



## THESIS / THÈSE

### MASTER EN SCIENCES BIOLOGIQUES

#### Étude de l'évolution des concentrations en hormones sexuelles et thyroïdiennes chez les gardons (*Rutilus rutilus* (L.)) lors de leurs migrations en Meuse (Tailfer)

Feys, Valérie

*Award date:*  
1992

*Awarding institution:*  
Universite de Namur

[Link to publication](#)

#### General rights

Copyright and moral rights for the publications made accessible in the public portal are retained by the authors and/or other copyright owners and it is a condition of accessing publications that users recognise and abide by the legal requirements associated with these rights.

- Users may download and print one copy of any publication from the public portal for the purpose of private study or research.
- You may not further distribute the material or use it for any profit-making activity or commercial gain
- You may freely distribute the URL identifying the publication in the public portal ?

#### Take down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

**Etude de l'évolution des concentrations en hormones sexuelles et thyroïdiennes chez les gardons (*Rutilus rutilus* (L.)) lors de leurs migrations en Meuse (Tailfer).**

FEYS Valérie

Résumé

Cette étude décrit le cycle hormonal des gardons (*Rutilus rutilus* (L.)) capturés dans la Meuse, dans la nasse et dans l'échelle de Tailfer. Elle établit la relation existant entre le cycle des hormones sexuelles et thyroïdiennes et les migrations réalisées.

On constate que les gardons effectuent une première migration massive lors de leur période de reproduction et une seconde migration estivale non liée à la reproduction.

Durant la migration de reproduction, les concentrations en hormones sexuelles (testostérone (T) et  $17\alpha$ -hydroxy- $20\beta$ -dihydroprogestérone ( $17\alpha$ - $20\beta$ DHP)) sont élevées, surtout pour les poissons migrant vers la noue (cc T(nasse) = 330,60 pg/ml, cc  $17\alpha$ - $20\beta$ DHP(nasse) = 13 815 pg/ml). Les concentrations en hormones thyroïdiennes ( thyroxine (T<sub>4</sub>) et triiodothyrosine (T<sub>3</sub>)) sont faibles(cc T<sub>4</sub>(nasse) = 3000 pg/ml,cc T<sub>3</sub>(nasse) = 1000 pg/ml). En dehors de la période de reproduction, les poissons ne vont pas vers la noue, mais migrent uniquement vers l'échelle. Ces poissons ont de faibles concentrations en hormones sexuelles (cc T = 10 pg/ml) mais de fortes concentrations en hormones thyroïdiennes (cc T<sub>4</sub> = 17 000 pg/ml et cc T<sub>3</sub> = 5 000 pg/ml).

Mémoire de licence en Sciences Biologiques (Zoologiques)

Décembre 1992

Promoteur : J.-C. Micha

Co-promoteur : P. Kestemont

# REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier Monsieur le Professeur J.C. MICHA pour l'accueil qu'il m' a réservé dans son laboratoire .

Je remercie vivement Monsieur le Docteur P. KESTEMONT pour son expérience, son aide, sa disponibilité et ses judicieux conseils apportés tout au long de cette année.

Je voudrais également remercier les autres membres de l'UNECED pour leur collaboration efficace et dévouée, et plus particulièrement un grand merci à J. RINCHARD qui m'a beaucoup épaulée lors de la réalisation de ce mémoire.

Merci à Messieurs le Professeur E.R. KÜHN, le Docteur A. FOSTIER et Madame B. MOUROT, pour le bon accueil qu'ils m'ont réservé respectivement au "Laboratorium voor Vergelijkende Endocrinologie" (K.U.L.) et au Laboratoire de Physiologie des poissons (INRA, Rennes-france).

Toute ma reconnaissance à Monsieur le Professeur R. LELOUP (Département d'Histologie et d' Embryologie) qui m'a ouvert son laboratoire, de même que Messieurs R. DEOM et M. LOMBET pour leur aide technique relative aux coupes histologiques.

DE très sincères remerciements à Mademoiselle S. BAUDRENGHIEN qui m'a très fortement aidée lors de la finition de ce mémoire.

Enfin, un grand merci à mes parents et amis : Laurent, Nancy, Jacqueline, Isabelle, Philippe, Laurence, Jean-marc, Jean-François, Frédéric et tous ceux qui m'ont aidée et encouragée pendant cette année.

# Table des matières

## Introduction

Synthèse bibliographique.....	1
Chapitre 1 : Modèles de migrations.....	1
1.1. Caractéristiques générales.....	1
1.1.1. Définition de la migration.....	1
1.1.2. Aspects biologiques de la migration.....	3
1.1.2.1. Direction des migrations.....	3
1.1.2.2. Périodicité.....	4
1.1.2.3. Vitesse de migration.....	5
1.1.2.4. Degré de retour.....	6
1.1.3. Différents cycles de migration.....	6
1.2 Les migrations de type alimentaire.....	8
1.2.1. Dans les régions tempérées.....	8
1.2.2. Dans les régions arctiques.....	9
1.2.3. Dans les régions tropicales.....	9
1.3. Les migrations d'hivernage.....	9
1.3.1. Dans les régions tempérées.....	9
1.3.2. Dans les régions tropicales.....	10
1.4. Les migrations de reproduction.....	10
1.4.1. Dans les régions tempérées.....	10
1.4.2. Dans les régions arctiques.....	11
1.4.3. Dans les régions tropicales.....	11
1.5. La migration et le "homing".....	11
Chapitre 2 : Objectifs de migration.....	16
2.1. Optimiser l'accès à la nourriture.....	16
2.2. Eviter les conditions défavorables.....	16
2.3. Accroître la colonisation.....	18
2.4. Résumé et conclusion.....	18
Chapitre 3 : Les coûts et les gains énergétiques de la migration.....	20
3.1. Les coûts métaboliques.....	21
3.2. Les coûts énergétiques lors de l'alimentation.....	23
3.3. Les pertes et les gains d'énergie.....	24

Chapitre 4 : Le début, l'activité de nage et l'alimentation pendant la migration.....	26
4.1. Le début de la migration.....	26
4.2 L'activité de nage pendant la migration.....	26
4.3. L'activité d'alimentation pendant la migration.....	27
Chapitre 5 : Régulation endocrine de la migration.....	28
5.1. Hormones thyroïdiennes.....	28
5.1.1. Anatomie macroscopique et microscopique.....	28
5.1.2. Métabolisme thyroïdien et synthèse des hormones thyroïdiennes.....	29
5.1.2.1. Les hormones thyroïdiennes.....	29
5.1.2.2. La thyroglobuline (Tgb).....	30
5.1.2.3. Résumé du métabolisme de l'iode et de la synthèse des hormones thyroïdiennes.....	31
5.1.3. Facteurs influençant la fonction thyroïdienne.....	31
5.1.3.1. Régulation hypothalamique de la sécrétion de TSH.....	31
5.1.3.2. La thyrotropine (thyroïd-stimulating hormone TSH).....	32
5.1.3.3. Les antithyroïdiens.....	32
5.1.4. Métabolisme des hormones thyroïdiennes.....	33
5.1.4.1. Les hormones thyroïdiennes en circulation.....	33
5.1.4.2. Hormones libres ou liées à des protéines.....	34
5.1.4.3. Prise des hormones thyroïdiennes par les tissus.....	35
5.1.4.4. Voies de dégradation (désiodation).....	35
5.1.5. Effets des hormones thyroïdiennes et leur mécanisme d'action.....	36
5.2. Les stéroïdes sexuels.....	38
5.2.1. Les stéroïdes des gonadiens.....	38

5.2.1.1. Les stéroïdes testiculaires.....	39
5.2.1.2. Les stéroïdes ovariens.....	39
5.2.2. Les autres sources de stéroïdes sexuels.....	40
5.3. Evolution de quelques hormones circulantes.....	40
5.3.1. La GtH.....	40
5.3.2. La 17 $\beta$ -oestradiol (E2).....	41
5.3.3. La testostérone (T).....	42
5.3.4. La 17 $\alpha$ -20 $\beta$ - dihydroxyprogestérone.....	42
5.3.5. Les hormones thyroïdiennes.....	43
Chapitre 6 : Biologie du gardon ( <i>Rutilus rutilus</i> L.) .....	47
6.1. Position systématique.....	47
6.2. Distribution géographique-écologie.....	47
6.3. Caractéristiques externes.....	48
6.4. La reproduction du gardon.....	48
6.5. Le régime alimentaire du gardon.....	48
6.6. Conclusion de la synthèse bibliographique.....	49
Partie expérimentale.....	51
Chapitre 7 : Description du milieu.....	51
7.1. La Meuse.....	51
7.2. Les aménagements et les barrages de la Meuse.....	53
7.2.1. Conséquences des aménagements en Meuse.....	53
7.2.2. Les barrages de la Meuse.....	54
Chapitre 8 : Matériel et méthode.....	57
8.1. Conditions expérimentales.....	57
8.1.1. L'échelle à poissons de Tailfer.....	57
8.1.1.1. Description de l'échelle.....	57
8.1.1.2. Méthode de capture et de mesure.....	59
8.1.2. La noue de Tailfer.....	60
8.1.2.1. Description de la noue.....	60

8.1.2.2. Méthode de capture.....	61
8.1.3. Les prélèvements en Meuse.....	61
8.1.3.1. Méthode de capture.....	61
8.2. Mesure des paramètres physico- chimiques.....	62
8.2.1. Température et débit.....	62
8.2.2. Photopériode et intensité lumineuse :.....	62
8.3. Mesure des paramètres morphologiques.....	62
8.3.1. Le facteur de condition.....	63
8.3.2. L'indice gonadosomatique (I.G.S.) .....	63
8.4. L'examen endocrinologique.....	64
8.4.1. Les prélèvements sanguins.....	64
8.4.2. Les dosages hormonaux.....	64
8.4.2.1. L'extraction.....	65
8.4.2.2. Le dosage.....	65
8.5. Examen histologique de l'ovogénèse.....	72
8.5.1. Préparation histologique.....	72
8.5.2. Détermination des stades de maturité.....	73
8.6. Analyse des résultats.....	75
Chapitre 9 : Résultats.....	78
9.1. Conditions expérimentales.....	78
9.1.1. Caractéristiques du milieu : la Meuse.....	78
9.1.1.1. La température et le débit .....	78
9.1.1.2. La photopériode et l'intensité lumineuse.....	78
9.1.2. Prélèvements.....	78
9.1.2.1. Passage des poissons de la Meuse vers la noue.....	78
9.1.2.2. Résultats du piégeage.....	79
9.2. Evolution des paramètres morphologiques.....	79
9.2.1. L'IGS (indice gonadosomatique).....	79
9.2.2. Le facteur de condition.....	81
9.3. Evolution des stades de maturité.....	82
9.3.1 Evolution des stades de maturité au cours du temps.....	82
9.4. Evolution des sécrétions hormonales.....	83

9.4.1. La testostérone .....	83
9.4.2. La $17\alpha$ - $20\beta$ DHP .....	84
9.4.3. Les hormones thyroïdiennes.....	85
9.4.3.1. La thyroxine (T4).....	85
9.4.3.2. La triiodothyronine (T3).....	85
9.4.4. Evolution de la concentration en thyroxine (T4) et en triiodothyronine (T3).....	87
9.4.5. Evolution journalière de la concentration moyenne en T3 et T4.....	87
9.4.5.1. Evolution journalière de T3.....	87
9.4.5.2. Evolution journalière de T4.....	88
9.5. Evolution des sécrétions hormonales en fonction des stades de maturité.....	88
9.5.1. La testostérone .....	88
9.5.2. La $17\alpha$ -hydroxy- $20\beta$ - dihydroproges-térone.....	89
9.5.3. Les hormones thyroïdiennes .....	89
 Chapitre 10 : Interprétation des résultats et discussion des résultats.....	92
 Résumé, conclusions et perspectives .....	98
 Bibliographie	
 Annexes	



# Introduction

Le gardon (*Rutilus rutilus* (L.)) est un des cyprinidés le plus représenté dans la Meuse. Il fait l'objet de repeuplements importants pour la pêche sportive.

La dynamique de sa population (DIDIER, 1990), sa croissance (GILLET, 1982, MATABARO, 1989), sa reproduction, son alimentation (RICHARD, 1980) ont fait l'objet de nombreuses recherches par l'Unité d'Ecologie des Eaux Douces (UNECED).

Depuis 1989, des relevés réguliers sont entrepris dans l'échelle de Tailfer. Le gardon y est fortement représenté pendant sa période de reproduction durant les mois d'avril et mai, mais on observe également de fortes remontées hors de cette période. Une étude de la migration du gardon a donc été entreprise. Dans un premier temps, FASOL (1991) a étudié, lors de son mémoire, l'incidence des facteurs abiotiques sur la migration du gardon et surtout sur cette migration estivale et automnale.

Dans ce cadre, nous allons dans notre travail introduire le rôle potentiel des hormones thyroïdiennes et de deux stéroïdes sexuels et leurs relations avec la migration. Dans notre travail, nous allons approcher le phénomène encore peu connu de l'influence de certaines hormones sur la migration du gardon.

Notre étude est constituée de deux parties, l'une théorique et l'autre expérimentale.

La première partie sera consacrée à une synthèse bibliographique reprenant d'abord divers aspects de la migration déjà étudiés : les différents cycles de migration, les objectifs de migration, les coûts et gains énergétiques d'une migration. Cette première partie reprend ensuite une synthèse des données disponibles sur les hormones thyroïdiennes (l'anatomie macroscopique et microscopique de la thyroïde, le métabolisme thyroïdien, la synthèse des

hormones thyroïdiennes et leur métabolisme, les facteurs influençant la fonction thyroïdienne, et enfin, les effets des hormones thyroïdiennes) et les stéroïdes sexuels de téléostéens. Quelques données de la biologie du gardon clôtureront cette synthèse bibliographique.

La seconde partie concerne les expériences réalisées avec pour but l'étude de l'évolution saisonnière des hormones thyroïdiennes et de quelques hormones sexuelles plasmatiques (la testostérone et la  $17\alpha$ -hydroxy- $20\beta$ -dihydroprogestérone) chez le gardon. Cette partie expérimentale visera à dégager les liens pouvant exister entre le comportement migratoire des gardons et les hormones étudiées.

Une conclusion reprendra de façon concise, les différents aspects et résultats de ce travail de première approche.

# Synthèse bibliographique

## Chapitre 1 : Modèles de migrations

### 1.1. Caractéristiques générales

#### 1.1.1. Définition de la migration

Porcher (1987) rappelle la notion de migrateur. Les populations de poissons dépendent très étroitement des caractéristiques de l'habitat du milieu aquatique. Celui-ci est, en effet, le support de toutes les fonctions biologiques (reproduction, nutrition, locomotion). Ces fonctions sont, en outre, réglées par le facteur température, d'une importance toute particulière pour des animaux poïkilothermes.

Trois types de milieu sont indispensables pour le déroulement du cycle de vie d'une espèce :

- une zone de reproduction,
- une zone de production des juvéniles,
- une zone de grossissement pour la production des géniteurs.

Si ces trois zones sont contigües, l'espèce sera dite sédentaire. En revanche, si elles sont éloignées les unes des autres dans l'espace, l'espèce est dite migratrice.

La disparition d'une seule de ces trois zones, ou l'impossibilité d'y accéder, compromet la survie de l'espèce. Ces

zones peuvent être toutes trois situées dans le milieu de l'eau douce, et l'espèce n'effectuera aucun changement de milieu pendant son cycle : elle sera dite migratrice holobiotique. A l'inverse, ces trois zones peuvent être réparties dans des milieux différents (eau douce, eau de mer), auquel cas, l'espèce est migratrice amphibiotique.

Le caractère migrateur d'une espèce sera d'autant plus marqué qu'elle aura des exigences plus strictes vis-à-vis des trois zones définies ci-dessus.

Par exemple, le gardon (*Rutilus rutilus* L.) qui fréquente des eaux à courant lent, peut frayer sur une grande diversité de supports immergés, et trouvera facilement un substrat favorable à la reproduction en tous lieux : ses besoins de déplacements seront donc réduits.

La truite commune exige, pour la bonne réussite du frai, un substrat de granulométrie définie sans particules fines, une vitesse de courant particulière, une faible profondeur d'eau et une pente de lit déterminée. Elle fraiera donc sur des secteurs assez localisés du réseau hydrographique : il s'agit d'une espèce migratrice.

La distance parcourue durant une migration varie d'un court déplacement journalier pour trouver de la nourriture à des journées de plus ou moins 100 km au plus, telles que les migrations des saumons du Pacifique (*Oncorhynchus gorbuscha*).

Certains migrateurs peuvent couvrir de mêmes distances et être totalement différents quant à leur durée. La durée de la migration dépend de la vitesse du mouvement qui dépend lui-même des caractéristiques énergétiques, physiologiques et morphologiques propres à chaque espèce (Harden Jones, 1968).

Les revues concernant les migrations donnent plus d'intérêts aux migrations de reproduction des adultes qu'aux migrations de nourriture des juvéniles.

D'après Arnold (1974), le terme de mouvement de migration des poissons est lié à celui de courant. Dans les eaux tempérées et arctiques, il y a des aires de reproduction ("spawning areas"), de gardiennage ("nursery areas"), d'alimentation ("feeding areas") des adultes et, accompagnant ces aires, des migrations distinctes de reproduction, d'alimentation et d'hivernage. Les oeufs et les larves dérivent avec le courant vers les aires de "nursery" et, à l'âge adulte, ils réaliseront un mouvement compensatoire, à

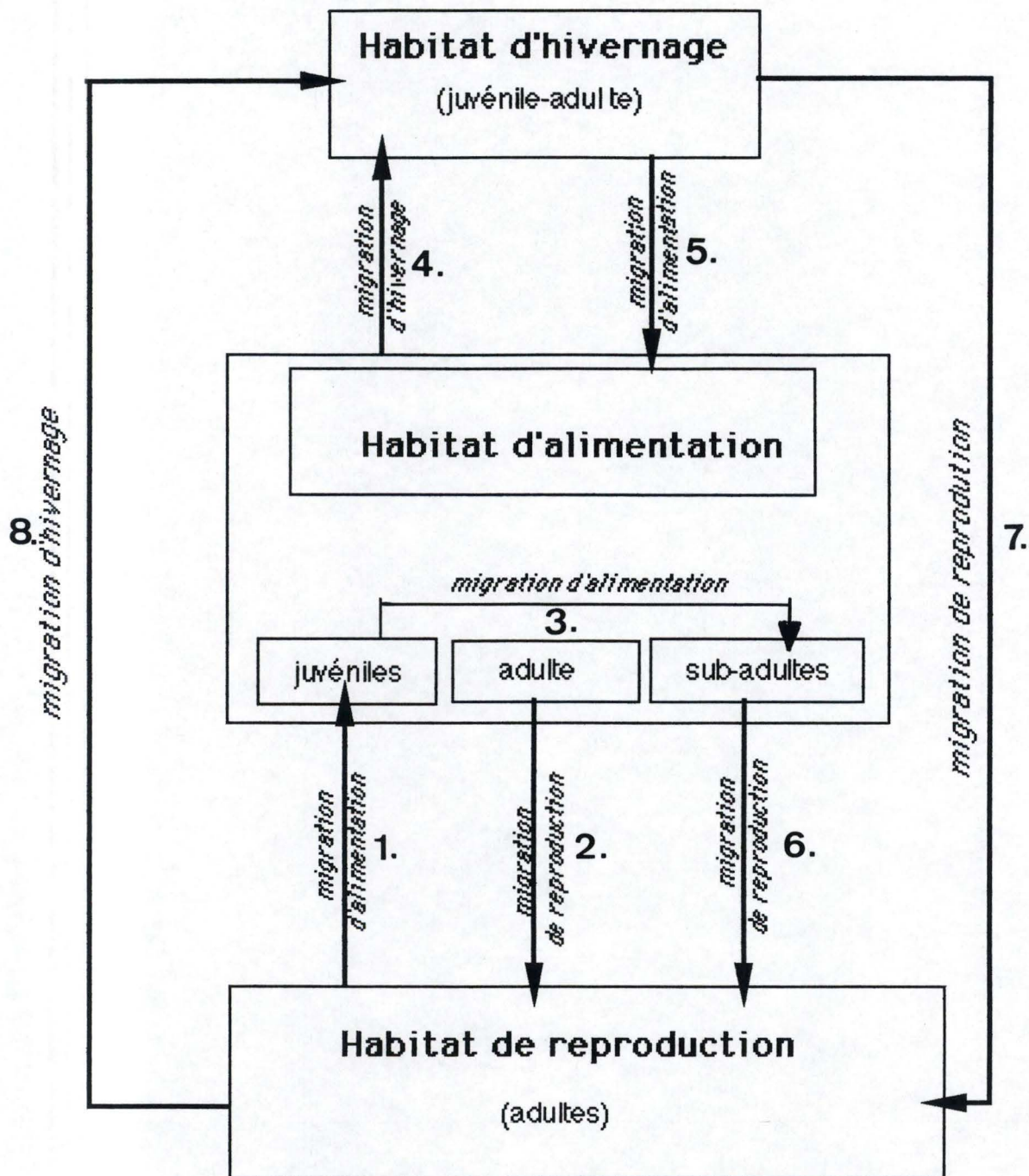


Figure 1.1 : Modèle généralisé des migrations entre les trois habitats utilisés par la plupart des poissons d'eau douce (modifié d'après Northcote, 1978).

contre courant, si la population reste dans le même système hydrographique.

Selon Harden Jones (1968), il y a trois manières pour les poissons de faire des mouvements de migration.

D'une part, lors d'un mouvement par dérive, les poissons pourront être portés passivement par les courants d'eau. Ils suivront une même direction si tous les courants d'eau sont dans une seule direction. Les mouvements locomoteurs des poissons ne contribuent pas au mouvement, mais une migration verticale, des eaux profondes à la surface, peut produire de grands changements dans la distribution horizontale. Ceci, si les couches d'eau bougent à différentes vitesses ou dans différentes directions.

D'autre part, des mouvements locomoteurs au hasard pourront les conduire à une distribution uniforme ou à une agrégation. Dans un environnement uniforme, les poissons relâchés en un point se répandent de manière égale dans toutes les directions. Les mouvements au hasard peuvent mener à une agrégation si il y a des différences de luminosité, de température,..., dans l'environnement qui affectent la vitesse de nage et la fréquence.

Enfin, suite à des mouvements locomoteurs orientés, le poisson pourra aller vers ou contre la source de stimulation. Cette source sera une indication solaire, lunaire, un champ magnétique...

Northcote (1978) considère que les mouvements entre les habitats de reproduction, de nourriture et d'hivernage sont cycliques pour beaucoup de migrants d'eau douce.

Parfois, l'aire de reproduction des adultes, les premières aires de nourriture des juvéniles et d'autres aires de nourriture et d'hivernage sont semblables.

La figure 1.1 représente les cycles de migrations liés aux trois habitats de base.

Un simple cycle de migration comprend le mouvement des jeunes à partir de l'aire de reproduction des adultes vers une unique aire de nourriture (séquence 1-2).

Un cycle plus complexe inclut deux habitats d'alimentation juvéniles et sub-adultes (séquence 1-3-6). Si une aire d'hivernage est utilisée, le modèle suit les étapes 1-4-5-6.

Dans d'autres cas, le poisson peut atteindre sa maturité dans son habitat d'hivernage et aller directement vers l'aire de

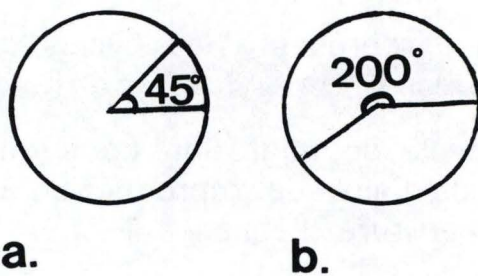


Figure 1.2 : Degré de dispersion autour de la direction moyenne pour (a) l'anguille (*Anguilla anguilla*) et (b) le saumon rose (*Oncorhynchus gorbuscha*).

reproduction (étape 7) ou, ceux qui survivent après la reproduction, pourront aller vers l'aire d'hivernage (étape 8).

Les altérations cycliques entre les différents habitats déterminent de tels mouvements de migration.

## 1.1.2. Aspects biologiques de la migration

### 1.1.2.1. Direction des migrations

La plupart des animaux migrent avec les saisons et selon un axe géographique nord-sud.

Les poissons migrent aussi selon cet axe. En outre, des migrations existent suivant toutes les directions géographiques pour les poissons.

Les oiseaux en vol et les poissons dans leur environnement aquatique migrent dans un monde à trois dimensions. L'axe vertical de la colonne d'eau peut avoir différents courants qui assistent les mouvements du poisson.

La température, la salinité, l'intensité lumineuse, la prédation et d'autres paramètres variant avec la profondeur permettent aux poissons de choisir l'environnement où migrer.

Quand une population spécifique de poissons migre d'une place vers une autre, il est tentant de tirer une ligne entre ces deux places.

Une population de poisson migre, en général, dans une direction avec des variations autour de cette moyenne pour certains individus. La "direction ratio" exprime le pourcentage d'individus d'une population qui va dans différents quadrants autour de la direction moyenne. Un exemple est celui de l'anguille (*Anguilla anguilla*) qui fraie dans la mer des Sargasses (au sud des Bermudes). Les jeunes larves vont vers le nord-est et entrent dans les cours d'eau européens où elles se nourrissent avec les adultes. Les adultes commencent leur migration tous au même point mais se dispersent dans une direction moyenne, comme l'illustre la figure 1.2.

Le saumon rose (*Oncorhynchus gorbuscha*) se nourrit dans le nord de l'océan Pacifique mais fait des migrations de reproduction



au Japon, dans la CEI, en Alaska,... Ce qui représente une dispersion des directions de 200° (McKeown, 1984).

#### 1.1.2.2. Périodicité

Chaque aspect du comportement et du métabolisme du poisson est associé à la périodicité nycthémérale et annuelle de l'environnement.

Le cycle d'alimentation des espèces de poissons est lié à la périodicité nycthémérale. Une activité maximale entre le lever du soleil et le crépuscule a été montrée pour le gardon (*Rutilus rutilus*). Celle-ci correspond au moment où la concentration du plancton est maximale dans son environnement.

Les poissons doivent être adaptés aux changements saisonniers des facteurs écologiques. Ils doivent réagir aux conditions extrêmes durant l'hiver. Les mécanismes impliqués dans la croissance du corps, la maturation des gonades, le développement embryonnaire doivent être ajustés aux conditions écologiques de la saison.

Parallèlement à ces changements saisonniers du métabolisme, le comportement des cyprinidés montre une dépendance saisonnière. L'activité locomotrice du gardon, par exemple, diminue en proportion inverse de la maturation gonadale (Wieser, 1991).

McKeown (1984), considère la migration comme un concept difficile à définir. Ceci en raison de la variation de la plupart des paramètres qui la caractérisent. La périodicité des migrations est également très variable.

Le saumon Chinook (*Oncorhynchus tshawytscha*) reste plus de huit ans en mer avant de retourner vers ses aires de reproduction.

Les anguilles passent plusieurs années (jusque 20) à se nourrir en eau douce avant de commencer leur première migration de reproduction vers la mer.

D'autres espèces de poissons migrent annuellement, mensuellement ou quotidiennement - comme les migrations verticales du hareng.

La périodicité varie entre les espèces et aussi pour une même espèce.

Certaines espèces ont des modèles de migration basés sur des paramètres environnementaux et ont donc différentes sous-catégories de périodicité. C'est le cas du grunion de Californie (*Leuresthes tenuis*) qui demande pour migrer la saison appropriée et la bonne phase lunaire. Il migre, en outre, uniquement la nuit pour diminuer le risque de prédation.

La plupart des migrations ont lieu à intervalles réguliers. Elles sont souvent initiées par des facteurs biologiques (tels la recrudescence gonadale et la disponibilité alimentaire) et des facteurs de nature abiotique.

### 1.1.2.3. Vitesse de migration

La vitesse, la durée et donc la distance de n'importe quelle migration dépendent du type d'environnement traversé et des conditions environnementales recherchées pour la destination finale. Du début jusqu'à la fin de sa migration, le poisson doit traverser des environnements variables (McKeown, 1984).

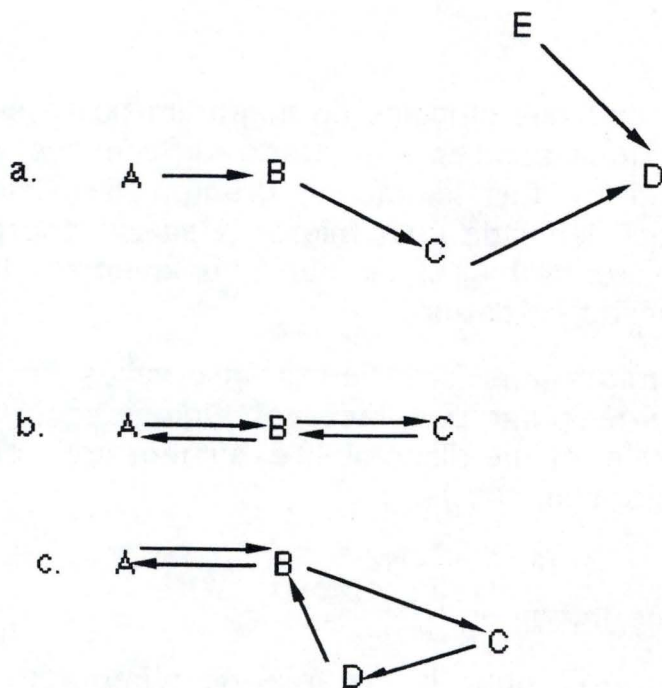
Cependant, on peut distinguer grossièrement trois niveaux d'activité de nage sur la base du temps pendant lequel la vitesse peut être maintenue par le poisson (Larinier, 1977, Harden Jones, 1968). Il s'agit de la vitesse "de croisière", la vitesse "soutenue" et de la vitesse "de pointe" ou "de sprint".

La vitesse "de croisière" ("cruising speed") est susceptible d'être maintenue pendant des heures sans engendrer des modifications physiologiques profondes de l'organisme. Elle est exprimée, comme les autres vitesses, en "longueur du corps par seconde" (l/s). Dans des conditions optimales de température, elle est de trois fois cette dernière. On l'utilise pour calculer les distances qu'un poisson est capable de couvrir pendant des jours ou des semaines.

La vitesse "soutenue" ("sustained speed") peut être maintenue pendant des minutes, mais entraîne la fatigue du poisson.

La vitesse "de pointe" ou "de sprint" ("darting speed" ou "burst speed") résulte d'un effort violent et ne peut être maintenue plus d'un certain temps (la limite varie de quelques secondes à dix secondes selon les auteurs). Elle décroît généralement dès que le poisson atteint une certaine taille.

Pour des individus de tailles moyennes, la vitesse "de sprint" est de 4 m/s ou 14,4 km/h pour la truite, de 21,6 km/h pour les saumons du Pacifique (Sockeye, Coho, Chinook). Les vitesses



**Figure 1.3 :** Le degré de retour des différentes migrations des poissons (d'après **McKeown, 1984**).

a. Poisson qui migre de A à E et ne revisite jamais la même place. La plupart des saumons retourneront vers leur aire natale pour se reproduire mais certains se reproduiront dans une nouvelle aire.

b. Mouvement de va-et-vient. La plupart des truites d'eau douce migrent vers les têtes des cours d'eau pour se reproduire, puis reprennent la route en sens inverse pour retrouver les aires de nourriture.

c. La migration de retour de type circulaire de la plupart des poissons marins. Ils suivent les courants océaniques marins qui sont circulaires.

d. De nombreux poissons diadromes ont ce type de migration. La phase de migration en eau douce qui suit un mouvement de va-et-vient, tandis que le modèle circulaire a lieu dans l'environnement marin.

spécifiques de pointe des autres familles se situent entre 4 et 9 l/s. L'aloise américaine a une vitesse "de sprint" de 16 km/h.

Les performances de nage du poisson approchant de sa maturité sexuelle sont réduites.

Le poisson utilise généralement la vitesse "de croisière" pour ses déplacements (comme les migrations), la vitesse "soutenue" dans les passages à travers les zones les plus difficiles (rapides) et la vitesse "de pointe" pour fuir ou chasser.

Il est à noter que, dans l'échelle de Tailfer, on demande au poisson des efforts brefs mais répétés pour passer d'un bassin à l'autre.

#### 1.1.2.4. Degré de retour

Les modèles des différentes migrations des poissons sont décrits à la figure 1.3.

Il y a une gradation entre les mouvements de retour très précis et la migration "à sens unique". Dans la plupart des migrations de retour, c'est l'aire d'alimentation qui est retrouvée la plus précisément. Les géniteurs qui retournent à leur aire natale ont des degrés variables de précision pour leur migration de retour.

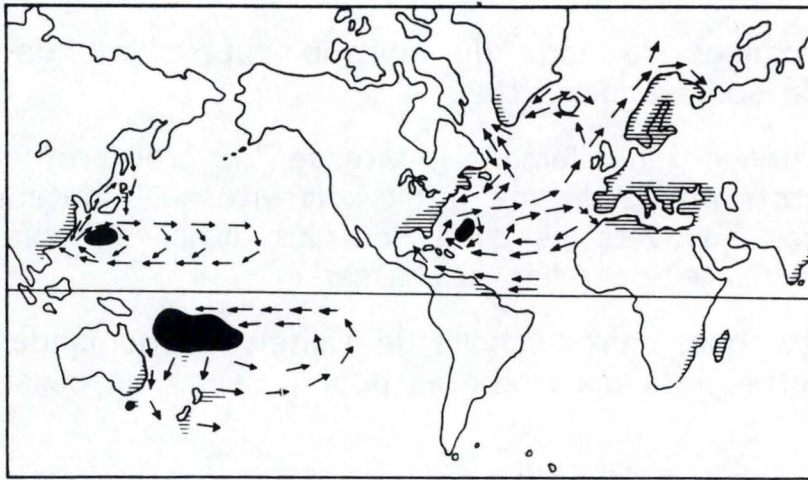
#### 1.1.3. Différents cycles de migration

Dingle (1980) a proposé quatre principaux types de migrations de poissons :

- les migrations des espèces marines surtout vers les eaux douces pour se reproduire. Ces migrations sont appelées migrations anadromes.

La plupart des saumons passent leur vie en mer et retournent en eau douce pour se reproduire. Les oeufs sont déposés sur des lits de graviers et le jeune poisson migre en mer quand il est smolt, après deux ou trois ans de vie dans le fleuve ou le lac.

McKeown (1984) remarqua que certaines espèces anadromes deviennent complètement adaptées en eau douce. Elle y restent même si elles ont encore accès à l'océan. C'est le cas du



**Figure 1.4 :** Trois circuits de migration sont possibles pour les anguilles. Les aires noires représentent les aires de reproduction et les lignes horizontales indiquent les aires d'alimentation en eau douce. L'aire du nord du Pacifique est fréquentée par l'anguille japonaise (*Anguilla japonica*). Le sud du Pacifique est utilisé par l'*anguilla australis* et *A. dieffenbacki*. L'aire de reproduction de l'Atlantique nord sera visitée par l'anguille européenne (*A. anguilla*) ainsi que par l'anguille américaine (*A. rostrata*) (d'après McKeown, 1984).

saumon atlantique (*Salmo salar*) introduit dans le lac Te Amou en Nouvelle-Zélande.

- les migrations, pour lesquelles prédominent les espèces d'eau douce, vers les océans pour se reproduire. Ce sont les migrations catadromes.

L'anguille européenne (*Anguilla anguilla*) se reproduit dans la mer des Sargasses. Elle réalise une migration par dérive à travers l'Atlantique du nord durant ses étapes larvaires. Métamorphosée en alevin, elle arrive dans les eaux côtières européennes deux à cinq ans après sa reproduction. Son cycle est illustré à la figure 1.4.

- les mouvements entièrement en mer. Ce sont les migrations océanodromes.

Le hareng (*Clupea harengus*), la plie (*Pleuronectes platessa*), la morue (*Gadus morhua*) et le thon (*Thunnus thynnus*) effectuent des migrations océaniques de longues distances.

Le modèle de migration annuelle du hareng norvégien reproducteur printanier est décrit par McKeown (1984) à la figure 1.5.

Harden Jones (1968) a également étudié en détail la migration du hareng.

- les mouvements uniquement en eau douce. Ce sont les migrations potamodromes.

Les migrations potamodromes sont saisonnières si elles se passent dans les zones tropicales ou dans les zones tempérées.

La sélection de telles migrations résulte du besoin de substrats particuliers et de courants caractéristiques pour l'éclosion. Elles permettent de réduire la prédation des jeunes et des oeufs dans les têtes de rivière peu profondes.

Le gardon (*Rutilus rutilus*), la vendace (*Coregonus albula*), l'ombre de rivière (*Thymallus thymallus*), le brochet commun (*Esox lucius*), la vandoise (*Leuciscus leuciscus*), le chevesne (*Leciscus cephalus*) et l'ablette (*Alburnus alburnus*) sont des poissons potamodromes.

Dans les régions tropicales, les migrations à contre-courant ont lieu à la saison des pluies, permettant aux poissons de se répandre dans la plaine d'inondation.

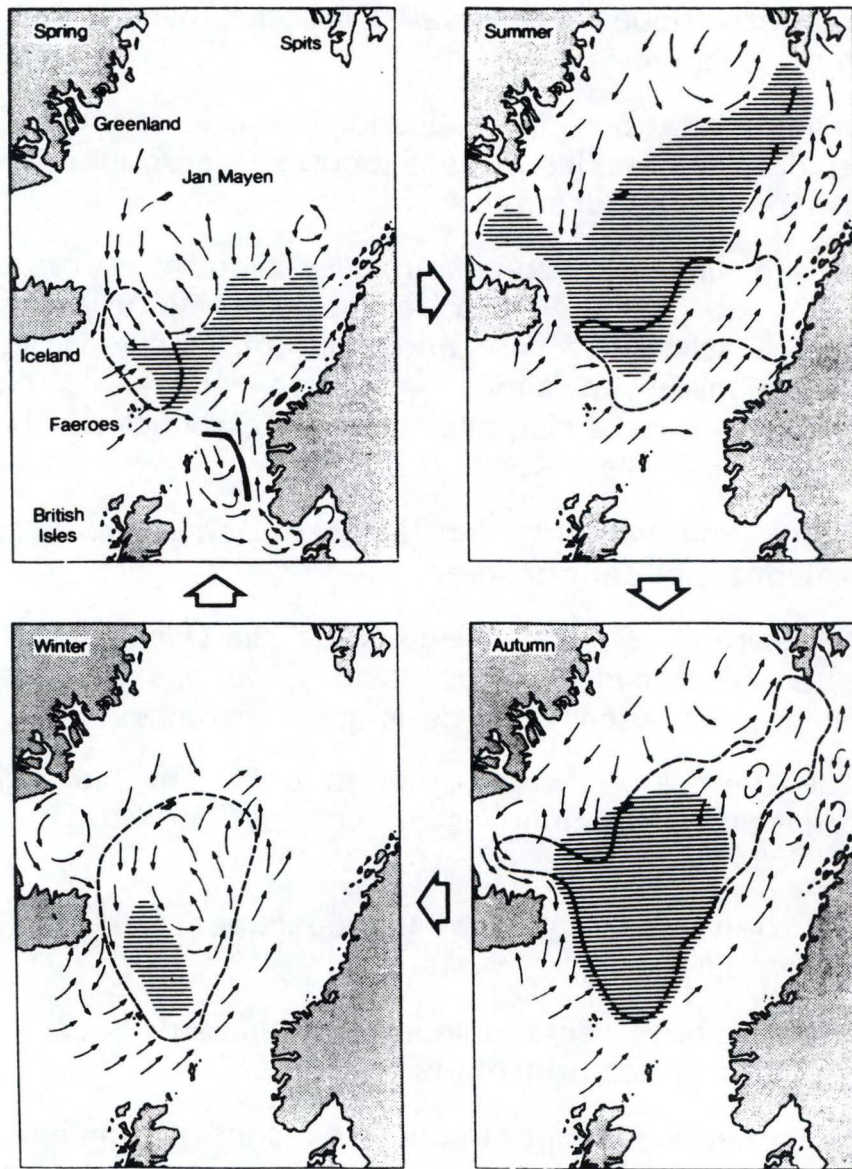


Figure 1.5 : Distribution de harengs norvégiens adultes, reproducteurs printaniers, durant l'hiver, l'été, le printemps et l'automne (d'après McKeown, 1984).

- aire de reproduction
- ≡ distribution durant la saison indiquée
- distribution durant la saison précédente

## 1.2 Les migrations de type alimentaire

### 1.2.1. Dans les régions tempérées

Dans les eaux douces tempérées, certains jeunes poissons quittent l'habitat de reproduction de leurs parents bien avant de pouvoir se nourrir. D'autres y restent pour plusieurs années avant de migrer jusqu'au second habitat de nourriture.

Chez certaines espèces telles que la truite Smelt du nord de l'Amérique (*Osmerus mordax*) et le eulachon eurasiatique (*Thaleichthys pacificus*) vivant dans plusieurs grandes rivières de la côte est du Pacifique, les descendants quittent leur aire de naissance et se déplacent passivement, très tôt, vers les lieux de nourriture.

D'autres espèces font leur première migration vers les aires de nourriture quelques heures ou quelques jours après l'éclosion. Le saumon rose (*Oncorhynchus gorbuscha*) et la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*) suivent ce second type de migration. Le brochet (*Esox lucius*) migre aussi vers les aires de nourriture peu après l'éclosion.

