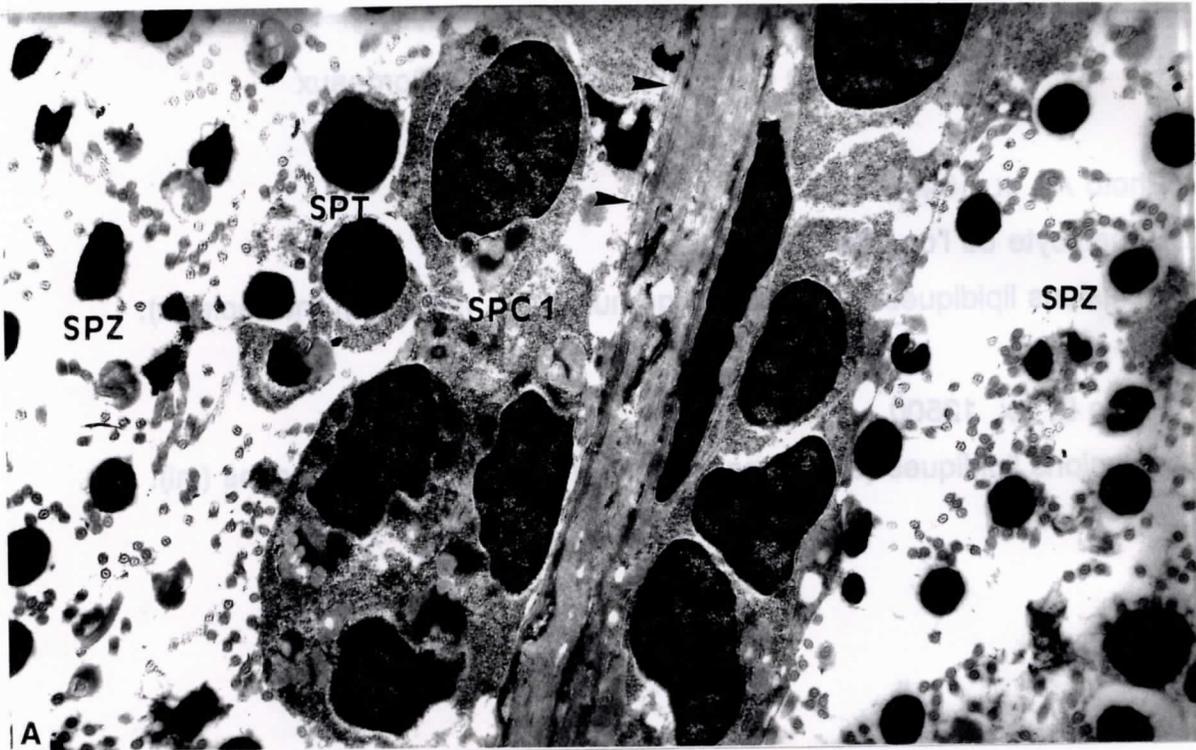


PLANCHE 17

Foie d'*Alosa alosa* femelle à Bordeaux

Photo A: x 10400

Hépatocyte où l'on distingue:

Inclusions lipidiques (L), réticulum granuleux (r), noyau (N), nucléole (n).

Photo B: x 12500 P.A.T.Ag

Inclusions lipidiques (L), glycogène (gly), noyau (N), mitochondries (mi).

