

# Contrôle photopériodique de la saison de reproduction chez les salmonidés

L'utilisation de programmes d'éclairage artificiel permet de décaler la date de ponte chez la plupart des salmonidés, et donc de régulariser la production sur l'année. Elle permet aussi d'inhiber, au moins partiellement, la maturation sexuelle qui, dans les conditions normales, freine la croissance.

L'évolution récente de la pisciculture d'eau douce ou marine montre l'importance grandissante de la transformation des produits (filetage, fumage, préparation de plats cuisinés) pour répondre à la demande du marché. Ce changement de présentation du produit a entraîné la création d'ateliers de transformation dont l'approvisionnement doit être régulier. Concernant des espèces à reproduction annuelle, la pisciculture éprouve de réelles difficultés à résoudre ce problème de la régularité des apports. Une étude, se fondant sur des simulations de la production de truite arc-en-ciel, montre que, dans les conditions bretonnes, l'essentiel de l'offre en truite portion, qui s'étale normalement sur 4 mois avec une souche standard à reproduction automnale, s'échelonne sur toute l'année si on utilise le contrôle photopériodique de la date de ponte (Maisse *et al* 1993). Cet état de fait, confirmé dans la pratique, a amené le transfert rapide de cette technique dans de nombreux élevages, tant et si bien que les impor-

tations estivales d'œufs de truite en provenance de l'hémisphère sud ont pratiquement cessé en France.

Si le contrôle photopériodique de la date de ponte est possible chez les salmonidés (les premiers travaux sont dus à Hoover et Hubbard (1937) chez l'omble de fontaine, *Salvelinus fontinalis*) et chez certains poissons marins comme le turbot, *Scophthalmus maximus*, et le bar, *Dicentrarchus labrax*, (Girin et Devauchelle 1978), d'autres espèces, et plus particulièrement les cyprinidés (la carpe, *Cyprinus carpio*, par exemple), sont peu sensibles aux variations de la durée journalière d'éclairage (Billard et Breton 1985). Cet article développe l'influence du photopériodisme sur la reproduction des poissons en s'appuyant plus particulièrement sur les connaissances acquises chez les salmonidés pour lesquels la littérature est de loin la plus abondante. Dans un premier temps nous ferons le point sur les données physiologiques disponibles puis aborderons un certain nombre de schémas photopériodiques proposés aux éleveurs en fonction des objectifs visés.

## Résumé

Le développement des élevages industriels de truite et de saumon a accru la nécessité d'étaler la production sur l'ensemble de l'année. Dans ce but la manipulation de la photopériode est nécessaire pour obtenir des pontes toute l'année chez ces espèces à reproduction annuelle. A titre d'exemple, l'exposition des géniteurs de truite arc-en-ciel à des jours longs pendant les 2 mois suivant la ponte, puis à des jours courts pendant 4 mois, induit une nouvelle ponte 6 mois après la précédente. Par ailleurs, il est possible de réduire l'incidence de la maturation sexuelle des femelles quand les poissons sont soumis à un éclairage continu dès le début de l'alimentation. Ce résultat permet de disposer d'une alternative à la triploïdisation pour produire les individus immatures dont le marché a besoin.