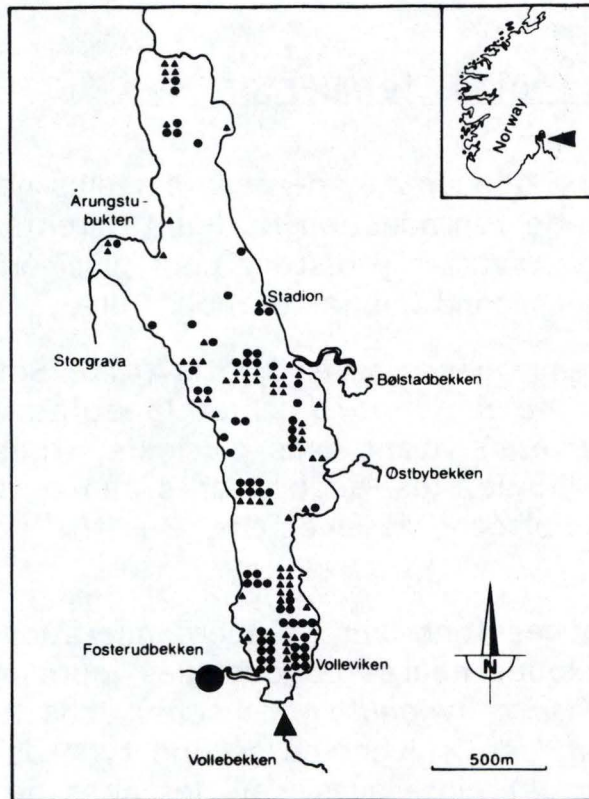
Ces espèces se nourrissent très peu avant ou durant la migration, se fiant largement sur les réserves d'énergie de la vésicule vitelline.

Un troisième type de jeunes se dispersent graduellement à partir de l'aire de nourriture des adultes sans une migration massive ou régulée, éventuellement en atteignant leur habitat final de nourriture après plusieurs mois. Comme le fait l'ombre commun (*Thymallus thymallus*).

Les jeunes de plusieurs autres espèces des régions tempérées, surtout les salmonidés et quelques aloses anadromes, restent plusieurs semaines ou plusieurs mois et parfois même plusieurs années près de l'habitat de frai parentale avant de migrer vers leur seconde aire de nourriture, formant un quatrième type de migration de nourriture. On retrouve la truite fario (*Salmo trutta trutta*) et le barbeau (*Barbus barbus*) dans ce modèle.

Pour la plupart de ces espèces, les chances de survie sont fortement augmentées si elles atteignent une certaine taille minimum avant de migrer vers leur seconde aire de nourriture.





**Figure 1.6 :** Situation géographique du lac Arängen. Ses cinq affluents, dont le Vollebekken, sont indiqués (d'après L'Abée-Lund et Vollestad, 1986).

Dans un cinquième groupe de poissons des régions tempérées, il y a deux ou plusieurs migrations de type alimentaire distinctes pour séparer les habitats de nourriture. Dans la plupart des populations de saumons Sockeye, les jeunes migrent peu après leur éclosion vers leur habitat de nourriture final en mer.

A l'intérieur de n'importe quel habitat de nourriture, il y a des mouvements horizontaux complexes et des "micro-migrations" verticales essentielles pour procurer la nourriture elle-même.

Pour les espèces qui font des migrations d'hivernage et/ou de reproduction, il peut y avoir des mouvements post-hiver et/ou post-reproduction de retour vers les habitats de nourriture (Northcote, 1978).

Selon l'Abè-Lund et Vollestad (1986), les gardons (*Rutilus rutilus*) utilisent un affluent du lac Arüngen, le "Vollebekken", pour se nourrir et se reproduire. Pendant l'automne et l'hiver, le Vollebekken ne contient que peu de poissons. Les poissons vont vers l'affluent fin juin et juillet, après une augmentation considérable du débit et du niveau d'eau (figure 1.6).

### 1.2.2. Dans les régions arctiques

Les espèces arctiques établissent d'abord leur habitat de nourriture en eau douce. Elles y restent moins longtemps que les formes tempérées avant de migrer vers leur second habitat de nourriture, tel que un estuaire ou l'océan. C'est en mer qu'ils grandiront le plus.

### 1.2.3. Dans les régions tropicales

Les eaux douces tropicales n'ont pas d'été ni d'hiver marqués par des caractéristiques saisonnières comme dans les régions arctiques et tempérées. La forme la plus commune des migrations de nourriture est celle associée à l'inondation saisonnière de la plaine de rivière, où les jeunes éclos dans les aires le long des berges de la rivière, migrent, comme les adultes, latéralement dans ces riches aires de nourriture (Northcote, 1978).

## 1.3. Les migrations d'hivernage

### 1.3.1. Dans les régions tempérées

Les sub-adultes et adultes de beaucoup d'espèces anadromes des eaux tempérées peuvent quitter les aires de nourriture dans la mer durant l'automne et migrer vers des habitats d'hivernage des rivières et des lacs.

Nikolskii (1963) examina de tels comportements pour le gardon (*Rutilus rutilus*), la perche (*Perca fluviatilis*) et d'autres poissons du nord des mers d'Aral et Caspienne. Bien qu'il nota que des migrations d'hivernage des lacs vers les basses rivières soient fréquentes pour les poissons d'eau douce, en prenant la carpe herbivore (*Ctenopharyngodon idellus*) comme exemple, ces migrations semblent être peu documentées.

Certains poissons qui passent leur vie entière en rivière ne font jamais de migrations d'hivernage extensives dans ces rivières.

Après la reproduction, la population de Corégones de montagne dans la "North Fork of the Chearwater River" dans l'Idaho font une migration de dévalaison (jusqu'à 88 km) pour passer l'hiver dans des rivières peu profondes où les conditions hivernales sont moins sévères et où les chances de survie sont plus élevées.

### 1.3.2. Dans les régions tropicales

Dans les eaux douces tropicales, les conditions existant durant les saisons sèches induisent des migrations. Quand les mares, qui forment de riches habitats de nourriture, sont asséchées, les jeunes et les adultes sont forcés de partir dans les canaux de rivières ou lacs où les ressources de nourriture sont plus limitées. Au contraire des périodes d'hivernage dans beaucoup d'habitats tempérés et dans la plupart des habitats arctiques, dans les eaux douces tropicales, il y a encore une croissance considérable pendant l'hiver. Ceci bien que la nourriture soit réduite (Northcote, 1978).

## 1.4. Les migrations de reproduction

### 1.4.1. Dans les régions tempérées

La plupart des poissons migrateurs des régions tempérées, après avoir accumulé des réserves d'énergie pour la production des gamètes et leur transport, se déplacent de la zone de nourriture vers une autre zone plus appropriée pour la reproduction.

Bien qu'il existe un large échantillon de modèle, dans la plupart des cas, la caractéristique essentielle semble être un retour plus ou moins obligatoire d'un habitat riche en nourriture mais peu approprié pour la reproduction vers une aire qui peut fournir les besoins pour la reproduction, même si les possibilités de nourriture pour les jeunes et adultes sont loin d'être optimales.

Nous trouvons donc beaucoup d'exemples de poissons des régions tempérées qui font des migrations des lacs ou habitats marins vers les cours d'eau (ruisseaux) ou habitats de reproduction dans les rivières.

Le Vimba (*Vimba vimba*), qui se reproduit sur substrats rocheux, doit effectuer de longues distances dans le Danube ou ses affluents pour trouver un habitat de reproduction convenable. Ceci illustre la séparation spatiale existant entre les habitats riches en nourriture et les habitats de reproduction (Northcote, 1978).

### 1.4.2. Dans les régions arctiques

Dans les régions arctiques, les reproductions se produisent habituellement à un plus vieil âge et à des intervalles moins fréquents pour les espèces se reproduisant plusieurs fois par an. Seulement une partie des adultes d'une certaine classe d'âge peuvent se reproduire.

### 1.4.3. Dans les régions tropicales

Dans les régions tropicales, la reproduction des poissons a souvent lieu dans les plaines d'inondations. Les jeunes se développent très rapidement vu l'abondance de nourriture suite à la décomposition massive des matières organiques. Lors de la décrue, les jeunes retourneront vers le lit majeur du fleuve.

## 1.5. La migration et le "homing"

La migration permet aux poissons d'utiliser plus d'un type d'habitat pendant son cycle de vie. Une aire peut être la meilleure pour la croissance des jeunes poissons, une autre pour l'hivernage et une troisième pour la reproduction (Smith, 1991).

Les poissons d'eau douce possèdent un domaine vital ou "home range", où ils effectuent la plupart de leurs activités (Gerking, 1958).

Le "home range" comprend une zone d'alimentation ("food range") et une zone de repos et d'abri ("escape range"). La zone de reproduction, quant à elle, peut être située à l'intérieur du "home range" ou tout à fait en dehors de celui-ci. Dans ce dernier cas, on assiste alors à l'accomplissement de migrations de reproduction.

La migration des cyprinidés est particulièrement vulnérable aux altérations de l'habitat. Ces modifications, construction de barrage, déviations de rivières, etc, peuvent rendre les moments de migrations difficiles.

Baras (1992) a étudié le phénomène de "homing" chez le barbeau (*Barbus barbus*). Pour lui, le "homing" reproducteur est défini, à l'origine, comme le retour des géniteurs sur le site de leur naissance (ou sur le site au niveau duquel ils ont séjourné pendant les premières phases de leur existence).

Par extension, la fidélité des géniteurs aux mêmes sites de frai pendant plusieurs années consécutives est également qualifiée de "homing reproducteur".

Ce phénomène fait l'objet de nombreuses études particulièrement approfondies des migrateurs amphibiotiques de la famille des salmonidés, pour lesquels le taux de retour à la rivière d'origine ("home stream") peut être supérieur ou égal à 95% (Harden, 1968).

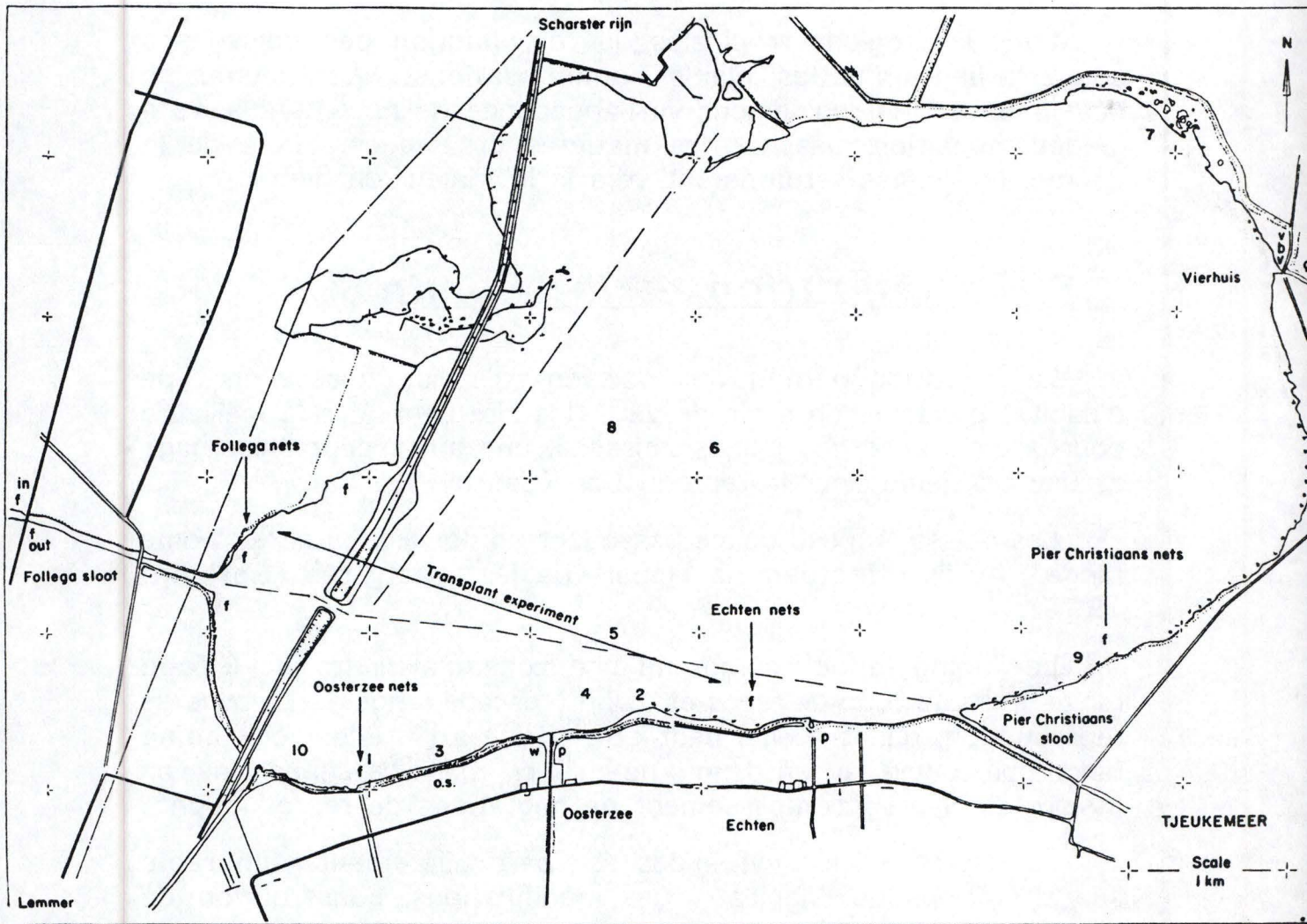


Figure 1.7 : Plan du Tjeukemeer montrant la position des frayères du Follega et de Echten (d'après Goldspink, 1976).

Harden (1968) décrit plusieurs exemples de "homing de reproduction".

Citons le "homing" de la truite arc-en-ciel (*O. mykiss*) vers les rivières du "Loon lake" (British Columbia). La truite arc-en-ciel (*O. mykiss*) fraie à l'entrée et à la sortie des rivières du "Loon lake". Des études réalisées en 1956 ont montré que 93,8 % des truites retournent frayer dans la rivière d'origine.

Le "homing reproducteur" a également été observé chez plusieurs espèces de non salmonidés.

L'Abèe-Lund et Vollestad (1985, 1987) étudièrent les migrations du gardon dans le lac Arüngen, en Norvège. Le gardon y fait deux migrations séparées; une migration d'alimentation et une migration de reproduction. Une migration de reproduction vers le Vollebekken, un des cinq affluents du lac, a lieu en mai et début juin. Les jeunes dérivent ensuite dans le lac. La seconde migration, en réponse aux nombreuses proies et à la faible quantité de prédateurs dans ce cours d'eau, a lieu fin juin et début juillet. Les résultats des captures et recaptures, en été et en hiver, montrent que les gardons frayant dans les différents affluents se mélangent dans le lac entre les périodes de reproduction. Ils retournent les années suivantes, pour les reproductions successives dans cet affluent avec une haute précision (83.5% à 92%).

Le retour des gardons marqués a aussi été étudié aux aires de frai du Tjeukemeer, aux Pays-Bas (figure 1.7) (Goldspink, 1976). Dans le Tjeukemeer (21,3 km<sup>2</sup>), de nombreuses aires sont utilisées comme aires de frai par le gardon. Le Tjeukemeer est une partie du réseau de lacs et de canaux qui se répand dans les Pays-Bas. Les roselières du Follega et de l'Echten sont les deux principaux sites utilisés pour frayer. Les résultats suggèrent qu'il y a une composante directionnelle dans les mouvements des poissons. La rapidité du retour indique une orientation positive des aires de frai.

Le taux de recapture est plus élevé au site Follega qu'à Echten. Le mouvement de retour des poissons vers Follega se fait à contre-courant ("upstream"), tandis que vers Echten, il se fait dans le sens du courant ("downstream"). Si l'olfaction est impliquée dans ce mouvement de retour, elle est plus efficace dans un courant "upstream".

Le "homing non reproducteur" des barbeaux (*Barbus barbus*) constitue un élément important des stratégies de l'occupation de

l'espace (Baras, 1992). Le "homing" est le retour au gîte après déplacement libre ("homing" des poissons en période post frai) ou après déplacement forcé (un lâcher des poissons à un site différent du site de capture). Ce "homing" après déplacement libre ou forcé ramène le poisson dans un environnement qu'il a déjà expérimenté et qu'il "reconnait" comme convenable. Il apparaît comme une alternative à l'exploration d'un nouveau domaine vital et est une solution susceptible de permettre une optimisation des investissements énergétiques.



## Chapitre 2 : Objectifs de migration

Northcote (1978) a identifié différentes causes de migrations des poissons :

- pour optimiser la nourriture,
- pour éviter les conditions défavorables,
- pour accroître le succès de la reproduction,
- pour avancer la colonisation.

Les migrations ne satisfont pas toutes la totalité des conditions.

L'aire de reproduction des géniteurs est la première étape de toute migration. Chaque espèce de poisson se déplacera pour optimiser l'utilisation des ressources des différents habitats lors des phases de son cycle de vie. Il peut y avoir des mouvements de minute en minute ou de saison en saison.

### 2.1. Optimiser l'accès à la nourriture

Dans bien des cas, les jeunes poissons migrent de leur aire natale vers les aires d'alimentation très productives. En effet, les poissons peuvent passer la plupart de leur vie dans ces aires et ne retourner que très brièvement vers les aires de reproduction moins productives quand ils sont sexuellement matures.

Si l'alimentation est une stratégie pour augmenter la croissance et donc la survie et la fécondité, on s'attend à une migration vers les aires d'alimentation aussitôt que possible. Les poissons qui retardent leur migration vers l'aire d'alimentation le font, soit parce qu'ils doivent développer une réserve d'énergie pour réaliser le voyage, soit parce qu'ils doivent acquérir un développement de structures ou de mécanismes ajustés à leur nouvel environnement.

Dans la plupart des migrations d'alimentation, les jeunes arrivent aux aires de nourriture quand celles-ci sont à leur niveau optimal de productivité. Beaucoup d'espèces océanodromes déposent leurs oeufs en des endroits où les courants océaniques porteront les jeunes pélagiques vers les aires d'alimentation aux périodes les plus appropriées de l'année.

## 2.2. Eviter les conditions défavorables

Des fluctuations des conditions chimiques, biologiques et physiques peuvent apparaître lors de changements saisonniers, journaliers ou d'autres cycles biologiquement contrôlés.

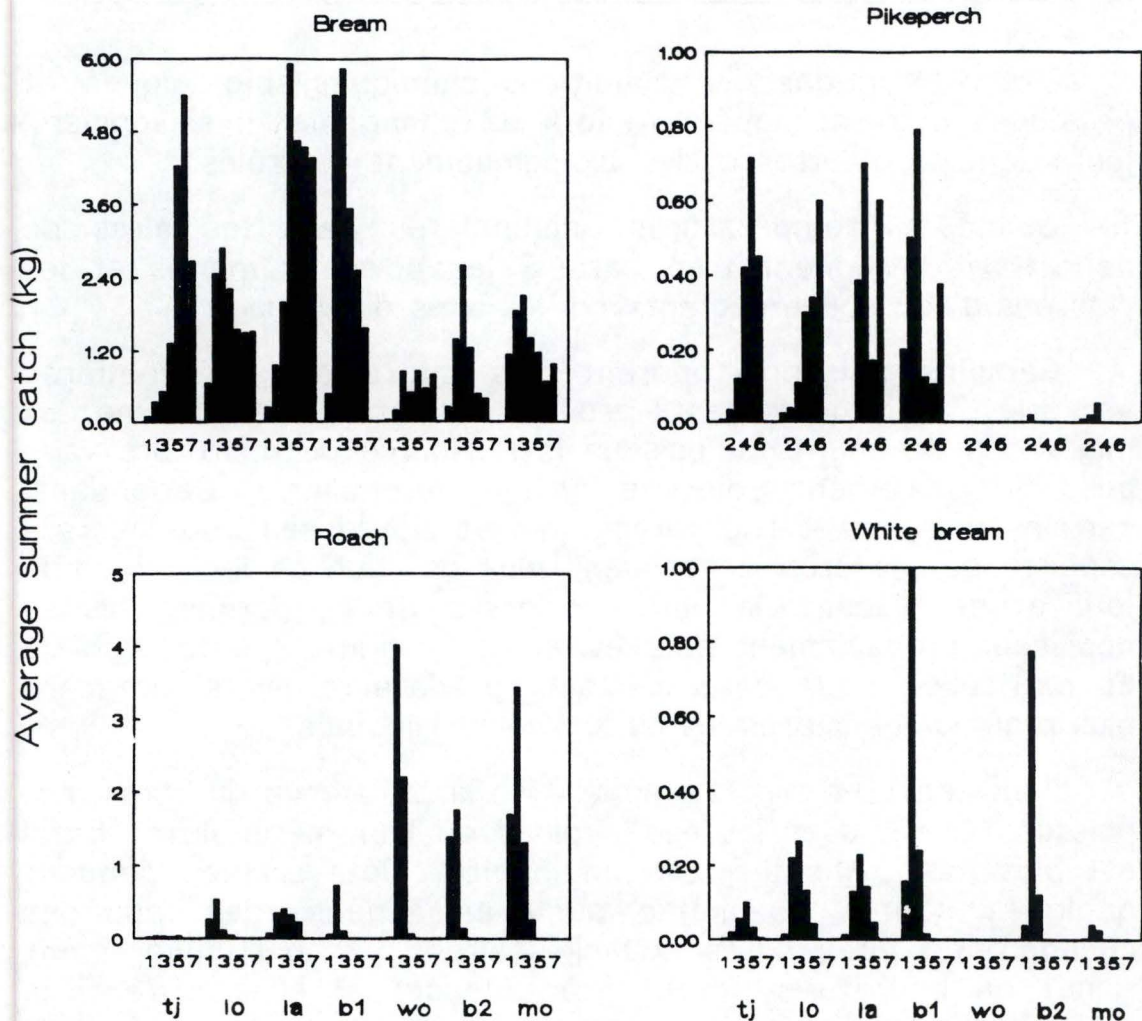
Quand les températures saisonnières dans les aires de nourriture deviennent trop basses, les poissons marins et les poissons d'eau douce migrent vers les aires d'hivernage.

Certains poissons opèrent des migrations journalières verticales. Ces mouvements peuvent être considérés comme des migrations de nourriture puisque la ressource de nourriture varie aussi verticalement selon le rythme journalier. Cependant, certains poissons, tel le hareng, qui se nourrissent de diverses espèces de plancton descendent plus bas que celui-ci durant le jour et se placent, la nuit, au-dessus de ce dernier. Ils se déplacent probablement pour éviter des conditions défavorables. En particulier, pour éviter certains prédateurs, ils s'enfoncent plus profondément dans les eaux durant la journée.

Pour convertir plus d'énergie dans la croissance du corps, ces poissons vivent dans les eaux froides où leur métabolisme basal est plus bas. Afin d'éviter un habitat défavorable, pendant quelques heures ou même quelques années, des espèces changeront d'aires. Ces nouvelles aires, pas particulièrement riches en nourriture, seront avantageuses si elles offrent un meilleur climat ou si elles permettent d'éviter les prédateurs (Northcote, 1978).

Sierra (1983) a remarqué que les ablettes (*Alburnus alburnus*) effectuent des migrations horizontales vers les berges pendant la journée. Ces migrations sont une réponse de protection des ablettes vis-à-vis de leurs prédateurs. Rester près des berges offre aux ablettes un refuge par camouflage.

Selon Lammens et al (1992), la prédation et la compétition déterminent la distribution de la brème commune



**Figure 2.1 :** Distribution de taille de quatre espèces de poissons (la brème commune ("bream"), la brème bordelière ("white bream"), le gardon ("roach") et le sandre ("pikeperch")) exprimée en biomasse par classe de longueur (1 = 5-10 cm, 2 = 10-15 cm etc; pour le sandre 1 = 10-20 cm, 2 = 20-30 cm etc) dans 7 lacs (Tj = Tjeukemeer, lo = Loosdrecht, la = Langweerderwielen, b1 = Beulaker Wijde, Wo = Wolderwijd, B2 : Beulaker Wijd et mo = Morra) (d'après Lammens, 1992).

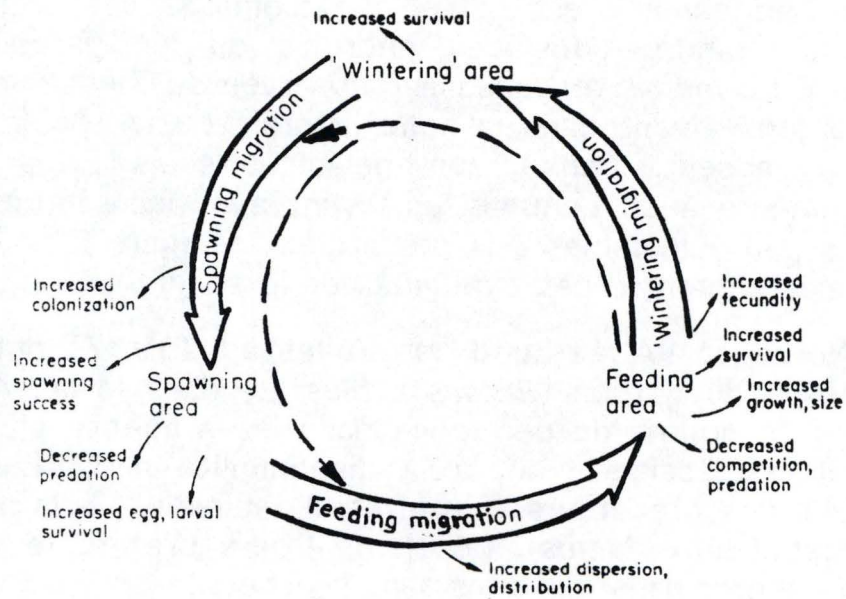
(*Abramis brama* L.), du gardon (*Rutilus rutilus* L.), de la brème bordelière (*Blicca bjoernka* L.) dans les lacs eutrophes hollandais. La biomasse et la distribution de taille de ces cyprinidés sont liées à l'abondance des sandres (*Stizostedion lucioperca* L.) dans ces lacs. Les stocks de gardons sont élevés dans les lacs où la biomasse des sandres est faible. La biomasse des brèmes est également moindre dans ces endroits où les gardons sont nombreux. La même tendance est observée au Tjeukemeer : les petits gardons vivent dans la zone littorale du lac où le sandre est presque absent. Dans la zone pélagique, seuls les gardons de taille supérieure à 20 centimètres vivent avec les sandres car ils sont alors peu vulnérables à la prédation. La figure 2.1 illustre la relation existant entre ces cyprinidés et le sandre.

En Norvège, l'Abée-Lund et Vollestad (1987) ont étudié la répartition du gardon (*Rutilus rutilus* L.) dans le lac Arüngen. Le gardon se nourrit de préférence dans les affluents plutôt que dans le lac. Ceci est dû, à la disponibilité alimentaire et à l'évitement des prédateurs. En effet, il est exposé à la prédation du brochet (*Esox lucius*). Dès lors, il sera préférable pour le gardon de migrer dans des aires sans brochets.

### 2.3. Accroître la colonisation

Au cours de longues périodes, les habitats peuvent changer et donc affecter les modèles de migration des poissons. Les habitats peuvent varier de sorte que de nouvelles aires deviennent disponibles ou que d'anciennes aires sont recolonisées suite à l'arrêt des conditions défavorables. Les glaciations et déglaciations de l'hémisphère nord ont sans doute changé les modèles de migration des salmonidés. En fait, les glaciations ont conduit les mouvements des salmonidés vers un environnement marin. Les bénéfices de ces riches aires de nourriture en mer expliquent la conservation du comportement anadrome longtemps après les déglaciations.

La formation de montagnes par plis, activités volcaniques, et le mouvement de masses du matériel de surface ont causé des changements considérables pendant les temps géologiques récents. Les routes de migrations ont été coupées, altérées violemment. Les espèces ont survécu en colonisant de nouvelles aires. Des fluctuations sévères et à long terme de l'environnement ont donc forcé les migrants vers des nouveaux habitats (McKeown, 1984).



**Figure 2.2 :** Le modèle cyclique des migrations en eau douce montrant les caractéristiques qui augmentent la production. Les lignes en pointillés indiquent les dérivations (d'après Northcote, 1978).

## 2.4. Résumé et conclusion

Une grande augmentation de production peut être associée aux migrations d'alimentation comme l'indique la figure 2.2.

Les migrations d'alimentation peuvent avoir lieu plusieurs fois durant la vie d'un individu. Celles qui se déroulent pendant les plus jeunes âges ont un impact maximum sur la production de la population. Le nombre de poissons et leur taux de croissance sont augmentés. Ces migrations vers un habitat riche en nourriture augmentent le taux de croissance. Les individus étant dispersés sur ces aires riches, la compétition y est réduite.

De plus, les taux de croissance étant augmentés, les tailles des individus adultes et sub-adultes aussi, ceci peut accroître le taux de survie (diminuer la prédation) et la fécondité.

Les migrations d'hivernage augmentent le taux de survie, mais souvent le taux de croissance est diminué. Plusieurs facteurs jouent pour que la migration de reproduction permette une augmentation de la production.

En conclusion, beaucoup de mécanismes pour augmenter la survie, la croissance, l'abondance et donc la production des poissons d'eau douce résultent de leur comportement migrateur (Northcote, 1978).

## Chapitre 3 : Les coûts et les gains énergétiques de la migration

Durant les migrations, les poissons ont besoin d'énergie pour leurs nombreuses réactions métaboliques.

McKeown (1984) a étudié ces besoins énergétiques.

Pour certaines espèces, des aliments hautement énergétiques nécessaires à la migration sont rassemblés et stockés avant cette dernière. D'autres espèces comblent leurs besoins énergétiques en se nourrissant en route.

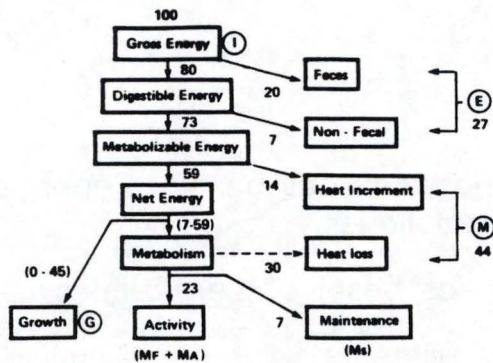
Les facteurs environnementaux et le type de migration déterminent la demande bioénergétique.

Une variété de sources d'énergie est disponible pour la migration des poissons. Les composés organiques de hautes énergies sont obtenus soit directement à partir de la nourriture se trouvant dans l'environnement, soit indirectement à partir des sites de réserve dans le corps du poisson.

Lors des migrations, les poissons dépensent surtout de l'énergie pour leurs activités locomotrices, c'est-à-dire pour la contraction des muscles lors de la locomotion.

Wieser (1991) décrit la structure et les fonctions des muscles utilisés pendant la nage. Ces muscles comptent pour 40 à 60% de la masse totale du poisson, ce qui est plus que dans n'importe quel autre groupe de vertébrés. Les fibres sont arrangées uniformément le long du corps. Elles sont séparées spatialement pour différentes fonctions. L'énergie métabolique nécessaire aux contractions rapides des fibres "blanches" (constituant 90% de la musculature) vient de la glycolyse et dans les situations extrêmes, de la décomposition de la créatine phosphate. Les fibres "rouges" délivrent l'énergie mécanique pour les mouvements lents, la nage de routine.

Souvent, les poissons subissent une recrudescence gonadale lors de leur migration de reproduction. Des demandes d'énergie



I : taux d'ingestion

E : taux d'excrétion

M : métabolisme

G : taux de croissance

M<sub>F</sub>: métabolisme d'alimentation

M<sub>A</sub> : métabolisme actif

M<sub>S</sub> : métabolisme standard

**Figure 3.1** : Répartition moyenne du régime énergétique d'un poisson. L'énergie non fécale est excrétée sous forme d'ammonium et d'urée. Les numéros indiqués dépendent des paramètres tels que le niveau d'activité, la T, la taille et l'âge du poisson (d'après **Brett et Groves, 1979**).



supplémentaires seront nécessaires pour ces changements physiologiques et morphologiques des gonades, également pour le développement des caractères sexuels secondaires et pour les manifestations des comportements sexuels. Ces accroissements d'énergie peuvent être considérables.

En plus des besoins énergétiques pour l'activité locomotrice et la recrudescence gonadale, les poissons exigent d'autres mécanismes physiologiques spécialisés pour mener à bien leur migration. Ces mécanismes sont l'osmorégulation, la perception sensorielle pendant l'orientation et l'alternance de comportements spécialisés. Chacun de ces mécanismes nécessite un surplus d'énergie (McKeown, 1984).

Parfois, durant les migrations, les demandes d'énergie sont trop importantes et les poissons peuvent ne pas récupérer de ces violentes réductions des réserves corporelles. Telles les morts de post-reproduction des saumons du pacifique (*Oncorhynchus gorbuscha*). D'autres facteurs interviennent aussi. Ceux-ci sont encore inconnus.

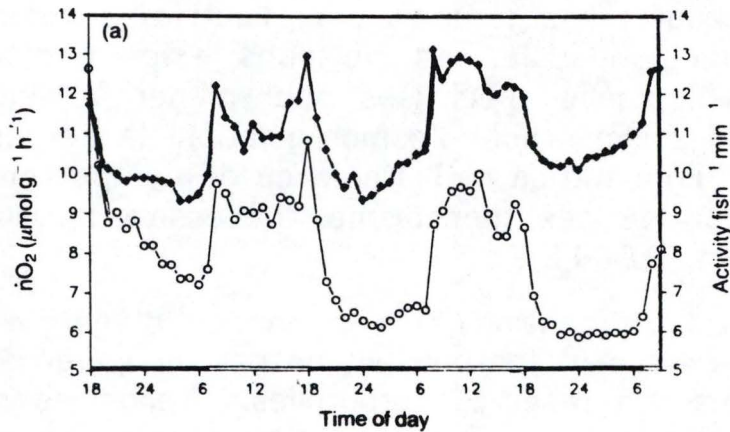
Pour les activités générales comme pour les fonctions spécialisées, les sources d'énergie proviennent de la nourriture ingérée, des mécanismes d'assimilation, de stockage, de mobilisation et le catabolisme de cette nourriture.

Les lipides, les protéines et les hydrates de carbone ont différentes énergies disponibles pour les poissons. Une fois assimilés ou relargués des aires de stockage, ces composés peuvent éventuellement subir quelques modifications avant d'être utilisés pour le métabolisme, la croissance. La déamination des acides aminés est un bon exemple (McKeown, 1984).

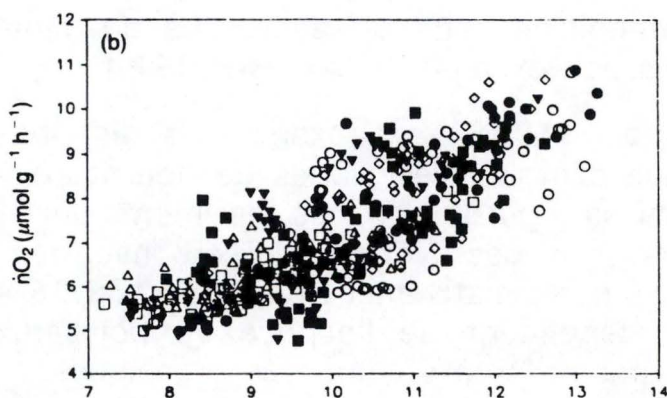
Brett et Groves (1979) ont examiné la distribution de l'énergie pour chaque centaine de calories de nourriture ingérées. Ceci est illustré par la figure 3.1. Ils estiment que l'énergie disponible, pour le poisson, des hydrates de carbones, des graisses et des protéines est approximativement de 17.06, 39.56 et 19.99 KJ/g. Ces valeurs dépendent de l'espèce de poisson, de leur capacité de digérer ces différents composés organiques.

Comme le montre la figure 3.1, de l'énergie, outre celle destinée au métabolisme de base, doit être disponible pour accomplir des activités spécialisées telles que la nage, l'alimentation, l'agression, la reproduction et la migration.

Le poisson perd également une proportion d'énergie par le processus d'excrétion et de digestion. De l'énergie supplémentaire



**Figure 3.2 :** Fluctuations périodiques de l'activité de routine (●) et de la consommation d'oxygène (o) à 20°C sous une photopériode de 11L/13D pour un groupe de jeunes gardons (*Rutilus rutilus*) (d'après Wieser, 1991).



**Figure 3.3 :** Activité de routine et consommation d'oxygène pour des groupes de jeunes gardons (*Rutilus rutilus*). La figure illustre le coût de l'activité de routine à 15°C. Elle est le résultat de 7 expériences indépendantes, où chaque symbole représente la moyenne d'une heure d'enregistrement de la consommation d'O<sub>2</sub> et de l'activité de nage spontanée (d'après Wieser, 1991).

doit être apportée pour palier à ces pertes. Les transformations biochimiques nécessitent elles aussi de l'énergie.

Quand le métabolisme a assez d'énergie pour fonctionner, il peut encore rester une quantité de composés riches en énergie. Les poissons sont alors capables de croissance (croissance somatique et gonadale).

### 3.1. Les coûts métaboliques

L'activité de nage moyenne d'un poisson pendant la journée est appelée l'activité de routine. Elle se compose de fluctuations régulières et irrégulières du niveau d'activité, corrélées avec des fluctuations du renouvellement d'énergie. Les fluctuations les plus importantes ont lieu le jour pour les cyprinidés étudiés. C'est le cas du gardon illustré à la figure 3.2.

Le niveau d'activité le plus bas donne une mesure approximative du métabolisme standard. Une mesure exacte demande la détermination simultanée de l'activité et du renouvellement d'énergie (mesuré par la consommation d'oxygène) (Wieser 1991).

Le taux de consommation d'oxygène ( $MO_2$ ) est une puissance fonction de la vitesse de nage ( $V$ ). L'extrapolation de cette fonction à  $V = 0$  donne la valeur du métabolisme standard.

Le gardon et d'autres cyprinidés pélagiques nagent de manière économique la nuit, tandis que le jour, ils font plutôt des mouvements irréguliers tels que démarrer, stopper, tourner, accélérer. L'intensité de l'activité est corrélée avec le taux de consommation d'oxygène. La figure 3.3 représente cette relation. En général, le niveau standard d'activité augmente d'un facteur 2 ou 3 pour la nage de routine du poisson (Wieser, 1991).

Selon McKeown (1984), le métabolisme standard des espèces des régions polaires est beaucoup plus élevé que celui des espèces vivant en climats tempérés.

Pour une espèce déterminée, le valeur du métabolisme standard croît si la température augmente.

Les poissons ont une grande activité, mais à un niveau trop élevé, le système cardiovasculaire ne peut plus fournir assez d'oxygène, le poisson sera épuisé. Les poissons élèveront alors leur métabolisme standard au delà du maximum dépendant de la

consommation d'oxygène. Certains poissons se tourneront vers le métabolisme anaérobie pour augmenter fortement leur taux métabolique actif. Ces périodes d'extrêmes activités sont limitées dans le temps.

Adley (1979) a déterminé la quantité d'énergie utilisée lors de la migration. Un mammifère typique de 100 g peut consommer 2400 J en couvrant 1 km. Un oiseau de 100 g consomme 680 J en volant 1 km et un poisson de 100 g consomme 240 J en nageant 1 km.

Selon un article de Moser (1991), les smolts de saumon Coho (*Oncorhynchus kisutch*) sont emportés rapidement vers l'aval par des courants rapides unidirectionnels dans la rivière mais retenus dans l'estuaire par les courants de reflux à vitesses faibles. Les smolts n'utilisent pas les courants de marée pour descendre en mer et semblent nager à une vitesse maximale contre les forts courants de reflux. On estime la dépense métabolique totale moyenne des smolts en migration à 0,0027 cal s<sup>-1</sup> par individu (1 cal = 4,184 J). Dû à la grande vitesse des eaux en 1988, la dépense calorifique quotidienne estimée pour les smolts est double de celle des smolts suivis en 1989.

Le CO<sub>2</sub> affecte également la performance de nage, peu d'études ont été faites à ce sujet. Le métabolisme actif est perturbé par une variété de contaminants environnementaux. Leurs effets peuvent être directs ou indirects dépendant de leur mode d'action ou de l'espèce de poisson.

Beaucoup de toxines environnementales ont un effet spécifique sur des tissus. Elles causent une dépense d'énergie qui diminue la disponibilité d'énergie pour les autres fonctions durant cette période d'activité croissante (McKeown, 1984).

Wagner et McKeown (1982) ont montré qu'une augmentation de Zn dans l'eau produit une diminution du niveau d'insuline chez la truite arc-en-ciel (*O. mykiss*), le niveau de glucose augmente dans le plasma et le niveau de glycogène du foie diminue.

### 3.2. Les coûts énergétiques lors de l'alimentation

Lors de la migration, l'activité de nage demande essentiellement de l'énergie. L'alimentation et le métabolisme standard nécessitent également de l'énergie.

Le rythme circadien d'alimentation du saumon Sockeye montre une augmentation de 170 à 370 mg O<sub>2</sub>/kg/h quand il se nourrit en nageant lentement.

Le taux métabolique d'alimentation est dépendant de la ration alimentaire, les plus grandes rations demandent un plus haut taux. Une augmentation de température provoque une élévation du taux métabolique alimentaire. La demande d'énergie associée à l'alimentation est fonction de différents facteurs. L'acquisition et l'ingestion de nourriture demandent l'activité musculaire du système digestif, l'excitabilité des tissus nerveux et de l'énergie pour transformer les aliments en composés assimilables.

Le comportement d'agressivité a lieu vers la fin des migrations de reproduction surtout pour la défense du territoire. Cette énergie sera accumulée avant la migration. Le comportement de reproduction lui-même (la construction du nid, le frai, les soins parentaux, etc) demande de l'énergie. Les mesures détaillées n'ont pas encore été obtenues. Le saumon du Pacifique est celui qui demande le plus d'énergie lors de sa migration de reproduction.

Les migrations verticales journalières sont intéressantes à considérer lors de l'étude des dépenses d'énergie. Quand le poisson se déplace verticalement à travers la colonne d'eau, il consomme de l'énergie. En se retirant dans les eaux de plus basse température, où les demandes énergétiques sont moindres, le poisson semble avoir un gain énergétique net.