PLANCHE 17

PLANCHE 18

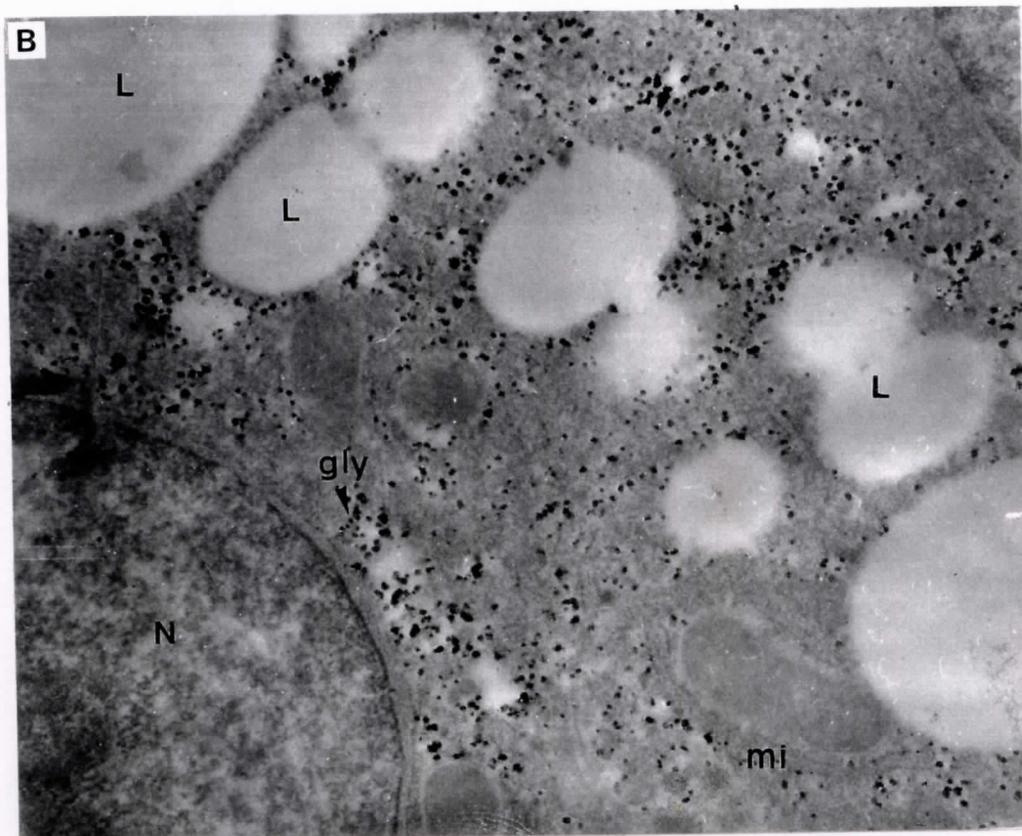
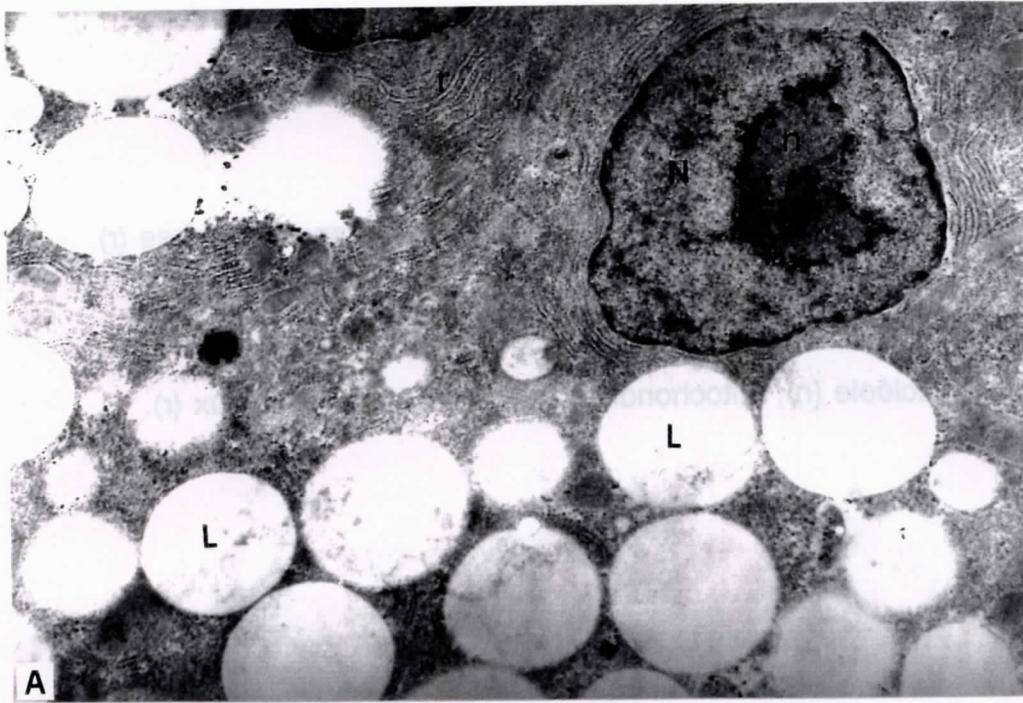


PLANCHE 18

Foie d'*Alosa alosa* femelle à Agen

Photo A: x 15000 P.A.T.Ag

Inclusions lipidiques (L), glycogène (gly), réticulum granuleux dense (r).

Photo B: x 15000

Noyau (N), nucléole (n), mitochondries (mi), réticulum granuleux (r).