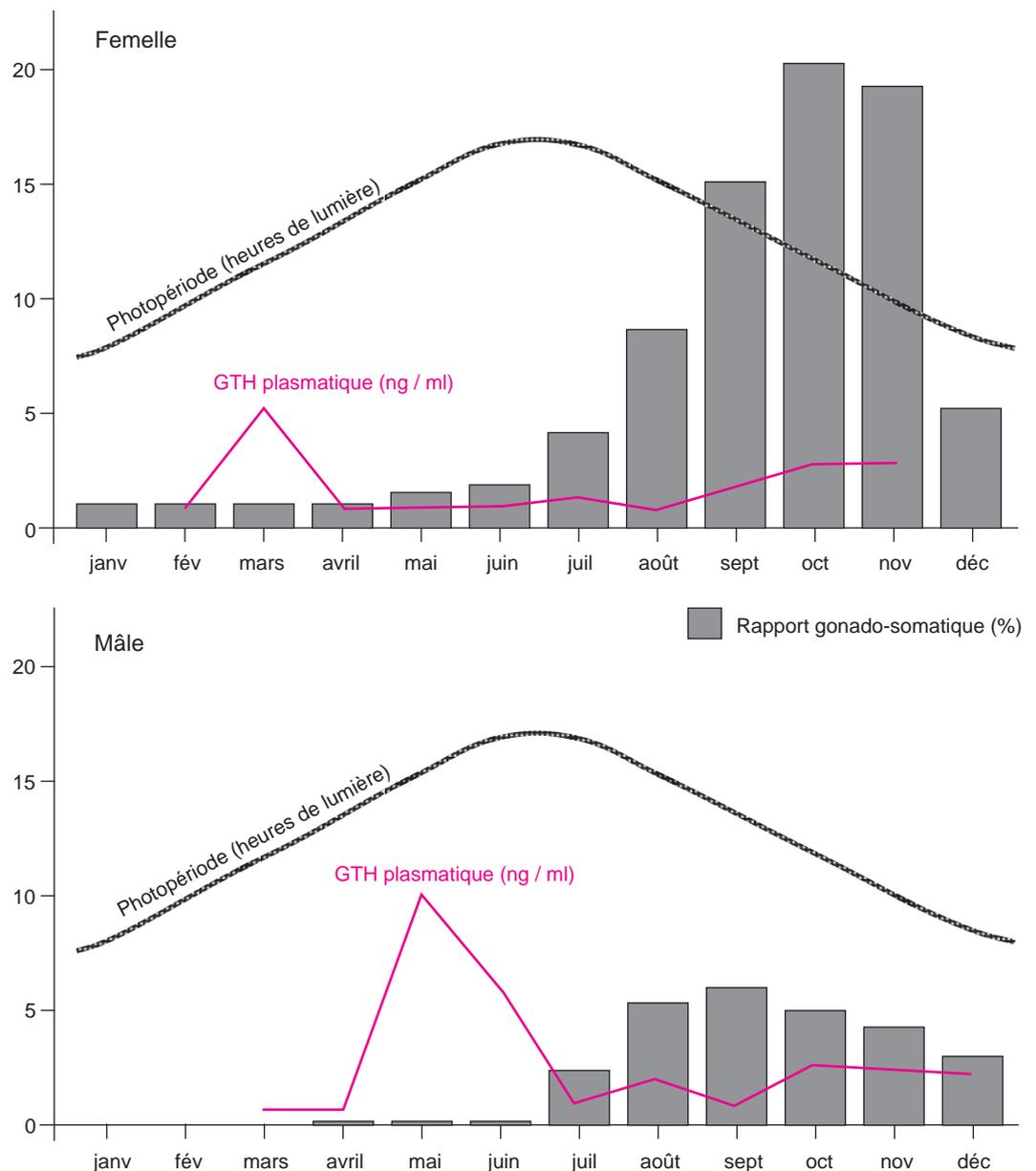
## 1 / Impact de la photopériode sur le cycle reproducteur des salmonidés

Le cycle sexuel des salmonidés est généralement annuel. Sous nos latitudes, pour les souches à reproduction automnale, la gamétogénèse débute au printemps, s'amplifie pendant l'été pour aboutir à la reproduction en

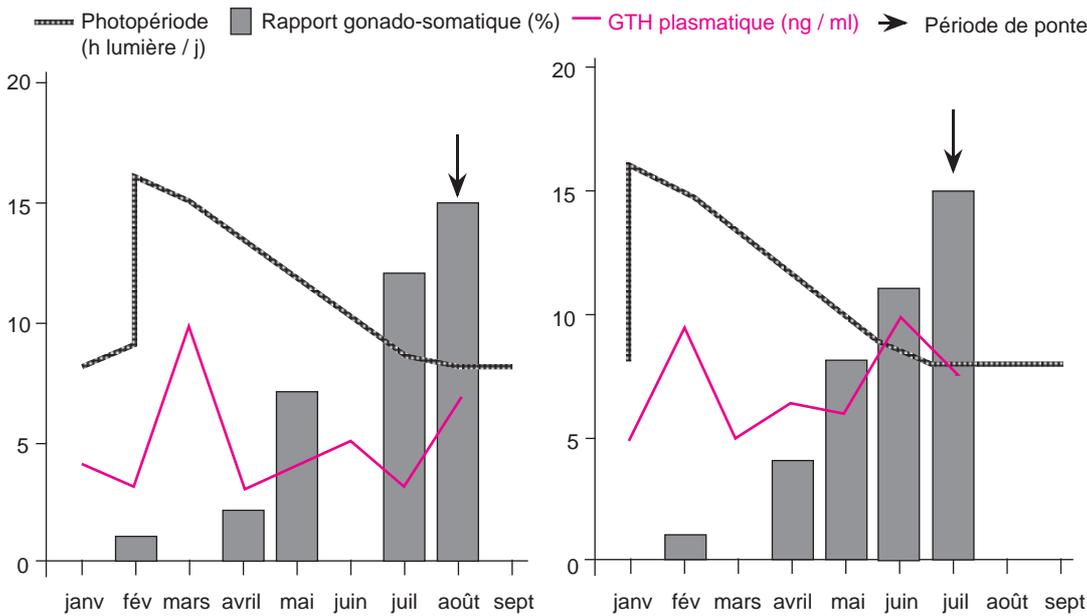
automne ; elle se déroule donc en photopériode décroissante. Pendant toute cette période les gonadostimulines jouent un rôle primordial dans l'initiation et le déroulement de la gamétogénèse. Chez les salmonidés, deux gonadostimulines (GTH I et GTH II) ont été caractérisées (Kawauchi *et al* 1989). Bien que ce soient deux entités biochimiquement différentes, elles n'ont pu être différenciées sur la base de leurs activités biologiques qualitatives (Suzuki *et al* 1988 a et b), quel que soit le stade de la gamétogénèse. Les premiers travaux (figure 1) avaient montré que, chez le mâle (Billard *et al* 1982) comme chez la femelle de truite commune (*Salmo trutta*) (Breton *et al* 1983a), l'initiation de la gamétogénèse est liée à une augmentation des