### 3.3. Les pertes et les gains d'énergie

L'énergie disponible pour le métabolisme et la croissance est accompagnée de pertes d'énergie dues aux processus d'assimilation et d'excrétion.

Le poisson doit utiliser son énergie en grande priorité pour son métabolisme basal. Son alimentation lui permettra de faire

face au métabolisme standard. L'énergie supplémentaire disponible sera utilisée pour la croissance et la reproduction (Wieser, 1991).

## Chapitre 4 : Le début, l'activité de nage et l'alimentation pendant la migration

### 4.1. Le début de la migration

Pour que le succès d'une migration soit total, celle-ci doit démarrer au bon moment et doit s'arrêter quand le but est atteint.

Des variations de l'habitat, par exemple, la densité de population, la disponibilité alimentaire, les comportements intraspécifiques (dominance, hiérarchie, territorialité), les comportements interspécifiques (prédation, compétition) forment des fluctuations imprévisibles dans l'environnement qui pourront amorcer la migration.

Des facteurs abiotiques, tels que la température, la photopériode, la salinité, les cycles lunaires, les courants et les précipitations contrôleront également les comportements des poissons et donc le début de la migration. McKeown (1984) a étudié le rôle de facteurs hormonaux dans le début de la migration. Les hormones gonadales jouent ce rôle. Plusieurs espèces de poissons, en effet débutent leur migration quand les gonades sont développées. D'autres poissons entreprennent leur migration alors qu'ils sont encore immatures et arriveront sous l'influence des hormones gonadales, matures à leur aire de reproduction. Plusieurs auteurs ont également constaté le rôle des hormones thyroïdiennes, des corticostéroïdes et de la prolactine lors du début de la migration.

### 4.2 L'activité de nage pendant la migration

Une fois que les poissons sont orientés dans la direction du but, l'activité de nage dépend de certaines variables telles que la

disponibilité alimentaire, les quantités de réserves corporelles, les facteurs biotiques externes et les facteurs abiotiques. Il y a également un contrôle physiologique de l'activité de nage (McKeown, 1984).

Les saumons Coho et Chum répondent à un traitement à la thyroxine en augmentant leur vitesse de nage et inversent cette réponse quand ils sont traités par une drogue antithyroïde (Hoar et al., 1952, 1955). Les espèces les plus actives ont également une plus haute activité thyroïdienne. Les causes et résultats de ces relations ne sont pas connues (McKeown, 1984).

Puisque la maturation des gonades a lieu pour beaucoup d'espèces de poissons durant la migration, on comprend que les stéroïdes des gonades augmentent l'activité locomotrice de nombreux téléostéens. (McKeown, 1984).

### 4.3. L'activité d'alimentation pendant la migration

Les poissons, comme les autres organismes, demandent des mécanismes morphologiques, physiologiques et comportementaux appropriés pour acquérir et utiliser la nourriture (McKeown, 1984).



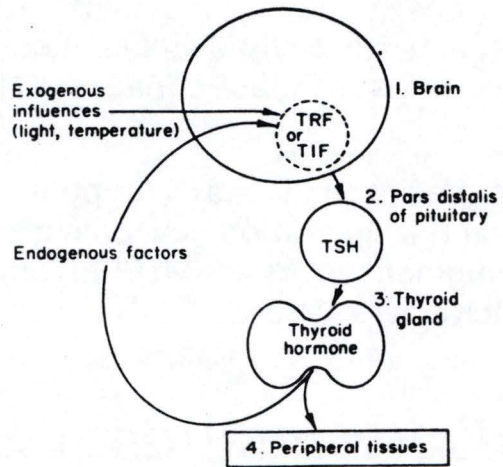


Figure 5.1: Les composants du système thyroïdien (d'après Gorbman, 1969).

## Chapitre 5 : Régulation endocrine de la migration

### 5.1. Hormones thyroïdiennes

La glande thyroïde a pour fonction spécifique de synthétiser et de sécréter dans la circulation les hormones thyroïdiennes. Son activité hormono-formatrice est contrôlée par la thyrotrophine anté-hypophysaire (TSH). A bien des égards, le métabolisme spécifique thyroïdien et sa régulation sont comparables à ceux des autres glandes endocrines dont l'activité est commandée par le système hypothalamo-hypophysaire. Cependant, la thyroïde s'en différencie par des caractéristiques morphologiques et fonctionnelles que l'on peut lier au rôle exercé par les hormones qu'elle sécrète. Les hormones thyroïdiennes exercent une action significative sur presque tous les tissus périphériques des vertébrés, et contrôlent des fonctions essentielles telles que la croissance, la reproduction,... (Lissitzky, 1978)

La figure 5.1 illustre quels sont les quatre composants de ce système fonctionnel. Le premier constituant important sera le cerveau; plus précisément, l'hypothalamus, et ses afférences nerveuses, qui régule la sécrétion de TSH, thyrotropine anté-hypophysaire. Les cellules situées dans la pars distalis de l'hypophyse et sécrétant la TSH forment le deuxième maillon du système. Ensuite, la glande thyroïde dont les propriétés structurales et métaboliques dépendent du niveau de circulation de la TSH. La fonction caractéristique de cette glande est d'accumuler l'iode et de l'incorporer dans les hormones thyroïdiennes pour former la thyroxine, une hormone dérivée de la tyrosine. Enfin, comme derniers constituants de ce système se trouvent les tissus périphériques qui répondent aux niveaux de la thyroxine (T<sub>4</sub>) en circulation (Gorbman, 1969).

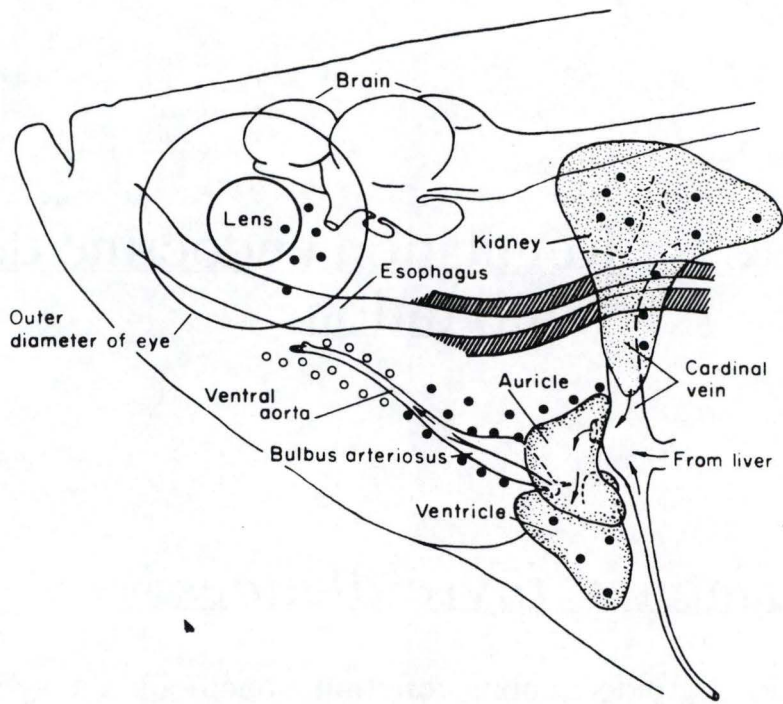


Figure 5.2: Diagramme de la partie antérieure du platy montrant la distribution normale (o) et la distribution (●) hétérotrophique ou anormale des follicules thyroïdiens (d'après **Matty, 1985**).

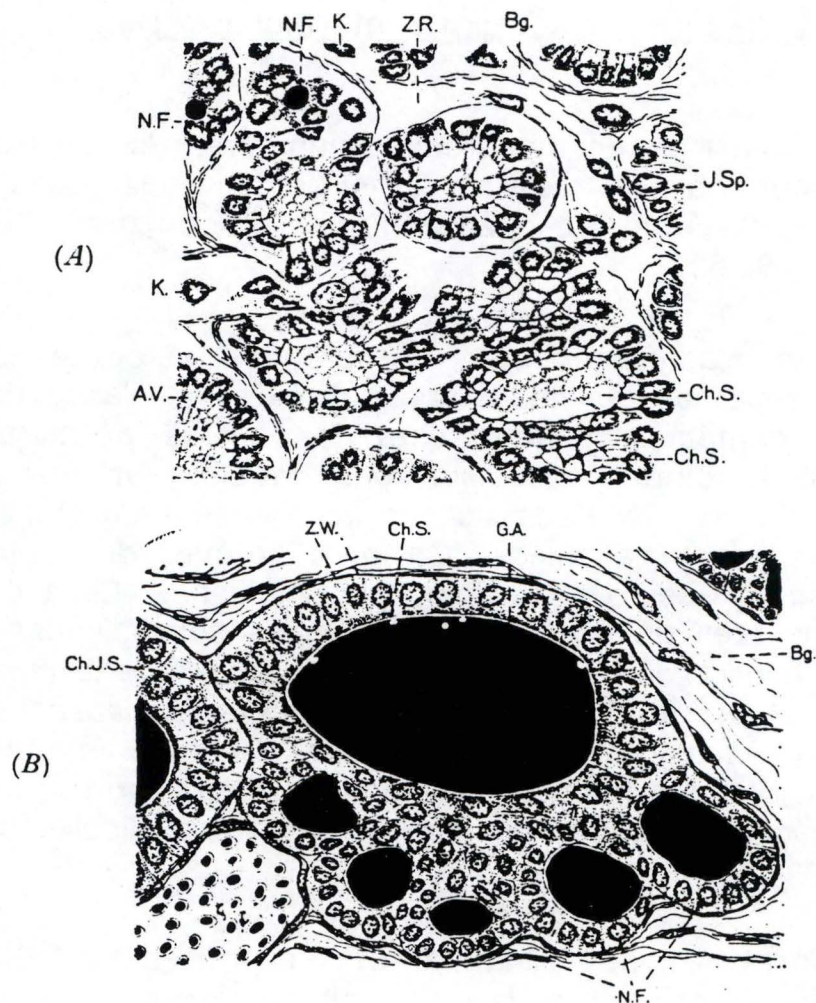
### 5.1.1. Anatomie macroscopique et microscopique

Chez l'homme et de nombreux mammifères, la thyroïde est formée de deux lobes en position latéro- et antérolaryngée réunis par une mince lame de parenchyme glandulaire, l'isthme (Lissitzki, 1978).

Chez les élasmobranches et quelques téléostéens, les follicules ne sont pas assemblés pour former une glande thyroïde discrète et compacte comme chez les autres poissons. La thyroïde de la plupart des poissons osseux est formée de follicules isolés et dispersés autour de l'aorte ventrale et ses branches dans les branchies. On peut trouver des follicules dispersés bien au-delà de la région pharyngienne. Chez certains poissons, par exemple le platy, les follicules sont disposés dans les yeux, le rein et/ou dans d'autres organes tel que le montre la figure 5.2. Chez le carassin doré (*Carassius auratus*), les follicules thyroïdiens du rein sont plus actifs que les follicules pharyngiens; ils répondent différemment aux goitres. Ceci s'explique par la différence du nombre total de follicules dans le rein et le pharynx.

La migration de ces, ainsi nommés, follicules hétérotrophiques, à partir de la région pharyngienne s'explique par le fait que la glande n'est pas encapsulée. La thyroïde encapsulée a un bon approvisionnement de sang. A la fois la thyroïde encapsulée et la thyroïde non encapsulée ont des follicules caractéristiques remplis de "colloïde" (Matty, 1985).

Au niveau microscopique, la thyroïde est formée de follicules irrégulièrement sphéroïdaux. Le follicule est constitué par une mono-couche de cellules cubiques entourant une masse amorphe et visqueuse; le colloïde. Il est essentiellement constitué par une glycoprotéine iodée; la thyroglobuline. La hauteur des cellules folliculaires varie avec le degré de stimulation de la glande. Les cellules sont plus hautes au cours des périodes d'activité des follicules et au contraire aplaties quand la glande est inactive, ce qui est illustré à la figure 5.3.



**Figure 5.3:** Sections de thyroïdes de hareng.

a. Peu après la métamorphose, avec beaucoup de colloïde stocké.

b. Après la reproduction, où le colloïde est réduit et vacuolisé, et avec formation de nouveaux follicules. Bg : tissu connectif; ch.J.S : gouttelettes de sécrétion; ch.S. : vacuole; J.sp : espace intercellulaire; K : noyau; N.F. : nouveau follicule; Z.W. : paroi cellulaire (d'après **Barrington, 1963**).

## 5.1.2. Métabolisme thyroïdien et synthèse des hormones thyroïdiennes

### 5.1.2.1. Les hormones thyroïdiennes

Les hormones thyroïdiennes sont des acides aminés iodés. Dans le sang, elles sont libres, alors que dans le thyroïde, elles sont partie intégrante des chaînes peptidiques de la thyroglobuline. Leur biosynthèse dépend donc du métabolisme de l'iode et de celui de la thyroglobuline (Lissitzky, 1978).

Les hormones thyroïdiennes des poissons sont des molécules relativement petites et sont les mêmes pour tous les vertébrés, principalement la thyroxine (T<sub>4</sub> : dérivé tétraiodé en 3,5, 3', 5' d'un acide aminé non naturel, la L- thyronine) et la triiodothyronine (T<sub>3</sub> ou 3,5, 3'-triiodo-L-Thyronine, qui se différencie de la T<sub>4</sub> par l'absence d'un atome d'iode en ortho de la fonction phénol). D'autres composés iodés peuvent être fabriqués par la thyroïde, et même relâchés par les tissus thyroïdiens, mais leur quantité et activité n'ont pas de valeur physiologique apparente.

La présence d'iode dans les hormones thyroïdiennes et la possibilité de disposer de radioisotopes ayant des propriétés physiques appropriées a, dès 1945, donné une grande impulsion à l'étude de leur biosynthèse et de leur métabolisme. C'est ainsi qu'il y a 30 ans, utilisant l'iode radioactive <sup>131</sup>I, on a montré que la thyroxine est synthétisée par la thyroïde du dogfish, et également par la thyroïde des mammifères, avec de la mono iodotyrosine et diiodotyrosine produits comme précurseurs de la thyroxine. La figure 5.4 (Matty, 1985) montre les changements qualitatifs de l'iode radioactive thyroïdienne injectée dans le dogfish (Matty, 1985).

La structure des hormones thyroïdiennes est caractérisée par la présence d'une fonction diphenyléther. En positions para de l'oxygène de la fonction éther, on trouve une fonction phénol sur

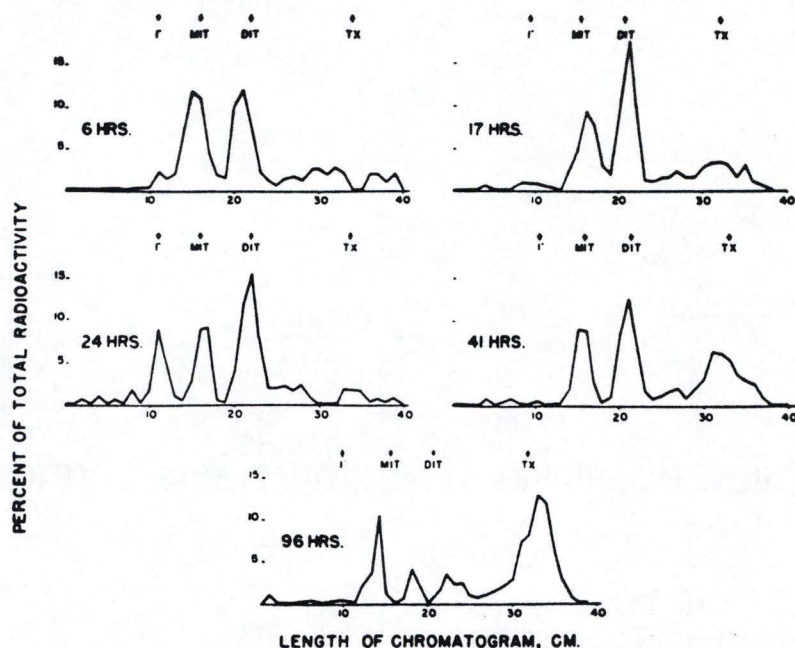


Figure 5.4: Changements qualitatifs de l'iode radioactive thyroïdienne ( $^{131}\text{I}$ ) injectée chez le carassin doré. I : iode; Dit, diiodotyrosine; Mit, monoiodotyrosine;  $\text{T}_x$  : thyroxine (d'après Matty, 1985).

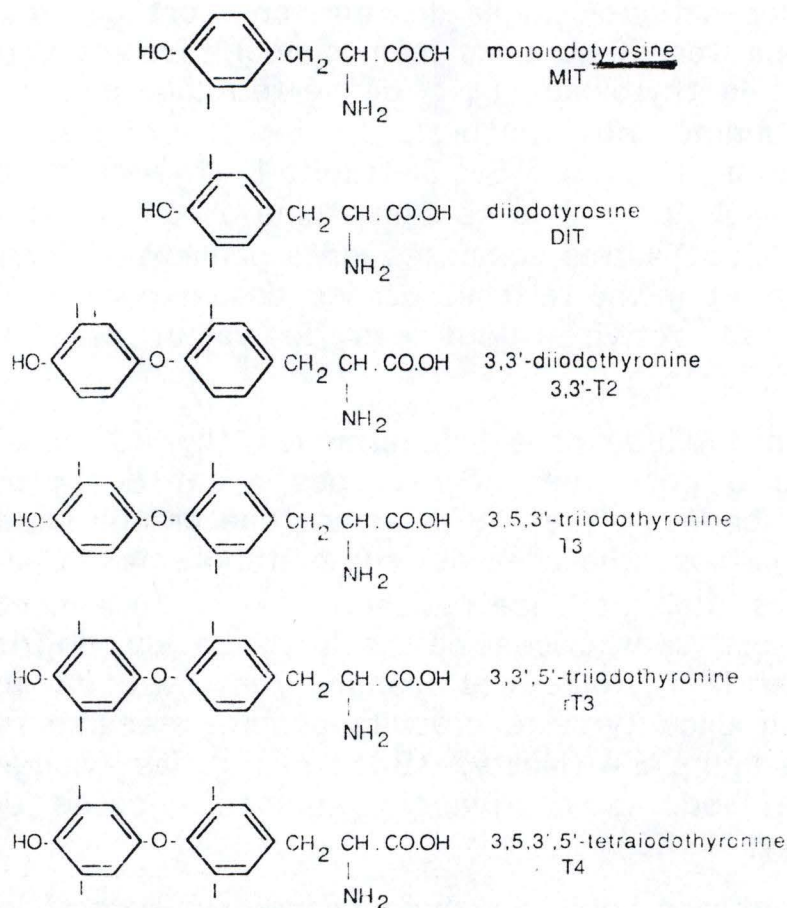


Figure 5.5: Structure de la thyroxine ( $\text{T}_4$ ), de la triiodothyronine ( $\text{T}_3$ ), de la  $\text{T}_3$  inverse ( $\text{rT}_3$ ) et des iodotyrosines (Mit, Dit) (d'après Youngson, 1984).

l'un des cycles benzéniques et une chaîne alanyl sur l'autre (figure 5.5). Les cycles aromatiques forment un angle d'environ 120° et dans la conformation la plus stable, leur plans sont perpendiculaires.

La glande thyroïde contient également deux acides aminés iodés quantitativement importants, la 3-iodotyrosine et la 3,5-diiiodotyrosine, illustré également à la figure 5.5. Les iodothyronines sont formées par condensation de ces deux tyrosines iodées. La T<sub>4</sub> est la forme prépondérante dans le thyroïde et dans le sang. Elle est la prohormone de presque tous les tissus, et la T<sub>3</sub> est l'hormone vraie. Elle est la forme active car les récepteurs des tissus ont une plus grande affinité pour elle. Une forme isomère de la T<sub>3</sub> existe, c'est la 3, 3', 5'-triiiodothyronine, ou nommée la T<sub>3</sub> inverse (ou rT<sub>3</sub> pour "reverse T<sub>3</sub>"). Cette rT<sub>3</sub> est un produit inactif de la dégradation de la T<sub>4</sub>. Des conditions défavorables (manque de nourriture,...) augmentent les concentrations de rT<sub>3</sub> plasmatiques (Youngson et al, 1984).

#### 5.1.2.3. La thyroglobuline (Tgb)

La thyroglobuline est le constituant protéique majoritaire de la thyroïde. Elle est le support macromoléculaire de la synthèse des hormones thyroïdiennes. Elle est stockée dans la lumière folliculaire où elle existe à une concentration de 20% ou plus (Lissitzky, 1978).

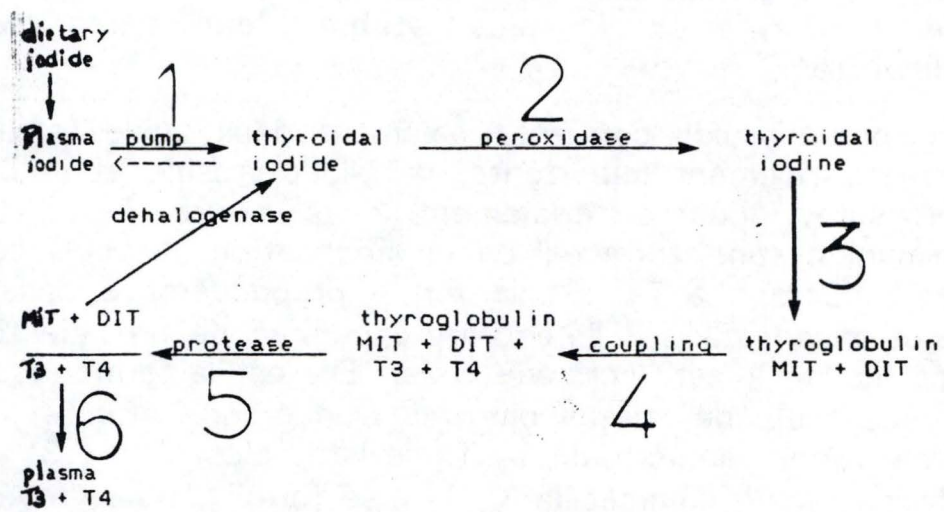
Sa *Structure* est celle d'une énorme glycoprotéine dimérique iodée.

La thyroxine et T<sub>3</sub> sont stockés sous forme de résidus d'acides aminés dans la thyroglobuline jusqu'à ce que TSH donne le signal de leur libération.

La thyroglobuline joue un *rôle essentiel* dans l'homéostasie hormonale thyroïdienne. D'abord, grâce à une structure vraisemblablement particulière, elle permet l'utilisation de l'iode avec un haut rendement pour la synthèse des hormones. Ensuite, elle assure le stockage des hormones sous une forme non directement active, dans un espace extra-cellulaire (lumière folliculaire) exclu des influences métaboliques (Lissitzky, 1978).

#### 5.1.2.4. Résumé du métabolisme de l'iode et de la synthèse des hormones thyroïdiennes





**Figure 5.6:** Résumé du métabolisme de l'iode et synthèse des hormones thyroïdiennes (d'après Slaunwhite, 1988).

La figure 5.6 résume le métabolisme de l'iode et la synthèse des hormones thyroïdiennes.

1. La thyroïde possède un mécanisme très efficace de concentration de l'iodure plasmatique encore appelé pompe à iodure.

2. La peroxydase catalyse l'oxydation de l'iodure.

3. L'iode est incorporé dans la protéine sous forme de résidus d'iodotyrosines (Mit, Dit).

4. Couplage intramoléculaire des résidus d'iodotyrosines en résidus d'iodothyronines.

5. Des peptidases catalysent la réaction de libération des hormones thyroïdiennes de leur forme peptidique.

6. Libération des hormones thyroïdiennes vers le plasma.

### 5.1.3. Facteurs influençant la fonction thyroïdienne

#### 5.1.3.1. Régulation hypothalamique de la sécrétion de TSH

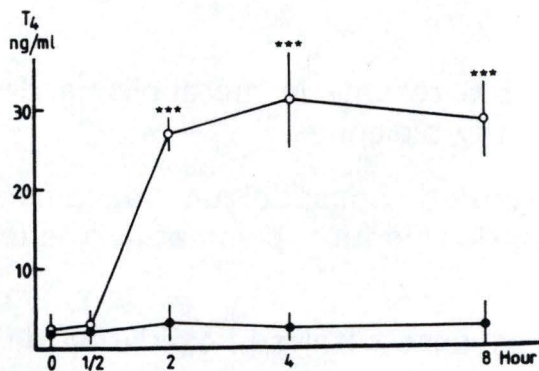
Gorbman (1969) affirme que chez les téléostéens, le cerveau influence l'adénohypophyse soit via une route vasculaire, soit par une innervation directe. L'existence du contrôle hypothalamique de la sécrétion de TSH est plus connue chez les cyclostomes et les élasmobranches.

Chez les poissons, l'influence hypothalamique est normalement inhibitrice, alors que pour les autres vertébrés, elle est stimulatrice. Chez une truite qui suit pendant plusieurs mois un régime pauvre en iode, on remarque une augmentation de TSH pituitaire. Des drogues goitrogéniques activent également l'axe hypophyse-thyroïde. Elles provoquent donc un accroissement de la sécrétion de TSH.

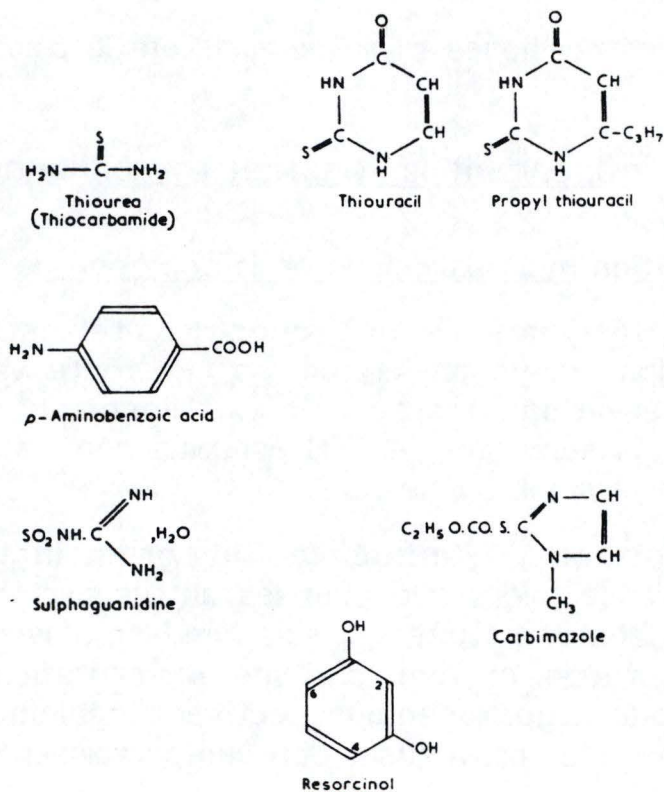
Slaunwhite (1988) décrit la TRH (thyrotropin-releasing hormone) comme étant le régulateur hypothalamique de la libération de TSH. Ceci est encore obscur.

#### 5.1.3.2. La thyrotropine (thyroïd-stimulating hormone TSH)

Au contraire des cyclostomes et des élasmobranches, chez les téléostéens, il y a une série de preuves qui indiquent que la "pars distalis" de l'hypophyse contient une hormone stimulant la



**Figure 5.7:** Influence d'une injection d'une solution de Ringer (•) et d'une solution d'homogénats d'hypophyse chez une carpe (d'après Kühn et al, 1986).



**Figure 5.8:** Agents antithyroïdiens (d'après Lissitsky, 1978).

thyroïde. Si on retire cette glande, la fonction de la thyroïde est réduite. Ces cellules de la partie distale sont des cellules à TSH. Un feed-back direct existe entre ces cellules sécrétrices de TSH et l'hypothalamus. La sécrétion de TSH est sous un contrôle inhibiteur du cerveau. Des cycles de concentration en TSH ont été observés. Ils sont sous le contrôle de l'hypothalamus qui lui-même est influencé par des facteurs exogènes (la lumière, la température, ...) et des facteurs endogènes (principalement les hormones thyroïdiennes) (Gorbman, 1969).

La thyrotropine est une glycoprotéine dimérique (contenant 7 à 8% d'hydrates de carbone) (Slaunwhite, 1988).

La thyroïde du poisson est plus sensible à la TSH des mammifères que la thyroïde des mammifères à la TSH des poissons (Gorbman, 1969).

Chez les téléostéens, la production d'hormones thyroïdes est sous le contrôle de l'hypophyse et une hypophysectomie provoque une grande diminution des hormones thyroïdiennes en circulation. La figure 5.7 montre l'influence d'une injection d'homogénats d'hypophyse chez une carpe (*Cyprinus Carpio*). On observe une nette augmentation de la libération de T<sub>4</sub>. Des résultats d'autres expériences ont montré que la substance stimulant la libération de T<sub>4</sub> est uniquement dans la fraction glycoprotéinique et non pas protéinique des homogénats d'hypophyses de carpe (Kühn, 1986).

#### 5.1.3.3. Les antithyroïdiens

Les composés antithyroïdiens causent un blocage de l'une ou l'autre des étapes de la synthèse des hormones thyroïdiennes. Ceci provoque une diminution du niveau d'hormones thyroïdiennes en circulation. Ils conduisent ainsi à la formation d'un goitre réactionnel par augmentation de la sécrétion de TSH. Ils sont donc aussi goitrogènes. Après deux semaines de traitement avec ces composés, on observe une hypertrophie et une hyperplasie énorme, avec une perte presque complète de colloïde et une nette augmentation de la vascularisation. La figure 5.8 montre quelques agents anti-thyroïdiens (Lissitzky, 1978, Barrington, 1963).

#### 5.1.4. Métabolisme des hormones thyroïdiennes

Les données disponibles sur les poïkilothermes (surtout les téléostéens salmonidés et amphibiens) indiquent qu'il existe un contrôle périphérique du statut thyroïdien. Selon ce modèle, l'axe

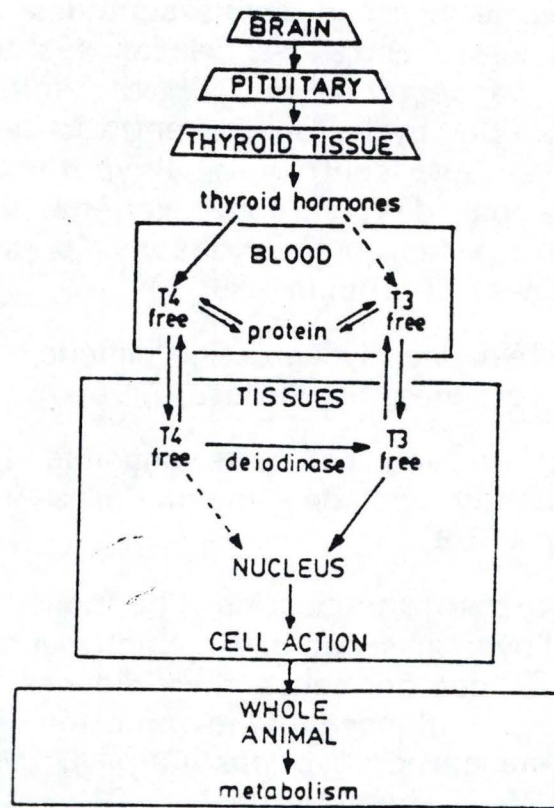


Figure 5.9: Modèle thyroïdien périphérique selon lequel le statut thyroïdien est déterminé dans n'importe quelle cellule par le nombre de récepteurs occupés par les hormones thyroïdiennes (principalement la T<sub>3</sub>). Dans la forme extrême de ce modèle, l'axe hypothalamus-hypophyse ne fait pas beaucoup plus que de réguler le niveau de la prohormone inactive (T<sub>4</sub>), la régulation dominante de ce statut thyroïdien dépendant de l'activité de la désiodinase responsable de la génération de l'hormone active (T<sub>3</sub>) (d'après Eales, 1985).

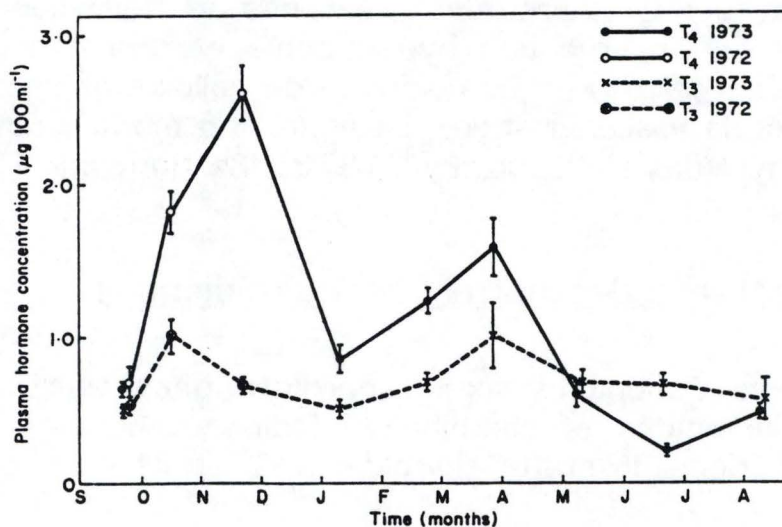


Figure 5.10: Variations des concentrations plasmatiques des hormones thyroïdiennes (T<sub>4</sub> et T<sub>3</sub>) chez la truite arc-en-ciel (*Salmo gairdneri* Richardson) pour la période de septembre 1972 à août 1973 (d'après Simpson et Youngson, 1978).

hypothalamus- hypophyse-thyroïde ne fait qu'assurer la sécrétion d'une quantité adéquate de T<sub>4</sub> (prohormone inactive) comme substrat au cours de sa conversion dans les tissus par l'activité de la 5'-monodésiodinase extrathyroïdienne en hormone thyroïdienne (TH) active, T<sub>3</sub>. La figure 5.9 illustre ce modèle.

#### 5.1.4.1. Les hormones thyroïdiennes en circulation

Les niveaux totaux de TH (TH : hormones thyroïdiennes) plasmatique varient selon l'état physiologique et les conditions environnementales.

Gorbman (1969) a observé que l'activité thyroïdienne peut être activée, réprimée ou rester inchangée suivant les variations de température.

Chez les poissons téléostéens, plusieurs études ont révélé des variations journalières et saisonnières.

Osborn (1978) a étudié les rythmes saisonniers et journaliers des hormones thyroïdiennes chez la truite arc-en-ciel (*Salmo gairdneri Richardson*). Des changements de la fonction thyroïdienne sont reliés à la migration et à la maturation gonadale. Les résultats indiquent que les concentrations en T<sub>4</sub> et T<sub>3</sub> augmentent en automne, pour atteindre une valeur maximale en novembre. Ce pic hormonal est illustré sur la figure 5.10. Bien que cette période corresponde au développement rapide des gonades, cette augmentation n'est pas reliée à la maturation gonadale puisqu'elle est visible chez les mâles et femelles matures et immatures. L'augmentation du rapport (T<sub>4</sub>)/(T<sub>3</sub>) indique une diminution de l'utilisation périphérique ou de la dégradation hépatique de T<sub>4</sub> (figure 5.11). L'environnement induit une activité thyroïdienne qui permet l'expression de procédés biochimiques intervenant dans le développement des gonades mais n'agit pas directement.

Les niveaux des hormones thyroïdiennes augmentent pendant le développement des gonades mais tombent avant la reproduction. Le faible niveau de T<sub>4</sub> est le reflet d'une augmentation d'une utilisation périphérique plutôt que d'une diminution du taux de sécrétion de T<sub>4</sub> puisque (T<sub>4</sub>)/(T<sub>3</sub>) baisse pendant cette période. La diminution de (T<sub>4</sub>)/(T<sub>3</sub>) de la fin de l'été et du début du printemps indique un nouveau changement vers un équilibre entre la libération des hormones par la glande thyroïdienne et l'utilisation périphérique ou la dégradation.

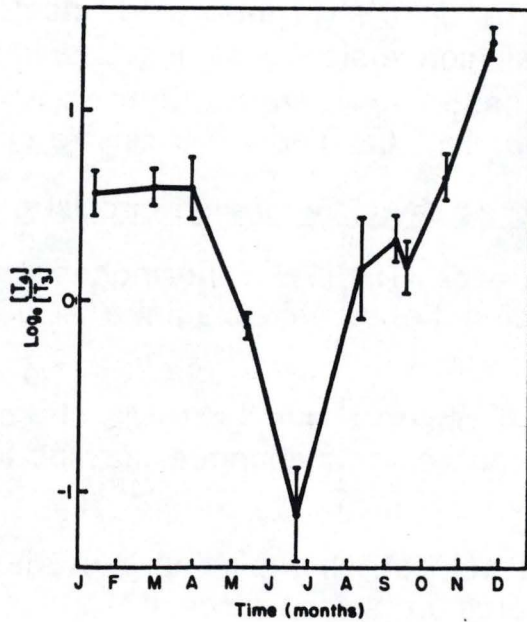


Figure 5.11: Variation annuelle du rapport (T<sub>4</sub>)/(T<sub>3</sub>) chez la truite arc-en-ciel (*Salmo gairdneri*) (d'après Simpson et Youngson, 1978).

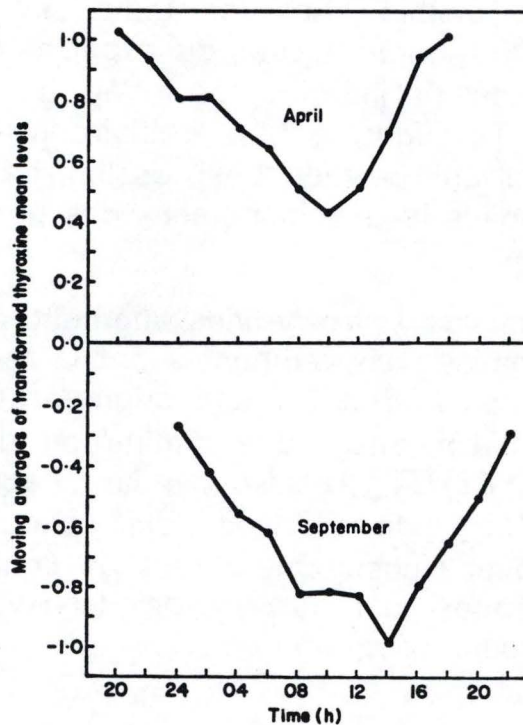


Figure 5.12: Variations journalières du niveau de T<sub>4</sub> en circulation pour les mois d'avril et de septembre, chez la truite arc-en-ciel (d'après Simpson et Youngson, 1978).

Le rythme journalier du niveau de T4 en circulation est représenté sur la figure 5.12. La variation du taux de T4 est due à la photopériode plutôt qu'à la température puisque celle-ci est plus ou moins semblable jour et nuit en septembre comme en avril. Il n'y a pas de corrélation entre le rythme de T4 observé et le comportement d'alimentation journalier.

Des études réalisées par White et Henderson (1977) sur la truite de rivière (*Salvelinus fontinalis*) montrent que les deux hormones atteignent leur concentration maximale au milieu du printemps et c'est au début du mois de novembre, au moment du frai, que ces concentrations sont à leur plus bas niveau. Les dosages de T3 donnent des valeurs plus élevées que celles des dosages de T4. Les concentrations de T3 et de T4 varient également en fonction de la périodicité journalière.

#### 5.1.4.2. Hormones libres ou liées à des protéines

Chez les mammifères, la T3 et la T4 sont réversiblement liées à des protéines plasmatiques, laissant un très faible pourcentage d'hormones libres en circulation.

Chez les téléostéens, la plupart des hormones T3 et T4 en circulation sont liées à des protéines plasmatiques. T3 et T4 se lient principalement à la préalbumine. La T4 se lie moins fortement aux protéines plasmatiques des poissons qu'à celles des mammifères et T3 se lie beaucoup plus fortement que T4 aux protéines plasmatiques (Eales, 1985).

Les hormones thyroïdiennes libres pénètrent dans les cellules pour remplacer les hormones détruites par le métabolisme ou excrétées. Leur utilisation provoque une redistribution en fractions hormonales libres et liées, et le maintien d'une concentration constante en hormones libres (Lissitzky, 1978).

Les hormones thyroïdiennes libres représentent la fraction de TH plasmatique disponible.

#### 5.1.4.3. Prise des hormones thyroïdiennes par les tissus

Chez les téléostéens, une grande proportion de TH marquée et administrée est rapidement accumulée dans le foie, la vésicule biliaire et l'intestin directement à partir du système sanguin, mais 30 à 80% de TH marqués, éventuellement résidant dans la vésicule biliaire, suivent l'itinéraire système hépatique-vésicule biliaire-route d'excrétion fécale.