PLANCHE 18

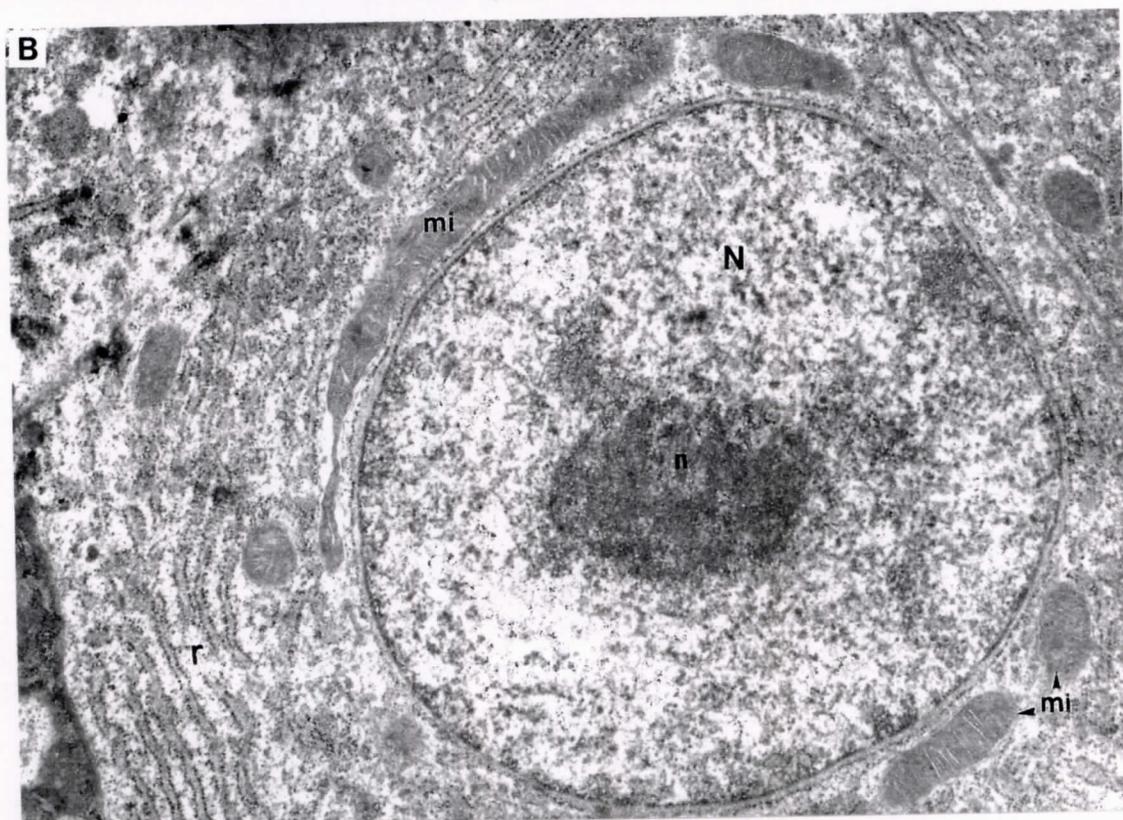
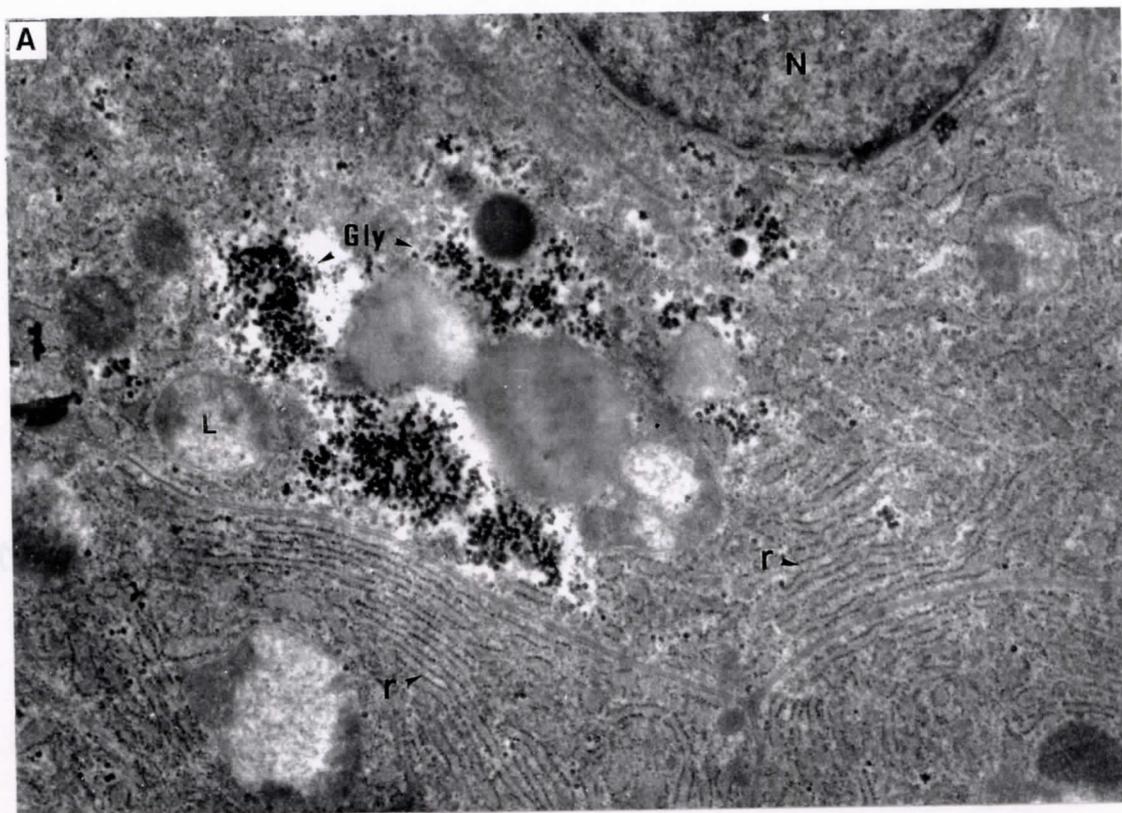


PLANCHE 19

Foie d'*Alosa alosa* femelle à Agen et Lamagistère

Photos A et B: x 22500

Hépatocytes à Agen:

Inclusions lipidiques en voie d'utilisation.

Photos C (P.A.T.Ag) et D: x 25500

Hépatocytes à Lamagistère:

Glycogène (gly), noyau (N), nucléole (n), mitochondries (mi), réticulum granuleux (r).