niveaux plasmatiques de GTH au printemps, interprétée comme étant responsable de l'induction de la gamétogénèse (Breton et Billard 1984). La mise au point récente de dosages radio-immunologiques beaucoup plus spécifiques des GTH ont permis de montrer, chez le saumon atlantique (*Salmo salar*), que cette élévation concernait en fait la GTH I alors qu'à cette période la GTH II était indétectable (Haux *et al* 1991). Dans une étude sur la truite arc-en-ciel, Breton *et al* (1985) observent ce pic printanier de GTH plus tôt lorsqu'ils avancent l'apparition des jours longs, environ un mois après la mise des géniteurs sous longue photopériode, juste avant la vitellogénèse exogène (figure 2). Cette élévation paraît être liée à une augmentation de la sen-

**Figure 1.** Evolutions du rapport gonado-somatique (poids des gonades / poids du corps éviscéré) et du niveau de GTH plasmatique chez la femelle et le mâle de truite commune (représentation simplifiée faisant la synthèse des données de Billard *et al* 1982, Breton *et al* 1983a et Billard 1987). La période de reproduction de cette espèce se situe au mois de décembre.



**Figure 2.** Contrôle photopériodique de la sécrétion de GTH et du rapport gonado-somatique durant le deuxième cycle reproducteur de la femelle chez la truite arc-en-ciel (représentation simplifiée des résultats de Breton et al 1985). Les flèches indiquent les période de ponte. La période normale de reproduction de cette souche se situe en novembre-décembre.



**Le pic de GTH, initiateur de la gamétogénèse, peut être plus précoce lorsqu'on avance l'apparition des jours longs.**

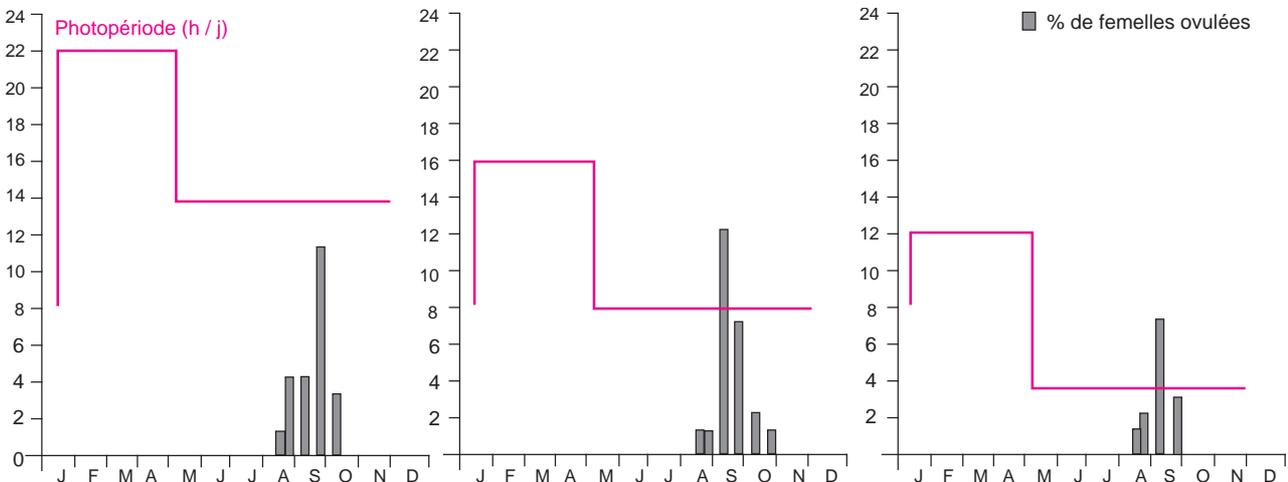
sibilité hypophysaire à la gonadolibérine (Breton et Billard 1984). En fin de vitellogénèse, la concentration plasmatique de GTH fluctue rapidement (Zohar *et al* 1986, chez la truite arc-en-ciel, *Oncorhynchus mykiss*).