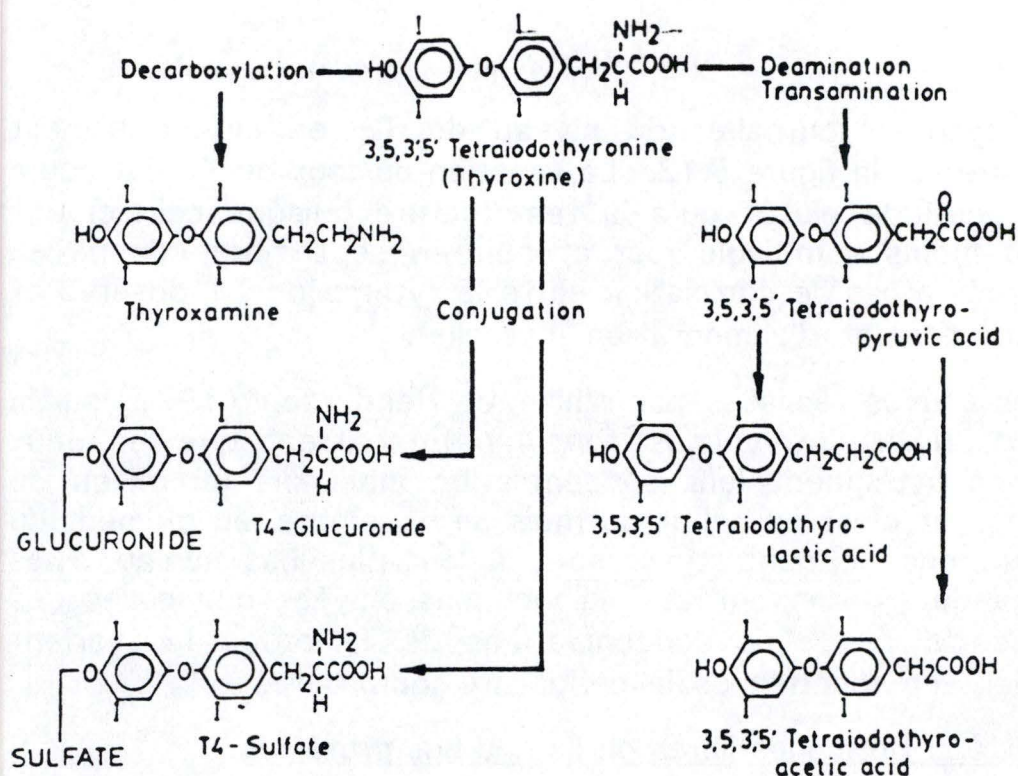


Figure 5.13: Les voies de dégradation de la thyroxine (sans la désiodation) (d'après Eales, 1984).

Tableau 5.1: Influence de différents facteurs environnementaux et hormonaux sur la formation de T<sub>3</sub> chez plusieurs poissons téléostéens (d'après Eales et MacLatchy, 1989).

Factor	Species	Method	ΔT <sub>3</sub>
Starvation	RT <sup>1</sup>	1, 2, 3 <sup>2</sup>	↓
	BT		
	AC		
↓ Ration	RT	1, 2	↓
	AC		
↓ Protein/Calories	BT	2	↓
Stressors	RT	1, 2	↓
	E		
↓ Temperature	RT	2	↓
Cortisol	RT	1, 2	↓
	AC		
Testosterone	RT	1, 2, 3	↓
	E		
Growth hormone	RT	1, 2, 3	↓
	E		
Estradiol	RT	1, 2, 3	↓↓
	E		

<sup>1</sup> RT = rainbow trout, *Salmo gairdneri*;  
 AC = arctic charr, *Salvelinus alpinus*;  
 BT = brook trout, *Salvelinus fontinalis*;  
 E = European eel, *Anguilla anguilla*.

<sup>2</sup> 1 = plasma T<sub>3</sub> or T<sub>3</sub>/T<sub>4</sub>;

2 = *in vivo* [<sup>125</sup>I] T<sub>4</sub> kinetics;

3 = tissue T<sub>3</sub> concentration or T<sub>4</sub> 5'D activity.

La corrélation étroite entre le taux plasmatique de T<sub>3</sub> et la 5'D hépatique (enzyme réalisant la désiodation de T<sub>4</sub> en T<sub>3</sub>) suggère que le foie est la principale source de T<sub>3</sub> plasmatique (Eales et al, 1989). Les muscles ont la plus faible concentration en T<sub>3</sub>, à la fois chez le rat et chez la truite (Fok et al, 1990).

#### 5.1.4.4. Voies de dégradation (désiodation)

Les hormones thyroïdiennes peuvent subir une déamination, une décarboxylation ou une altération de la longue chaîne de carbone. Ces différentes voies sont illustrées par la figure 5.13 (Eales, 1985).

C'est surtout la voie de désiodation qui a été étudiée. Beaucoup d'approches in vivo et in vitro ont été utilisées pour comprendre la désiodation extrathyroïdienne des TH. La désiodation de la T<sub>4</sub> plasmatique concerne plus de 65% de celle-ci. Chez les téléostéens, cette désiodation mène uniquement à la formation de T<sub>3</sub>, il n'y a pas de rT<sub>3</sub> formée (Eales, 1985).

Eales (1985) et Eales et MacLatchy (1989) ont déterminé les facteurs influençant la formation de T<sub>3</sub>. Ceux-ci sont repris du tableau 5.1.

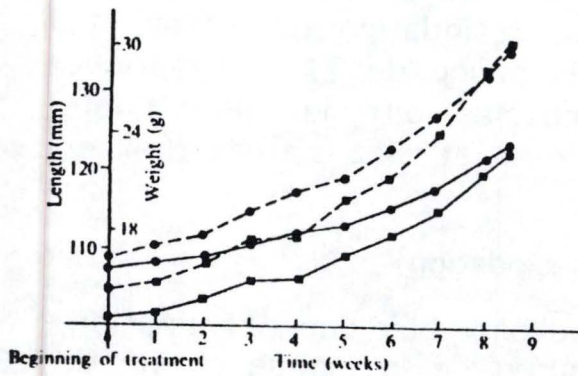
Un manque de nourriture de 3 jours ou plus diminue les niveaux de T<sub>3</sub> et aussi le nombre de récepteurs pour la T<sub>3</sub>. Une nourriture riche en calories et protéines augmente la génération de cette dernière.

Un stress chronique dû à l'imposition d'un très bas pH diminue le taux de T<sub>3</sub> plasmatique et le rapport T<sub>3</sub>/T<sub>4</sub>. Cette diminution de T<sub>3</sub> plasmatique durant un stress peut être due à une élévation de cortisol qui, in vitro, diminue la conversion [<sup>125</sup>I] T<sub>4</sub> en [<sup>125</sup>I] T<sub>3</sub>.

La testostérone induit une élévation de 1,5 à 2,5 fois du niveau de T<sub>3</sub> plasmatique et augmente également la V<sub>max</sub> de la T<sub>4</sub>5'D hépatique.

Les hormones de croissance (ou GH) augmentent la conversion de [<sup>125</sup>I] T<sub>4</sub> en [<sup>125</sup>I] T<sub>3</sub>.

Les réponses de la thyroïde à de faibles doses en E<sub>2</sub> diffèrent de celles dues à de fortes doses en E<sub>2</sub>. La durée du traitement est importante.



**Figure 5.14:** L'influence d'un traitement (addition d'une poudre thyroïdienne dans la nourriture) sur la croissance de la truite arc-en-ciel (*Salmo gairdneri*). Les mesures moyennes de poids (■) et de longueur (•) pour les groupes de poissons de contrôle (—) et traités (---) ont été prises chaque semaine, et ce pendant 8 semaines (d'après **Matty, 1985**).

En conclusion, on peut dire que la production de T<sub>3</sub> augmente lors de conditions anaboliques (telles que la croissance ou l'alimentation) et qu'elle est réprimée lors de conditions cataboliques (lors de la reproduction, d'un manque de nourriture,...).

#### 5.1.5. Effets des hormones thyroïdiennes et leur mécanisme d'action

Les hormones thyroïdiennes jouent un rôle important chez les vertébrés. Elles interviennent en synergie avec d'autres facteurs dans diverses fonctions physiologiques, notamment dans la reproduction, le développement embryonnaire, la croissance, le métabolisme intermédiaire et la régulation de la température corporelle. La thyroïde influence directement ou indirectement la croissance et le développement. Elle est impliquée dans le métabolisme des lipides, des glucides, des protéines et des vitamines (Bigawa, 1991).

Nous présentons ci-dessous quelques effets des hormones thyroïdiennes.

La figure 5.14 montre l'influence d'une addition d'hormones thyroïdiennes sur la croissance de la truite arc-en-ciel (Matty, 1985).

Après un traitement avec des hormones thyroïdiennes, des changements dans la pigmentation du poisson peuvent apparaître. La couleur argent des salmonidés peut s'accroître après un traitement avec ces hormones. Ceci est dû à une incorporation plus rapide de la glycine dans la guanine de la peau. Ce plus grand dépôt de guanine est responsable de cette plus forte coloration argentée (Matty, 1985).

La thyroxine n'a pas d'effet sur la consommation d'oxygène chez les téléostéens, mais elle produit, à une concentration de  $10^{-6}$  M, un gonflement des mitochondries dans les tissus. Le fait que les mitochondries changent sans conséquence sur le système respiratoire est une bonne preuve de l'action cellulaire de la thyroxine (Gorbman, 1969).

Quand des salmonidés et des carassins dorés sont plongés dans des solutions de T<sub>4</sub> et nourris avec des aliments contenant de la T<sub>4</sub>, leur comportement locomoteur augmente (Matty, 1985).

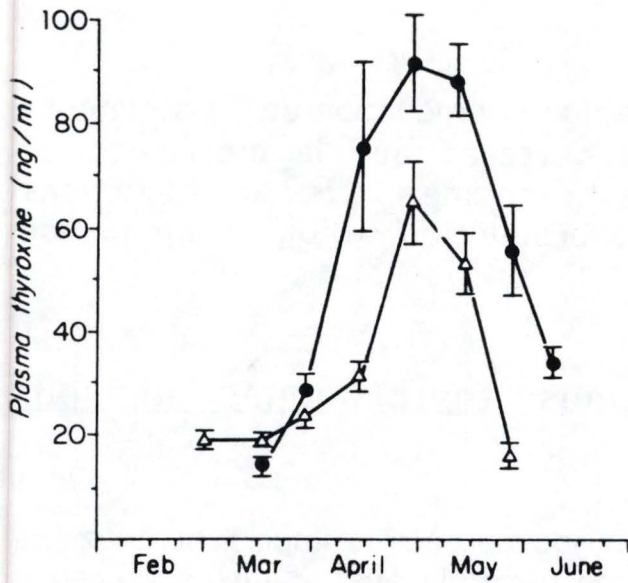


Figure 5.15 : Concentration plasmatique en thyroxine durant la smoltification du saumon coho aux pêcheries de Big creek (●) et de Kalama (Δ). Chaque symbole représente une moyenne sur 10 échantillons de plasma; les chiffres entre parenthèse indiquent les écarts-types.

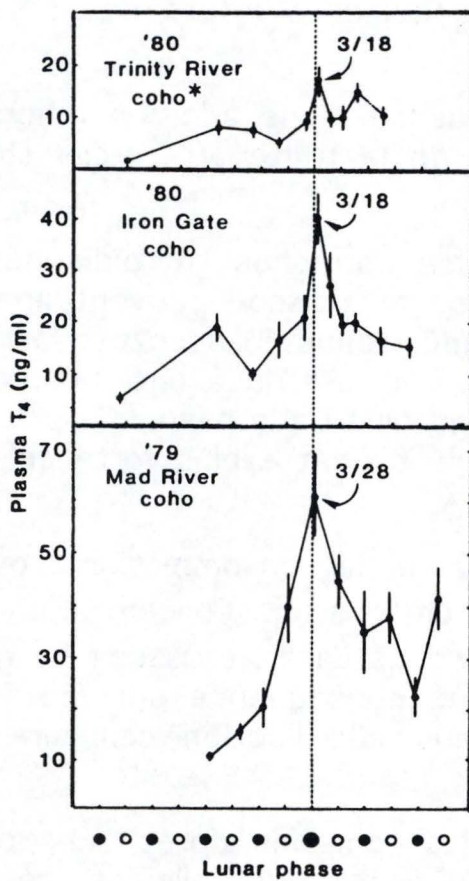


Figure 5.16: Modèles de l'évolution en T4 plasmatique en fonction du calendrier lunaire chez trois stocks de saumons coho de Californie.

o pleine lune

• nouvelle lune

Gorbman (1969) remarqua que des guppy (*Poecilia reticulata*) traités à la T<sub>4</sub> ont également leur activité locomotrice et leur comportement de saut augmentés, sans augmentation de la consommation d'oxygène.

Liley (1969) a étudié la relation entre les hormones thyroïdiennes et le comportement de migration. L'action des hormones thyroïdiennes joue un rôle important lors de la migration de certains poissons anadromes. Ces poissons migrent au printemps en eau douce, en réponse à une très haute activité de la glande thyroïde, celle-ci leur induisant une préférence pour l'eau douce. Les faibles niveaux d'hormones thyroïdiennes en automne provoquent une préférence des poissons pour l'eau de mer. Chez les salmonidés, un traitement à la TSH provoque une préférence de l'eau douce vers l'eau de mer.

La migration des poissons est généralement une stratégie adaptative pour augmenter la croissance, la survie et l'abondance. La thyroïde est la première glande endocrine impliquée dans les migrations (Matty, 1985).(FIGURE 5.15.)

Plusieurs auteurs, dont Youngson (1984) et Matty (1985) ont décrit une hyperplasie de la glande thyroïde pendant l'état de smolt de divers salmonidés. La smoltification est directement dépendante de la thyroïde. Durant la transformation parr-smolt, il y a donc une augmentation de la sécrétion des hormones thyroïdiennes.

Comme les pics et cycles saisonniers de la production d'hormones thyroïdiennes étudiés pour les salmonidés d'eau douce et corrélés avec le développement des gonades, les salmonidés migrateurs ont aussi des cycles. Ceux-ci coïncident cependant avec la période de smoltification.

La thyroxine plasmatique mesurée chez le saumon coho et le saumon masu montre un pic en avril lors de la transformation parr-smolt.

Des analyses ont montré que l'influence du cycle lunaire sur l'organisation temporelle de la smoltification. Le pic de thyroxine a lieu lors de la nouvelle lune, comme le montre la figure 5.16.

D'autres expériences ont montré que les changements de thyroxine dans le plasma sont liés à l'augmentation de la Na<sup>+</sup>, K<sup>+</sup>-ATPase qui se produit lors de l'acclimatation des smolts en eau de mer.

Tsukamoto (1988), Aida (1988) ont déterminé la relation entre le niveau de thyroxine plasmatique et la migration de montaison du ayu juvénile (*Plecoglossus altivelis*). Les juvéniles (60 mm) commencent à migrer vers mars-juin sans relation avec la reproduction, et atteignent 150 à 300 mm à la fin de l'été. En automne, les poissons matures se reproduisent et meurent ensuite. L'expérience révèle que les juvéniles ayu qui ont la plus forte concentration en T4 plasmatique ont aussi la plus grande tendance à réaliser une migration de montaison. L'hyperfonction de la thyroïde a lieu juste avant leur migration. Juste avant la migration, la concentration en T4 plasmatique est de 10,1 ng/ml; les poissons qui ne migrent pas ont une valeur plus basse (3,3 ng/ml) et les poissons en migration ont 4,8 ng T4/ml. La concentration en T4 plasmatique est beaucoup plus élevée pour les poissons réalisant une migration de montaison que de dévalaison. Le comportement de migration semble, tout comme le saut, être contrôlé par des facteurs tels que la température, la photopériode, la densité de poissons. Ces facteurs provoquent une pulsion endocrine qui les prépare à la migration.

Youngson et Simpson (1984), Youngson et Webb (1990) ont observé que chez le saumon atlantique (*Salmo salar* L.) les niveaux de T4 et T3 plasmatiques sont fonction du débit du cours d'eau.

Il semble que les concentrations élevées d'hormones aux débits plus forts sont une conséquence probable de l'augmentation de l'activité motrice associée à une plus grande vitesse de courant.

## 5.2. Les stéroïdes sexuels

Une description complète de la reproduction des poissons téléostéens a été réalisée lors du mémoire de Rinhard (1991).

### 5.2.1. Les stéroïdes des gonadiens

Les gonades exercent simultanément des fonctions exocrines (émission de spermatozoïdes et des ovules) et endocrines. Sous l'action des gonadotropines hyperphysaires, elles peuvent synthétiser quatre types de stéroïdes sexuels : les oestrogènes, les andogènes, les progestagènes et les

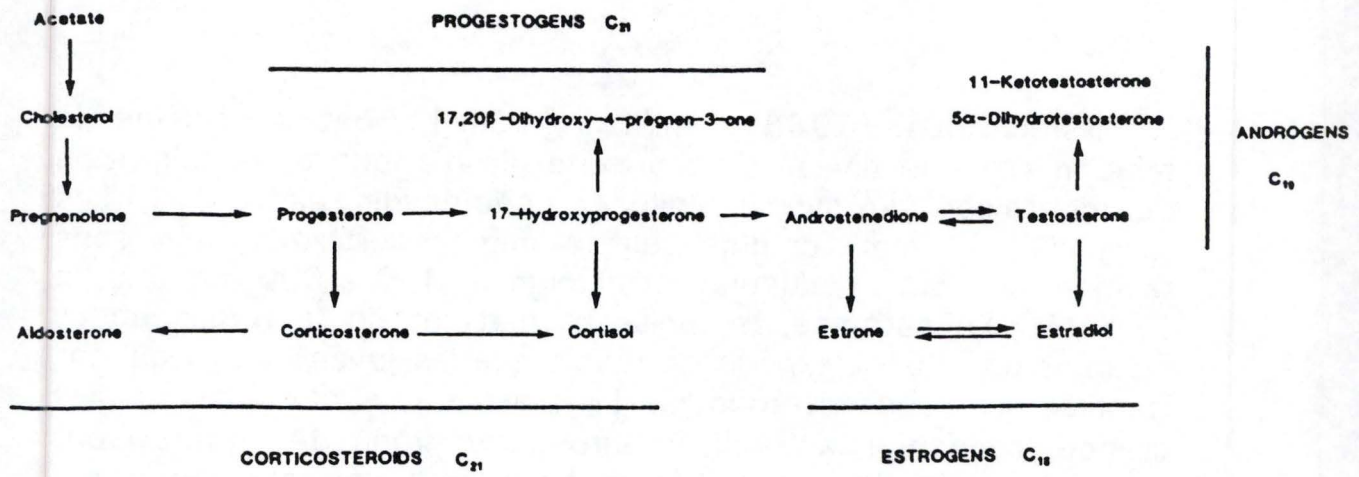


Figure 5.17: Inter-relations entre les différentes hormones stéroïdiennes (d'après Kime, 1987).

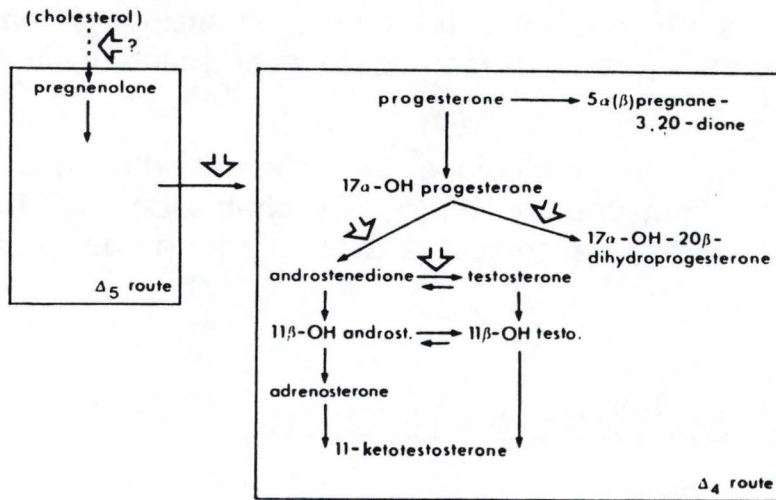


Figure 5.18: Diagramme simplifié de la biosynthèse des stéroïdes majeurs de la truite arc-en-ciel (d'après Matty, 1985).



corticostéroïdes. Plusieurs inter-relations existent entre ces différents stéroïdes. Elles sont reprises dans la figure 5.17.

#### 5.2.1.1. Les stéroïdes testiculaires

##### A. Les androgènes

La testotérone, l'androstenedione et l'androstérone ont été identifiés, isolés du sang et du plasma de beaucoup d'espèces. La testostérone n'est pas obligatoirement l'androgène principal chez les téléostéens. En effet, la 11-kétotestostérone, d'abord découverte dans le plasma d'un des saumons du pacifique (*Oncorhynchus nerka*), s'est révélée être un androgène puissant. La plie (*Pleuronectes platessa*) n'a pas de 11-kétotestostérone dans son plasma (Matty, 1985).

##### B. Les progestagènes

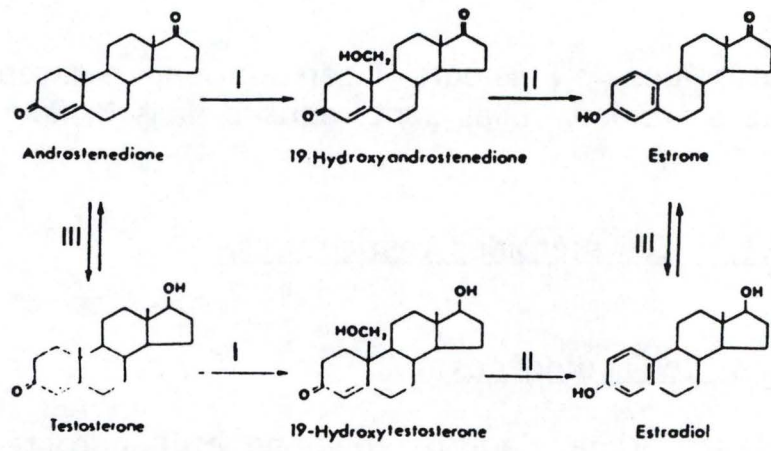
La progestérone tient une position clef dans le schéma de production des stéroïdes chez les téléostéens. La  $17\alpha$ -hydroxy- $20\beta$ -dihydroprogestérone interviendrait dans la biosynthèse des androgènes (Matty, 1985). Une voie de synthèse simplifiée de ces stéroïdes est montrée par la figure 5.18.

#### 5.2.1.2. Les stéroïdes ovariens

##### A. Les oestrogènes

L'oestradiol fût le premier stéroïde oestrogénique découvert en 1961 dans les ovaires de la truite (*Salmo irideus*) et de la carpe (*Cyprinus carpio*). La  $17\beta$ -oestradiol est le stéroïde ovarien majeur de la plupart des téléostéens (Matty, 1985).

On trouve également l'oestrone et l'oestriol chez de nombreuses espèces.



**Figure 5.19:** Biosynthèse des stéroïdes oestrogènes chez les poissons téléostéens.

I : 19 $\beta$ -hydroxylase

II : système enzymatique d'aromatisation (SEA)

III : 17 $\beta$ -hydroxystéroïde-oxydo-reductase (d'après Kime, 1987).

## B. Les androgènes

La déhydroépiandrostérone, l'androsténédione et la testostérone sont considérés comme les précurseurs d'oestrogènes. La figure 5.19 montre la biosynthèse de l'oestradiol et de l'oestrone à partir de ceux-ci (Kime, 1987 et Matty, 1985).

La présence de 11-kétotestostérone est plus rare dans l'ovaire (Matty, 1985 ).

## C. Les progestagènes

La progestérone, la  $17\alpha$ -hydroxyprogestérone, la  $20\alpha$  ou  $20\beta$ -dihydroprogestérone, la  $17\alpha$ - $20\beta$ -DHP sont synthétisées in vitro par les ovaires de poissons.

La progestérone a été isolée d'extraits ovariens tandis que la  $17\alpha$ - $20\beta$ -DHP a été identifiée dans le plasma de plusieurs espèces.

Comme chez les mammifères, la progestérone est formée via la prégnénolone à partir de cholestérol, mais elle a peu d'importance dans la reproduction des téléostéens. Elle sert principalement de dérivés progestagènes (figure 5.20).

### 5.2.2. Les autres sources de stéroïdes sexuels

D'autres glandes que les gonades peuvent soit synthétiser activement des stéroïdes sexuels, soit sécréter des précurseurs qui seront utilisés par les gonades, ou encore transformer les stéroïdes en d'autres composés actifs. Ces glandes sont l'interréal, les corpuscules de Stannius, le foie et le cerveau.

## 5.3. Evolution de quelques hormones circulantes

De nombreux travaux ont été réalisés, principalement chez les salmonidés et quelques cyprinidés, sur les variations des taux hormonaux.

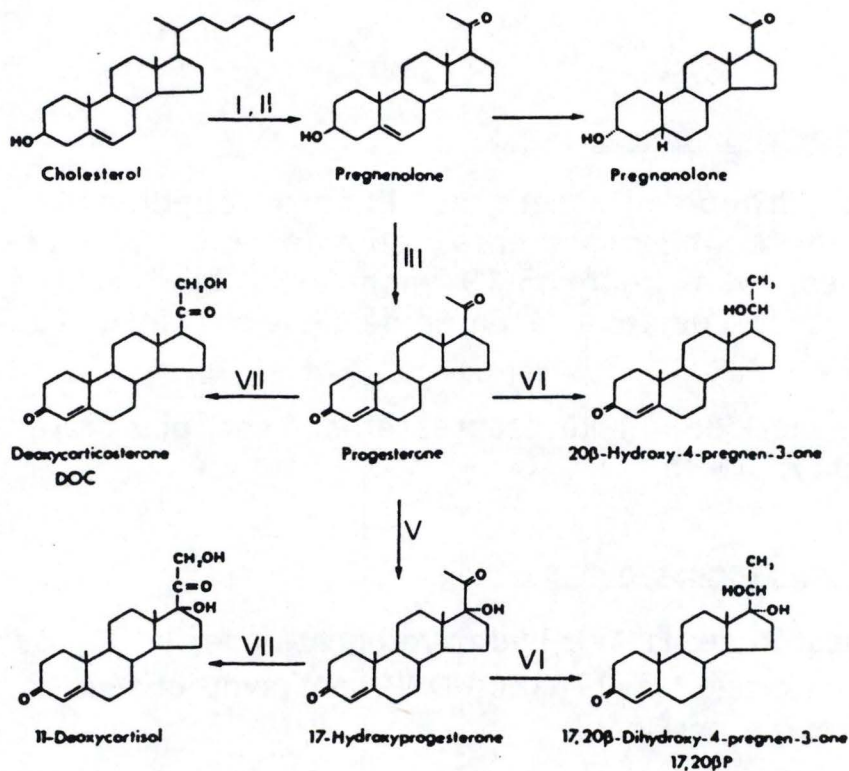


Figure 5.20: Biosynthèse des stéroïdes progestagènes et de leurs dérivés (d'après Kime, 1987).

I : cholestérol-20 -hydroxylase

II : cholestérol-22 R-hydroxylase

III :  $\Delta^5$ -3 $\beta$ -hydroxystéroïde-déhydrogénase

IV :  $\Delta^4$ - $\Delta^5$ -isomérase

V : 17 $\alpha$ -hydroxylase

VI : 20 $\beta$ -hydroxystéroïde-déhydrogénase

VII : 21-hydroxylase

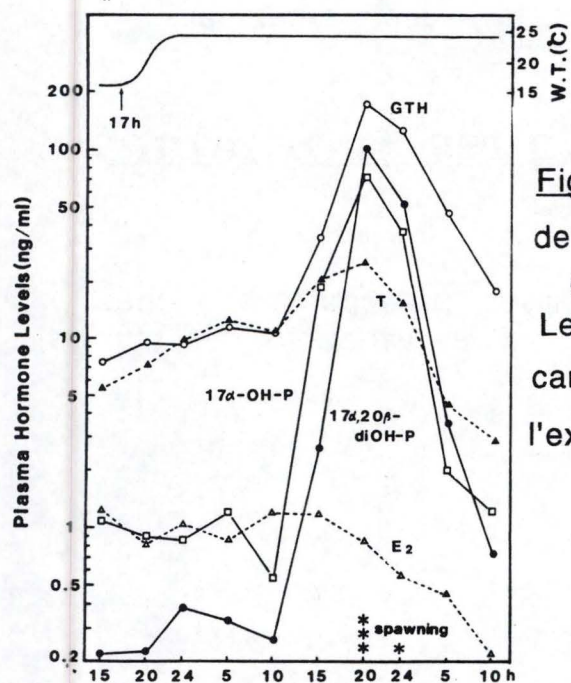


Figure 5.21: Changements des taux plasmatiques de GtH et des stéroïdes pendant la reproduct de la carpe commune (*cyprinus carpio*). Les dates représentent la moyenne pour quatre carpes qui ont ovulé durant la seconde nuit de l'expérience (Kobayashi et al., 1986).

### 5.3.1. La GtH

On observe chez les salmonidés et les cyprinidés un pic préovulatoire de GtH. Celui-ci stimule la synthèse des stéroïdes ovariens (surtout la  $17\alpha$ - $20\beta$ -DHP) impliqués dans la maturation finale des ovocytes et également celle des prostaglandines ( $PGF_2$ ) impliquées dans l'ovulation.

En réponse à une diminution du "feedback" négatif exercé par les stéroïdes, on observe de hauts niveaux de gonadotropine à la fois chez les mâles et les femelles (Dye et al, 1986). Ce pic synchrone pour les deux sexes produit l'ovulation et la production de laitance qui se déroule en même temps. Ceci favorise un haut taux de fertilisation des oeufs (Aida, 1988).

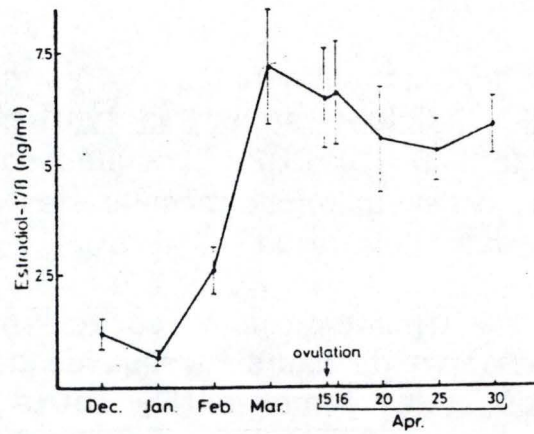
Aida (1988) a étudié trois espèces de cyprinidés : la carpe commune (*Cyprinus carpio*), le carassin doré (*Carassius auratus*), le kenehira bitterling (*Acheilognathus rhombea*). Chez ces trois espèces, il y a une variation journalière de la concentration en GtH avant l'ovulation. Il a observé un pic préovulatoire qui commence dans l'après-midi, et est suivi par une augmentation plus forte dans la soirée, pour atteindre un maximum à minuit. La  $17\alpha$ - $20\beta$ DHP suit la même évolution comme le montre la figure 5.21.

Des changements saisonniers du niveau de GtH ont été observés chez le carassin doré (Kobayashi et al, 1986). Pour les deux sexes, la concentration en GtH plasmatique est faible durant l'hiver, et augmente rapidement lors de la saison de reproduction aux printemps. Cette concentration continue à croître, atteignant de hauts niveaux en été et ensuite diminue en automne.

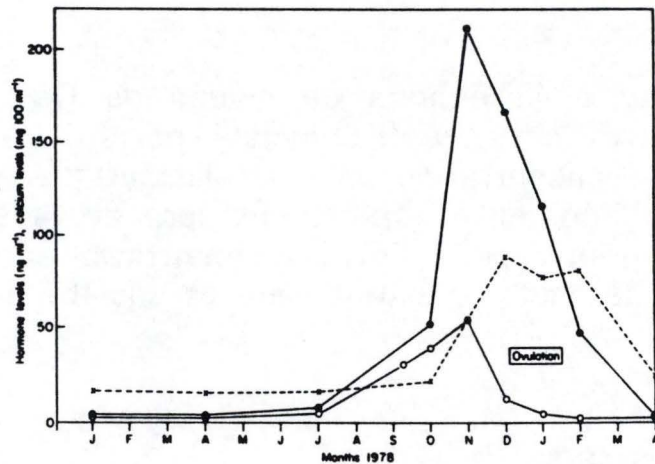
### 5.3.2. La $17\beta$ -oestradiol ( $E_2$ )

La diminution du taux de  $E_2$  et l'augmentation de testostérone sont observées chez le carassin doré et la carpe en fin de vitellogenèse. Ce signal physiologique est perçu par l'hypothalamus et lui permet d'induire le pic de GtH (Aida, 1988).

La vitellogenèse est régulée par les stéroïdes ovariens. Chez le poisson chat (*Ictalurus punctatus*) la concentration en  $E_2$  est la



**Figure 5.22:** Changements du niveau plasmatique en 17 $\beta$ -oestradiol durant la maturation des gonades de carassins dorés femelles (*Carassius auratus*) (d'après Kagawa, 1983).



**Figure 5.23:** Changements en androgènes et oestrogènes plasmatiques chez la truite arc-en-ciel femelle (d'après Matty, 1985).

- niveau moyens de testostérone
- niveau moyens d'oestradiol

plus haute en octobre, ceci en rapport avec les premiers ovocytes vitellogéniques. Le pic de E2 en février, sert à débiter la rapide période de vitellogenèse précédant la maturation finale. La diminution de E2, juste avant l'ovulation, est nécessaire pour retirer le "feedback" négatif exercé par la sécrétion de gonadotropine (MacKenzie et al, 1989).

Durant la vitellogenèse, une bonne corrélation existe entre l'IGS, le taux d'oestradiol et le taux de vitellogénine, ce qui est une preuve indirecte que cette hormone est bien impliquée dans le contrôle de la synthèse de vitellogénine par le foie (Dye et al, 1986, Bromage et al, 1982).

Chez les salmonidés, la  $17\beta$ -oestradiol a aussi son niveau le plus haut un mois ou plus avant l'ovulation (Dye et al, 1986).

L'oestradiol peut aussi agir directement en inhibant la production de  $17\alpha$ - $20\beta$ DHP (Pankhurst et Stacey, 1985, Dye et al, 1986).

Les niveaux de  $17\beta$ -oestradiol du carassin doré restent élevés quand le poisson a ovulé (figure 5.22). Chez les salmonidés, les niveaux de  $17\beta$ -oestradiol diminuent après ovulation et restent ensuite très bas. Ces différences sont à lier au développement ovocytaire de ces poissons. Les salmonidés ont une reproduction à ovogenèse synchrone tandis que le carassin doré est à ovogenèse asynchrone. Celui-ci contient encore des ovocytes vitellogéniques après l'ovulation, en opposition avec les salmonidés qui n'ont plus que de très petits ovocytes sans vitellus (Kagawa et Nagahama, 1983).

### 5.3.3. La testostérone (T)

La testostérone est l'androgène principal chez les salmonidés (Dye et al, 1986).

Les niveaux de testostérone sont beaucoup plus élevés chez les femelles téléostéennes adultes que chez les mâles, avec un maximum en fin de vitellogenèse, juste avant l'ovulation. Comme le montre la figure 5.23, les ovaires des femelles synthétisent la testostérone et la convertissent en  $17\beta$ -oestradiol (Matty, 1985, Dye et al, 1986).

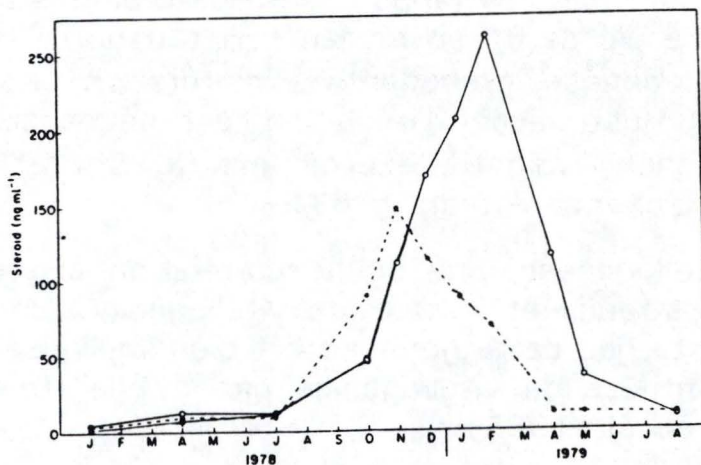


Figure 5.24: Changements en testostérone (---) et 11-kétotestostérone plasmatique (—) chez la truite arc-en-ciel mâle (d'après Matty, 1985).

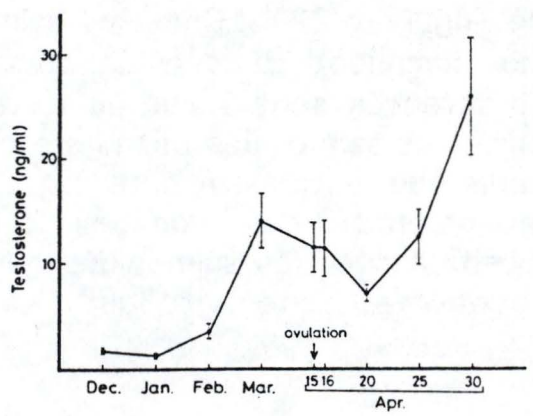


Figure 5.25: Changements des niveaux de testostérone durant la maturation gonadale du carassin doré femelle (d'après Kagawa et al., 1983).

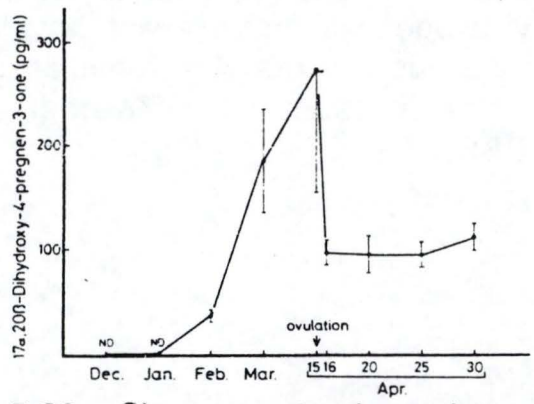


Figure 5.26: Changements des niveaux plasmatiques de 17α-20βDHP du carassin doré durant la maturation gonadale (d'après Kagawa et al., 1983).



Chez les mâles, le pic de 11-kétotestostérone coïncide avec la spermiation tandis que le pic de testostérone coïncide avec la spermatogenèse (Matty, 1985) (figure 5.24).

Les niveaux plasmatiques de testostérone du carassin doré (*Carassius auratus*) augmentent significativement en mars, environ un mois avant l'ovulation, et restent à un niveau élevé (de 8 à 14 ng/ml) quand le poisson a ovulé. Il réaugmente à nouveau 15 jours après l'ovulation (jusqu'à 26 ng/ml) (Kagawa et al, 1983) (figure 5.25).

Les niveaux de testostérone plasmatique du poisson chat (*Ictalurus punctatus*) peuvent atteindre 50 ng/ml lors du pic de février (MacKenzie et al, 1989).

#### 5.3.4. La $17\alpha$ - $20\beta$ -dihydroxyprogestérone

Ce stéroïde affecte le processus de maturation finale de l'ovocyte. La  $17\alpha$ - $20\beta$ DHP montre la même évolution que la GtH (MacKenzie et al., 1989, Chang et al, 1990).

La GtH (gonadotropine maturante) est d'une importance capitale dans la maturation des ovocytes. Son action n'est pas directe, mais médiée par la production folliculaire d'une hormone induisant la maturation finale. Celle-ci est la MIH (ou maturation-inducing hormone). Elle a été identifiée comme étant la  $17\alpha$ - $20\beta$ DHP. Une interaction entre les cellules de la thèque et de la granulosa permet la production de ce MIH (Kagawa et al, 1983).

Chez la truite (*O. mykiss*), une concentration de 330 ng/ml ou plus a été observée juste avant l'ovulation. Ceci coïncide avec la chute du niveau de testostérone. Ce pic de  $17\alpha$ - $20\beta$ DHP est de courte durée (Mayer et al, 1991).

L'augmentation de  $17\alpha$ - $20\beta$ DHP a lieu en même temps que la chute du taux de testostérone ainsi que celle du taux de  $17\beta$ -oestradiol, ceci pour les salmonidés mais également pour les cyprinidés (Matsuyama, 1990). La figure 5.26 illustre l'évolution du taux de  $17\alpha$ - $20\beta$ DHP du poisson rouge.

Kagawa et al (1983) ont observé que chez la carpe et le poisson rouge, le taux de  $17\alpha$ - $20\beta$ DHP pouvait atteindre respectivement des valeurs comprises entre 5 et 25 ng/ml et 150 à 270 ng/ml, tandis qu'il peut atteindre 70 à 350 ng/ml chez les

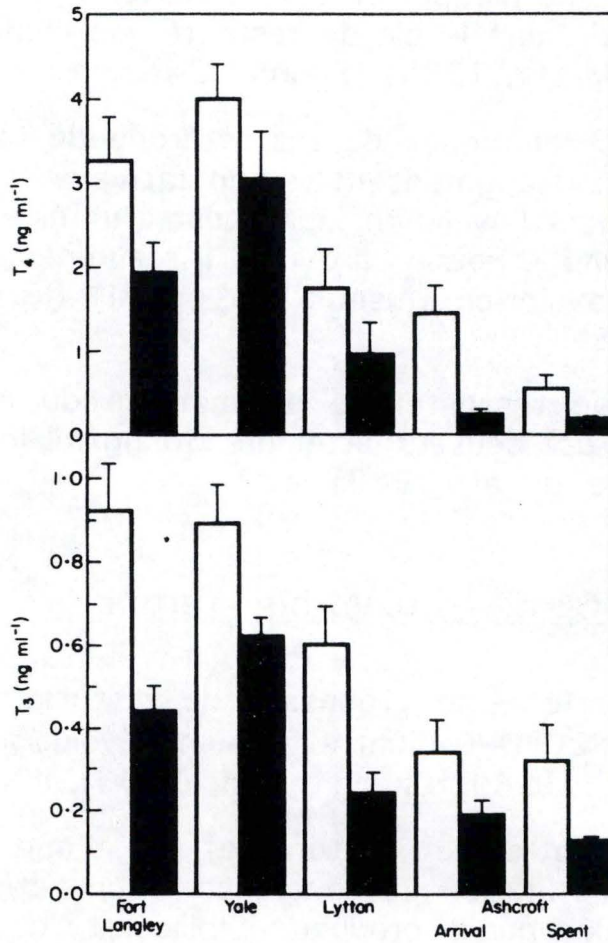


Figure 5.27: Changements des concentrations en T<sub>4</sub> et T<sub>3</sub> plasmatiques chez le saumon rose durant sa migration de reproduction anadrome (d'après Leatherland et al., 1989).

♂ mâles

◆ femelles

salmonidés. Les follicules de ces derniers auraient une capacité plus importante à produire ce stéroïde.