PLANCHE 19

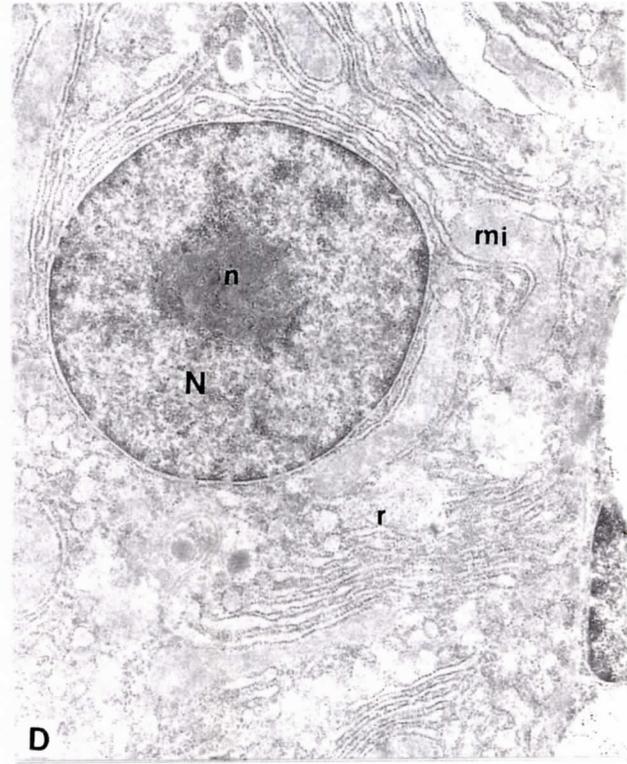
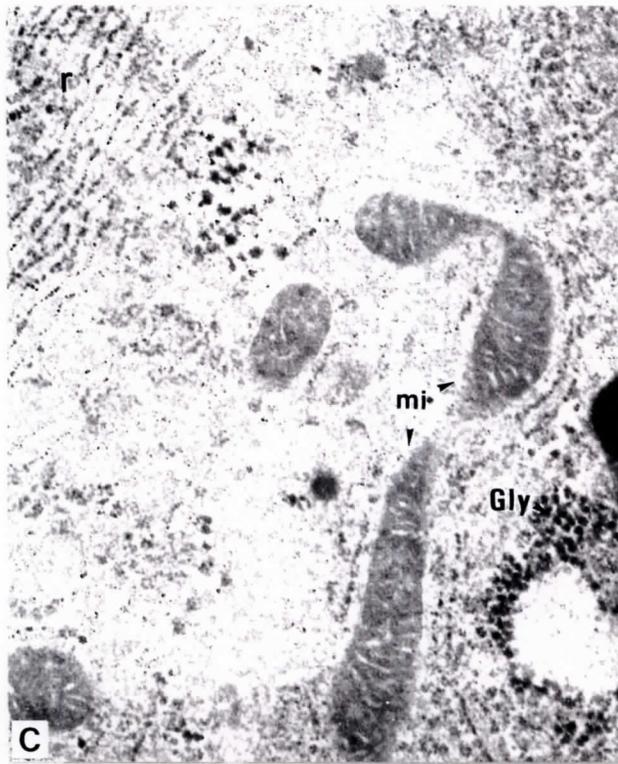
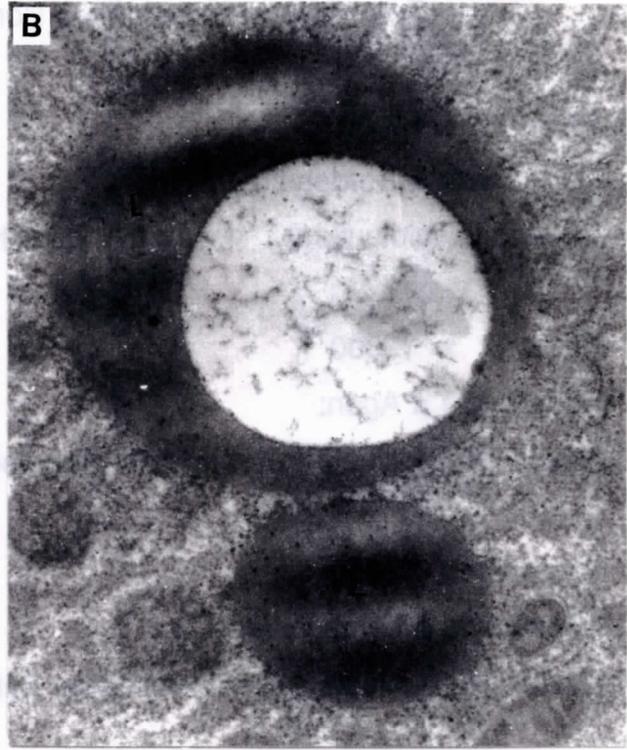
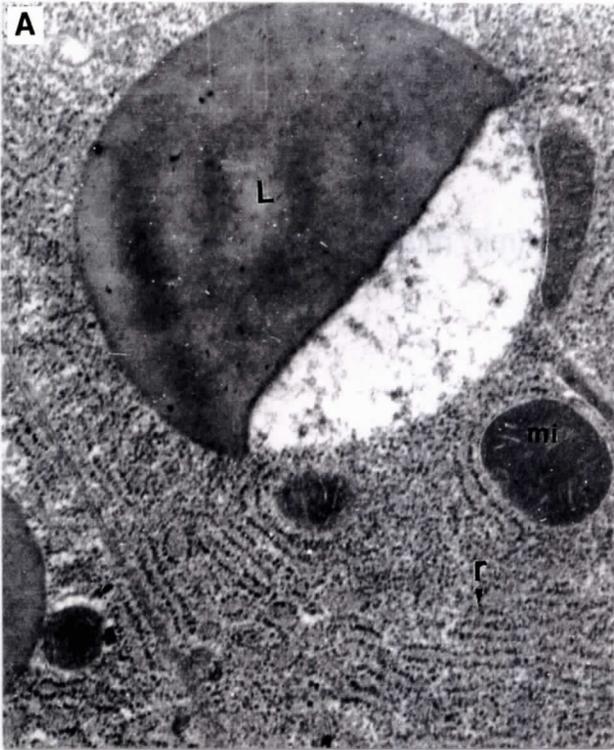


PLANCHE 20

Foie d'*Alosa alosa* mâle à Bordeaux, Agen et Lamagistère

Photo A: x 13800

Hépatocyte à Bordeaux:

Inclusions lipidiques (L), noyau (N), mitochondries (mi), réticulum granuleux (r).

Photo B: x 13800

Hépatocyte à Agen:

Noyau (N), nucléole (n), réticulum granuleux (r).

Photo C: x 13800

Hépatocyte à Lamagistère:

Noyau (N), nucléole (n), mitochondries (mi), réticulum granuleux (r).