La notion de « jours longs / jours courts » est toute relative et Bromage *et al* (1993) ont montré que le facteur important est la succession d'une période de jours longs (12 à 22 heures d'éclairement par jour) et d'une période de jours courts (respectivement 3,5 à 13,5 heures d'éclairement par jour) ; la durée des jours longs, ne valant que par comparaison avec celle des jours courts, n'a pas d'influence sur la date de ponte (figure 3).

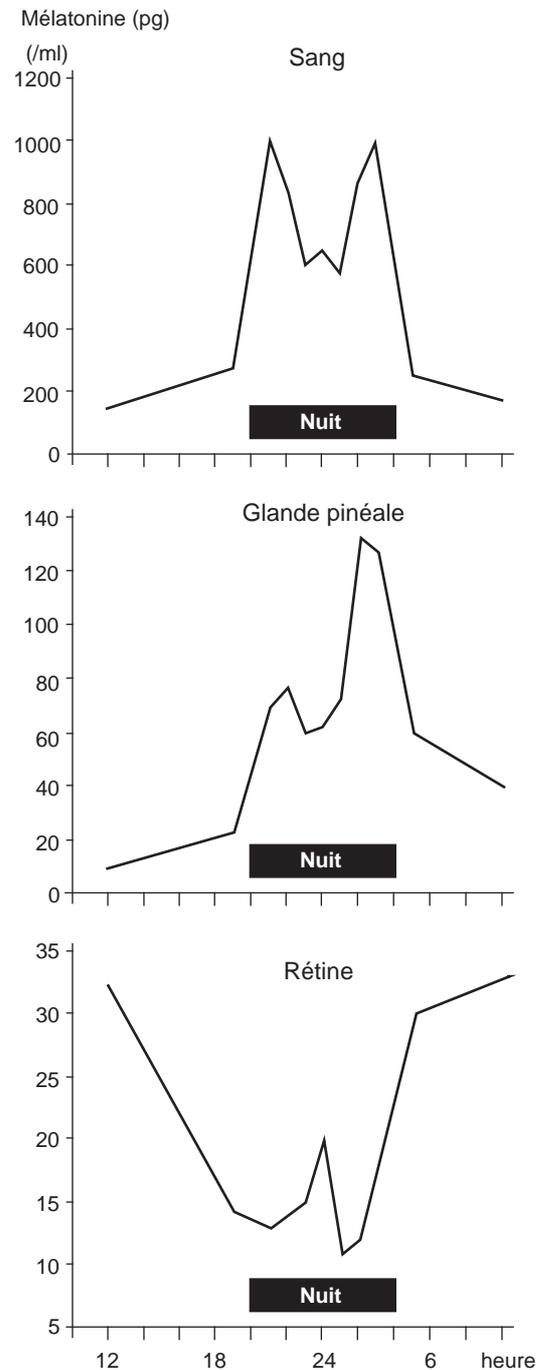
Les mécanismes mis en jeu pour le transfert des stimulations photopériodiques vers les structures nerveuses régulant les secré-

tions gonadotropes sont inconnus. Comme chez les autres vertébrés, la glande pinéale produit la mélatonine pendant la phase obscure du nyctémère et la concentration plasmatique de mélatonine reflète directement cette activité (Zachmann *et al* 1992) ; la rétine produit de la mélatonine pendant le jour, mais en quantité moindre que la glande pinéale pendant la nuit (figure 4). Il est actuellement impossible de tirer des conclusions cohérentes des actions de la mélatonine ou des effets de la pinéalectomie sur les cycles reproducteurs, tant les résultats sont controversés en fonction des espèces, et tant les conditions expérimentales sont variables. Hontela et Peter (1980) ont montré que chez des femelles de poisson rouge (*Carassius auratus*) pinéalectomisées ou rendues

**Figure 3.** Contrôle photopériodique de la date de ponte de la truite arc-en-ciel par une succession d'une période de jours longs et d'une période de jours courts (d'après Bromage et al 1993).



**Figure 4.** Variations nycthémerales de la concentration de mélatonine dans le sang, la glande pinéale et la rétine de l'omble de fontaine (d'après les résultats de Zachmann et al 1992).