### 5.3.5. Les hormones thyroïdiennes

Plusieurs auteurs ont observé une relation de réciprocité entre les concentrations d'hormones thyroïdiennes en circulation et le développement des ovaires chez de nombreux téléostéens.

Chez le poisson chat (*Ictalurus punctatus*) les concentrations en hormones thyroïdiennes sont les plus élevées pendant la période de non-reproduction en été, les plus basses pendant la période de croissance des gonades. Elles sont élevées mais diminuent durant l'automne. L'été représente la période où la température et l'activité d'alimentation sont maximales. Les hormones thyroïdiennes participent en été à l'activation du métabolisme associé à une rapide assimilation d'aliments et à la croissance somatique. Les hormones thyroïdiennes jouent un rôle lors du "switch" de l'utilisation d'énergie pour les ovaires vers la croissance somatique.

Chez le poisson chat, on observe une augmentation de T<sub>3</sub>, de T<sub>4</sub>, de E<sub>2</sub> et de T en février, après une période de relatif repos des gonades. Ces hormones thyroïdiennes pouvaient jouer un rôle dans l'accélération de la vitellogénèse (MacKenzie, 1989).

Leatherland et al (1989) ont observé une diminution des taux de T<sub>3</sub> et T<sub>4</sub> lors de la migration, comme le montre la figure 5.27. Un niveau plus faible de ces hormones est observé chez les femelles. Une explication pourrait être que les hormones sont incorporées dans les oeufs, pendant la migration de reproduction. La diminution de la teneur en hormones thyroïdiennes plasmatiques peut altérer le comportement et supprimer l'activité d'alimentation des salmonidés anadromes durant leur migration.

La concentration minimale de T<sub>3</sub> et de T<sub>4</sub>, observée durant la période de reproduction, indique l'usage de ces hormones par les sites périphériques. Les taux de T<sub>3</sub> et de T<sub>4</sub> sont corrélés avec les états de maturité. Ils sont minimum lors de l'augmentation de la taille des gonades, de la concentration de stéroïdes et lors de la période de reproduction (Pavlidis et al, 1991).

Les hormones thyroïdiennes, et surtout la T<sub>3</sub>, sont à leur plus hautes concentrations avant et durant les premiers stades du

développement de l'oeuf. Ces hormones stimulent la vitellogenèse précoce (Cyr et al, 1988).

La T<sub>3</sub> seule n'altère pas la sécrétion de la 17 $\beta$ -oestradiol, mais, en présence de GtH (0,5 mg/ml), elle modifie la sécrétion de l'oestradiol chez la truite arc-en-ciel. La T<sub>3</sub> exerce un effet sur l'action de la GtH et ne stimule pas directement la stéroïdogénèse, à de fortes concentrations (Cyr et al, 1988).

Les hormones thyroïdiennes influencent le développement des gonades, particulièrement chez les femelles. A leur tour, les gonadotropines et hormones gonadales ont un effet sur la thyroïde et les taux d'hormones thyroïdiennes (Matty, 1985).

Chez le poisson chat et chez certains téléostéens, la thyroïde est activée par les stéroïdes sexuels, surtout par E<sub>2</sub>. En effet, des injections de E<sub>2</sub> provoquent de significatives élévations de T<sub>3</sub> et T<sub>4</sub> plasmatiques (MacKenzie et al, 1989).

Un traitement à court terme de 17 $\beta$ -oestradiol influence la cinétique des hormones plasmatiques thyroïdiennes de la truite arc-en-ciel (*Salmo gairdneri*). La E<sub>2</sub> n'altère pas le niveau plasmatique de T<sub>4</sub> mais diminue le taux de sécrétion de T<sub>4</sub>, le flux de T<sub>4</sub> du plasma vers les tissus et le taux de clearance de T<sub>4</sub>. De grandes concentrations en E<sub>2</sub>, comparables à celles trouvées durant la vitellogenèse, diminuent les taux plasmatiques de T<sub>3</sub> chez la truite. Ceci est, en partie, le résultat de la diminution de la quantité de 5'D hépatique (Cyr et al, 1988 et 1990).

Chez la perchaude, l'activité de la thyroïde fluctue d'une phase à l'autre du cycle reproducteur. Elle est maximale au cours du frai, et minimale après. Le traitement de perchaudes saines à la gonadotropine de saumon (1 mg/100 g masse totale) a fortement augmenté l'activité thyroïdienne. Les stéroïdes ovariens, l'oestradiol augmente aussi significativement l'activité thyroïdienne. Il semble que la gonadotropine stimule l'activité de la thyroïde par la libération de stéroïdes ovariens (Chakraborti et al, 1983).

**CYPRINIFORMES**  
**Cyprinidae**

Bu. Babushka  
Cs. Plotice obecná  
Da. Skalle  
De. Plötze  
De.(Swiss, Austr). Rotaugé  
En. Roach  
Fr. Gardon  
Fr.(Swiss). Vengeron  
Ga. Róiste  
Hr. Bodorka  
Ma. Vörösszárnyú  
Ne. Blankvoorn

No. Mörk  
Pl. Ploć  
Ro. Babușcă  
Ru. Plotva  
Slovi. Rdečeoka  
Slovy. Plotica obyčajná  
Su. Särki  
Sv. Mört  
Tü. Kizilgöz baliği

\**Rutilus rutilus*  
(Linnaeus 1758)  
and sub-species  
1, 40(02), 018, 01

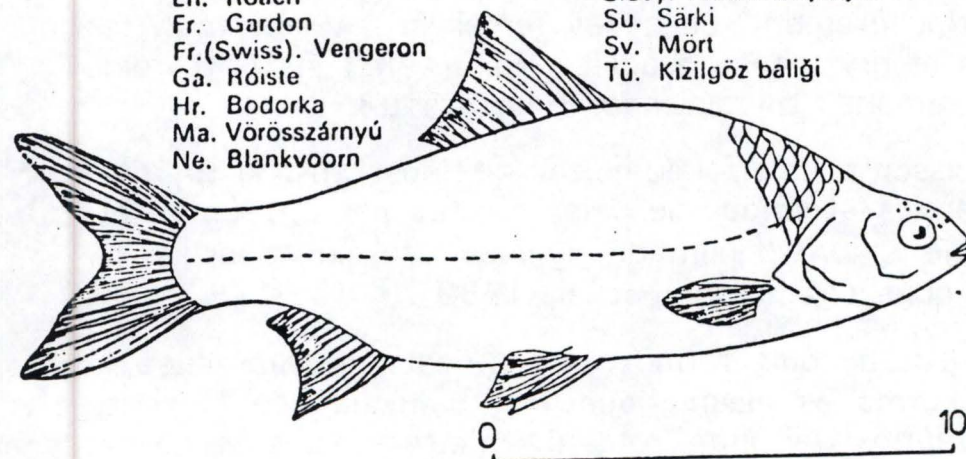


Figure 6.1 : Distribution géographique du *Rutilus rutilus*  
(d'après Blanc et al, 1971).

## Chapitre 6 : Biologie du gardon (*Rutilus rutilus* L.)

### 6.1. Position systématique

- Embranchement : vertébrés
- Sous-classe : ostéichthyens
- Ordre : téléostéens physostomes
- Sous-ordre : ostariophysaires
- Famille : cyprinidés
- Genre : *Rutilus*
- Espèce : *Rutilus rutilus*

Le gardon est polymorphe, ce qui se traduit par des proportions différentes du corps et de la tête. Ce polymorphisme a engendré de nombreuses dénominations tant scientifiques que vernaculaires. Pour Muus (1973), *Rutilus rutilus* L. et *Leuciscus rutilus* L. sont synonymes. Pour Renault (1954), le gardon commun ou gardon blanc est dénommé scientifiquement *Cyprinus rutilus* (L.1758), *Leuciscus rutilus* (Agassez,1835), *Gardonus rutilus* (Bonaparte,1855).

Spillmann (1961) mentionne encore : *Cyprinus jaculus*, *Leuciscus prasinus* (A.G., 1835), *Leuciscus selysi* (Heckel, 1842), *Leuciscus rutiloides* (Sellongsh, 1842), *Leuciscus pallens* (Blanch,1866).

## 6.2. Distribution géographique-écologie

Le gardon est l'un des poissons les plus communs dans les eaux européennes. La figure 6.1 indique la distribution géographique du *Rutilus rutilus*. Son aire de répartition couvre l'Europe : du nord des Pyrénées et des Alpes jusqu'à l'Oural. L'espèce est absente dans les régions les plus septentrionales (Nord-ouest de la Scandinavie, l'Ecosse) et d'autre part au sud : de la Dalmatie et de la Grèce. Elle a été introduite en Irlande.

Les gardons sont des poissons d'eau douce : fleuves, rivières, canaux et lacs. En général, ils préfèrent les eaux calmes et tranquilles à fonds herbeux, pierreux ou granuleux et se déplacent surtout le long de berges où se développent beaucoup de végétaux submergés.

## 6.3. Caractéristiques externes

Spillman (1961) nous présente les caractéristiques externes du gardon. Son corps allongé latéralement comprimé, moyennement arqué est couvert d'écailles relativement grosses. La nageoire dorsale est implantée au dessus des pelviennes. L'oeil a un iris rouge dans sa région supérieure. Son dos a une coloration sombre, avec un éclat bleuté à brun-vert, les flancs sont argentés et le ventre est clair. Les nageoires sont gris rosé, les ventrales et l'anale oranges à rouges. Sur ses flancs, on aperçoit une ligne latérale complète et bien nette. Cette ligne est un organe de sens inhérent aux poissons. La taille des gardons varie entre 15 et 20 centimètres, elle dépasse rarement 30 centimètres.

## 6.4. La reproduction du gardon

Le cycle reproducteur du gardon a été étudié par Vollestad et l'Abée-Lund (1987), Spillmann (1961), Mills (1991).

Il devient sexuellement mature à deux ou trois ans et peut vivre jusqu'à vingt ans. Il fraie d'avril à juin, quand la température de l'eau atteint 15°C, en eau peu profonde ou près des rives.

Animaux

LEGENDE :

VEGETAUX

- CHL. \_\_\_\_\_ chlorophytes
- RM. \_\_\_\_\_ Rhodolophytes
- CY. - - - - - Cyanophytes
- CHR. - - - - - Chrysoophytes
- D. vég. .... Débris de végétation
- DET. - - - - - Déjections
- Nov. + + + + + Nousses

ANIMAUX

- AR. - - - - - Rotifères
- BR. - - - - - Bryozoaires
- Mol. \_\_\_\_\_ Mollusques
- AR. \_\_\_\_\_ Arthropodes

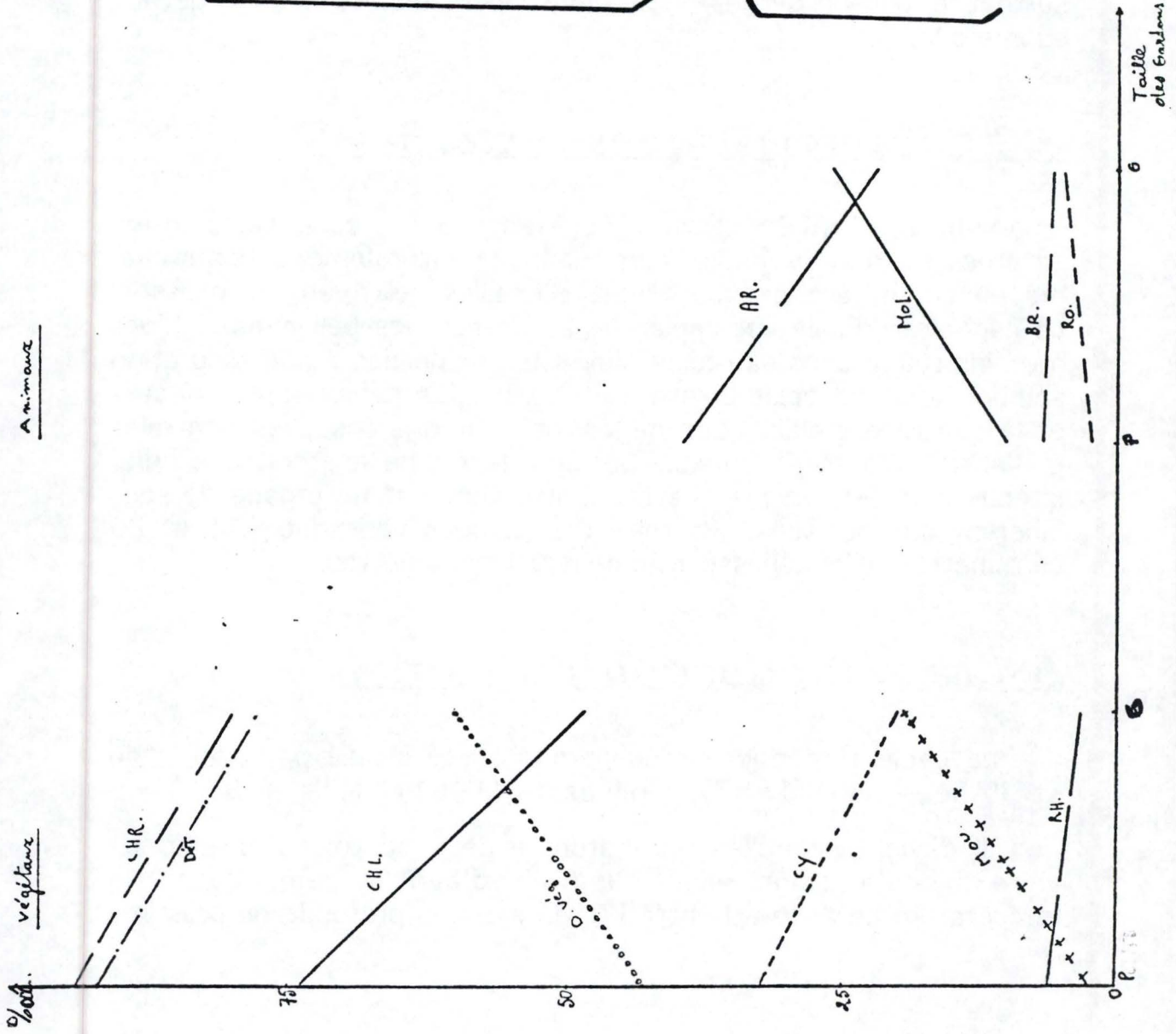


Figure 6.2 : Composition de la nourriture animale et végétale des petits (P) et des grands (G) gardons (1979-1980) en Meuse (d'après Richard, 1980).



A l'époque du frai, la tête et le corps du mâle se couvrent de tubercules nuptiaux en forme de petits cônes.

Le frai est collectif : de vastes bancs viennent pondre sur les végétaux, les racines, les fonds pierreux ou de graviers.

Comme d'autres cypriniformes choisissent les mêmes sites de frai (comme par exemple les brèmes et les rotengles), on voit apparaître de nombreux hybrides.

Cependant les gardons et les rotengles ne se reproduisent pourtant pas du tout à la même époque. En effet, le rotengle a besoin d'une température plus élevée que celle du gardon pour se reproduire. Aussi, on se demande comment ces hybrides de gardon et de rotengle peuvent exister.

### 6.5. Le régime alimentaire du gardon

Plusieurs auteurs, Weatherley (1987) et Ponton (1988) se sont intéressés au régime alimentaire du gardon. Richard (1980) a étudié le régime de celui-ci dans la Meuse belge.

Le gardon est omnivore à tendance végétarienne. Sa nourriture principale, en qualité comme en quantité est constituée d'algues (surtout de chlorophytes, de diatomées et de cyanophytes), de débris de végétaux, de détritus, de mollusques et d'arthropodes. Ces organismes sont les mieux représentés dans le milieu. Il semblerait donc que le gardon broute ce qui est le plus disponible dans le milieu.

Dans une analyse de régime alimentaire, il faut prendre en considération les principaux facteurs susceptibles d'influencer le régime alimentaire, à savoir la taille, l'habitat, les saisons, la température et le sexe.

La taille influence le régime alimentaire. En effet, la nourriture des jeunes diffère de celle des plus âgés. La figure 6.2 illustre que la nourriture principale en qualité comme en quantité des petits gardons est constituée d'algues (surtout Xanthophycées et Diatomées) et de mollusques. La majorité des petits gardons ingère plus d'algues et d'arthropodes mais moins de mousses, de débris végétaux et de mollusques que les grands gardons.

La figure 6.3 indique comment la composition du régime alimentaire varie selon les saisons. Les algues, les mousses, les arthropodes, les mollusques, les bryozoaires et les rotifères sont

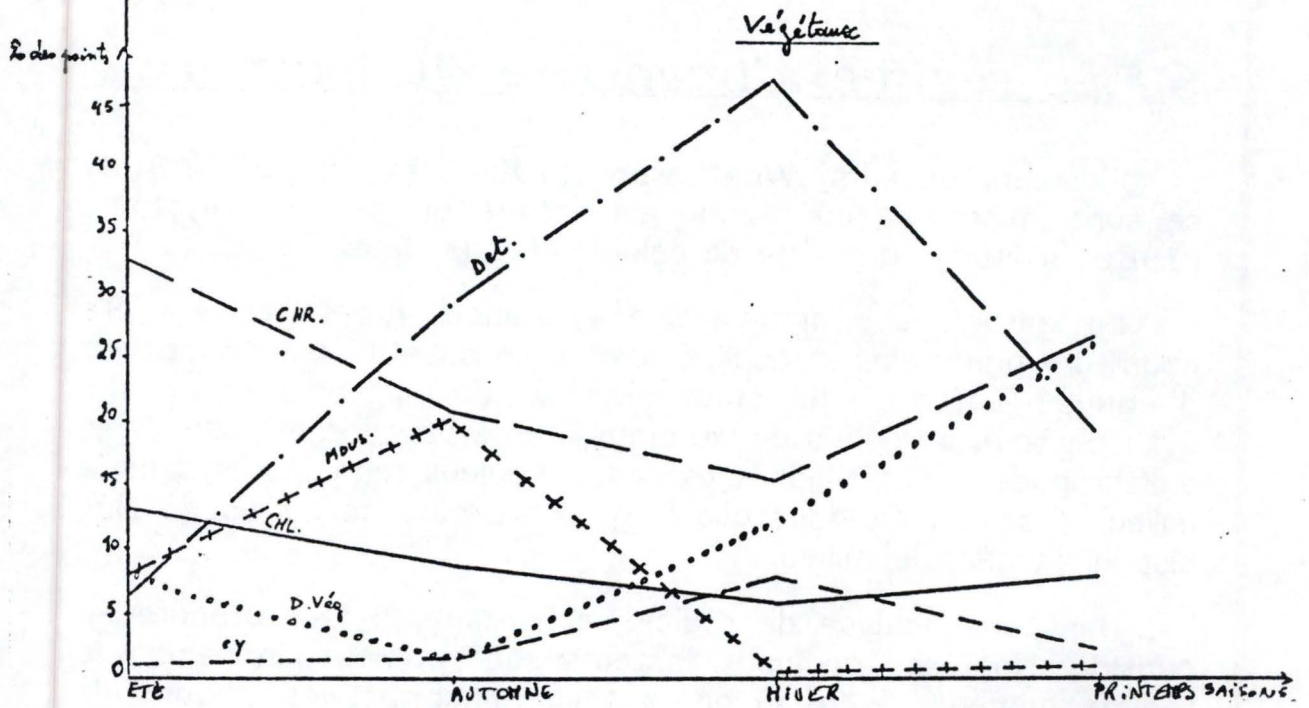
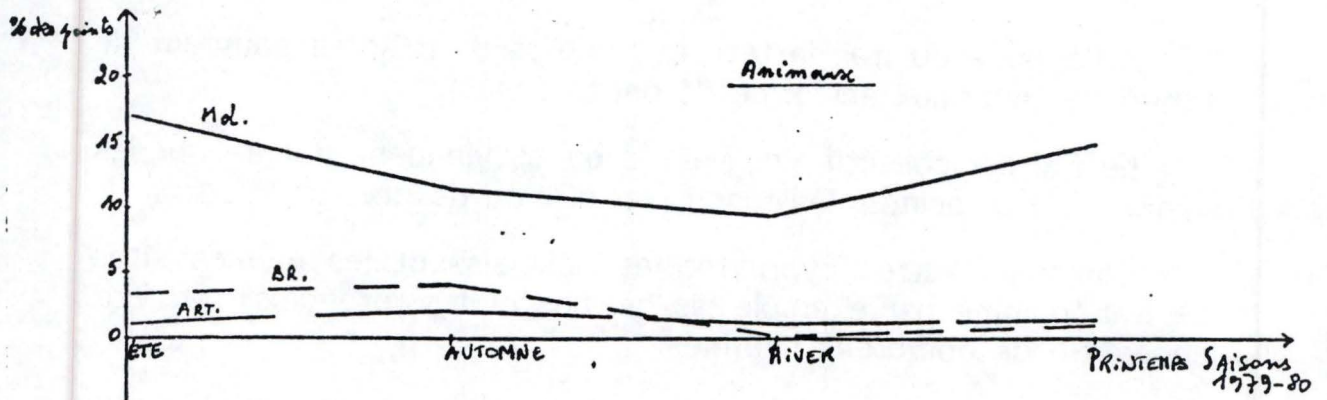


Figure 6.3 : Composition de la nourriture animale et végétale du gardon selon les saisons (1979-1980) en Meuse (d'après Richard, 1980).

mieux représentés, en qualité comme en quantité, en été et en automne qu'en hiver et au printemps. Par contre, les débris végétaux et surtout les détritiques sont plus importants en hiver qu'au cours des autres saisons. Le volume moyen de nourriture ingérée est moindre en hiver et au printemps.

Tout habitat, avec ses caractéristiques biotiques et abiotiques propres, influence nettement le régime alimentaire.

Le régime alimentaire des gardons, quant à lui, varie peu en fonction du sexe.

Le gardon est un maillon important dans l'alimentation de poissons et d'oiseaux prédateurs. De plus, il est utilisé comme poisson d'accompagnement en carpiculture.

## 6.6. Conclusion de la synthèse bibliographique

Cette synthèse, reprenant les connaissances actuelles sur la migration des poissons, nous donne une vue d'ensemble de toutes les espèces. Les cyprinidés ont été peu étudiés quant à leur migration.

Les hormones thyroïdiennes et stéroïdes sexuels semblent interagir et intervenir dans les migrations des poissons. Les stéroïdes sexuels sont toutefois surtout étudiés pour leur implication dans la reproduction. Les hormones thyroïdiennes sont impliquées de diverses manières chez les poissons. Leur influence dans la migration des salmonidés a surtout été étudiée.

La migration semble en relation avec les stéroïdes sexuels et hormones thyroïdiennes. Leur mécanisme d'action est complexe.

Au cours de la partie expérimentale, nous allons nous attacher plus directement à un aspect bien défini de la migration : l'évolution de la testostérone, de la  $17\alpha$ -hydroxy- $20\beta$ -progestérone et des hormones thyroïdiennes lors des migrations du gardon en Meuse.

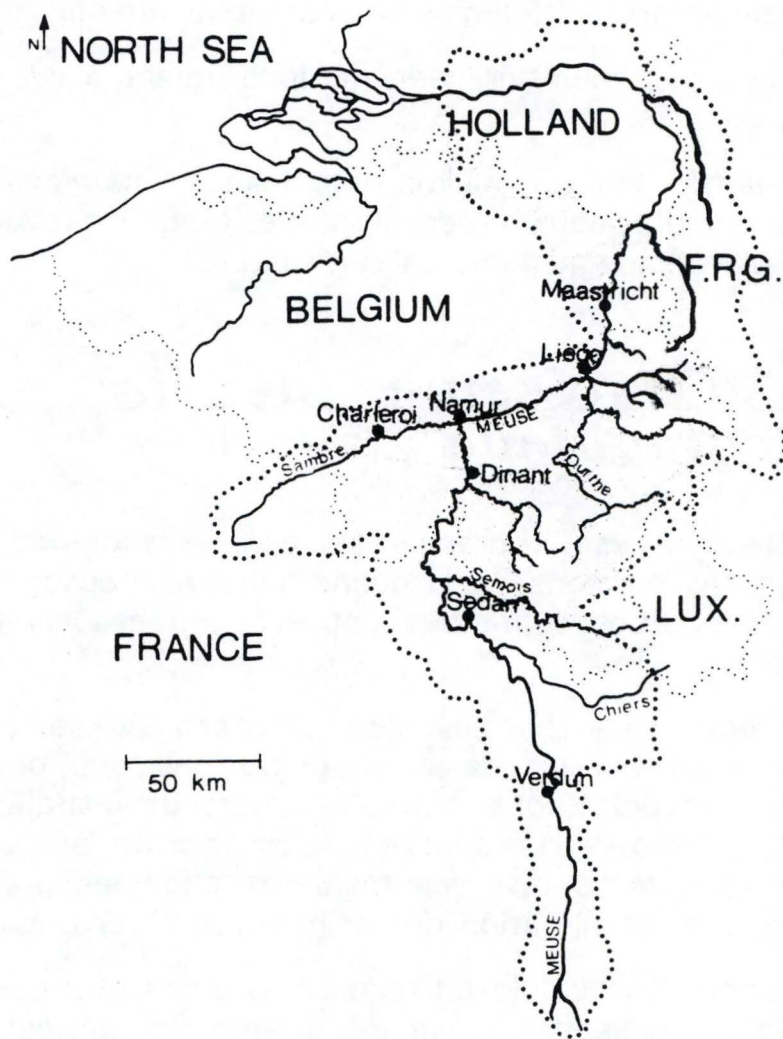


Figure 7.1 : Bassin de la Meuse et ses principaux affluents. Partie belge du bassin mosan (d'après Micha, 1989).

# Partie expérimentale

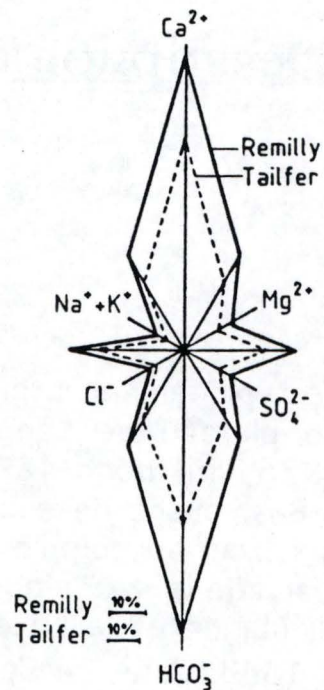
## Chapitre 7 : Description du milieu

### 7.1. La Meuse

La Meuse est un fleuve typiquement international qui prend sa source en France, dans le plateau de Langres, à 402 mètres d'altitude. Elle parcourt 925 km, dont 429 en France, 194 en Belgique et 239 aux Pays-Bas, avant de se jeter dans la Mer du Nord à travers les nombreux bras du complexe Rhin-Meuse-Escaut. Son bassin versant est partagé entre cinq pays; la France, la Belgique, les Pays-Bas, l'Allemagne et le Luxembourg. Elle couvre en outre 36011 km<sup>2</sup> dont 13489 km<sup>2</sup> en Belgique, soit 40,7% du bassin mosan et 44,2% du territoire belge. Ses principaux affluents sont la Chiers, la Semois, la Lesse, la Sambre, l'Ourthe, l'Ur, la Rur et la Niers, comme situé sur la figure 7.1 (Micha, 1988).

Le bassin de la Meuse a la forme d'un long couloir de 150 km de long sur 15 à 40 km de large jusqu'à Verdun. Ensuite, il s'étale pour atteindre une largeur maximale de 180 km dans la région de Namur. Son bassin dessine un dernier rétrécissement à hauteur de Maastricht où il atteint 70 km. La Meuse gagne finalement le Rhin, puis la mer, à travers le système de barrages construits pour contrôler les inondations. Avant 1940, la pente naturelle de la Meuse était de 0,45% pour la totalité de son cours et de 0,23% sur les 194 km parcourus en Belgique. Cette pente naturelle a été nettement modifiée pour permettre la navigation des péniches (Micha et Borlée, 1989).

Du point de vue hydrologique, la Meuse est un fleuve à régime pluvial des zones tempérées avec débit maximum en hiver et



ZONE 1

Figure 7.2 : Composition ionique relative et moyenne des eaux de Meuse, pour la région de Remilly et de Tailfer, en 1984 (diagramme de Kufferath)(d'après Micha, 1988).

minimum en été. Le débit moyen annuel varie de 28 m<sup>3</sup>/sec à Verdun à 282 m<sup>3</sup>/sec à Visé mais les débits moyens mensuels varient fortement selon les saisons, atteignant un maximum en janvier (400 à 500 m<sup>3</sup> sec<sup>-1</sup> à Ampsin) et minimum en juillet-août (25 à 30 m<sup>3</sup> sec<sup>-1</sup> à Ampsin). Ces fluctuations de débit ont des répercussions importantes sur la qualité de l'eau de la Meuse (Micha, 1980).

L'examen des caractéristiques physiques des eaux de la Meuse montre que :

- la température moyenne annuelle est de l'ordre de 10°C avec des variations saisonnières naturelles importantes, atteignant un maximum en août (25-26°C) et un minimum en janvier (3-4°C). Les changements thermiques sont lents (0,2°C/h). Les températures naturelles des eaux de la Meuse sont plus ou moins modifiées par les activités industrielles en Meuse moyenne inférieure.

- selon le débit, les concentrations des matières en suspension varient de 50 à 300 mg/l (Micha, 1988).

D'un point de vue chimique, les eaux de la Meuse présentent différentes zones. En Belgique, les eaux ont une balance ionique équilibrée de type calcaire riche, avec forte dominance en calcium et en bicarbonates. Ceci résulte des régions calcaires traversées. Le diagramme de Kufferath a une superficie proportionnelle à la concentration totale en sels et ses 6 axes principaux représentent les concentrations du Ca<sup>++</sup>, Mg<sup>++</sup>, SO<sub>4</sub><sup>--</sup>, HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>, Cl<sup>-</sup>, Na<sup>+</sup>, K<sup>+</sup> comme le montre la figure 7.2, pour la région de Remilly et de Tailfer.

La teneur en oxygène dissous varie dans l'espace et dans le temps. Dans la région liégeoise, la prolifération bactérienne et végétale provoque parfois une diminution de l'oxygène dissous en dessous du seuil de toxicité pour les poissons (5mg/l). A Tailfer, bien que la concentration en oxygène varie fortement, elle n'atteint que rarement des niveaux fort bas, et n'est donc pas limitante pour les cyprins. La figure 7.3 montre nettement comment évolue la concentration en oxygène dissous sur le cours belge de la Meuse (Descy et Servais, 1988).

De la frontière française à Namur, la Meuse est faiblement polluée mais sa situation se détériore par les effets conjugués des effluents urbains de Namur et par l'apport de l'eau de la Sambre fortement altérée. A ce moment, la charge organique et la

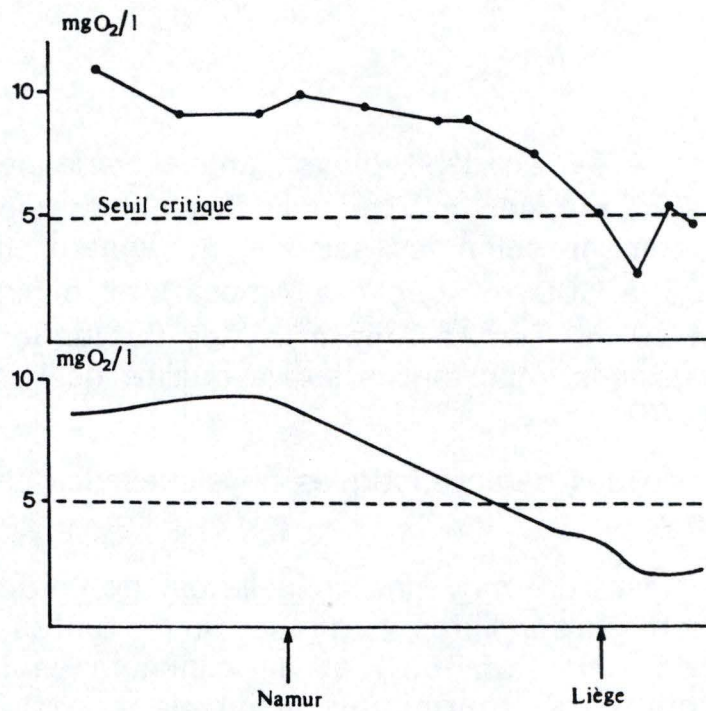


Figure 7.3 : Evolution de la concentration en oxygène dissous dans le cours belge de la Meuse en 1986 ( d'après Micha et Pilette, 1988).

Tableau 7.1 : Espèces capturées en Meuse en 1984 (d'après Delvingt in Micha et Pilette, 1988).

Cyprinidae	Percidae	Esocidae	Anguillidae	Cobitidae	Salmonidae	Cottidae
Gardon	Perche	Brochet	Anguille	Loche franche	Truite fario	Chabot
Vandoise	Sandre				Truite de mer	
Chevaine	Grémille					
Hotu						
Goujon						
Ablette						
Brème bordelière						
Brème commune						
Rotengle						
Idé mélanotte						
Tanche						
Barbeau						



pollution fécale augmentent légèrement et cette situation se maintient jusqu'à Liège.

Dans le bassin liégeois, la concentration urbaine et industrielle et l'apport des affluents Vesdre et Ourthe provoquent une nette augmentation de pollution chimique (Cd, Fe, Zn, Cl<sup>-</sup>, F<sup>-</sup>, etc), organique et fécale. Ensuite, la Meuse récupère jusqu'à la frontière hollandaise sans atteindre le niveau de qualité qu'elle avait à son entrée en Belgique.

Les affluents de la Meuse à l'exception de la Sambre et de la Vesdre ne présentent, en général, que des pollutions occasionnelles, discontinues ou localisées qui ont un caractère urbain, touristique, industriel ou agricole. Si ces pollutions atteignent la Meuse, leur impact est souvent limité vu leur dilution (Micha, 1980).

En Meuse belge, les diatomées dominent la communauté phytoplanctonique tout au long de l'année avec un développement prépondérant de *Stephanodiscus hantzschii*. Viennent ensuite les chlorophycées, puis les cyanophycées et les euglénophycées. Les macrophytes sont peu représentées, à l'exception d'une chlorophycée filamenteuse (*Cladophora*) et des formations d'hélophytes et d'hydrophytes qui sont très rares. Les macroinvertébrés restent relativement diversifiés avec 78 taxons signalés récemment. Cette communauté a connu des modifications plus ou moins importantes avec développement et disparition d'espèces diverses aussi bien autochtones qu'introduites. Il en est de même pour les poissons qui étaient représentés par 39 espèces indigènes. Parmi celles-ci, 7 espèces de poisson anadromes (esturgeon, grande alose, corégone oxyrhynque, saumon atlantique, lamproie marine et lamproie fluviatile) ont disparu suite à la surexploitation, la pollution et la construction de barrages. A cela, il faut ajouter 7 nouvelles espèces étrangères introduites et acclimatées.

Le tableau 7.1 est un inventaire qualitatif des poissons en Meuse basé sur deux campagnes de pêche en 1984 et comportant 21 espèces (Delvingt, 1988). On trouvait surtout, dans la Meuse, une faune mixte à dominance cyprinicole : des cyprins d'eau vive (barbeau, chevaine, hotu), des cyprins d'accompagnement très abondants dans les eaux calmes (gardon, brème commune, rotengle, brème bordelière), ainsi que des voraces d'accompagnement (brochet, perche) et dans une moindre mesure, des cyprins d'eau calme (carpe, tanche) et des truites dans les rapides.

Philippart et Vranken (1983), Philippart et al. (1988), ont donné un tableau (tableau 7.2.) où ils ont réparti les poissons de Wallonie.

## 7.2. Les aménagements et les barrages de la Meuse.

### 7.2.1. Conséquences des aménagements en Meuse

La Meuse est une voie d'eau qui joue un rôle capital pour l'économie des régions traversées. L'utilisation de la Meuse comme voie navigable a nécessité des modifications de son profil en long, de son profil en travers et de son tracé. Les conséquences sur l'écosystème sont multiples : suppression des habitats lotiques, augmentation de la sédimentation, disparition des végétaux aquatiques et semi aquatiques liée à l'approfondissement et à l'élargissement du chenal navigable.

On observe une transformation des peuplements, particulièrement évident au niveau des populations de poissons. Les espèces qui disparaissent les premières sont les espèces migratrices. Ceci parce que la canalisation et la construction de barrages constituent des obstacles à leur migration (par exemple, le saumon en Meuse). Mais les poissons non migrateurs sont également menacés. Les espèces liées aux habitats lotiques (vandoise, spirin, barbeau, hotu) sont éliminées au profit d'espèces d'eau calme, pollueurésistantes et capables de consommer du plancton (gardon, ablette, chevaine, brème). Même le brochet, espèce phytophile, peut être menacé du fait d'aménagements bloquant l'accès à ses frayères (herbiers, zones rivulaires) (Verniers, 1988).

### 7.2.2. Les barrages de la Meuse

Lorsqu'un obstacle infranchissable, tel un barrage, se présente sur le trajet habituellement suivi par le migrateur, le cycle vital est interrompu et l'espèce disparaît de la zone dans laquelle elle ne peut plus se déplacer librement. Dans le cas d'espèces potamotoques comme le saumon, l'extinction se fait sur une durée de quatre ou cinq ans, temps nécessaire pour que remontent les adultes issus des derniers alevins nés sur les

**Tableau 7.2 :** Répartition des poissons de wallonie  
(d'après Philippart et Vranken, 1983).

**Poissons migrateurs anadromes disparus de la Meuse  
belge :**

(D'après Philippart et Vranken , 1983)

esturgeon  
grande alose et alose finte  
corégone oxyrhynque  
saumon atlantique  
lamproie marine  
lamproie fluviatile

**Espèces très rares en Meuse :**

loche d'étang  
ide mélanote  
lotte  
flet  
petite lamproie

**Espèces rares ou très localisées mais abondantes dans  
les affluents :**

truite de rivière  
ombre commune  
chabot  
ablette de rivière  
vairon  
loche franche

**Espèces en forte régression :**

barbeau  
hotu  
vandoise  
rotengle  
carpe  
tanche  
bouvière  
carassin  
brochet

**Espèces peu menacées :**

chevesne, gardon, ablette commune, brème commune et  
bordelière, goujon, perche, grémille et epinoche



frayères. La figure 7.4 situe les barrages sur le bassin de la Meuse en Belgique, en France et aux Pays-Bas.

Le cloisonnement d'un cours d'eau en biefs par des barrages infranchissables peut se révéler également néfaste à l'équilibre des populations d'espèces holobiotiques ou d'espèces considérées généralement comme sédentaires mais qui sont amenées à effectuer, surtout en période de reproduction, des déplacements assez importants : la truite se rend, au moment du frai, vers les zones amont de la rivière ou de ses affluents pour trouver des eaux froides et bien oxygénées. Le barbeau, le hotu et la vandoise se rassemblent en bancs et se dirigent vers l'amont à la recherche de fonds de graviers.

C'est pour tenter de donner aux migrateurs un moyen de franchir ces obstacles que l'on a été amené à concevoir des systèmes spéciaux auxquels on donne généralement le nom de "passe" ou d' "échelle" à poissons.

La construction d'une passe ne résout pas tous les problèmes de la survie de l'espèce migratrice en question. L'implantation d'un barrage peut, en effet, en rehaussant le niveau des eaux en amont, diminuer considérablement la superficie des frayères et altérer leur qualité, ce qui rend inutile la construction d'une passe. Dans certains cas, en créant une retenue, on modifie les conditions thermiques et chimiques des eaux. Le barrage peut alors constituer, en plus d'un obstacle physique, une barrière physiologique pour le migrateur. D'autre part, outre le passage dans le sens aval-amont, il est nécessaire d'assurer la descente des jeunes (espèces potamotoques) ou des adultes (espèces thalassotoques) ce qui ne se fait pas sans dommage lorsque les poissons passent par les turbines de certaines usines hydroélectriques (Larinier, 1977).

Les premiers barrages construits par l'homme, s'ils étaient nombreux (environ 54444 usines hydrauliques en France vers 1840) ne constituaient pas de véritables obstacles pour les migrateurs car la technique d'alors ne permettait que des hauteurs réduites. Au XIX<sup>ème</sup> siècle, la situation s'aggrava lorsque le progrès des techniques de construction et ceux de l'industrie hydro-électrique aboutirent à l'édification d'ouvrages beaucoup plus hauts et pour la plupart infranchissables.