PLANCHE 20

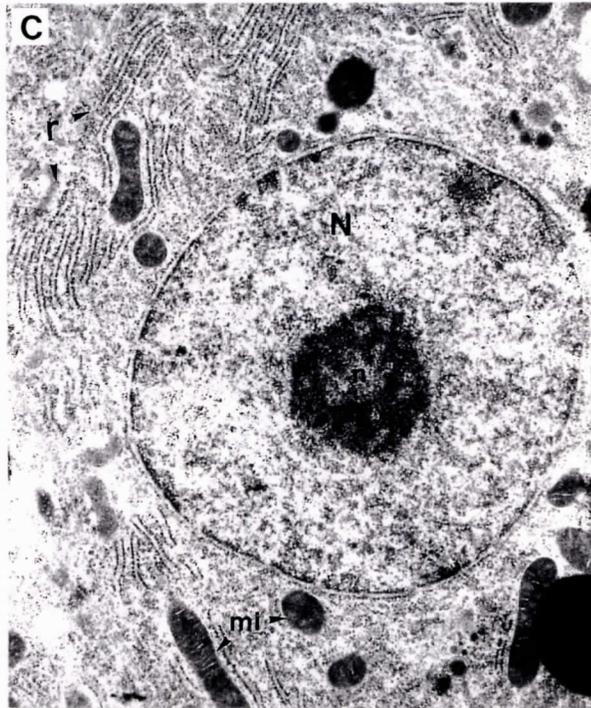
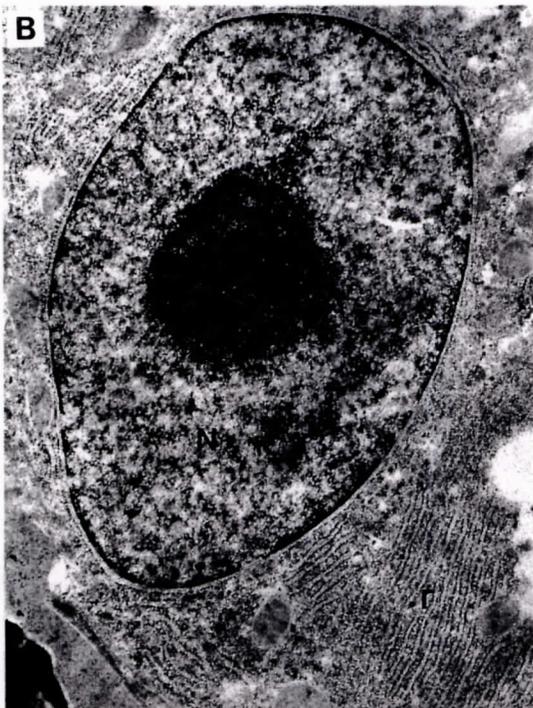
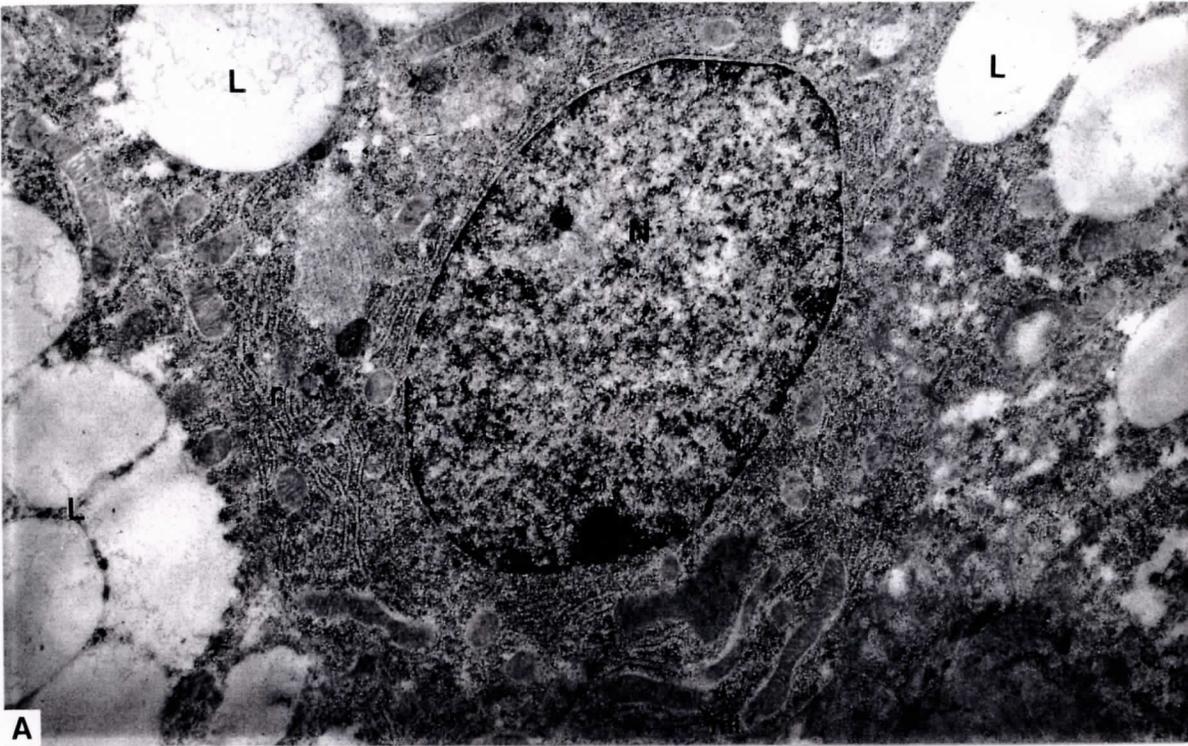


PLANCHE 21

Muscle "blanc" d'*Alosa alosa* de Royan à Agen

Photo A: x 8700

Vue d'ensemble:

Myofibrilles (my), sarcoplasme (S), noyau (N), nucléole (n), mitochondries (mi).