**Comme chez les autres vertébrés, la glande pinéale produit la mélatonine pendant la nuit. La rétine en produit pendant le jour, mais en quantité moindre.**

aveugles, le cycle journalier des niveaux de GTH plasmatique était supprimé et le développement des gonades réduit sous longue photopériode à 21° C au printemps ; les mêmes auteurs ont montré au contraire qu'un cycle journalier du niveau de GTH plasmatique était induit, sous courte photopériode à 21° C au printemps, chez des femelles matures pinéalectomisées. Il paraît exclu qu'il y ait une action directe de la mélatonine sur la sécrétion de GTH car aucun site de liaison n'a été mis en évidence au niveau de l'hypophyse (Ekström et Vanecek 1992, cités par Kah *et al* 1993). L'étude des cellules

sécrétrices de gonadolibérine (GnRH) a permis de les situer le long d'un continuum de fibres partant du bulbe olfacto-rétinien et aboutissant à l'hypophyse. Leur présence a été observée en particulier dans la région préoptique et dans le tractus optique (Kah *et al* 1993) ce qui suggère une influence possible de la photopériode sur leur activité et l'action de la mélatonine ne peut être écartée, des sites de liaison ayant été mis en évidence dans la région préoptique (Ekström et Vanecek 1992, cités par Kah *et al* 1993). Il paraît donc exclu pour le moment d'avoir recours à des traitements par la mélatonine pour contrôler le cycle reproducteur des poissons, les seules bases possibles restent l'activation de la fonction gonadotrope de l'axe hypothalamo-hypophysaire par la photopériode.

## 2 / Contrôle de la date de reproduction : mise en œuvre pratique

La plupart des auteurs ont eu pour objectif l'avancement de la période de reproduction. Les travaux pionniers de Hoover et Hubbard (1937) chez l'omble de fontaine consistaient à compresser le cycle photopériodique annuel en quelques mois ; ultérieurement les auteurs cherchèrent à simplifier la technique tout en augmentant son efficacité. Breton *et al* (1983b) ont ainsi testé chez la truite arc-en-ciel, dans les conditions de pisciculture, un profil photopériodique ne conservant que la photopériode naturelle décroissante appliqué au deuxième cycle reproducteur (schéma identique à celui utilisé par Breton *et al* 1985, figure 2). Ce régime photopériodique s'est révélé efficace et a été utilisé dans un premier temps en pisciculture industrielle, souvent deux fois de suite afin d'obtenir une ponte printanière succédant à une ponte estivale.

Aujourd'hui cette méthode a été abandonnée au profit d'un schéma plus simple issu des travaux de Bromage *et al* (1984) et Takashima et Yamada (1984). Les géniteurs sont soumis à un éclairage de 16 heures par jour pendant deux mois puis de 8 heures par jour jusqu'à la ponte. Chez la truite arc-en-ciel, ce profil photopériodique appliqué après la première reproduction naturelle d'une souche à reproduction automnale (novembre-décembre) permet l'obtention d'une deuxième reproduction en juin-juillet. Dans la pratique, cette méthode est très efficace pour les femelles, avec l'avantage par rapport à la précédente de mieux grouper les pontes ; par contre les mâles répondent moins bien au traitement et il est fréquent de manquer de sperme en début de période de ponte des femelles. L'hypothèse avancée pour expliquer ce fait concerne la durée de la période de spermiation qui atteint plusieurs mois. En effet, la deuxième spermatogénèse ne démarre qu'après la régression testiculaire (dont la vitesse semble dépendre de la tempé-

rature), il est donc possible que la mise en place de la phase « longue photopériode » du traitement coïncide dans certains cas avec un stade physiologique caractérisé par un rétrocontrôle inhibiteur de la sécrétion gonadotrope. La solution à ce problème est l'avancement par le même procédé de la première spermiation des mâles ; G. Maisse (données non publiées) a obtenu ainsi 90 % des mâles (souche à reproduction automnale, individus en premier cycle sexuel) donnant du sperme dès les premiers jours de juin. De la même façon l'avancement de la première reproduction des femelles est possible, mais limitée à une faible proportion d'individus (20 % des femelles). De plus, la petite taille des femelles ne permet pas l'obtention d'une grande quantité d'œufs (qui sont en outre très petits) et, dans ce cas, la technique est plutôt un moyen de diminuer l'intervalle entre deux générations (18 mois au lieu de 24 mois), utilisable dans certains schémas de sélection génétique. En résumé, la première spermiation des mâles et la deuxième ponte des femelles peuvent être avancées par un traitement photopériodique simplifié consistant à programmer une période de deux mois de jours longs suivie d'une période de jours courts maintenue jusqu'à la reproduction (figure 5). Avant la mise en œuvre du contrôle photopériodique de la date de ponte de la truite, il est important de connaître la température prévisible de l'eau d'élevage à la période de ponte souhaitée ; une température ne dépassant pas 13° C est indispensable pour obtenir des œufs de bonne qualité. Cette contrainte est un facteur limitant important pour le développement de cette technique dans des régions dont la température des rivières dépasse 13° C dès juillet.