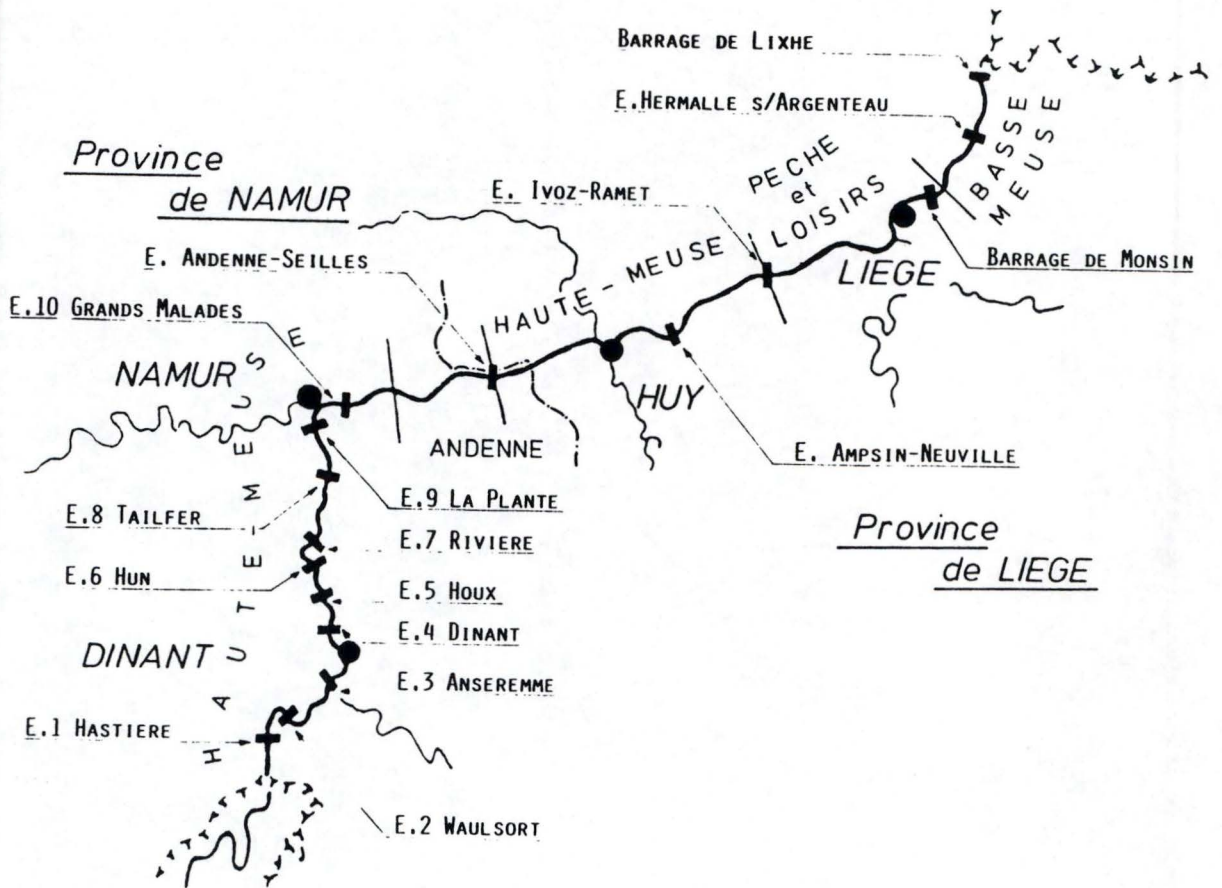
En aval de Namur, avant l'aménagement moderne de la Meuse à 9000 tonnes, les 15 anciens barrages ne constituaient que peu d'obstacles pour les poissons migrateurs vu leur faible dénivellation et le système des aiguilles dont on en enlevait un certain nombre en fonction du débit. L'aménagement actuel réduit

Barrages	Dénivellation (m)	Echelles à poissons		Efficacité
		Situation	Type	
Lixhe	5,5	rive droite	gradin	situation : bonne structure : bonne (excepté saumon)
Argenteau	1,0	sur île	gradin	situation : bonne structure : bonne
Monsin	5,5	1 rive droite 2 centrales (piles pont)	Denil	situation : bonne structure : rive droite fonctionnelle centrales non fonctionnelles
Ivoz-Ramet	4,45	1 rive gauche 1 rive droite	Denil	situation : mauvaise structure : non fonctionnelle
Ampsin-Neuville	4,7	1 rive gauche 1 rive droite	Denil	situation : bonne structure : non fonctionnelle
Andenne	5,25	rive gauche	gradin	situation : mauvaise structure : mauvaise
Grands-Malades	4,2	rive gauche	gradin	situation : mauvaise structure : mauvaise
Amont Namur	1,7 - 2,9	rive droite ou dans l'île (2)	gradin	situation : bonne structure : bonne (excepté saumon)

**Tableau 7.3** : Situation et efficacité des échelles à poissons en Meuse (modifié d'après Micha, 1985).

le nombre de barrages et nécessite une profondeur d'eau de 5 m dans la passe navigable. Il en résulte que les dénivellations entre les nouveaux plans d'eau deviennent beaucoup plus importantes : de 4,2 m au barrage des Grands Malades à 5,5 m au barrage de Lixhe (voir tableau 7.3).

Figure 8.1 : Répartition géographique des fédérations de pêcheurs en Meuse (d'après Delvingt in Micha et Pilette, 1988).





# Chapitre 8 : Matériel et méthode

## 8.1. Conditions expérimentales

### 8.1.1. L'échelle à poissons de Tailfer

#### 8.1.1.1. Description de l'échelle

Notre étude est réalisée au niveau du barrage de Tailfer (barrage numéro 8 sur la figure 8.1) situé en amont de Namur.

Le dispositif de franchissement prévu à cet endroit pour les poissons est une échelle à bassins successifs à écoulement par échancrures latérales. La planche 1 montre l'échelle de Tailfer.

Le principe de ces passes consiste à fractionner la dénivellation à franchir en chutes partielles à l'aide de bassins. Les principaux paramètres de ce type de passe sont les dimensions des bassins, les caractéristiques de la crête déversante, celles de l'orifice ou de la fente, le débit, ainsi que la différence de niveau d'un bassin à l'autre, qui, rapportée à la longueur d'un bassin, donne la pente de l'ouvrage.

Les bassins jouent un double rôle. Ils sont des zones de repos éventuelles pour les poissons et ils assurent également une dissipation convenable de l'énergie de l'eau transitant dans la passe (Larinier, 1977).

L'ascension de ce type d'échelle ne demandant pas un effort trop important, de nombreuses espèces passeront l'échelle.

Le barrage de Tailfer occasionne une dénivellation de deux mètres. La passe est donc constituée de 14 bassins successifs ayant chacun un dénivelé de 0,13 à 0,15 m. Les salmonidés peuvent franchir de fortes dénivellations, tandis que les cyprins

Planche 1 : 1. Vue en aval du barrage de Tailfer.

2. Vue de l'échelle à poissons du barrage de Tailfer.

3. Le bassin supérieur de l'échelle constituant le piège.

4. La pyramide tronquée à base rectangulaire du piège.



1



3



2



4

(surtout les gardons) ne franchissent pas de dénivellations supérieures à 0,3 m.

Les bassins de Tailfer ont une dimension de 1,95 m \* 1,50 m \* 0,75 m. Les murs de séparation ont, quant à eux, une épaisseur de 0,25 m et une hauteur de 0,75 m. Les échancrures reliant les bassins ont une largeur de 0,35 m. Leur hauteur, de 0,75 m au maximum, est réglée par des planches.

Dans les différents bassins, il doit y avoir un débit d'attraction ou différents courants attractifs pour le poisson. L'eau, en s'écoulant dans un bassin, est soumise à des contraintes formant différents courants. Le jet d'eau passant par l'échancrure est un jet de surface. On a donc un courant laminaire important passant au dessus des turbulences provoquées par le passage de l'eau sur les parois.

Cette année, le chômage technique a débuté le 21 septembre. Il a lieu tous les trois ans pendant un mois et consiste en l'ouverture de tous les barrages. A ce moment, le débit de la Meuse moyenne supérieure dépasse 600 m<sup>3</sup>/sec et son niveau est abaissé d'environ 2 m. L'échelle, non immergée, ne fonctionne donc pas pendant le chômage technique. Son efficacité est optimale lorsque le débit est supérieur à 200 m<sup>3</sup>/sec. Au delà, le barrage commence à se lever, diminuant l'efficacité de l'échelle.

Examinons la sortie d'eau à la passe de Tailfer. La sortie d'eau de la passe est disposée obliquement par rapport au courant. Pour améliorer d'avantage l'attractivité de l'échelle, on a installé un déflecteur à la sortie. L'eau sort de l'échelle à environ 4 mètres par rapport au fond de la Meuse. Les ablettes, les gardons et les chevesnes nageant en surface, ils perçoivent certainement mieux l'échelle que les poissons nageant profondément comme les hotus et les barbeaux.

L'échelle de Tailfer est bien fonctionnelle. En effet, depuis plusieurs années, des suivis y sont effectués. Ces études ont permis de répertorier les nombreuses espèces l'empruntant.

Depuis 1989, un piège a été installé en amont de l'échelle de Tailfer en vue d'étudier plus précisément les déplacements des poissons indigènes de la Meuse. Le piégeage a débuté en mai 1989, alors qu'une première vague de migration de gardons et de vandoises avait eu lieu fin mars. En 1990, des travaux (approfondissement des goulottes, suppression du premier bassin et mise en place d'un déflecteur) ont été entrepris en pleine période de migration des poissons (fin mars et seconde quinzaine de mai). L'année 1991 fut une année intéressante car,

**Tableau 8.1 : Inventaire des captures réalisées dans le piège installé en amont de l'échelle de Tailfer en 1989, 1990 et 1991.**

(a) : excepté du 16 septembre au 3 octobre pour cause de chômage technique de la Meuse

(b) : excepté du 25 au 30 mars et du 14 au 30 mai pour cause de travaux

(c) : excepté du 21 au 30 mars pour cause de crues

< : valeur inférieure à 1 %.

(d'après **Projet saumon 2000, 1991**).

Année Période	1989 3/5 au 23 /12 (a)		1990 15/3 au 20/7 (b)		1991 25/2 au 20/12 (c)	
	Nombre	%	Nombre	%	Nombre	%
Brème bordelière	321	1,3	27	<	114	<
Brème commune	793	3,4	23	<	203	1
Gardon	20.618	87,5	20.956	89,1	17.755	88,4
Rotengle	7	<	1	<	3	<
Tanche	1	<	2	<	2	<
Carassin	1	<	1	<	1	<
Perche	342	1,4	49	<	79	<
Grémille	11	<	0	<	0	<
Sandre	1	<	1	<	3	<
Perche-soleil	0	<	0	<	1	<
<b>Sous-total espèces limnophiles</b>	<b>22.095</b>	<b>93,8</b>	<b>21.060</b>	<b>90,2</b>	<b>18.160</b>	<b>90,4</b>
Barbeau	147	<	2	<	22	<
Hotu	141	<	567	2,4	774	3,8
Chevesne	349	1,4	84	<	389	1,9
Vandoise	555	2,4	465	2,0	409	2,0
Goujon	27	<	16	<	12	<
Ide	2	<	2	<	3	<
Spirlin	1	<	2	<	0	<
Truite fario	35	<	24	<	45	<
Ombre	0	<	0	<	3	<
Truite arc-en-ciel	17	<	3	<	0	<
Saumon de fontaine	2	<	1	<	1	<
<b>Sous-total espèces rhéophiles</b>	<b>1.275</b>	<b>5,4</b>	<b>1.166</b>	<b>5</b>	<b>1.658</b>	<b>8,2</b>
Anguille	173	<	1106	4,7	266	1,3
Truite de mer	4	<	11	<	7	<
<b>Total général</b>	<b>23.547</b>		<b>22.134</b>		<b>20.091</b>	

contrairement aux années antérieures, le piégeage ne fut pas perturbé. En 1991, le piégeage a débuté le 25 février et a été interrompu le 20 décembre à cause des crues de la Meuse. Le tableau 8.1 présente l'inventaire global des captures.

Par rapport à 1989 et 1990, deux nouvelles espèces ont été recensées. Il s'agit de l'ombre commun (*Thymallus thymallus*) et de la perche soleil (*Lepomis gibbosus*). La gremille (*Gymnocephalus cernua*), déjà absente en 1991, et la truite arc-en-ciel (*O. mykiss*) n'ont pas été recensées en 1991. Le rotengle, la tanche, la carassin, le sandre, le goujon, l'ide mélanote et le saumon de fontaine restent des captures occasionnelles. En 1991, le gardon reste de loin l'espèce la plus fréquente dans les captures (17755 individus, soit 88,4% des poissons capturés). On observe cependant une diminution de 19% de ces captures par rapport à celles réalisées en 1990. On trouve ensuite le hotu (3,8% des captures), la vandoise (2%) et le chevesne, qui sont 3 espèces rhéophiles. L'anguille et la brème commune représentent encore plus de 1% des captures.

Cette année sera également une année perturbée pendant les migrations automnales. Ceci à cause du chômage technique débutant le 21 septembre, en période de migration, et se terminant le 5 octobre.

#### 8.1.1.2. Méthode de capture et de mesure

La méthode de capture utilisée est le piégeage. Lors du relevé du piège, on trouve le totalité des poissons qui ont emprunté l'échelle quand le piège fonctionne. La méthode ponctuelle utilisée auparavant ne donnait qu'une idée ponctuelle de ce qui se trouve dans l'échelle. Le piégeage donne une bonne estimation des poissons empruntant l'échelle.

C'est le bassin supérieur de l'échelle qui constitue le piège. Le poisson remonte l'échelle et arrive au bassin inférieur. Une pyramide tronquée à base rectangulaire, placée horizontalement lui permet d'aller dans le bassin supérieur. Une grille placée en amont du piège empêche les poissons de quitter l'échelle. Le piège a une capacité maximale de capture, parfois atteinte lors des fortes remontées.

La première opération à réaliser lors du relevé du piège est d'empêcher l'arrivée d'eau en amont. On utilisera de larges planches coulissant dans les rainures prévues à cet effet. L'eau étant bloquée en amont, le niveau d'eau diminuera progressivement dans le piège et les différents bassins. Après

**Tableau 8.2 :** Dates, heures, nombre de poissons et types de prélèvements réalisés pour nos expériences dans l'échelle de Tailfer.

DATE	HEURE	NOMBRE		TYPE DE PRELEVEMENT
		♂	♀	
8/04/92	8 h	5	8	sang et gonades
14/04/92	8 h	5	8	sang et gonades
14/04/92	17 h	5	8	sang
17/04/92	17 h	5	8	sang
21/04/92	8 h	5	8	sang et gonades
21/04/92	17 h	5	8	sang
30/04/92	8 h	5	8	sang et gonades
30/04/92	17 h	5	8	sang
07/05/92	8 h	5	8	sang
18/05/92	8 h	5	8	sang et gonades
21/05/92	8 h	5	8	sang
25/06/92	8 h	0	8	sang et gonades
06/08/92	8 h	5	8	sang et gonades
11/08/92	8 h	5	8	sang et gonades
17/08/92	8 h	5	8	sang et gonades
25/08/92	8 h	5	8	sang et gonades
02/09/92	8 h	5	6	sang et gonades
09/09/92	8 h	2	6	sang et gonades
14/09/92	8 h	5	8	sang et gonades

quelques minutes, l'échelle n'est plus remplie que par quelques centimètres d'eau.

On prend soin de noter l'heure précise de l'ouverture et de la fermeture du piège. La température de l'eau a été prise en amont du piège, lors de chaque relevé, à l'aide d'un thermomètre à mercure avec une précision de 1°C. Ensuite, à l'aide d'épuisettes, on recense les poissons.

Les poissons comptés, mesurés et pesés sont relâchés en amont de la passe. Le relevé de l'échelle terminé, on retire les planches à l'amont de la passe. L'eau pourra à nouveau circuler dans l'échelle

Les relevés sont effectués tout au long de l'année, excepté pendant les mois d'hiver quand la température de l'eau est basse (2 à 8°C). Cette année, ils ont également été stoppés durant le chômage technique.

En période de fortes remontées, c'est-à-dire surtout au printemps, et parfois en automne, le piège est relevé 2 à 3 fois par jour. Au printemps, un premier relevé a lieu vers 8 heures et un second à 17 heures. Ceci permet de cerner la différence entre les remontées nocturnes et diurnes des espèces capturées.

Les gardons capturés pour notre étude seront placés dans un bassin rempli d'eau. On veillera à obtenir 8 femelles et 5 mâles. Le sexage s'obtient grâce à une légère pression des doigts sur la région anale de l'avant vers l'arrière. L'émission de laitance au niveau de l'orifice génital indique que le poisson est un mâle. L'émission d'oeufs indique qu'il s'agit d'une femelle de maturité avancée.

Dans le cas où aucun produit sexuel n'est libéré, on introduira un cathéter dans l'orifice génital. Après aspiration, des ovules ou de la laitance dans le tuyau nous permettront de déterminer le sexe du poisson.

Les gardons anesthésiés sont mesurés sur une planche millimétrée et pesés. Puis, on réalisera les opérations nécessaires aux mesures des paramètres morphologiques et les prélèvements sanguins en vue de l'examen endocrinologique.

Le tableau 8.2 reprend les dates auxquelles ont été effectués les différents relevés, les heures ainsi que le nombre de poissons qui ont été prélevés pour l'expérimentation. Même si plusieurs prélèvements ont lieu pendant la même semaine, on n'effectuera un seul prélèvement des gonades. Pendant les autres relevés, seules les prises de sang seront réalisées.



## 8.1.2. La noue de Tailfer

### 8.1.2.1. Description de la noue

De sa source à la frontière belgo-française, la Meuse serpente et décrit de nombreux méandres. Par endroits, les méandres abandonnés à la suite d'un recouplement récent, plus ou moins isolés du fleuve, du moins en période de basses eaux, forment une série d'étangs allongés auxquels on a donné le nom de "noue" (Deryck, 1991).

Les bras annexes vont jouer un véritable rôle de frayère pour de nombreuses espèces de poissons aussi bien à tendance lentique que rhéophile. Les espèces lenticques peuvent vivre dans ces zones en dehors des périodes de reproduction, tandis que les espèces rhéophiles doivent y migrer parce que leur habitat de reproduction est très distinct de leur habitat de repos et d'alimentation. Ces milieux vont constituer un site préférentiel de frai et un habitat pour les juvéniles (Verniers, 1990).

Sur le parcours de la Meuse moyenne supérieure, entre la frontière française et Namur, subsistent quatre noues, dont la noue de Tailfer. La noue de Tailfer est située en rive gauche de la commune de Profondeville, à la fois sur le bief de Rivière et de Tailfer (à hauteur du barrage-écluse de Tailfer) entre le km 38 et 39. Une étude détaillée de la noue de Tailfer a été réalisée par Deryck (1990). Son rôle en tant que frayère pour les poissons est étudié actuellement par Bouvrat Nancy, dans le cadre de son mémoire.

### 8.1.2.2. Méthode de capture

L'étude de l'ichtyofaune dans la noue est basée sur un principe déjà expérimenté auparavant. Il s'agit de l'installation de nasses pour capturer les poissons migrant vers les noues.

On a placé les nasses dans les tuyaux de communication avec la Meuse, dans le sens Meuse-noue. Le poisson s'engage dans le tuyau de communication, il se retrouve face à un cône qu'il doit franchir pour pénétrer dans la noue. Il est alors piégé dans la nasse et ne peut en sortir.

Lors de chaque relevé, la température de l'eau sera mesurée à l'aide d'un thermomètre à mercure avec une précision de 0,5°C. Lors du relevé de la nasse, qui aura lieu tous les deux jours en

**Tableau 8.3 :** Dates, heures et types de prélèvements effectués dans la nasse de Tailfer.

DATE	HEURE	NOMBRE ♂	NOMBRE ♀	TYPE DE PRELEVEMENT
21/01/92	8 h	5	8	sang et gonades
31/01/92	8 h	5	8	sang et gonades
07/02/92	8 h	5	8	sang et gonades
14/02/92	8 h	5	8	sang et gonades
02/03/92	8 h	5	8	sang et gonades
10/03/92	8 h	5	8	sang et gonades
16/03/92	8 h	5	8	sang et gonades
23/03/92	8 h	5	8	sang et gonades
06/04/92	8 h	5	8	sang et gonades
13/04/92	8 h	5	8	sang et gonades
24/04/92	8 h	5	8	sang et gonades
06/05/92	8 h	5	8	sang et gonades
13/05/92	8 h	5	8	sang et gonades

**Tableau 8.4 :** Dates, heures et types de prélèvements effectués dans la Meuse (à Dave et à Rivière).

DATE	NOMBRE ♂	NOMBRE ♀	TYPE DE PRELEVEMENT
22/04/92	5	8	sang et gonades
05/05/92	5	8	sang et gonades
11/05/92	5	8	sang et gonades
27/05/92	5	8	sang et gonades
17/06/92	0	7	sang et gonades

périodes de reproduction, une porte à l'arrière de cette dernière permet de libérer les poissons. Le tableau 8.3 reprend les dates des différents relevés où des individus ont été prélevés pour l'expérience. Ceux-ci seront alors stockés dans un bac et transférés au laboratoire.

### 8.1.3. Les prélèvements en Meuse.

Quelques prélèvements ont été réalisés en Meuse dans le bief de Rivière et autour de l'île de Dave. Ces prélèvements sont réalisés afin d'avoir des poissons de référence, de pouvoir les comparer avec ceux venant de la noue et de l'échelle. Malheureusement, la période durant laquelle nous avons des prélèvements dans les trois milieux est très courte.

#### 8.1.3.1. Méthode de capture

Les gardons seront capturés par pêche électrique. Le principe de cette méthode de capture est basé sur la propriété du courant électrique de pouvoir pénétrer dans l'organisme à travers la peau et d'exciter les cellules nerveuses sensibles ou motrices. A l'aide, d'une anode (disque grillagé de 40 cm de diamètre muni d'un manche) et d'une cathode (grille flottante), on crée un champ électrique à l'endroit voulu. Ces deux électrodes sont reliées par des câbles au groupe électrogène de marque Deka de 3 kilowatts de puissance. Celui-ci génère un courant alternatif redressé et lissé de 300 volts et d'une intensité de 2 à 4 ampères.

Sur le bateau, 4 personnes sont nécessaires. La première manipulant l'anode, la seconde récoltant les poissons dans l'épuisette et les deux dernières dirigeant le bateau. Les dates et lieux de captures sont reprises dans le tableau 8.4.

Une autre méthode, celle du filet maillant, sera également utilisée en Meuse. La pêche au filet maillant est également réalisée à bord du canot pneumatique. Cette pêche se pratique dans des courants relativement calmes. Les filets maillants monofilaments mesurent 1.50m de haut et 50 m de long, ils se composent d'une trame de nylon vert (diamètre 0,2 mm) de mailles de 30 mm entre noeuds. Ces filets sont disposés dans le sens du courant et lestés pour pêcher sur le fond. Après 15 à 20 minutes, les filets sont relevés. Chaque poisson restant accroché dans les mailles est soigneusement détaché et placé dans une cuve remplie d'eau qui sera transportée dans la camionnette où il recevra une oxygénation continue.

## 8.2. Mesure des paramètres physico-chimiques

### 8.2.1. Température et débit

Les données de température et de débit nous ont été communiquées par la CIBE, qui a une station à Tailfer, pour la période de janvier à septembre 1992. En outre, lors de chaque prélèvements, la température a été relevée à l'aide d'un thermomètre à mercure avec une précision de 0,5°C.

### 8.2.2. Photopériode et intensité lumineuse :

Les valeurs journalières de la photopériode et de l'intensité lumineuse nous ont été fournies par l'Institut Royal et Météorologique de Belgique (I.R.M.). L'intensité lumineuse est mesurée à la station de Saint-Hubert.

## 8.3. Mesure des paramètres morphologiques

Les gardons anesthésiés avec de l'éther monophénylique d'éthylène glycol (0,25 ml/l d'eau) sont pesés à l'aide d'une balance d'une précision de 0,1 g et mesurés au millimètre près avec une règle à butée.

Les prélèvements sanguins réalisés, les poissons seront décapités, les gonades prélevées et pesées sur une balance SARTORIUS B 1205 avec une précision de 0,1 mg. Une gonade sera placée dans une solution de Bouin (fixateur histologique de composition suivante : solution aqueuse en acide picrique, 75%, formol de commerce, 20%, et acide acétique glacial, 5%), l'autre sera congelée et analysée par J. Rincharde dans le cadre de son doctorat actuellement en cours.

### 8.3.1. Le facteur de condition

Le facteur de condition K permet d'estimer la réaction des poissons dans leur milieu naturel en fonction de la saison et de leur état de maturité.

$$K = (P \times 100) / L^3$$

Où P est le poids total du poisson intact (en g) et L sa longueur totale (en cm).

K est dépendant du poids des gonades.

On définira K<sub>1</sub> en relation avec le développement de la masse gonadale.

$$K_1 = ((P - G) \times 100) / L^3$$

Où P et L sont les poids et longueur totale du poisson et où G représente le poids des gonades (en g).

K - K<sub>1</sub> donne une estimation du développement gonadal en fonction de la condition de l'animal. Cette valeur est une aire comprise entre les profils de K et K<sub>1</sub>.

### 8.3.2. L'indice gonadosomatique (I.G.S.)

L'IGS est le rapport entre le poids des gonades (G en g) et le poids total de poisson (P en g).

$$IGS (\%) = (G \times 100) / P.$$

## 8.4. L'examen endocrinologique

### 8.4.1. Les prélèvements sanguins

Les prélèvements sanguins seront effectués sur les poissons venant des trois milieux étudiés, à savoir, l'échelle de Tailfer, la noue de Tailfer et la Meuse. Ils s'effectuent généralement le matin et vers 17 h pour les poissons capturés lors du deuxième relevé dans l'échelle (tableau 8.2, 8.3, 8.4).

Les poissons seront d'abord anesthésiés. On effectuera ensuite des prises de sang au niveau du pédoncule caudal au moyen de seringues de 0,5 ml héparinées. La planche 2 montre un gardon anesthésié sur lequel on effectue une prise de sang. Le sang prélevé (de 0,5 ml à 2 ml selon les individus) est placé dans des eppendorfs héparinés. Par une centrifugation de 15 minutes à 10000 g, le plasma est séparé des éléments figurés. Il sera ensuite recueilli également dans des eppendorfs à l'aide d'une pipette pasteur et surgelé à -20°C jusqu'au moment du dosage.

### 8.4.2. Les dosages hormonaux

Les dosages hormonaux initialement prévus dans le cadre de ce travail étaient les trois stéroïdes sexuels principaux (testostérone,  $17\beta$ -oestradiol,  $17\alpha$ -hydroxy- $20\beta$ -dihydropogestérone) et les deux hormones thyroïdiennes (T<sub>4</sub> et T<sub>3</sub>). Malheureusement, la  $17\beta$ -oestradiol n'a pu être dosée suite à des retards et la faillite de la firme fournissant le kit pour le dosage de cette hormone.

Le taux de testostérone a été dosé par R.I.A. (Radio Immuno Assay) après extraction du plasma avec une solution de cyclohexane/éthylacétate, ceci en utilisant des kits commerciaux (testostérone : Mallinckrodt). Ces dosages ont été effectués au laboratoire d'Endocrinologie comparée de la Katholiek Universiteit van Leuven (Prof. E.R. KÜHN).

Le taux de  $17\alpha$ -hydroxy- $20\beta$ -dihydroprogestérone a été dosé par R.I.A., après extraction du plasma avec une solution de cyclohexane/éthylacétate. Ce dosage a été effectué par nos soins au laboratoire de Physiologie des Poissons de l'I.N.R.A. (Institut National de la Recherche Agronomique) à Rennes (France) grâce à l'aide du Dr A. Fostier et de B. Mourot.

**Planche 2 :** 1. Un gardon (*Rutilus rutilus*)  
2. Prise de sang chez un gardon (*Rutilus rutilus*)  
préalablement anesthésié.



1



2



Les taux de thyroxine (T<sub>4</sub>) et de triiodothyronine (T<sub>3</sub>) ont également été dosés par R.I.A., en utilisant des kits commerciaux (kit de dosage T<sub>4</sub> (PEG) méthode proposée par les laboratoires ABBOTT pour la mesure quantitative de la thyroxine plasmatique totale en circulation, et le kit T<sub>3</sub> RIA (PEG) des laboratoires ABBOTT destiné à la détermination quantitative de la triiodothyronine totale dans le plasma.

Ces dosages ont été effectués au laboratoire d'Endocrinologie comparée de la K.U.L..

#### 8.4.2.1. L'extraction

Les stéroïdes et les hormones thyroïdiennes ont été dosés après extraction dans un solvant organique. Les solvants sont de polarité adaptée à celle des stéroïdes à extraire, ce qui permet de les concentrer. En effet, après l'ajout du solvant, une rupture des liaisons hormone-protéine par dénaturation des protéines se produit.

Pour chaque hormone, l'extraction se déroule comme suit :

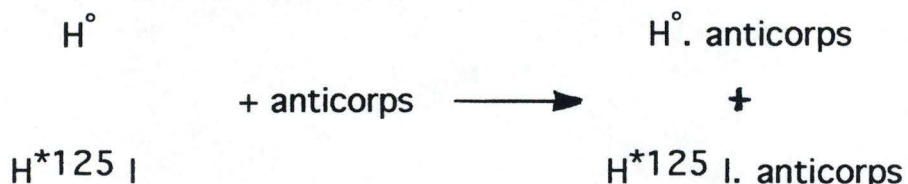
- Prélever 20, 50, 70 ou 75  $\mu$ l de plasma (selon la quantité disponible) dans des tubes en verre.
- Ajouter respectivement 320, 800 ou 1200  $\mu$ l d'une solution de cyclohexane /éthylacétate (V/V).
- Passer une minute au vortex.
- Laisser décanter pendant 5 minutes.
- Prélever toute la phase aqueuse au moyen d'une pipette pasteur et placer dans un tube en verre.
- Evaporer la phase aqueuse à l'aide d'air sous pression.
- Boucher les tubes avec du parafilm et les conserver à -20°C jusqu'au moment du dosage.

#### 8.4.2.2. Le dosage

##### A. Principe du dosage par R.I.A.

La méthode R.I.A. permettra le dosage des hormones étudiées. Cette méthode est basée sur la compétition entre une quantité

déterminée d'hormone marquée ( $H^*$ ) radioactivement ( $^{125}I$ ,  $^3H$ ) et une quantité variable et inconnue d'hormone non marquée ( $H^\circ$ ), qui se trouve dans l'échantillon à analyser, vis-à-vis d'un anticorps qui leur est spécifique. la réaction est la suivante :



Où  $H^\circ$  et  $H^*125I$  font donc office d'antigène.

La quantité d'anticorps (Ac) et d'hormones marquées ( $H^*$ ) restant constante, toute augmentation d'hormone non marquée ( $H^\circ$ ) entraîne une réduction de l'hormone marquée qui se fixe aux anticorps.

Les caractéristiques spécifiques du test : exactitude, précision, spécificité et sensibilité, ont été respectées.

Pour réaliser un dosage, une courbe standard est d'abord établie, elle montre la décroissance du pourcentage d'hormone marquée qui se fixe aux anticorps en présence d'une quantité progressivement croissante d'hormone non marquée. Le pourcentage d'hormone marquée qui se fixe aux anticorps est alors déterminé dans des conditions identiques mais en utilisant à la place des quantités connues d'hormone non marquée, les milieux biologiques dont on désire connaître le taux en cette hormone. Cette valeur est alors portée sur la courbe de référence et la quantité d'hormone présente dans l'échantillon utilisé peut être déduite.

Les R.I.A. offrent plusieurs avantages. Non seulement ils sont particulièrement simples et rapides mais aussi extrêmement sensibles et hautement spécifiques. Cette sensibilité extrême exige malgré tout que le dosage soit réalisé avec soin.

#### B. Remise en solution des stéroïdes extraits

Avant le dosage, les stéroïdes sont remis en solution dans du tampon phosphate 0,01 M à pH 7,5 à savoir 13  $\mu$ l pour les femelles et pour les mâles.

Le tampon phosphate est préparé à partir de  $NaH_2PO_4 \cdot H_2O$  (0,3450 g/250 ml) et de  $Na HPO_4 \cdot 2H_2O$  (1,7799 g/l). L'acide est

ajouté au sel jusqu'à ce que le pH soit atteint. Ensuite, les produits suivants y sont additionnés :

- 7,31 g/l NaCl (0,126 mole/l).
- 0,975 g/l NaN<sub>3</sub> (0,015 mole/l).
- 1 g/l B.S.A. (Bovine Serum Albumine).

### C. Dosage de la testostérone

Le dosage radioimmunologique de la testostérone a été réalisé à la fois chez les gardons mâles et femelles. Le kit est fourni par la firme MALLINCKRODT DIAGNOSTICA (FRANCE). Il se compose :

- De 2 flacons de 10 ml de testostérone marquée à l'iode 125 (activité < 4  $\mu$ Ci).
- De 2 flacons de 10 ml d'antisérum de lapin anti-testostérone.
- De 8 flacons de 0,5 ml, correspondant aux 8 standards de concentrations suivantes : 0; 0,2; 0,5; 1; 2,5; 5; 10 et 20 ng/ml en sérum humain.
- D'un flacon de 50 ml d'une solution d'antisérum de chèvre antigammaglobuline de lapin et de polyéthylène glycol (PEG).

Le dosage se réalise comme suit :

- Prélever 13  $\mu$ l de chaque échantillon dans des tubes en verre.
- Ajouter 25  $\mu$ l d'antisérum de lapin anti-testostérone.
- Laisser incuber 2 heures à température ambiante.
- Ajouter 25  $\mu$ l de testostérone <sup>125</sup>I.
- Laisser incuber toute la nuit à température ambiante.
- Ajouter 125  $\mu$ l de la solution d'antisérum de chèvre antigammaglobuline de lapin et de PEG dans tous les tubes et passer au vortex pour favoriser le mélange. Ce deuxième anticorps associé au PEG précipite la testostérone liée au premier anticorps (antisérum de lapin anti-testostérone).

- Centrifuger à 3000 g pendant 15 minutes.
- Aspirer le surnageant directement après la centrifugation.
- Compter l'activité résiduelle de chaque tube au compteur à scintillation gamma (GAMMA MASTER COUNTER 1277). Le temps de comptage est fixé à une minute.

La courbe standard est réalisée en remplaçant les 13 µl de standard de testostérone à des concentrations de 20; 10; 5; 1,25; 0,625; 0,312; 0 ng/ml. Les différentes dilutions sont faites en triple à partir du standard 20 ng/ml fourni dans le kit.

L'activité de chaque tube (en cpm), le rapport B/B<sub>0</sub> en % et la concentration de chaque tube (C<sub>t</sub>) sont données par l'ordinateur.

La concentration de testostérone en ng/ml se calcule comme suit :

$$\frac{C_t \times 0,013 \times 1000}{0,013 \times \text{quantité de plasma de départ (75,50 ou 25 } \mu\text{l)}} = \text{cc (ng/ml)}$$

#### D. Dosage de la 17α-hydroxy-20β-dihydroprogestérone

Le taux de 17α-hydroxy-20β-dihydroprogestérone (17α-20β-DHP) a été dosé chez les gardons femelles.

Pour ce dosage, nous avons besoin :

- De tampon R.I.A. (ou tampon phosphate-gelatine 1%). Le tampon phosphate 0,01 M est réalisé à partir de NaH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub> anhydre (1,2 g/l), Na<sub>2</sub>HPO<sub>4</sub> anhydre (1,42 g/l) et de NaCl 9% (9 g/l). Le pH est ajusté à 7,25 avec du NaOH 2N. La gelatine (1%) diluée dans une partie du tampon, chauffée à 60°C et bien mélangée est ensuite ajoutée.

- D'anticorps : l'immunosérum anti-17α-hydroxy-20β-DHP a été obtenu par immunisation d'un lapin par le dérivé 3-ométhylcarboxyméthyltoxine couplé à l'albumine sérique bovine.

- D'hormone marquée : la 17α-20β-DHP a été préparée par réduction de la 1.2.6.7-<sup>3</sup>H-17α-DHP (AMERSHAM CENTER, activité spécifique = 2.52 TBq/mM). Elle est utilisée à une concentration de 10000 à 15000 cpm/100 ml.

- De PEG 25% : mélanger 25 g de PEG à 75 ml de tampon phosphate.

**Tableau 8.5** Méthodologie suivie pour l'étalonnage du dosage de la 17 $\alpha$ -hydroxy-20  $\beta$ -dihydroprogestérone.

- Tampon R.I.A. avec gelatine.
  - Solution mère de 100  $\mu$ g/ml de 17 $\alpha$ -20 $\beta$ -DHP dans de l'éthanol. La solution mère (M) doit être équilibrée à la température de sa préparation.
  - Solution A : 1 ml de M dans 100 ml de tampon (1mg/ml) en fiole jaugée.
  - Solution B : 1 ml de A dans 10 ml de tampon (100 ng/ml).
  - Solution C : 1 ml de B dans 10 ml de tampon ( 10 ng/ml).
  - Solution D : 1 ml de C dans 10 ml de tampon (1ng/ml).
- Les solutions B, C, D doivent être préparées dans des grands tubes. Dans des tubes à hémolyse en verre préparez ensuite :

Dose (pg)	Vol. tampon (ml)	Vol. sol. B (ml)	Vol. sol. C (ml)	Vol. sol. D (ml)
3000	700	300	-	-
1800	820	180	-	-
1100	890	110	-	-
650	350	-	650	-
400	600	-	400	-
250	750	-	250	-
150	850	-	150	-
90	100	-	-	900
55	450	-	-	550
35	650	-	-	350
20	800	-	-	200
12	880	-	-	120
8	920	-	-	80
5	950	-	-	50

- De gammaglobulines de lapin (50 mg/100 ml de tampon R.I.A.).

- D'éthanol absolu non distillé.

- D'OCS (scintillateur xylène).

Le dosage a été effectué de la façon suivante :

- Ajouter 300  $\mu$ l de tampon R.I.A. aux échantillons évaporés.

- Passer au vortex.

- Reprendre 100  $\mu$ l d'échantillon et les répartir dans les tubes de dosage (tube en polyéthylène).

- Ajouter 100  $\mu$ l d'anticorps en solution dans les gammaglobulines de lapin.

- Passer au vortex.

- Préincuber 2 heures à 4°C.

- Ajouter 100  $\mu$ l d'hormone marquée.

- Passer au vortex.

- Incuber 3 heures à 4°C.

- Ajouter 2 ml de PEG 25%.

- Incuber la nuit à 4°C.

- Centrifuger à 3500 g pendant 30 minutes à 10°C.

- Eliminer le surnageant par retournement des tubes.

- Ajouter 2 ml de PEG 25%.

- Centrifuger à 3500 g pendant 20 minutes à 10°C.

- Eliminer le surnageant par retournement des tubes.

- Ajouter 100  $\mu$ l d'éthanol absolu non distillé.

- Passer au vortex.

- Ajouter 2,8 ml de  $\beta$ -fluor.

- Chauffer à 56°C et agiter vigoureusement.

- Passer au compteur à scintillation  $\beta$  (MINAXI TRICARB 4000 SERIES, UNITED TECHNOLOGIES PACKARD).

La courbe standard est réalisée de la même manière mais les 100  $\mu$ l d'échantillon sont remplacés par 100  $\mu$ l de stéroïdes purs à

des doses croissantes : 5, 8, 12, 20, 35, 55, 90, 150, 250, 400, 650, 1100, 1800 et 3000 pg et en triplicat. Nous avons également fait 6 blancs et 4 standards totaux, la méthodologie de cet étalonnage est reprise dans le tableau 8.5.

Le compteur nous donne l'activité de chaque tube en cpm ainsi que la concentration en  $17\alpha$ - $20\beta$ -DHP dans chaque tube ( $C_t$ ). La concentration en pg/ml est donnée par la formule :

$$\frac{C_t \times 300 \times 1000}{100 \times \text{quantité de plasma de départ (75,50 ou 25}\mu\text{l)}} = \text{cc (pg/ml)}$$

### E. Dosage de la T<sub>3</sub>

Bien que la concentration de la T<sub>3</sub> dans un sérum normal soit environ 70 fois plus faible que celle de la thyroxine (T<sub>4</sub>), elle est grossièrement 5 fois plus active biologiquement.

Le dosage radioimmunologique de la T<sub>3</sub> a été réalisé à la fois chez les gardons mâles et femelles. Le kit fourni par la firme ABBOTT Diagnostics Division se compose de :

- 1 flacon de 5,5 ml de triiodothyronine marqué à l'iode 125 dans du sérum albumine bovine à 0,1% (activité = 0,5  $\mu$ Ci/flacon).

- 1 flacon (16 ml) d'antisérum lapin de la triiodothyronine dans un tampon borate 0,1 M avec 0,08% d'ANS, de sérum albumine bovine et de gamma globuline bovine.

- 6 flacons étalons de 1 ml correspondant aux 9 standards de concentrations suivantes : 0; 0,063; 0,125; 0,250; 0,5; 1,0; 2,0; 4,0 et 8,0 ng T<sub>3</sub>/ml de sérum de veau avec 1% de gamma globuline bovine.

- 1 flacon (60 ml) de solution de polyéthylène glycol (PEG) 8000 à 25% dans un tampon borate 0,1 M.

Le dosage se réalise comme suit :

- Introduire à la pipette 20  $\mu$ l des échantillons inconnus dans des tubes en verre.

- Ajouter 50  $\mu$ l de solution de triiodothyronine <sup>125</sup>I dans tous les tubes. Mélanger.

- Ajouter 40  $\mu$ l d'antisérum (lapin) de la triiodothyronine.
- Laisser incuber à température ambiante (20° à 30°C) pendant une nuit.
- Introduire 250  $\mu$ l de solution de PEG (20%) dans les tubes et passer au vortex pendant 10 secondes pour favoriser le mélange.
- Centrifuger à 3000 t.p.m. pendant 15 minutes.
- Aspirer le surnageant directement après la centrifugation.
- Mesurer l'activité résiduelle de chaque tube au compteur à scintillation gamma (GAMMA MASTER COUNTER 1277). Le temps de comptage est fixé à une minute.

On réalisera la courbe standard en remplaçant les 20  $\mu$ l d'échantillon par 20  $\mu$ l de standard de triiodothyronine à des concentrations de 0; 0,063; 0,125; 0,250; 0,5; 1,0; 2,0; 4,0 et 8,0 ng T<sub>3</sub>/ml. Les standards seront faits en triple tandis que les échantillons seront faits en double.

Le compteur nous donne l'activité de chaque tube en Cpm ainsi que le rapport B/B<sub>0</sub> en % et la concentration de chaque tube (C<sub>t</sub>) en ng/ml.

#### F. Dosage de la T<sub>4</sub>

Le dosage radioimmunologique de la T<sub>3</sub> a été réalisé à la fois chez les gardons mâles et femelles provenant des 3 milieux étudiés. Le kit fourni par la firme ABBOTT Diagnostics Division se compose de :

- 1 flacon de 5 ml de solution de thyroxine 125I (radioactivité maximale : 0,46 $\mu$ Ci/ml.