Photo B: x 10500

Myofibrilles vues de détail:

Bande A (A), strie H (H), bande I (I), strie Z (Z).

Photo C: x 6000

Myofibrilles (my), inclusions lipidiques (L), noyau (N).

PLANCHE 21

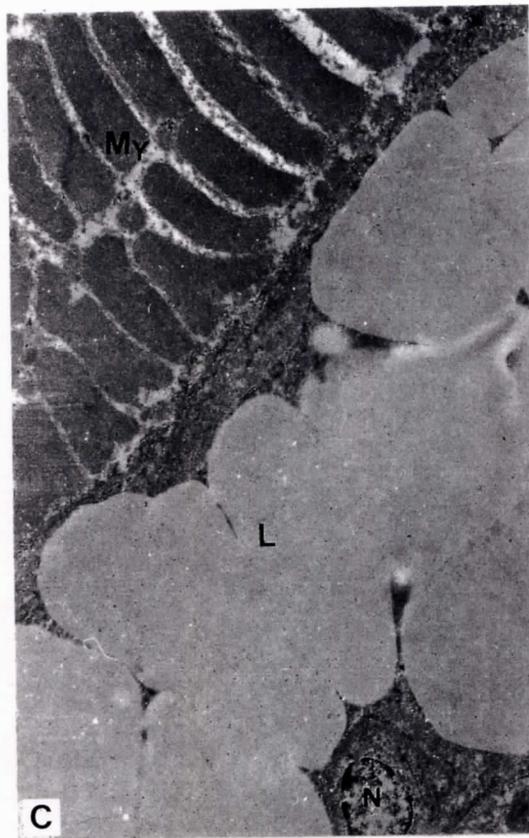
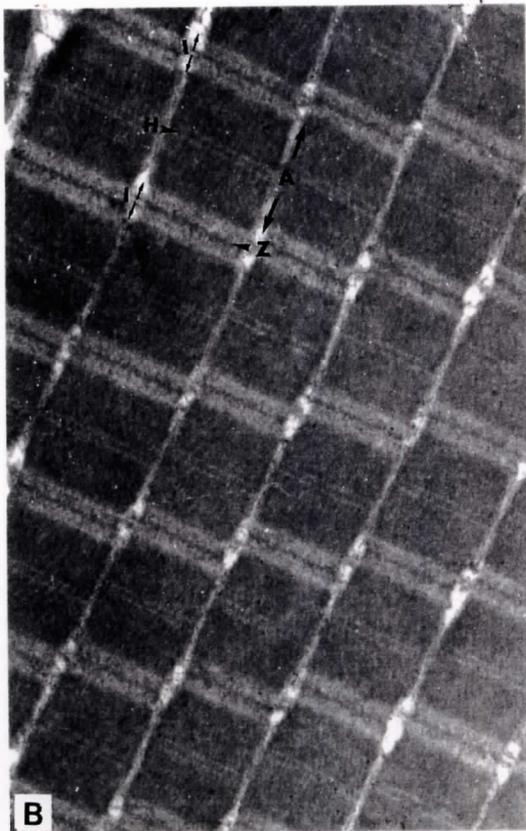


PLANCHE 22

Muscle "blanc" d'*Alosa alosa* à Lamagistère

Photo A: x 13600

Myofibrilles moins nombreuses (My), noyau (N).