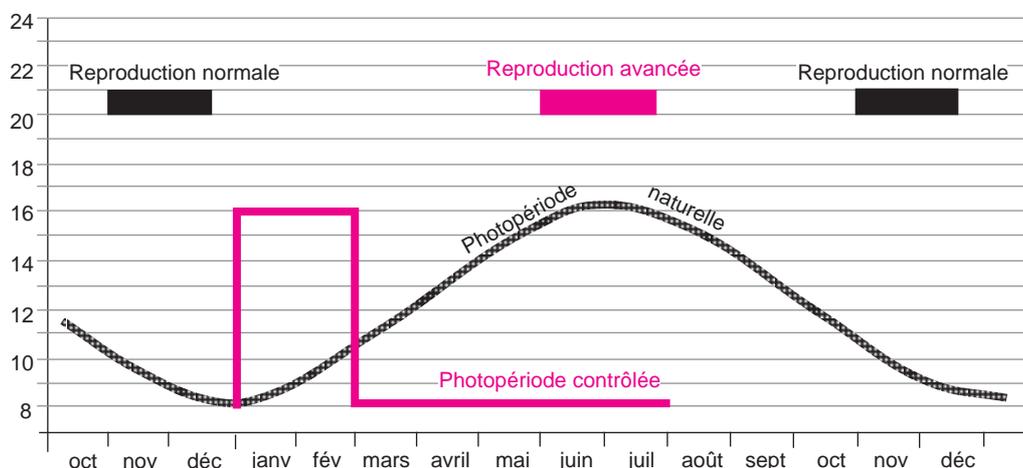
D'autres auteurs ont proposé de retarder la première reproduction. Bourlier et Billard (1984) ont ainsi retardé de plusieurs mois la reproduction de truites arc-en-ciel en les soumettant à un éclairage continu à partir du

21<sup>er</sup> juin. Il est à noter, et nous l'avons observé dans des conditions semblables, que le retard de la ponte s'accompagne d'un étalement de la période d'autant plus important que la température de l'eau est basse ; ce phénomène entraîne une gestion difficile du stock de géniteurs avec de nombreuses manipulations, c'est la raison pour laquelle la technique n'a pas connu de transfert en pisciculture.

### 3 / Contrôle du taux de maturation sexuelle à 2 ans

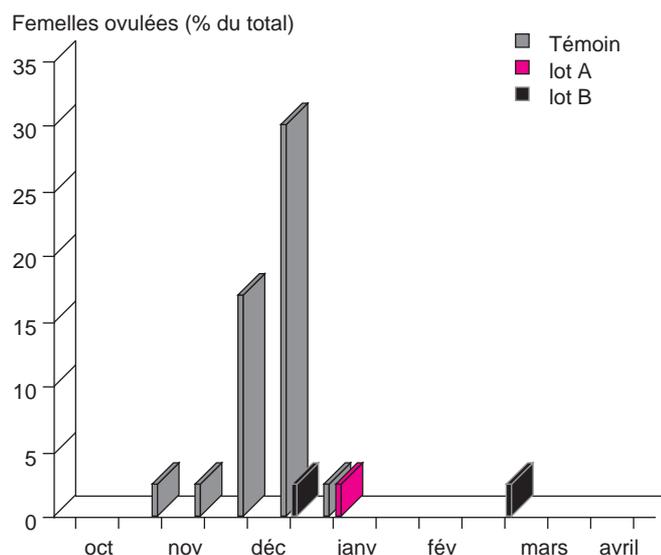
L'évolution de la salmoniculture vers des produits destinés à la transformation a été facilitée par la mise au point de la technique de triploïdisation par choc chaud (Chevassus *et al* 1985), permettant la production de truites stériles dont la croissance n'est pas freinée par la reproduction. Cette technique, de mise en œuvre relativement aisée, n'est pas sans poser un certain nombre de problèmes (taux de triploïdisation, survie et croissance précoce) en relation avec la qualité des ovules. Une alternative intéressante pourrait être proposée avec le contrôle de la photopériode pendant l'ensemble de l'élevage des poissons. Ainsi, Saunders et Henderson (1988) ont observé une diminution du taux de maturation précoce chez les mâles de saumon atlantique (*Salmo salar*) lorsqu'ils les soumettaient à un éclairage continu depuis le début de l'alimentation. Dans l'expérimentation que nous avons mise en place chez la truite arc-en-ciel et dont les résultats sont rapportés dans la figure 6, les alevins ont été mis en éclairage continu soit dès le début de l'alimentation, soit dès le début du printemps suivant. Nos résultats montrent qu'il est possible d'inhiber presque totalement la maturation des femelles à deux ans en les soumet-