- 1 flacon (20 ml) d'antisérum (lapin) de la thyroxine dans un tampon au barbital 0,05 M avec 0,75% de gammaglobuline bovine et 0,003 % d'ANS (acide anilino-8naphalène-1sulfonique).

- 1 flacon (5 ml) de tampon au barbital 0,05 M avec 0,75% de gamma globuline bovine et 0,03% d'ANS.

- 10 flacons (0,4 ml chacun) d'étalons de thyroxine correspondant aux 10 standards de concentrations suivantes : 0; 0,4; 0,8; 1,5; 3; 6,250; 12,5; 25; 50 et 100 ng/ml.

Le dosage se réalise comme suit :



- Introduire à la pipette 25  $\mu$ l d'étalons en triple dans les tubes numérotés.

- Introduire 25  $\mu$ l des échantillons inconnus dans les tubes qui leur sont destinés.

- Ajouter 100  $\mu$ l de solution de  $T_4^{125}I$  dans tous les tubes. Mélanger pendant 3 à 5 secondes.

- Ajouter à la pipette 400  $\mu$ l d'antisérum de la thyroxine dans tous les tubes (sauf dans les étalons 0 où on ajoute 400  $\mu$ l de tampon au barbital).

- Mélanger.

- Laisser incuber à température ambiante (20 à 30°C) pendant une heure (60 à 75 minutes).

- Introduire 2 ml de solution de PEG (20%) dans les tubes et passer au vortex pendant 10 secondes.

- Centrifuger à 3000 tpm pendant 10 minutes.

- Aspirer le surnageant directement après la centrifugation.

- Mesurer l'activité résiduelle de chaque tube au compteur à scintillation gamma. Le temps de comptage est fixé à une minute.

La courbe standard sera donc réalisée par les standards de thyroxine.

Le compteur nous donne l'activité de chaque tube en cpm, le rapport  $B/B_0$  en % et la concentration de chaque tube ( $C_t$ ) en ng/ml.

## 8.5. Examen histologique de l'ovogénèse

### 8.5.1. Préparation histologique

Les ovaires fixés 24 heures dans le bouin subissent un rinçage de deux jours dans une solution de méthanol 70%. Cette solution permet de débarrasser les tissus à coupes des cristaux d'acide picrique déposés lors de la fixation.

Après déshydratation et enrobage dans de la cytoparaffine à 58°C, les ovaires sont coupés à 6 µm à l'aide d'un microtome (SPENCER 820) et colorés avec un trichrome à froid : hémalum-phloxine-vert lumière.

La coloration se déroule comme suit :

- Déparaffiner : toluol 2 x 3 minutes. méthanol 2 x 3 minutes et méthanol 70% 3 minutes.
- Blanchir : eau courante 10 minutes.
- Hémalum 10 minutes.
- Rincer à l'eau courante.
- Différencier dans l'éthanol-Hcl 2 minutes.
- Eau courante pour bleuir 20 minutes.
- Phloxine 5 minutes.
- Rincer dans l'eau courante.
- Rincer dans 3 bains d'eau acétifiée à 1%.
- Différencier dans l'acide phosphotungstique 1 minute.
- Eau courante 5 minutes.
- Vert lumière 30 secondes.
- Rincer dans 3 bains d'eau acétifiée à 1%.
- Déshydrater dans 3 bains d'isopropanol.
- Passer dans 3 bains de Toluol.

- Monter la préparation au DPX après avoir nettoyé la lame du tissu avec un chiffon.

#### 8.4.2. Détermination des stades de maturité.

Pour déterminer les différents stades de maturité, nous avons repris les étapes définies par Rinchar d lors de son mémoire (1991).

Ces stades sont :

##### a) Le stade 1 ou protoplasmique

Les ovocytes sont de petite taille et possèdent un gros noyau central. De nombreux nucléoles sont accolés à la membrane nucléaire. Le cytoplasme est très basophile et les membranes ovocytaires ont un aspect indifférencié.

##### b) Le stade 2 ou le début de la prévitellogenèse

Accumulation de vitellus sous forme de vésicules de vitellus en périphérie du cytoplasme (anneau de 2 ou 3 rangées). Ces vésicules sont de nature glycoprotéique. Augmentation du volume cellulaire.

##### c) Le stade 3 ou la prévitellogenèse avancée

Le cytoplasme est rempli par les vésicules glycoprotéiques. Sa basophilie a diminué. Les membranes cellulaires et folliculaires sont bien différenciées. Il y a toujours augmentation de la taille des ovocytes.

##### d) Le stade 4 ou la vitellogenèse précoce

Apparition de petites inclusions, fortement colorables à la phloxine, dans la zone périphérique du cytoplasme. Ces inclusions sont de nature lipoprotéiques.

##### e) Le stade 5 ou la vitellogenèse

Les inclusions de vitellus exogènes sont rassemblés en globules et sont disposées dans la zone périnucléaire. L'accumulation centrifuge de ces globules repousse progressivement les vésicules glycoprotéiques sur la périphérie contre la membrane ovocyttaire. La taille des ovocytes a encore augmenté.

#### f) le stade 6 ou la fin de la vitellogenèse

Formation du micropyle par invagination des cellules folliculaires et début de la migration du noyau (ou vésicule germinative : V.G.) vers le pôle animal.

#### g) Le stade 7 ou la migration de la V.G.

La V.G. a quitté la partie centrale de l'ovocyte, le micropyle est bien visible.

#### h) Le stade 8 ou la V.G. périphérique

La V.G. est en périphérie de l'ovocyte accolée au micropyle.

Le stade suivant ou G.V.B.D. (Germinal Vesicle BreakDown) où le noyau est éclaté, est très fugace et n'a pu être observé.

#### j) Le stade 9 ou la phase de récupération

Ce stade s'observe en fin du cycle reproducteur. Il se caractérise par la présence de follicules postovulatoires, mais également par des ovocytes atrétiques préovulatoires.

#### k) Les ovocytes atrétiques préovulatoires

Ils sont présents pendant toute la durée du cycle et ils concernent tous les stades de maturité (rarement les stades 1 et 2). On observe une désorganisation des membranes ovocytaires et folliculaires. Le cytoplasme a subi une autolyse générale. En fin d'atrésie, seules restent les cellules de la granulosa qui progressivement seront résorbées ou se confondront avec le stroma ovarien. Une fois l'atrésie bien entamée, la distinction entre follicules préovulatoire et postovulatoire n'est pas toujours aisée.

Nous avons ensuite déterminé le stade de maturité le plus élevé pour chaque ovaire, et ce à l'aide d'un microscope DIAPLAN LEITZ (type 020) muni des objectifs 4x, 10x, 25x, 40x et 63x.

## 8.6. Analyse des résultats

Pour décrire et condenser l'ensemble de nos résultats, nous utiliserons les statistiques descriptives. Nous avons ainsi calculé, pour chaque date de prélèvement, la moyenne arithmétique et l'erreur standard ( $\sqrt{s^2/n}$  où  $s^2$  est la variance et  $n$  le nombre d'observations) des valeurs de l'I.G.S., de  $K$  et  $K_1$ , et des teneurs plasmatiques de la testostérone, de la  $17\alpha$ -hydroxy-

20 $\beta$ -dihydroprogesterone et des hormones thyroïdiennes (T<sub>3</sub> et T<sub>4</sub>). L'erreur standard est une mesure de l'écart quadratique moyen des données autour de la moyenne et elle a les mêmes unités que les observations et que la moyenne.

Les valeurs moyennes de l'IGS, des facteurs de condition K et K1, du (K-K1), des concentrations plasmatiques des deux stéroïdes dosés, et des concentrations des deux hormones thyroïdiennes ont ensuite été traitées par une analyse de la variance à un critère de classification (ANOVA 1), après avoir vérifié préalablement l'homogénéité des variances par un test de Bartlett. Cette analyse de la variance a pour but de comparer les moyennes des  $n_a$  populations, à partir d'échantillons aléatoires et indépendants prélevés dans chacune d'elles. Ces populations comparées sont des variantes (au niveau  $n_a$ ) d'un facteur contrôlé de variation, qui sera le temps. Celui-ci est un facteur fixe.

Une seconde analyse de la variance, à deux critères de classification fixes (ANOVA 2), a également réalisée sur ces mêmes données afin de comparer les poissons migrant dans l'échelle et dans la noue au cours du temps. Cette analyse ne portera que sur les dates pour lesquelles nous avons des prélèvements venant des deux milieux à comparer. Cette ANOVA 2 est croisée, et les deux critères de classification (temps et milieu) sont fixes.

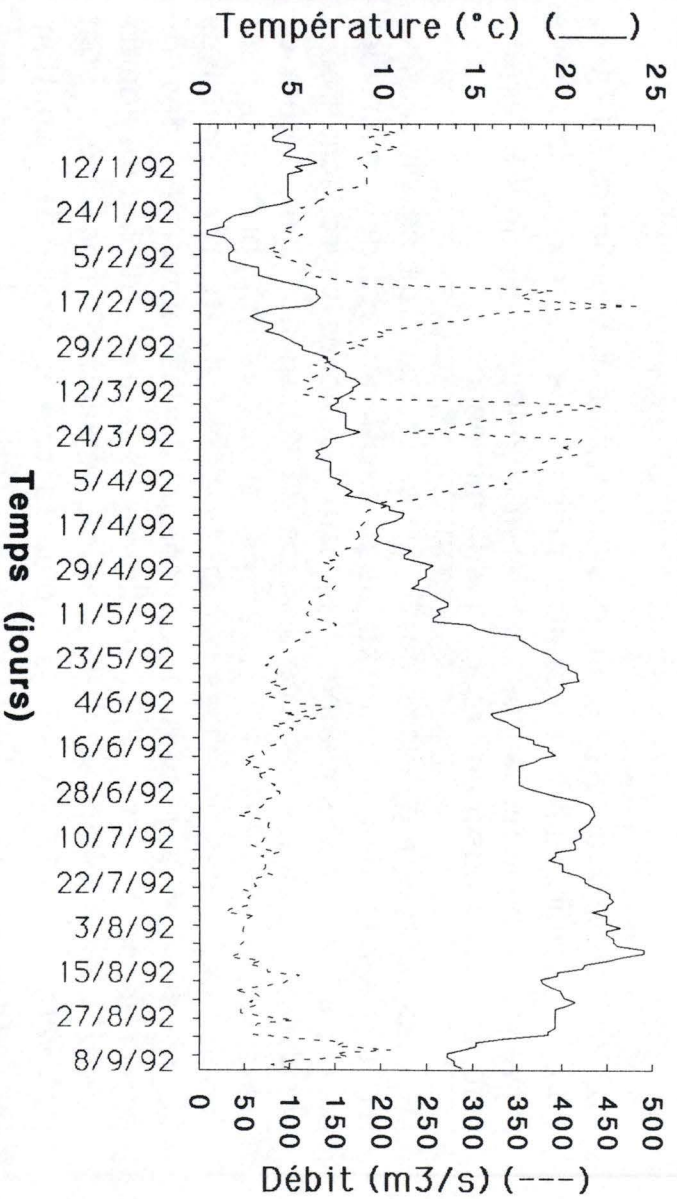


Figure 9.1 : Evolution de la température (en °C) (—) et du débit (en m<sup>3</sup>/s) (---) des eaux de la Meuse à Taifer de janvier à septembre 1992.

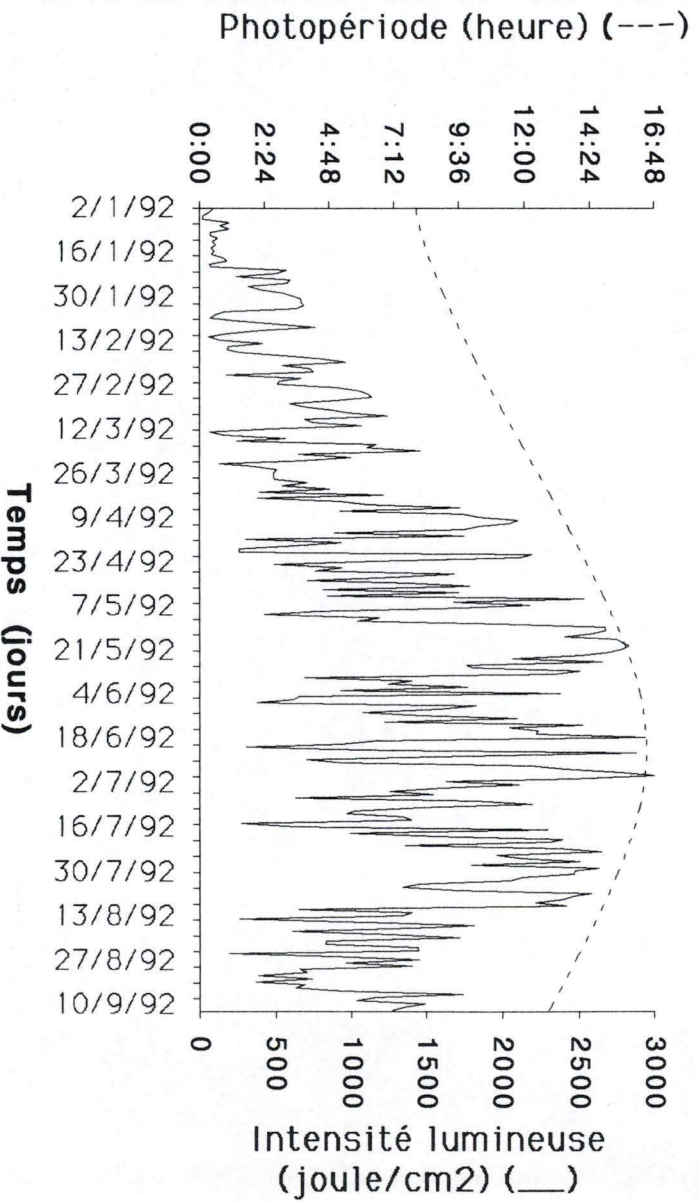


Figure 9.2 : Evolution de la photopériode (en heure) (---) et de l'intensité lumineuse (en joules/cm<sup>2</sup>) (—) pour la période de janvier à septembre 1992.

## Chapitre 9 : Résultats

### 9.1. Conditions expérimentales

#### 9.1.1. Caractéristiques du milieu : la Meuse

##### 9.1.1.1. La température et le débit

La figure 9.1 présente l'évolution de la température et du débit des eaux de la Meuse à Tailfer de janvier à septembre 1992. La température des eaux reste faible jusqu'à la fin février (souvent inférieure à 5°C). Elle augmente ensuite progressivement pour atteindre 20°C à la fin mai. Elle variera ensuite entre 16 et 22°C durant les mois d'été.

Le débit de la Meuse, faible en janvier, devient important de février à mi-avril. Les valeurs maximales sont supérieures à 400 m<sup>3</sup>/sec du 13 au 18 février et du 14 au 18 mars. Les variations sont brusques et irrégulières durant cette période, elles correspondent aux fortes pluies. Le débit diminue ensuite jusqu'à fin août, où il atteint des valeurs inférieures à 100 m<sup>3</sup>/sec. Une légère augmentation du débit est visible début septembre.

##### 9.1.1.2. La photopériode et l'intensité lumineuse

La figure 9.2 présente l'évolution de la photopériode et de l'intensité lumineuse de janvier à septembre 1992.

La longueur du jour augmente régulièrement de janvier à mi-juin où elle atteint une valeur maximale de 16h30. Ensuite, elle diminue pour arriver à 12h mi-septembre et redescendre jusqu'à la valeur minima de 7h39 à la mi-décembre.

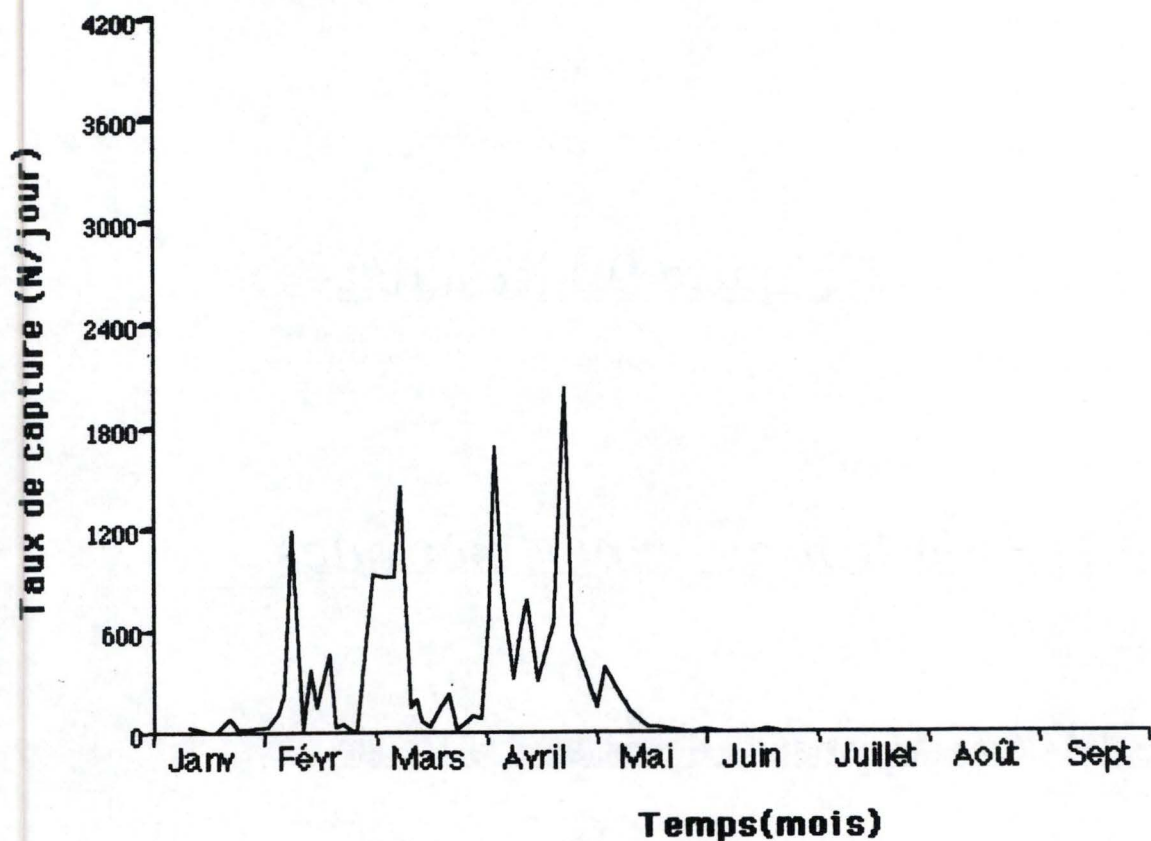


Figure 9.3 : Evolution du nombre de gardons capturés par jour dans la nasse de la noue de Tailfer en fonction du temps.

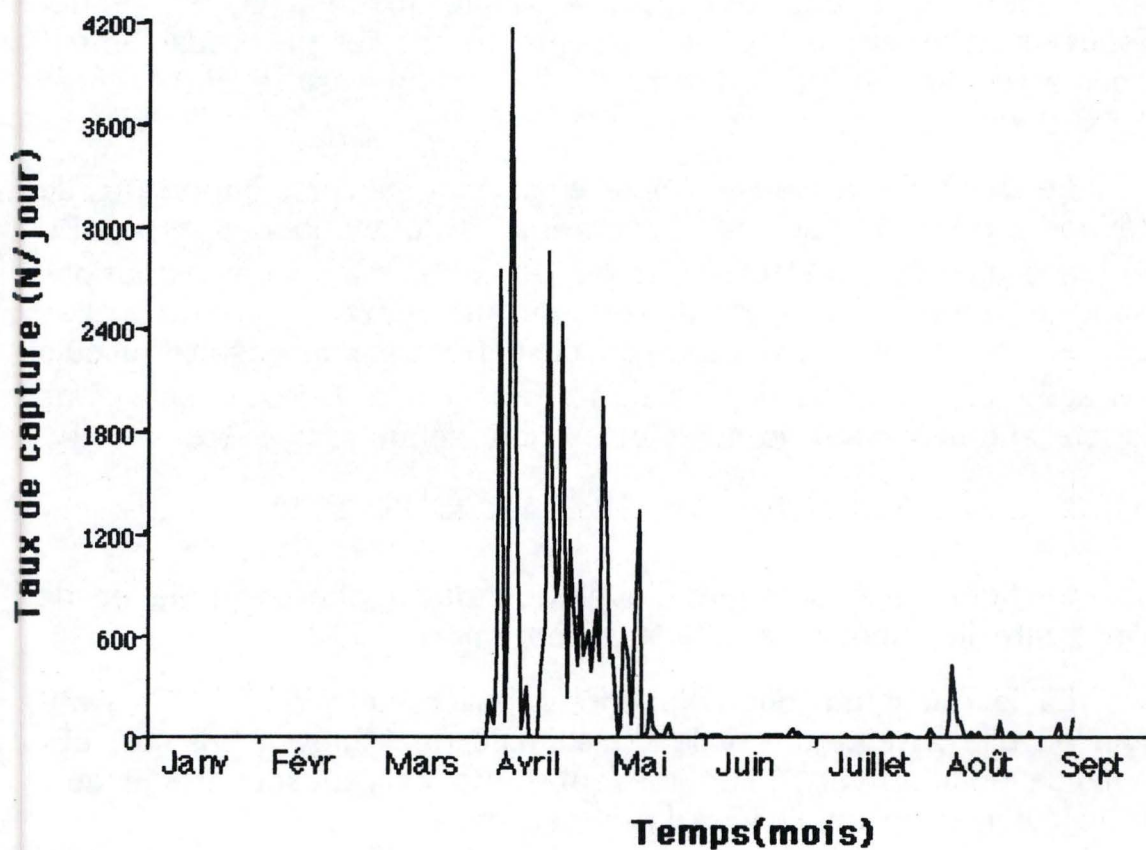


Figure 9.4 : Evolution du nombre de gardons capturés par jour (ou taux de capture) dans l'échelle de Tailfer de janvier à septembre 1992.



L'intensité lumineuse, exprimée en  $\text{Joule/cm}^2$ , varie de façon brusque et irrégulière. Bien que plus importante au printemps et en été, elle fluctue fortement avec le type de temps, clair, brumeux ou nuageux.

### 9.1.2. Prélèvements

Nos prélèvements de poissons ont été effectués du 21 janvier 1992 au 14 septembre 1992. Jusqu'au 6 avril, beaucoup de poissons proviennent de la nasse car aucun ne remonte encore dans les échelles. Durant la période du 13 avril au 13 mai, les poissons sont prélevés dans les trois milieux, c'est-à-dire la Meuse, la nasse et l'échelle de Tailfer. A partir de fin mai, seuls des individus migrant dans l'échelle sont capturés. Aucun prélèvement n'a été réalisé durant le mois de juillet, le nombre de poissons était en effet peu élevé dans l'échelle et nul dans la nasse.

#### 9.1.2.1. Passage des poissons de la Meuse vers la noue

Les premiers gardons entrent dans la noue fin janvier-début février. Durant les mois de février et mars, on observe une forte abondance de poissons entrant dans la noue, mais c'est surtout durant le mois d'avril que le passage des poissons de la Meuse vers la noue est fréquent et élevé. A partir du 15 mai, le nombre d'individus qui passent se réduit considérablement (maximum 30 gardons le 22 mai) pour devenir nul dès la fin juin. La figure 9.3 montre l'évolution du taux de captures dans la nasse de Tailfer pour la période de janvier à septembre 1992.

#### 9.1.2.2. Résultats du piégeage

Grâce au piégeage, nous connaissons le nombre de gardons capturés en fonction de la date. Le taux de capture sera ramené au nombre d'individus passant par jour dans l'échelle. Les premiers gardons remontant l'échelle ont été capturés le 6 avril. La période de forte migration s'étale du 6 avril au 18 mai. Durant les mois de juin et de juillet, peu de gardons remontent l'échelle. Un deuxième pic estival de migration a eu lieu aux environs du 15 août, celui-ci est beaucoup plus faible que le pic printanier. La figure 9.4 indique l'évolution du taux de captures dans l'échelle de Tailfer du 1er janvier au 20 septembre 1992.

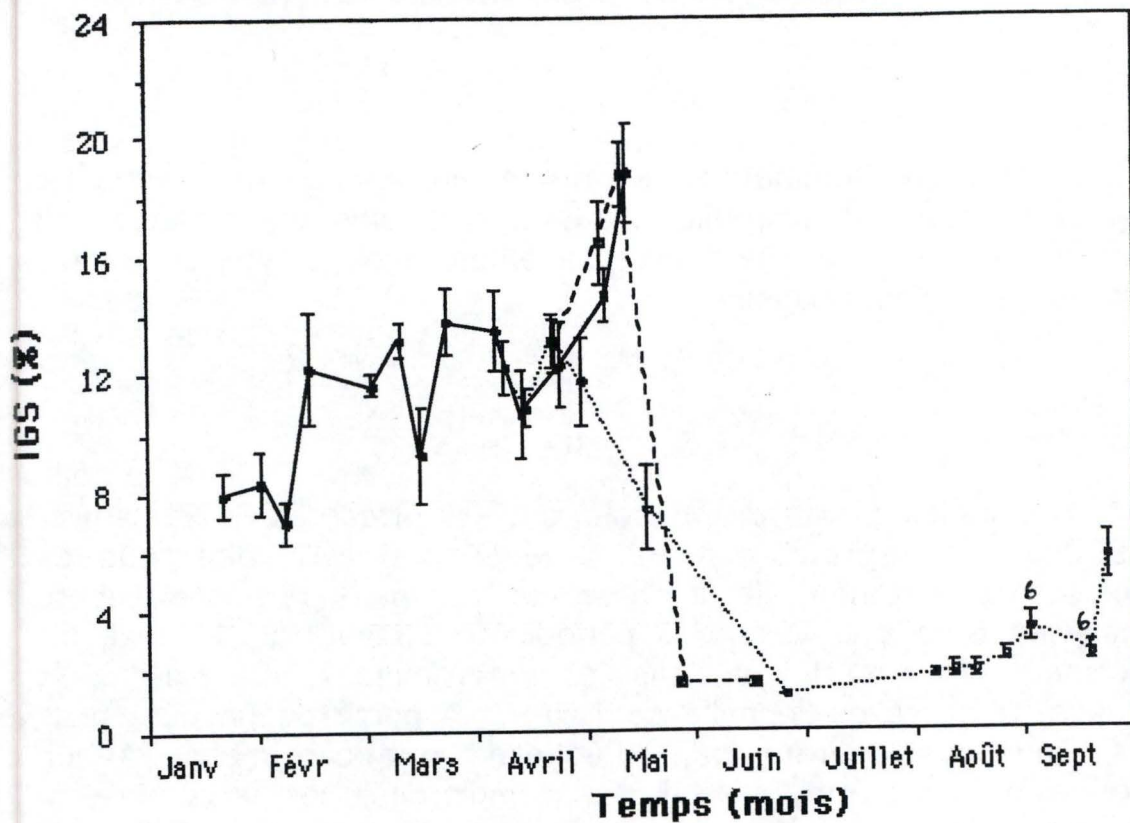


Figure 9.5 : Variation de l'indice gonadosomatique (IGS) chez les gardons femelles capturés dans la nasse (—), la Meuse (---) et l'échelle de Tailfer (.....) de janvier à septembre 1992 ( T = erreur standard, au-dessus de chaque erreur standard est indiqué le nombre de poissons qui ont été pris en compte).

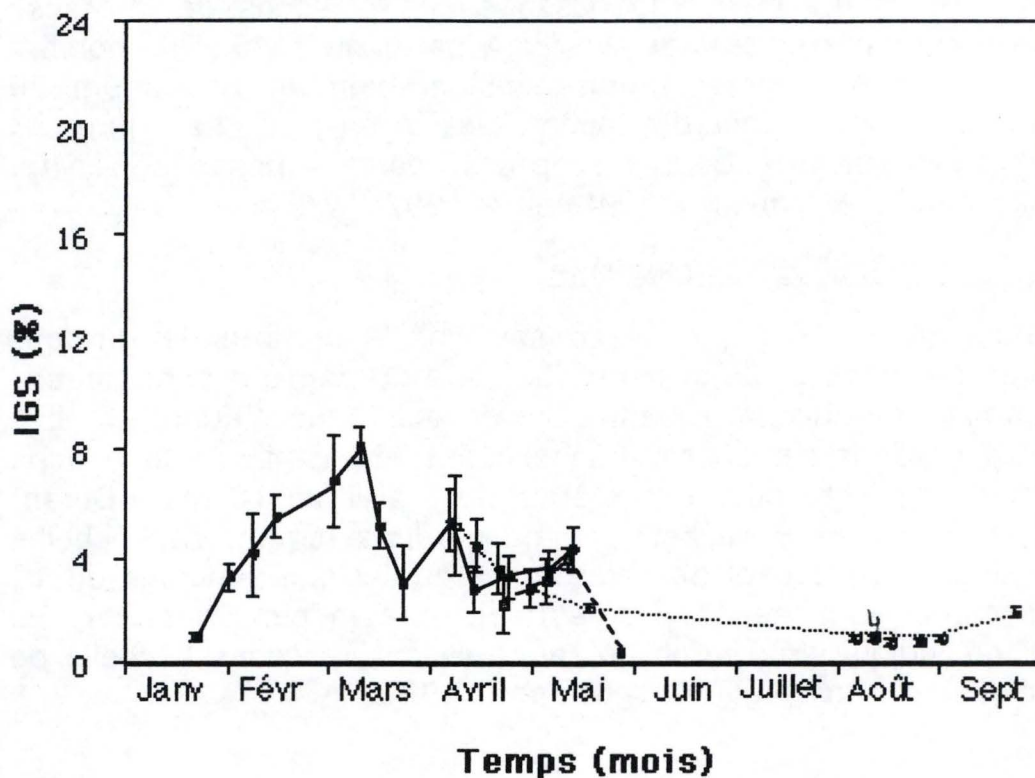


Figure 9.6 : Variation de l'indice gonadosomatique (IGS) chez les gardons mâles capturés dans la nasse (—), la Meuse (---) et l'échelle de Tailfer (.....) de janvier à septembre 1992 ( T = erreur standard, au-dessus de chaque erreur standard est indiqué le nombre de poissons qui ont été pris en compte).

## 9.2. Evolution des paramètres morphologiques

### 9.2.1. L'IGS (indice gonadosomatique)

#### Chez les femelles

La figure 9.5 décrit l'évolution de l'indice gonadosomatique ou IGS des femelles en fonction du temps.

L'IGS présente de grandes variations individuelles, d'autant plus fortes que les femelles se trouvent en période de reproduction. L'IGS permet de déterminer la période de reproduction qui se situe du 6 au 15 mai dans la noue.

Dans la noue, l'IGS est faible en janvier, puis augmente pour atteindre une valeur maximale vers la fin du printemps (IGS moyen = 18%). Ce pic est également observé dans la Meuse vers le 11 mai (IGS moyen = 18%). La valeur de l'IGS des poissons allant dans la noue est beaucoup plus élevée que celle des poissons se trouvant dans l'échelle ou dans la Meuse.

Dans l'échelle, l'IGS maximum est atteint beaucoup plus tôt que dans les deux autres milieux.

L'IGS augmente très légèrement et de façon non significative pendant les mois d'été. Le tableau 9.1 indique le poids moyen et la taille moyenne des poissons capturés dans les différents milieux. On observe, pour les trois milieux considérés, que le poids est maximum juste avant la ponte. L'erreur standard est d'autant plus importante que l'on se rapproche de la période de reproduction. Les femelles sont plus grosses que les mâles durant cette période surtout, mais également toute l'année.

Les premiers individus retrouvés dans la nasse sont de petite taille (16 cm pour les mâles et 19 cm pour les femelles) et ont un faible poids (de respectivement 50 et 83 g).

Les individus capturés dans l'échelle lors de la deuxième période de migration, au mois d'août, sont plus petits (18 cm) que les gardons migrant lors de la période de reproduction (ceux-ci ont 22 cm dans l'échelle et parfois 25 cm dans la nasse).

Tableau 9.1 : dates, poids moyens (en g), erreurs standards des poids moyens, tailles moyennes (en cm), erreurs standards des tailles moyennes des poissons capturés dans la nasse, la Meuse et l'échelle.

lieu	Dates	tailles (M)	ES tailles (M)	tailles (F)	ES tailles (F)	Poids (M)	ES Poids (M)	Poids (F)	ES Poids (F)
noue	21-Jan	16,44	2,6	19,56	1,5	49,58	33,1	82,75	18,37
	31-Jan	15,98	1,16	16,9	1,44	37,5	8,35	51,38	15,7
	7-Fév	18,74	2,7	18,4	2,44	64,2	26,6	69,81	36,3
	14-Fév	22,7	2,7	22,59	1,3	140,4	52,8	123	28,39
	2-Mar	22,58	2,8	25,61	2,42	133,2	56,6	199,16	49,6
	10-Mar	22,94	3,14	26,62	3,86	136,5	41,3	262,73	133
	16-Mar	18,48	0,98	18,96	0,08	72,28	20,16	77,14	8,9
	23-Mar	21,96	2,6	21,9	2,06	103,32	27,2	121,69	42
	6-Avr	20,06	0,8	21,95	0,94	86,06	12,16	117,9	12,05
	13-Avr	20,12	1,8	19,43	1,39	91	27,36	82,68	16,95
	24-Avr	22,74	4,48	23,61	5,6	138,8	100,6	267,08	215
	6-Mai	26,98	3,76	25,38	5,72	235,84	101,13	254,19	184,16
	13-Mai	25,63	2,27	23,29	1,29	187,78	58,06	172,27	32,68
Meuse	22-Avr	19,28	1,84	20,96	2,5	87,46	24,41	122,9	48
	5-Mai	20,84	2,6	22,28	1,4	111,16	51,15	155,1	35,8
	11-Mai	18,14	8,4	22,04	1,52	127,38	19,3	151	38
	27-Mai	22,63	2,05	23,4	1,57	125,2	37,8	156,3	28,62
échelle	8-Avr	19,3	1,5	20,1	1,8	80,08	18,9	85,52	41,15
	14-Avr	19,46	1,19	19,6	1,6	85,76	14,34	91,61	27,3
	21-Avr	23,5	0,24	24,89	2	152,8	6,2	194,7	47,06
	30-Avr	22,74	4,5	23,61	5,6	138,8	100	198,9	75,6
	18-Mai	17,34	1,2	19,13	4,1	58,8	9,6	81,8	35
	25-Jui			20,16	1,7			86,45	23,9
	6-Aoû	18,9	1,09	20,88	1,49	74,35	14,7	104,2	26,02
	11-Aoû	19,72	1,49	19,42	1,1	109,9	26,17	85,82	15,23
	17-Aoû	19,58	1,26	19,72	0,77	81,82	16,9	83,47	14,54
	25-Aoû	18,55	2	19,71	1,7	83,95	22,98	91,76	34,68
	2-Sep	18,98	1,14	19,6	0,6	80,4	10,8	82,3	11,7
	9-Sep			19,98	2,09			92,7	28,4

**Tableau 9.2** : Comparaison des facteurs de condition (K et K1) et de l'indice gonadosomatique (IGS en %) des gardons femelles prélevés dans la nasse et l'échelle.

Dates	noue			échelle		
	IGS(%)	K	K1	IGS(%)	K	K1
6 / 4	13,49	1,115	0,963	—	—	—
8 / 4	—	—	—	12,20	1,158	1,016
13 / 4	10,65	1,114	0,995	—	—	—
14 / 4	—	—	—	10,85	1,188	1,059
21 / 4	—	—	—	13,123	1,246	1,081
24 / 4	12,29	1,269	1,104	—	—	—
30 / 4	—	—	—	11,73	1,194	1,053
5 / 5	16,43	1,379	1,151	—	—	—
13 / 5	18,76	1,371	1,119	—	—	—
18 / 5	—	—	—	7,42	1,131	1,046

Remarquons que dans tous les cas, les erreurs standards sont nettement inférieures pour les valeurs de tailles que pour celles des poids.

Le tableau 9.2 nous montre qu'au mois d'avril et au mois de mai, l'IGS des femelles prélevées dans la Meuse et la noue est plus élevé que l'IGS des femelles provenant de l'échelle. Par contre, fin mai et début juin, c'est le contraire qui se produit. Dès fin mai, les femelles de la Meuse ont déjà terminé leur cycle de reproduction et ont des gonades de faibles poids. L'IGS des femelles provenant de l'échelle est plus élevé.

L'ANOVA 1 révèle un effet significatif du temps sur l'IGS des femelles à la fois dans la noue, la Meuse et l'échelle (annexe 9.1).

L'ANOVA à deux critères de classification fixes montre un effet hautement significatif du lieu mais non significatif du temps pour la période considérée (annexe 9.2).

#### Chez les mâles

La figure 9.6 décrit l'évolution de l'indice gonadosomatique ou IGS des mâles en fonction du temps.

Chez les mâles, l'IGS est déjà élevé au mois de février. Il atteint un maximum (IGS moyen = 8,20%) dans la nasse le 10 mars. Les premiers poissons spermiantes dans la nasse sont capturés dès le 6 avril. L'IGS diminue alors, pour réaugmenter faiblement mi-mai.

L'IGS dans l'échelle diminue début avril, au moment où les premiers gardons spermiantes remontent l'échelle. Il diminue ensuite plus faiblement pendant les mois de juin, juillet, août pour réaugmenter un peu début septembre.

Quand la laitance apparaît chez les mâles, au mois d'avril, ils sont donc prêts à frayer. Les gardons mâles sont prêts à se reproduire 1 à 2 semaines avant les femelles. Les gardons capturés dans les 3 milieux sont spermiantes avant de présenter des boutons nuptiaux.

L'ANOVA 1 révèle un effet hautement significatif du temps sur l'IGS des mâles à la fois dans la noue, la Meuse et l'échelle (annexe 9.3).

L'ANOVA à deux critères de classification fixes (ANOVA 2) montre un effet non significatif du lieu et significatif du temps

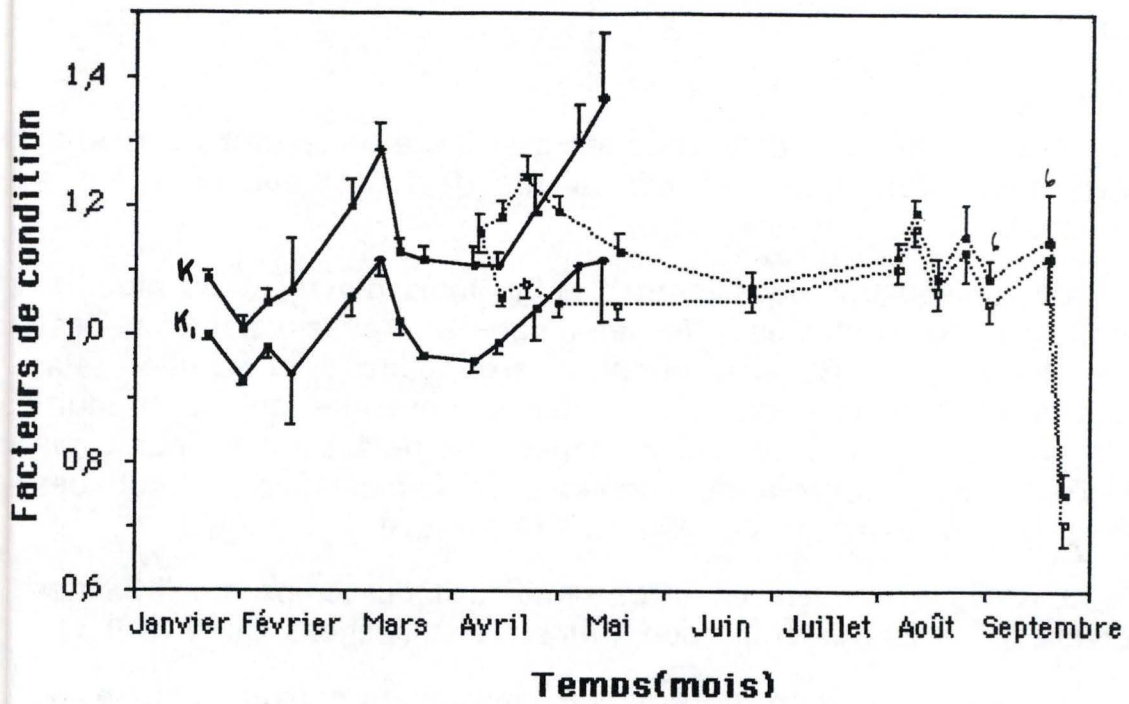


Figure 9.7 : Variation des facteurs de condition (K et K1) chez les gardons femelles capturés dans la nasse (—) et l'échelle de Tailfer (.....) durant la période de janvier à septembre 1992 ( T = erreur standard, au-dessus de chaque erreur standard est indiqué le nombre de poissons qui ont été pris en compte).