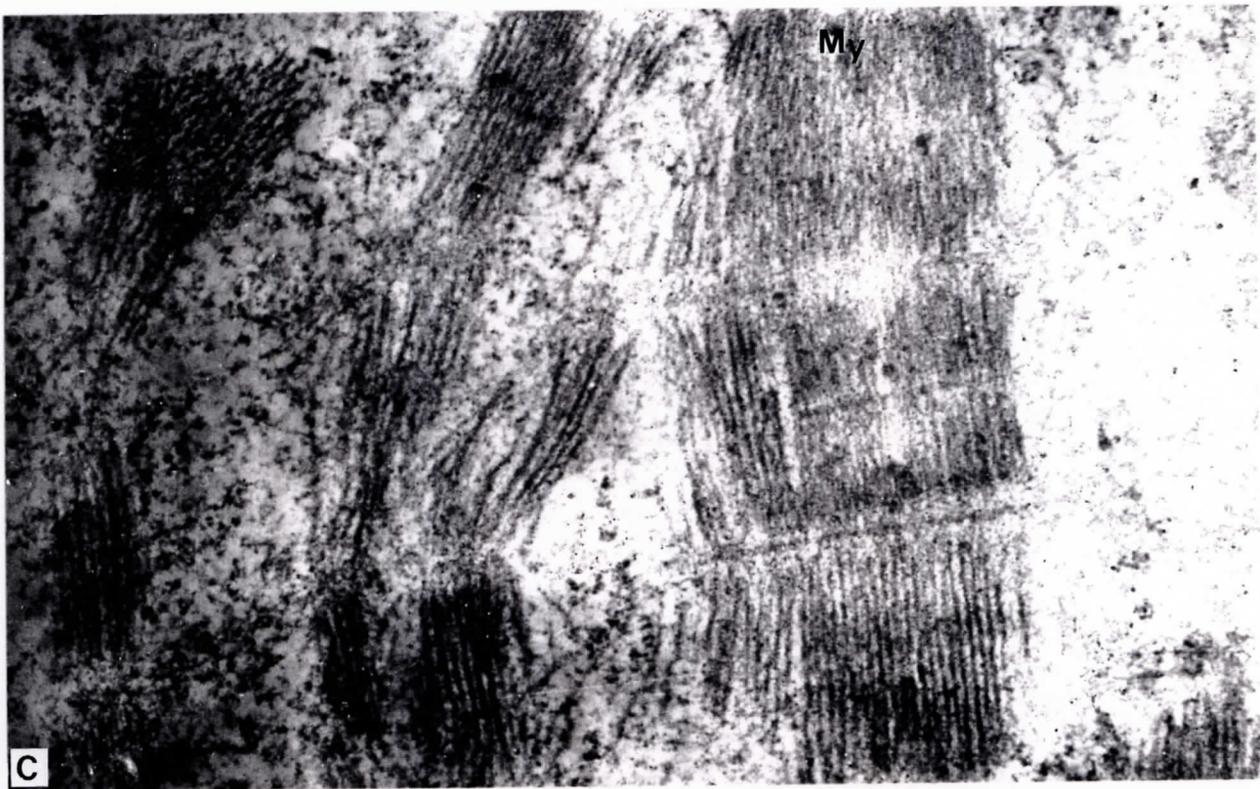
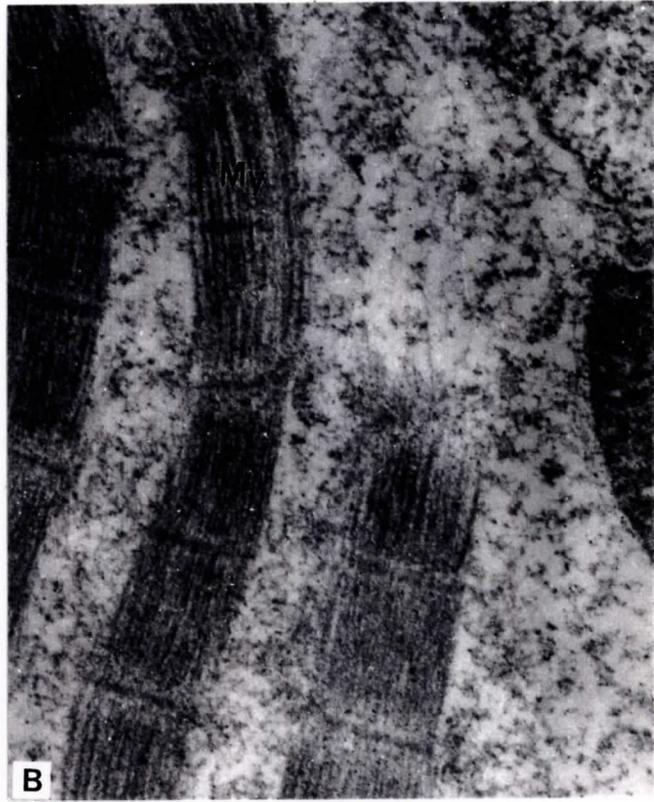
Photo B: x 35000

Altération la structure des myofibrilles.

Photo C: x 35000

Détail de myofibrilles: structure désorganisée.

PLANCHE 22



ANNEXE 1

LA PECHE A L'ALOSE EN GARONNE

C'est la Garonne qui, parmi les fleuves français, fournit les plus grandes captures d'aloses.

1) En zone estuarienne

Le plus grand nombre de pêcheurs professionnels à l'alose se trouve dans la zone mixte (estuaire), sous réglementation fluviale. C'est essentiellement la Direction Départementale de l'Agriculture et de la Forêt du département de la Gironde qui délivre les licences annuelles, en fonction des quotas en vigueur (CASTELNAUD & BABIN, 1990). Il a été dénombré en 1989, 51 pêcheurs professionnels (chiffre en régression de 34 % par rapport à 1982). Cette régression tenait au vieillissement des pêcheurs et au fait que les départs en retraite n'étaient pas toujours remplacés. Les effectifs pourraient se stabiliser sous forme d'une activité secondaire, diversificatrice d'une activité principale dans le commerce ou l'artisanat.

Pour ces pêcheurs, l'alose *Alosa alosa* L. est l'espèce la plus recherchée mais, ces dernières années, on a assisté à un effondrement des cours. Ceci est dû à l'abondance des captures très tôt dans la saison. On peut supposer que les actions de restauration des populations d'aloses, conduisant à des migrations plus abondantes sont à l'origine de ce phénomène économique. Des actions de promotion de l'alose seraient les bienvenues pour étendre le marché et maintenir ces activités de pêche professionnelles. L'alose feinte *Alosa ficta* est moins recherchée (CASTELNAUD & BABIN, 1990).

La pêche aux aloses dans l'estuaire se pratique de mars à mi-juillet, à l'aide de filets "trémail" dérivants. Il existe encore quelques "baro", barques équipées de filets tournants mus par le courant. Ces appareils de pêche traditionnels tendent à disparaître.

Les captures d'aloses en zone estuarienne ont été estimées par le C.E.M.A.G.R.E.F. (groupement de Bordeaux).

	1973	1975	1978	1979	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987	1988
Grande alose			500	638	840	826	863	1096	615	620	583	628	1007
Alose feinte	550	288	127	192	146	?	?	?	?	60	187	84	75
Total (tonnes)	550	288	627	830	986	826	863	1096	615	660	770	712	1082

Le "chiffre d'affaires" de cette pêche en estuaire représentait 15,5 Millions de francs en 1988, uniquement pour les aloses.

La reprise des captures d'aloses en estuaire (de 583 tonnes en 1986 à 1007 tonnes en 1988) n'est "certainement pas" étrangère à l'effort de réhabilitation des zones de frayère sur le bassin versant (SERTIER *et al.* 1990).