**Figure 5.** Schéma photopériodique à mettre en place pour l'avancement de la période de ponte en truiticulture avec une souche de truite arc-en-ciel à reproduction automnale. Les femelles sont soumises au traitement après leur première ponte naturelle alors que les mâles sont traités pendant les mois précédant leur première maturation. Le même profil photopériodique peut être répété plusieurs fois de suite pour les femelles, qui pondent ainsi tous les 7 mois environ.



**L'avancement de la reproduction peut être obtenu par l'application de deux mois de jours longs suivie d'une période de jours courts maintenue jusqu'à la reproduction.**

**Figure 6.** Influence d'un éclairage continu sur le taux de maturation des femelles de truite arc-en-ciel (d'après G. Maisse et B. Breton, données non publiées). Le lot A a été soumis au traitement dès le début de l'alimentation et le lot B dès le début du printemps suivant. Le lot témoin a été élevé sous photopériode naturelle. Pour chaque lot les valeurs indiquées représentent la moyenne des taux de maturation (pourcentage de femelles ovulées à chaque contrôle) observés dans deux bassins de 30 femelles chacun.



tant dès l'alevinage à un éclairage continu (aucune différence notable de croissance n'est apparue entre les individus traités et les témoins). Par contre le taux de maturation des mâles, bien que significativement plus

faible (46 % dans les lots traités dès le début de l'alimentation contre 81 % dans les lots témoins), n'a pas été diminué de façon aussi importante que chez les femelles. Ces résultats, qui, pour les mâles, confirment ceux de Saunders et Henderson (1988), montrent que le stade juvénile est aussi une phase sensible en ce qui concerne l'influence de la photopériode sur la reproduction. Les perspectives d'application à la salmoniculture sont réelles car, appliquée à des populations monosexuelle femelle, cette technique permettrait la production de grandes truites de deux ans sans avoir recours à la triploïdisation. Des expérimentations complémentaires sont cependant nécessaires avant d'en envisager le transfert dans la pratique piscicole.

## Conclusion

La sensibilité des salmonidés aux variations de photopériode a permis la mise au point de techniques de programmation de la date de ponte sans que l'on connaisse exactement l'ensemble des mécanismes physiologiques en cause. Jusqu'à présent, la démarche qui a prévalu a été très empirique, si bien que l'on peut penser qu'une meilleure connaissance de la transmission du signal au niveau du système nerveux central permettrait d'affiner la méthode en tenant compte de l'intensité lumineuse, de l'espèce, du sexe, de l'âge et de l'interaction avec les autres facteurs de l'environnement et en particulier la température.

## Références bibliographiques

- Billard R., 1987. The reproductive cycle of male and female brown trout (*Salmo trutta fario*) : a quantitative study. *Reprod. Nutr. Dévelop.*, 27, 29-44.
- Billard R., Breton B., 1985. Control of reproduction and fish farming. In : B. Lofts & W.N. Holmes (eds), *Current Trends in Comparative Endocrinology*, 1221-1229. Hong Kong University Press, Hong Kong.
- Billard R., Fostier A., Weil C., Breton B., 1982. Endocrine control of spermatogenesis in teleost fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 39, 65-79.
- Bourlier A., Billard R., 1984. Delay of gametogenesis and spawning by constant illumination of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) during the first reproductive cycle. *Can. J. Zool.*, 62, 2183-2187.
- Breton B., Billard R., 1984. The endocrinology of teleosts reproduction : an approach to the control of fish reproduction. *Arch. FischWiss.*, 35, 55-74.
- Breton B., Fostier A., Zohar Y., Le Bail P.Y., Billard R., 1983a. Gonadotropine glycoprotéique maturante et œstradiol-17 $\beta$  pendant le cycle reproducteur chez la truite fario (*Salmo trutta*) femelle. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 49, 220-231.
- Breton B., Maisse G., Lemenn E., 1983b. Contrôle photopériodique de la saison de reproduction en salmoniculture : une expérience pilote en Bretagne. *Bull. Fr. Piscic.*, 288, 35-45.
- Breton B., Zohar Y., Billard R., 1985. Photoperiod and gonadotropin control of the reproductive cycle in the female rainbow trout. In : B. Lofts & W.N. Holmes (eds), *Current Trends in Comparative Endocrinology*, 1243-1246. Hong Kong University Press, Hong Kong.
- Bromage N., Elliot J.A.K., Springate J.R.C., Whitehead C., 1984. The effects of constant photoperiods on the timing of spawning in the rainbow trout. *Aquaculture*, 43, 213-223.
- Bromage N., Randall C., Davies B., Thrush M., Duston J., Carillo M., Zanuy S., 1993. Photoperiodism and the control of reproduction and development in farmed fish. In : B. Lahlou & P. Vitiello (eds), *Coastal and Estuarine studies*, 43, *Aquaculture : fundamental and applied research*, 81-102. American Geophysical Union, Washington, DC.
- Chevassus B., Quillet E., Chourrou D., 1985. La production de truites stériles par voie génétique. *Piscic. Fr.*, 78, 10-19.
- Girin M., Devauchelle N., 1978. Décalage de la période de reproduction par raccourcissement des cycles photopériodique et thermique chez des poissons marins. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, 18, 1059-1065.

- Haux C., Hansen T., Stefansson S.O., Taranger G.L., Walther B.Th., Björnsson B.Th., 1991. Effects of photoperiod on plasma GTH I and GTH II levels during sexual maturation in atlantic salmon. In : A.P. Scott, J.P. Sumpter, D.E. Kime, M.S. Rolfe (eds), Proceeding of the Fourth International Symposium on the Reproductive Physiology of Fish, 26. Norwich, U.K., 7-12 July 1991.
- Hontela A., Peter R.E., 1980. Effects of pinealectomy, blinding, and sexual condition on serum gonadotropin levels in the goldfish. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 40, 168-179.
- Hoover E., Hubbard H., 1937. Modification of the sexual cycle in trout by control of light. *Copeia*, 4, 206-210.
- Kah O., Anglade I., Leprêtre E., Dubourg P., de Monbrison D., 1993. The reproductive brain in fish. *Fish Physiol. and Biochem.*, 11, 85-98.
- Kawauchi H., Suzuki K., Itoh H., Swanson P., Naito N., Nagahama Y., Nozaki M., Nakai Y., Itoh S., 1989. The duality of teleost gonadotropins. *Fish Physiol. Biochem.*, 7, 29-38.
- Maisse G., Bonnieux F., Fauconneau B., Fauré A., Gloaguen Y., Le Bail P.Y., Prunet P., Rainelli P., 1993. Impacts zootechnique et socio-économique potentiels d'une éventuelle utilisation de la rtGH en salmoniculture. *INRA Prod. Anim.*, 6, 167-183.
- Saunders R.L., Henderson E.B., 1988. Effect of constant day length on sexual maturation and growth of atlantic salmon (*Salmo salar*) parr. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 45, 60-64.
- Suzuki K., Kawauchi H., Nagahama Y., 1988a. Isolation and characterization of two distinct gonadotropins from chum salmon pituitary glands. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 71, 292-301.
- Suzuki K., Kawauchi H., Nagahama Y., 1988b. Isolation and characterization of subunits from two distinct salmon gonadotropins. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 71, 302-306.
- Takashima F., Yamada Y., 1984. Control of maturation in masu salmon by manipulation of photoperiod. *Aquaculture*, 43, 243-257.
- Zachmann A., Knijff S.C.M., Ali M.A., Anctil M., 1992. Effects of photoperiod and different intensities of light exposure on melatonin levels in the blood, pineal organ, and retina of the brook trout (*Salvelinus fontinalis* Mitchell). *Can. J. Zool.*, 70, 25-29.
- Zohar Y., Breton B., Fostier A., 1986. Short term profiles of gonadotropin and 17 alpha-hydroxy 20 beta dihydroprogesterone levels in the female rainbow trout at the periovulatory period. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 64, 189-198.

## Abstract

### *Photoperiod manipulation of reproduction in salmonids.*

The development of a farming industry for trout and salmon has increased the need to spread out production throughout the year. It is therefore necessary to use photoperiod manipulation in order to obtain reproduction all over the year in these species which normally spawn once a year. For example, the exposure of broodstock rainbow trout to long days for a period of 2 months following the normal spawning date and then to short

days for 4 months, induces a new spawning period 6 months after the previous one. It is also possible to delay the onset of sexual maturation in females by subjecting them to continuous light when they first start to feed. This provides an alternative technique to triploidization for the production of immature fish for marketing.

MAISSE G., BRETON B., 1996. Contrôle photopériodique de la saison de reproduction chez les salmonidés. *INRA Prod. Anim.*, 9 (1), 71-77.