2) En moyenne Garonne

Il existe de nombreux pêcheurs d'aloses en moyenne Garonne. Mais il s'agit essentiellement de pêcheurs amateurs: à la ligne (à Agen et jusqu'à Golfech) ou "au coul" (détenteurs d'un permis amateur de pêche aux engins et aux filets). Une grande pêcherie professionnelle a fonctionné à Agen jusqu'en 1988. C'était une pêche à la senne de rivage, lancée par un bateau puis tirée par des tracteurs (autrefois des boeufs). Il existe encore des pêcheurs professionnels détenteurs d'une licence professionnelle et d'une concession accordée par la D.D.A.F. de Lot et Garonne.

La pêche "au coul" qui demeure encore fréquemment pratiquée par les pêcheurs riverains de la Garonne, consiste à actionner depuis la rive ou depuis une barque fixe, une "épuisette" de 1,20 m de diamètre, garnie d'un filet nylon de maille 40 mm et fixée à un manche de 4 mètres de long. Manipulé dans le sens du courant, le "coul" permet d'intercepter les aloses montantes.

Cette pêche amateur concerne 165 pêcheurs en Lot et Garonne et 30 pêcheurs en Tarn et Garonne. Bien que ne faisant pas l'objet d'un contrôle strict, les captures peuvent être évaluées à quelques tonnes d'aloses. Ces captures sont inférieures au rendement de l'ancienne pêcherie professionnelle d'Agen (50 tonnes par an en moyenne). Quant à la pêche à la ligne, sa technique est plus

récente et le nombre de pêcheurs est en augmentation, encouragée par l'organisation de démonstrations et de concours divers. Le nombre de captures reste insignifiant par rapport à l'abondance actuelle de la population.

En moyenne Garonne, la pêche aux aloses est essentiellement un loisir, fortement ancré dans la tradition locale, et qui doit être valorisé dans le cadre du développement actuel de loisirs visant à faire redécouvrir la nature aux citoyens.

RESUME

Mots clés: *Alosa alosa*, Maturation gonadique, Histologie, Cytologie, Migration, Garonne.

Ce mémoire récapitule l'ensemble des prélèvements et des études en microscopie optique et électronique d'organes d'aloses, capturées depuis la mer (Royan) jusqu'à Lamagistère lors des migrations 1988, 1989, 1990 et 1991.

Toutes les aloses capturées dès Royan au mois d'avril ont des gonades développées. Dès Royan, la majorité des ovocytes est aux stades II et III (le diamètre se situe entre 600 et 1200 μm). Au stade II, le cytoplasme ovocytaire est caractérisé par de nombreuses vacuoles corticales et un petit nombre de globules vitellins. Au stade III, les globules vitellins augmentent en taille et en nombre. Ils contiennent des cristaux. A la frayère, la plupart des ovocytes sont au stade IV et au maximum de leur taille (1800 μm). Les vacuoles corticales ont presque disparu.

Parallèlement à la vitellogenèse, les enveloppes ovocytaires des aloses subissent des modifications. Au stade III, la Zona Radiata atteint une épaisseur maximale de 31 μm . Au stade IV, elle devient plus compacte. Les cellules folliculaires révèlent une intense activité sécrétrice au stade III, et de nombreuses villosités sont visibles en direction de la Zona Radiata. Au stade IV, ces cellules se dégradent, par contre, la thèque devient plus épaisse.

Les testicules des aloses mâles dès Royan sont volumineux et mettent en évidence des regroupements de cellules à spermatozytes I, spermatozydes et spermatozoïdes. On observe rarement des spermatogonies. Le spermatozoïde d'alose est de type truite.

En début de migration, les foies des aloses mâles et femelles sont chargés en glycogène et en lipides. Sur la frayère, ces réserves diminuent et on observe le réticulum endoplasmique abondant et de nombreuses mitochondries.

Les aloses présentent une musculature riche en myofibrilles accolées les unes aux autres. Cette structure a été observée sur les aloses capturées de Royan à Agen. A Lamagistère, elle est désorganisée. Les géniteurs meurent pour la plupart après la reproduction.

ABSTRACT

Keywords: *Alosa alosa*, Gonad maturation, Histology, Cytology, Migration, River Garonne.

The investigation of several organs (gonads, liver, muscle) of migrating *A. alosa* using light and transmission electron microscopy is summarized here. *A. alosa* were caught from Royan until Lamagistère for 4 consecutive years (1988, 1989, 1990, 1991).

The gonads of *A. alosa* from Royan are ripe and the majority of oocytes are observed at stage II and III (the size of the oocyte is about 600 - 1200 μm). During the second step, the oocyte cytoplasm is characterized by numerous cortical vacuoles and few yolk globules. During the third, yolk globules increase in number and size containing the cristals.

At spawning ground, the majority of oocytes are in stage IV with the maximum size. The cortical vacuoles disappear.

Similar to the vitellogenesis, oocytes envelopes in *A. alosa* reveal some modifications. Zona radiata during the third step reaches maximum thickness (31 μm). At the later stage, this layer becomes compact. Follicle cells reveal a high secretory activity and send out a number of microvilli toward the Zona Radiata during third step. At stage IV, these cells are degraded, on the other hand, thecal cells increase in size.

The testis of *A. alosa* from Royan contains primary spermatozytes, spermatozydes and spermatozoa. There are few spermatogonia. Spermatozoa morphology of *A. alosa* is similar to that of trout.

At the beginning of the migration, liver of *A. alosa* (male and female) is rich with the glycogen and lipids. At the spawning ground, these reserves have dropped down and the liver cells show the enlargement of the granular endoplasmic reticulum and numerous mitochondria.

In *A. alosa*, before reach the spawning ground, the muscular tissue represents a number of the myofibrils. At spawning ground, the disorganization of this structure is observed. The most of *A. alosa* die after spawning.