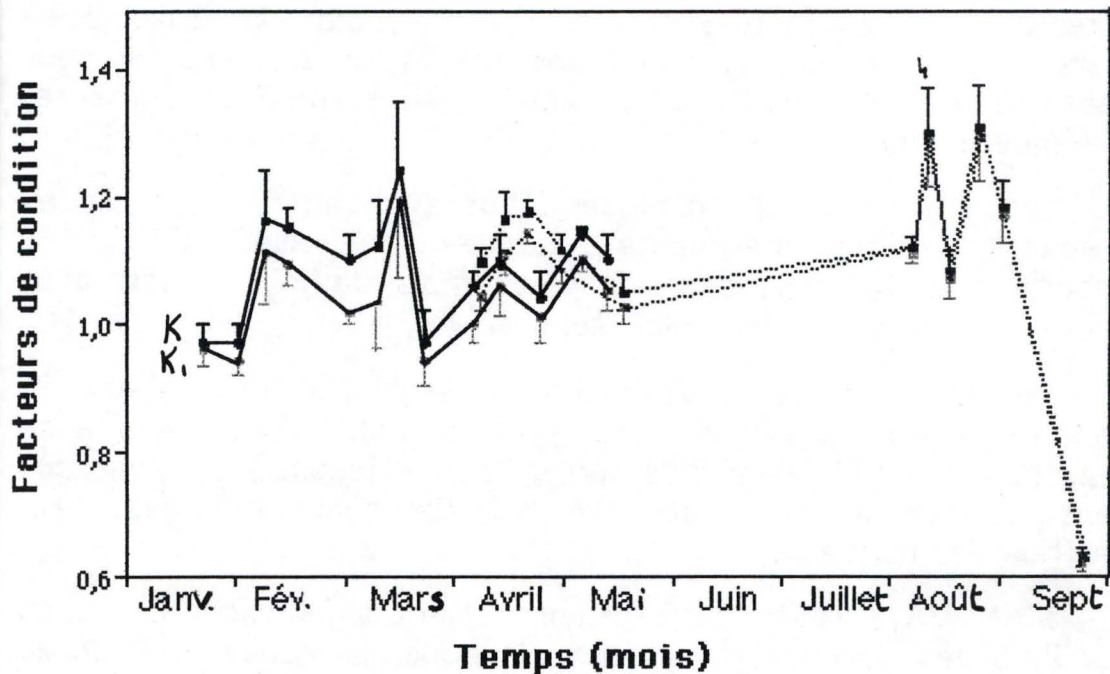


Figure 9.8 : Variation des facteurs de condition (K et K1) chez les gardons mâles capturés dans la nasse (—) et l'échelle de Tailfer (.....) durant la période de janvier à septembre 1992( T = erreur standard, au-dessus de chaque erreur standard est indiqué le nombre de poissons qui ont été pris en compte).

sur l'IGS des mâles. L'interaction entre ces deux facteurs est non significative (annexe 9.4).

### 9.2.2. Le facteur de condition

#### Chez les femelles

La figure 9.7 présente l'évolution au cours du temps des facteurs de condition K et K<sub>1</sub> pour les gardons femelles. Les facteurs de condition sont compris entre 0,9 et 1,1 de janvier à mars, avec une brusque augmentation début mars. Ils sont à leur niveau maximum pendant la période de reproduction. Après cette période, ils restent stables et élevés durant les mois d'été. La variation de l'aire K-K<sub>1</sub> nous montre qu'une proportion importante de nourriture disponible sera utilisée par le poisson pour l'accroissement des produits sexuels. Celle-ci est maximale durant la période de reproduction, et devient faible durant les mois d'été.

L'analyse de la variance (ANOVA 1) révèle un effet significatif du temps sur l'évolution des facteurs de condition K et K<sub>1</sub> (annexe 9.5).

L'analyse de la variance à deux critères de classification fixes (ANOVA 2), permettant de comparer les poissons capturés dans l'échelle et ceux de la nasse, montre un effet hautement significatif du lieu sur les facteurs de condition K et K<sub>1</sub>. Le temps a un effet significatif sur l'estimation du développement gonadal (K-K<sub>1</sub>), tandis que le lieu et l'interaction temps-milieu ont un effet hautement significatif sur ce facteur (K-K<sub>1</sub>) (annexe 9.6).

#### Chez les mâles

La figure 9.8 montre l'évolution des facteurs de condition (K et K<sub>1</sub>) pour les mâles venant dans la noue et de l'échelle de Tailfer.

Les facteurs de condition chez les mâles ont la valeur la plus élevée lors du mois de mars. Durant la période de reproduction, au mois d'avril-mai, ils sont élevés dans l'échelle, puis diminuent fin mai, pour rester stables (aux alentours de 1,1 à 1,3) pendant les mois d'été. Durant toute la durée du cycle, on constate que l'aire K-K<sub>1</sub> reste beaucoup plus faible que chez les femelles et également pratiquement constante.



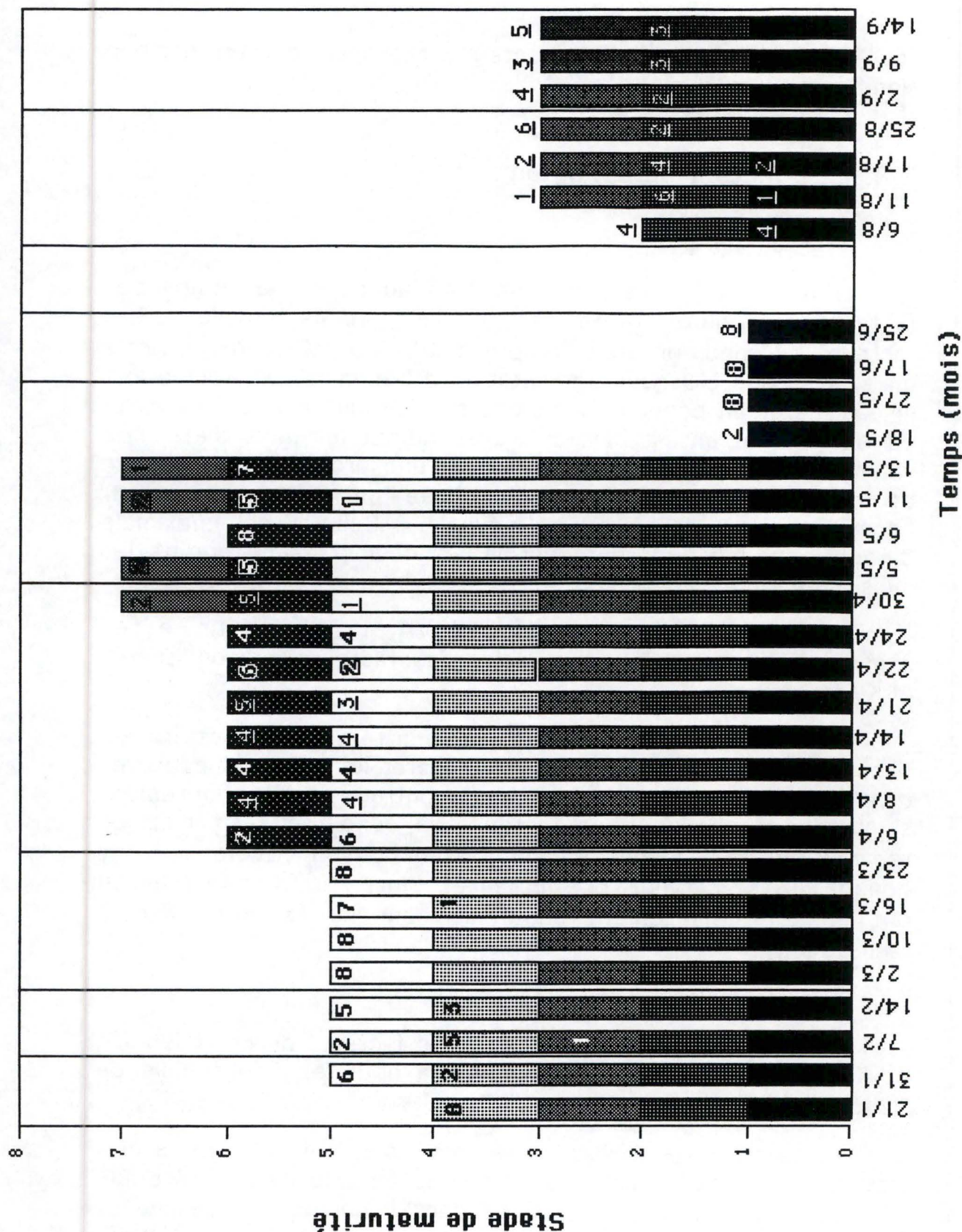


Figure 9.9 : Evolution des stades de maturité des ovocytes de janvier à septembre 1992 chez les gardons femelles. Les nombres en gras correspondent aux femelles capturées dans la nasse, les nombres soulignés à celles capturées dans l'échelle et les nombres en relief aux femelles issues de la Meuse.

L'ANOVA 1 révèle un effet significatif du temps sur l'évolution des facteurs K et K<sub>1</sub> dans la noue et un effet hautement significatif de ces facteurs dans l'échelle (annexe 9.7).

Les résultats de l'analyse de la variance à deux critères de classification fixes (ANOVA 2) révèlent un effet significatif du temps et du lieu sur K, K<sub>1</sub> et sur K-K<sub>1</sub> (annexe 9.8).

### 9.3. Evolution des stades de maturité

#### 9.3.1 Evolution des stades de maturité au cours du temps

L'évolution des stades de maturité des ovocytes au cours du temps est représentée à la figure 9.9.

On observe que fin janvier déjà, et ce jusqu'au mois de mars, les individus possèdent des ovocytes en vitellogénèse exogène (stade 5). Ce stade est atteint pour tous les individus pendant le mois de mars. Durant le mois d'avril, certains poissons ont des ovocytes avec un micropyle (stade 6), ces poissons viennent de l'échelle, tandis que les poissons de la nasse sont encore au stade 5 pendant cette période. Juste avant la période de reproduction, fin avril, on observe la migration de la vésicule germinative (stade 7). Les poissons de l'échelle et de la Meuse sont les premiers à atteindre ce stade, qui a été très peu observé sur nos coupes. Quelques ovocytes étaient à ce stade, les nombreux autres se trouvant encore au stade 6. Les gardons venant vers la noue sont les dernières à atteindre la fin de la maturation. Les stades 8 et 9 sont très fugaces et n'ont pu être observés (ces stades sont ceux de fin de la maturation). Les gardons en phase de régression (stade 11) sont déjà présents mi-mai dans l'échelle et la Meuse. Le 18 mai, nous observons deux gardons sur 8 qui dans l'échelle ont déjà pondus, il sont en fait au stade 11 qui correspond à de nombreux petits ovocytes ainsi que beaucoup de follicules atrétiques postovulatoires.

La majorité des ovocytes présents durant le mois de juin sont protoplasmiques. Ils sont de très petits diamètres. En août et en septembre, des ovocytes de vitellogénèse endogène précoce (stade 2) et avancé (stade 3) sont déjà présents. Ce n'est qu'à partir du 17 août que tous les ovocytes sont au stade 3.

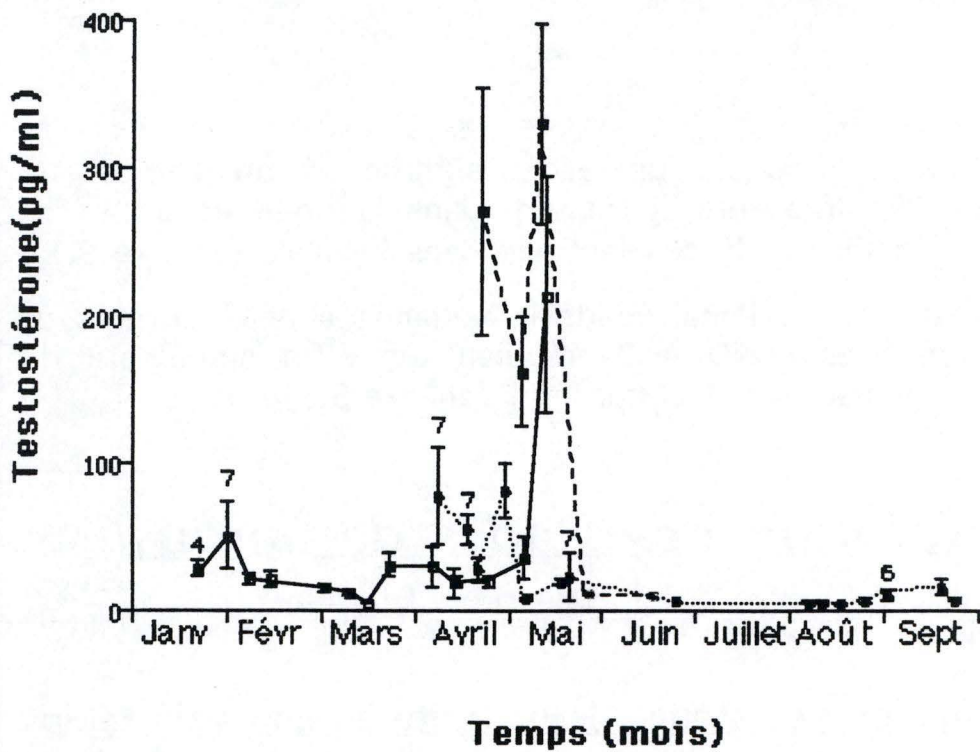


Figure 9.10 : Evolution de la concentration moyenne en testostérone chez les gardons femelles capturés dans la nasse (\_\_\_), la Meuse (---) et l'échelle de Tailfer (.....) durant la période de janvier à septembre 1992 ( T = erreur standard ; au-dessus de chacun de ceux-ci est indiqué le nombre de poissons qui ont été pris en compte quand le nombre habituel de 8 femelles n'a pu être atteint).

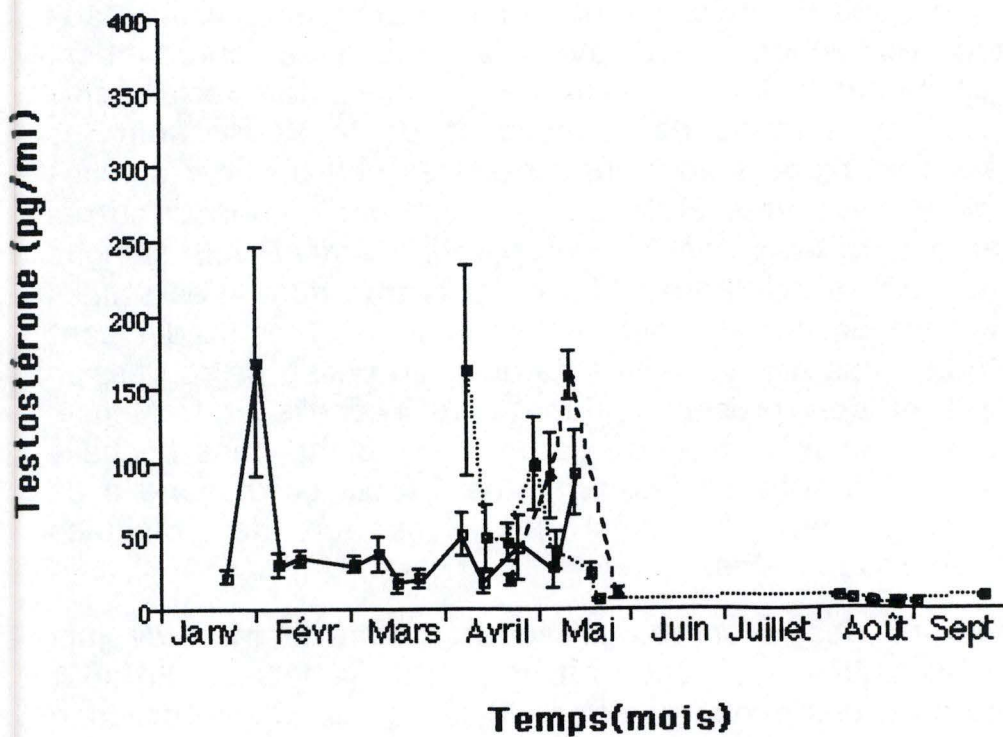


Figure 9.11 : Evolution du taux moyen de testostérone chez les gardons mâles capturés dans la nasse (\_\_\_), la Meuse (---) et l'échelle de Tailfer (.....) durant la période de janvier à septembre 1992 ( T = erreur standard ; au-dessus de chacune de celles-ci est indiqué le nombre de poissons qui ont été pris en compte quand le nombre habituel de 8 femelles n'a pu être atteint).

Pendant toute la durée du cycle, on observe également des ovocytes atrétiques préovulatoires qui sont peu abondants. Parfois très abondants pour certaines femelles qui ont alors un faible IGS et ont sans doute subi des conditions de vie défavorables. Ceux-ci concernent des ovocytes à tous les stades de maturité (peu aux stades 1 et 2).

## 9.4. Evolution des sécrétions hormonales

### 9.4.1. La testostérone

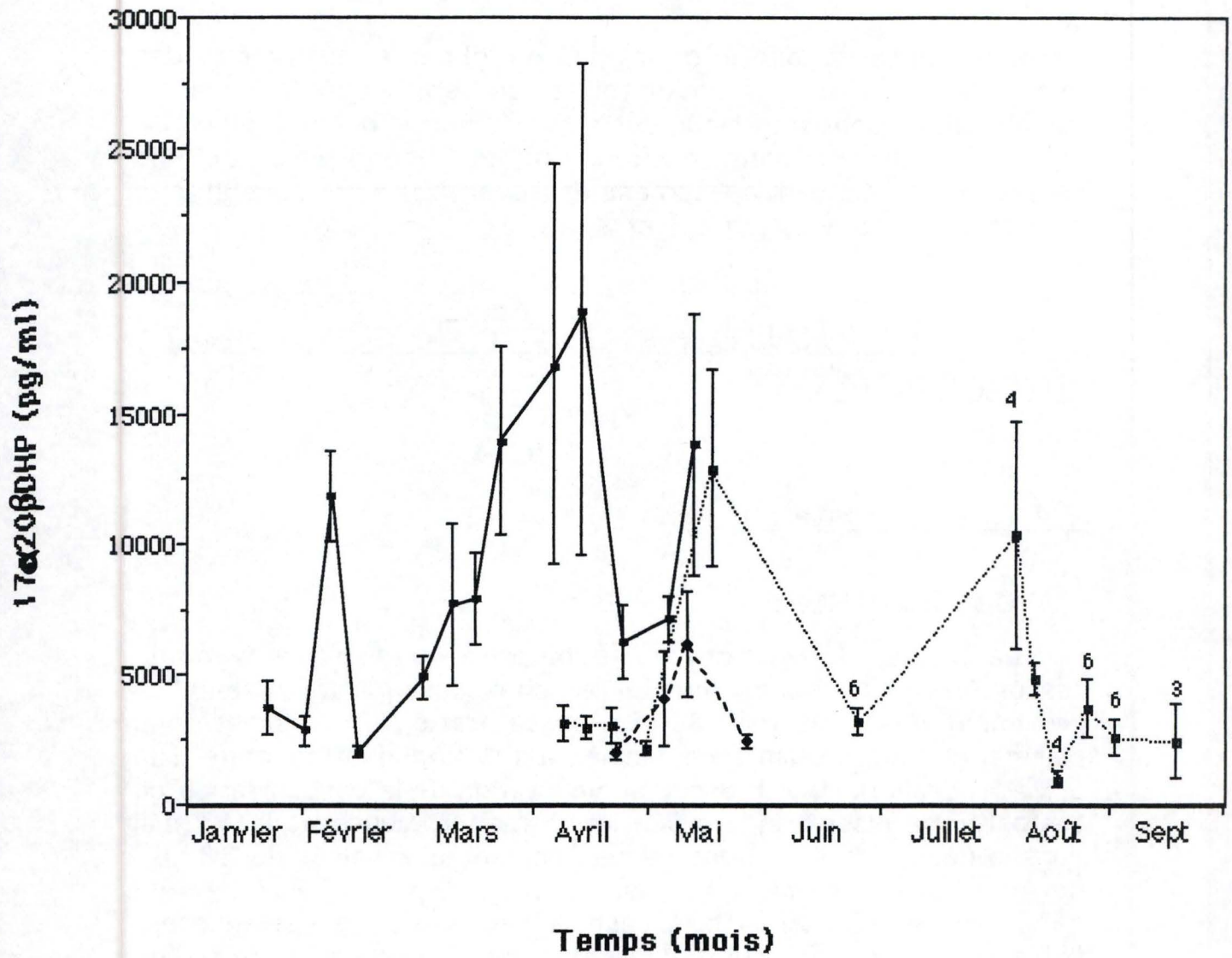
#### Chez les femelles

La figure 9.10 montre l'évolution du taux moyen de testostérone au cours du temps chez les gardons femelles provenant des trois milieux. La concentration en testostérone plasmatique reste faible de janvier à fin avril dans la noue (de 6,5 à 51 pg/ml). Une brusque augmentation de la concentration en testostérone plasmatique a lieu le 11 mai en Meuse et le 13 mai dans la noue, où elle atteint respectivement une valeur de 330,61 pg/ml et 214,1 pg/ml. En Meuse, un premier pic de 270,78 pg/ml a déjà lieu le 22 avril. Dans l'échelle, le pic de testostérone est faible. On remarque que les variations individuelles au sein d'un même groupe sont très importantes, surtout durant la période de reproduction. Les concentrations de testostérone sont plus faibles durant les mois de juin, juillet, août et septembre.

La testostérone étant chez les femelles un précurseur de l'oestradiol, il est regrettable de ne pas pouvoir comparer l'évolution de la teneur plasmatique de ces deux hormones.

L'ANOVA 1 révèle un effet hautement significatif du temps sur l'évolution de la concentration moyenne en testostérone (annexe 9.9).

L'ANOVA 2 (annexe 9.10) révèle un effet significatif du lieu sur l'évolution de la concentration moyenne en testostérone.



**Figure 9.12 :** Evolution de la concentration moyenne en 17α-hydroxy-20β-dihydroprogestérone chez les gardons femelles capturés dans la nasse (\_\_\_\_), la Meuse (---) et l'échelle de Tailfer (.....) pendant la période de janvier à septembre 1992 (au-dessus de chaque erreur standard est inscrit le nombre de poissons pris en compte quand le nombre habituel de 8 femelles n'a pu être respecté).

### Chez les mâles

Le taux de testostérone chez les gardons mâles est déjà plus élevé que celui des femelles durant l'hiver (moyenne de 20 pg/ml pour les femelles et 30 pg/ml pour les mâles). La figure 9.11 illustre l'évolution de cette hormone. On observe un premier pic de 168 pg/ml début février. Le début avril est caractérisé par une chute du taux de testostérone dans l'échelle (de 162 pg/ml). Les teneurs plasmatiques en testostérone sont élevées dans les 3 milieux fin avril- début mai (92 pg/ml dans la noue le 13 mai, 159 pg/ml dans la Meuse et 98 pg/ml dans l'échelle le 6 mai). Fin mai, on observe une brusque diminution pour atteindre une valeur très basse (concentration moyenne = 8 pg/ml) qui se maintiendra durant les mois d'été.

L'ANOVA 1 révèle un effet hautement significatif du temps sur l'évolution de la concentration moyenne en testostérone (annexe 9.11).

### 9.4.2. La $17\alpha$ - $20\beta$ DHP

La figure 9.12 représente l'évolution de la concentration moyenne en  $17\alpha$ - $20\beta$ DHP plasmatique au cours du temps chez les gardons femelles provenant des trois milieux étudiés.

Au mois de septembre et janvier, les concentrations en  $17\alpha$ - $20\beta$ DHP sont faibles; elles ne dépassent pas les 3700 pg/ml. Au printemps, plusieurs pics de  $17\alpha$ - $20\beta$ DHP peuvent être observés. Le premier se produit le 7 février (11836 pg/ml) et est suivi d'une chute importante (2011 pg/ml). Le second pic a lieu le 13 avril (18879 pg/ml). Il est beaucoup plus grand que le premier. Un troisième pic se présente mi-mai dans les trois milieux (12880 pg/ml le 18 mai dans l'échelle, 13815 pg/ml le 13 mai dans la noue et 6172 pg/ml le 11 mai dans la Meuse). Un quatrième pic a lieu dans l'échelle le 6 août, l'erreur standard est très élevée et le nombre de femelles limité à 4, aussi ce point est à analyser avec précaution.

Lors de ces pics, les variations individuelles sont très importantes. Pour chacun des milieux, on observe que les pics ne coïncident pas avec le début de chaque période de reproduction.

L'ANOVA 1 montre un effet hautement significatif du temps sur l'évolution de la concentration moyenne en  $17\alpha$ - $20\beta$ DHP dans

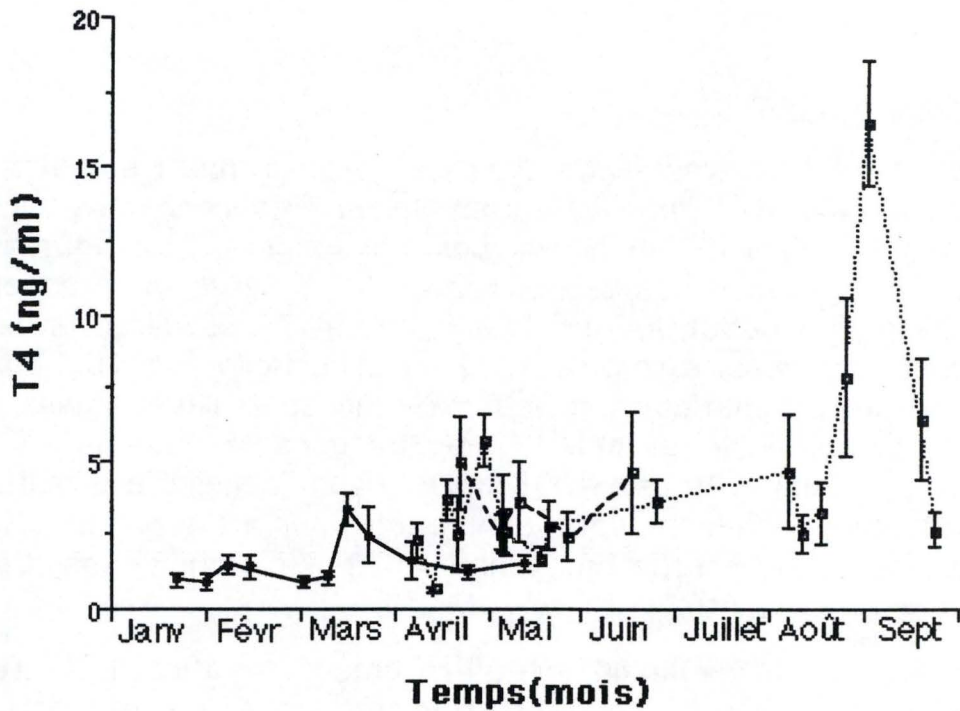


Figure 9.13 : Evolution de la concentration moyenne en thyroxine (T4) chez les gardons femelles capturés dans la nasse (\_\_\_), la Meuse (---) et l'échelle de Tailfer (.....) pendant la période de janvier à septembre 1992 (au-dessus de chaque erreur standard est inscrit le nombre de poissons pris en compte quand le nombre habituel de 8 femelles n'a pu être respecté).

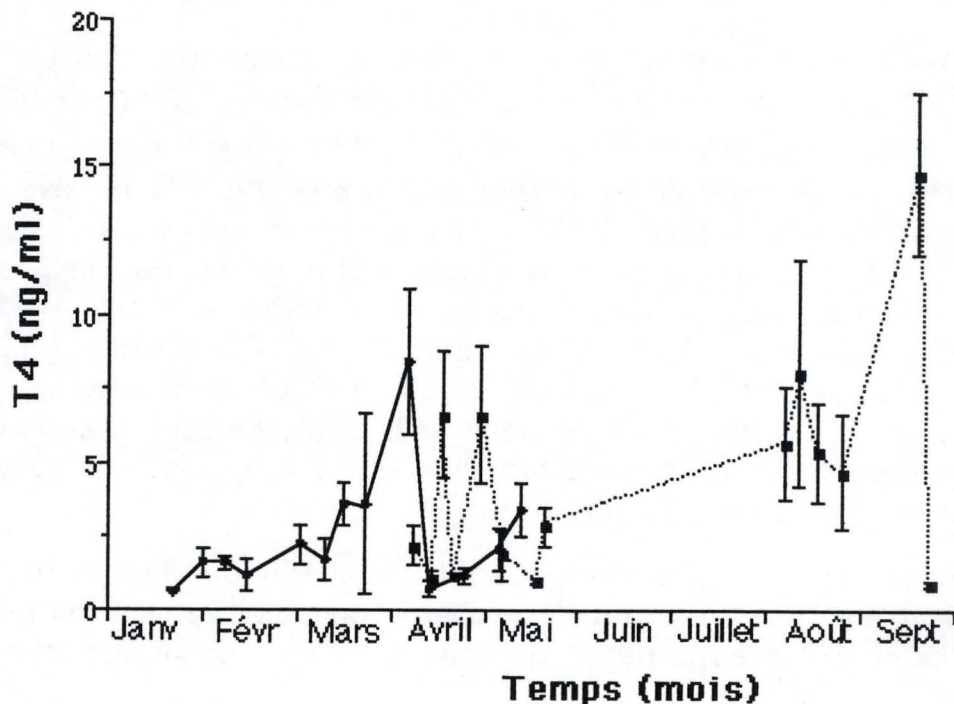


Figure 9.14 : Evolution de la concentration moyenne en thyroxine (T4) chez les gardons mâles capturés dans la nasse (\_\_\_) et l'échelle de Tailfer (.....) pendant la période de janvier à septembre 1992 (au-dessus de chaque erreur standard est inscrit le nombre de poissons pris en compte quand le nombre habituel de 5 mâles n'a pu être respecté).

l'échelle, un effet significatif dans la nasse et un effet non significatif dans la Meuse (annexe 9.12).

L'ANOVA 2 révèle un effet hautement significatif du lieu également sur la concentration en  $17\alpha$ - $20\beta$ DHP, et de l'interaction lieu-temps (annexe 9.13).

### 9.4.3. Les hormones thyroïdiennes

#### 9.4.3.1. La thyroxine (T<sub>4</sub>)

##### Chez les femelles

La figure 9.13 représente l'évolution de la concentration moyenne en thyroxine au cours du temps, chez les femelles. Les concentrations les plus faibles sont observées durant les mois de janvier et février (de 0,89 à 0,146 ng/ml). On observe trois pics au cours du temps. Un premier pic dans la noue (3,322 ng/ml) est présent le 16 mars. Un second pic de 3,210 ng/ml est observé le 6 mai dans la nasse et de 5,719 ng/ml le 30 avril dans l'échelle. Le pic le plus élevé a lieu début septembre, avant la migration automnale (du 15 septembre) dans l'échelle (16,473 ng/ml le 2 septembre).

L'ANOVA 1 révèle un effet significatif et hautement significatif du temps sur la concentration en thyroxine respectivement dans la noue et l'échelle (annexe 9.14).

##### Chez les mâles

La figure 9.14 représente l'évolution de la concentration moyenne en thyroxine au cours du temps, chez les mâles. On observe dans la noue, une augmentation progressive de la concentration en thyroxine de janvier à la fin mars, pour atteindre un pic de 8,393 ng/ml le 6 avril. Ce pic est suivi d'une diminution très forte de la concentration en T<sub>4</sub> plasmatique (0,73 ng/ml). A la même période, dans l'échelle, on observe 2 pics : le premier de 6,645 ng/ml le 17 avril et le second de 6,645 ng/ml le 30 avril. Durant les mois d'août et septembre, deux autres pics très marqués sont observés dans l'échelle (8,052 ng/ml le 11 août et un maximum de 14,767 ng/ml le 2 septembre). On observe également que, dans la noue, le 6 avril, la concentration en thyroxine est, chez les mâles, la plus élevée alors qu'elle est



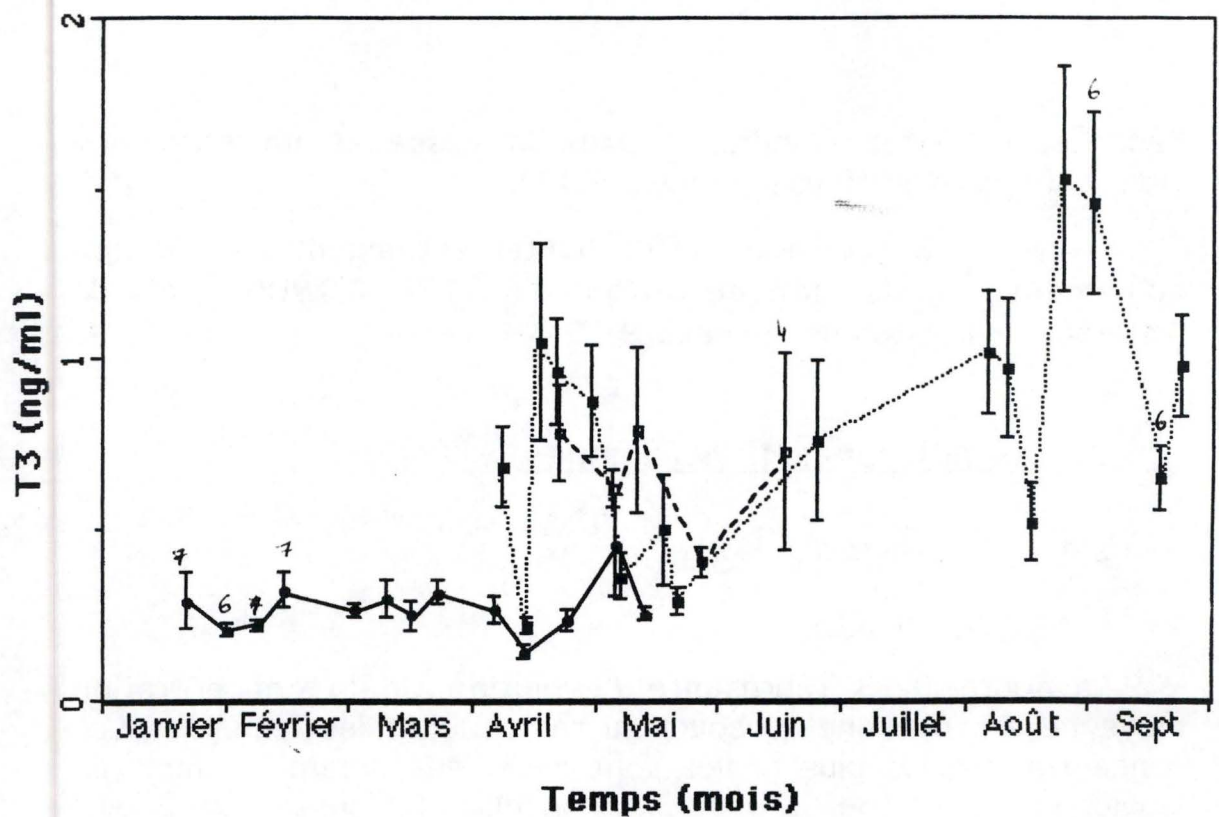


Figure 9.15 : Evolution de la concentration moyenne en triiodothyronine (T3) chez les gardons femelles capturés dans la nasse (\_\_\_), la Meuse (---) et l'échelle de Tailfer (.....) pendant la période de janvier à septembre 1992 (au-dessus de chaque erreur standard est inscrit le nombre de poissons pris en compte quand le nombre habituel de 8 femelles n'a pu être respecté).

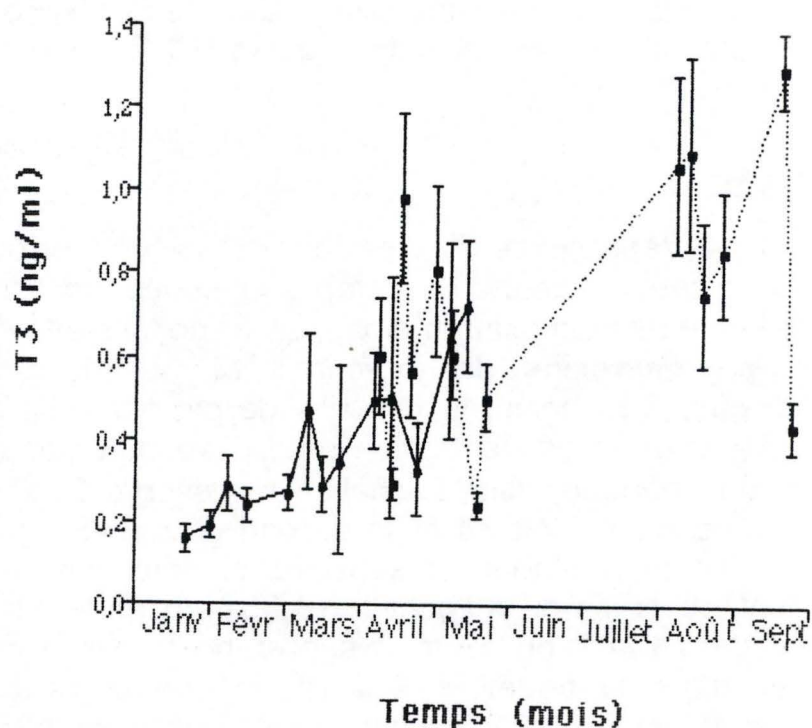


Figure 9.16 : Evolution de la concentration moyenne en triiodothyronine (T3) chez les gardons mâles capturés dans la nasse (\_\_\_) et l'échelle de Tailfer (.....) pendant la période de janvier à septembre 1992 (au-dessus de chaque erreur standard est inscrit le nombre de poissons pris en compte quand le nombre habituel de 5 mâles n'a pu être respecté).

presque minimale chez les femelles. Ceci est également visible lors du prélèvement du début août.

L'ANOVA 1 (annexe 9.14) révèle un effet hautement significatif du temps sur la concentration en thyroxine dans la noue et l'échelle.

L'ANOVA 2 révèle un effet significatif du lieu et du temps sur la concentration en thyroxine chez les mâles et les femelles.

#### 9.4.3.2. La triiodothyronine (T<sub>3</sub>)

##### Chez les femelles

Les teneurs en T<sub>3</sub> pour les poissons provenant de la noue et ceux provenant de l'échelle sont nettement différentes, comme le montre la figure 9.15.

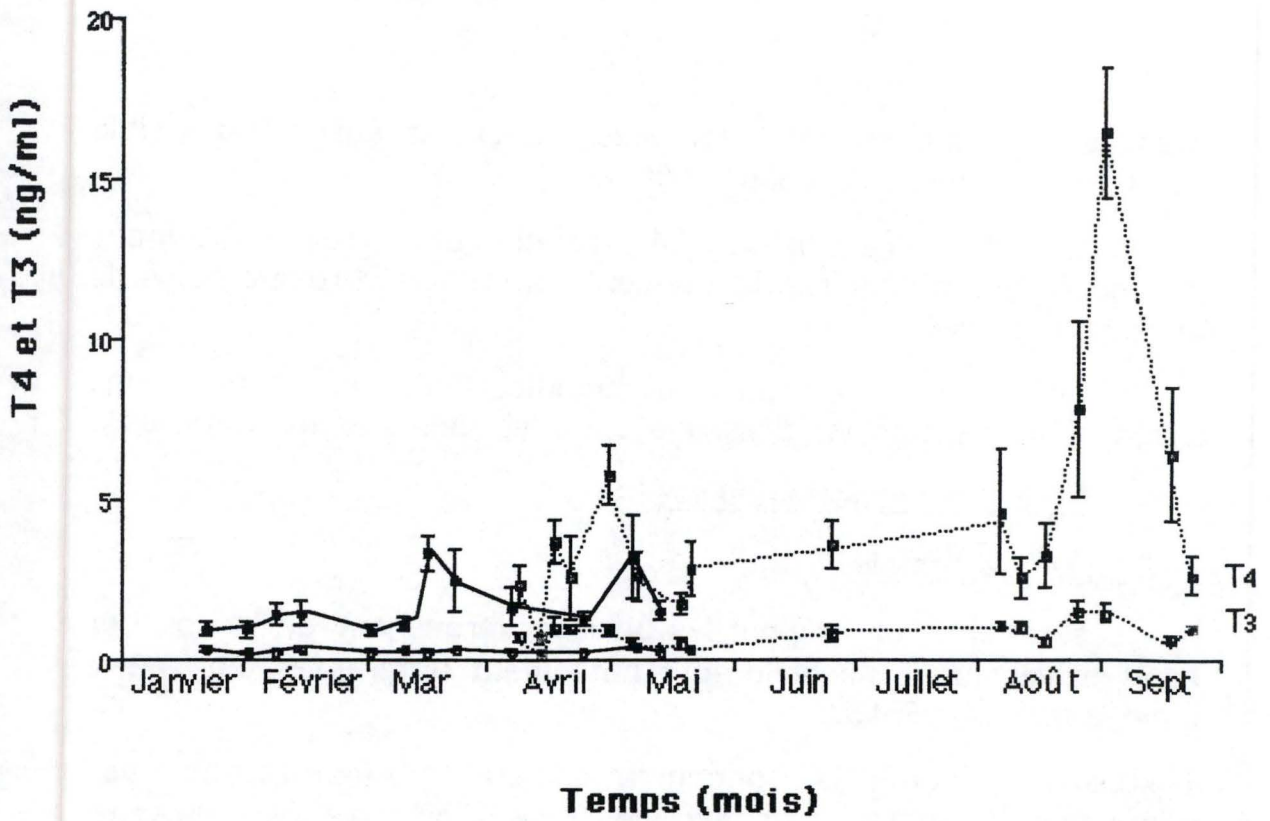
Dans la noue, la concentration en T<sub>3</sub> plasmatique est relativement constante pendant les mois d'hiver et de printemps (la teneur moyenne en T<sub>3</sub> varie entre 2,219 ng/ml et 0,320 ng/ml). Une légère diminution a lieu mi-avril dans les deux milieux, après quoi on observe un très haut pic de T<sub>3</sub> pour les poissons venant de l'échelle (la concentration moyenne est de 1,052 ng/ml). Un léger pic est observé début mai dans la nasse. Ensuite, la concentration en T<sub>3</sub> diminue dans les deux milieux. De la fin mai et durant les mois d'été, la concentration plasmatique augmente régulièrement pour atteindre un pic très élevé de 1,527 ng/ml le 25 août, les migrations automnales ayant déjà repris dans l'échelle.

L'ANOVA 1 (annexe 9.15) révèle un effet hautement significatif du temps sur la concentration en T<sub>3</sub> pour les poissons provenant de l'échelle, et un effet non significatif pour les poissons capturés dans la nasse. Les moyennes des teneurs en T<sub>3</sub> ne sont donc pas significativement différentes pour les poissons capturés dans la nasse, pour la période considérée.

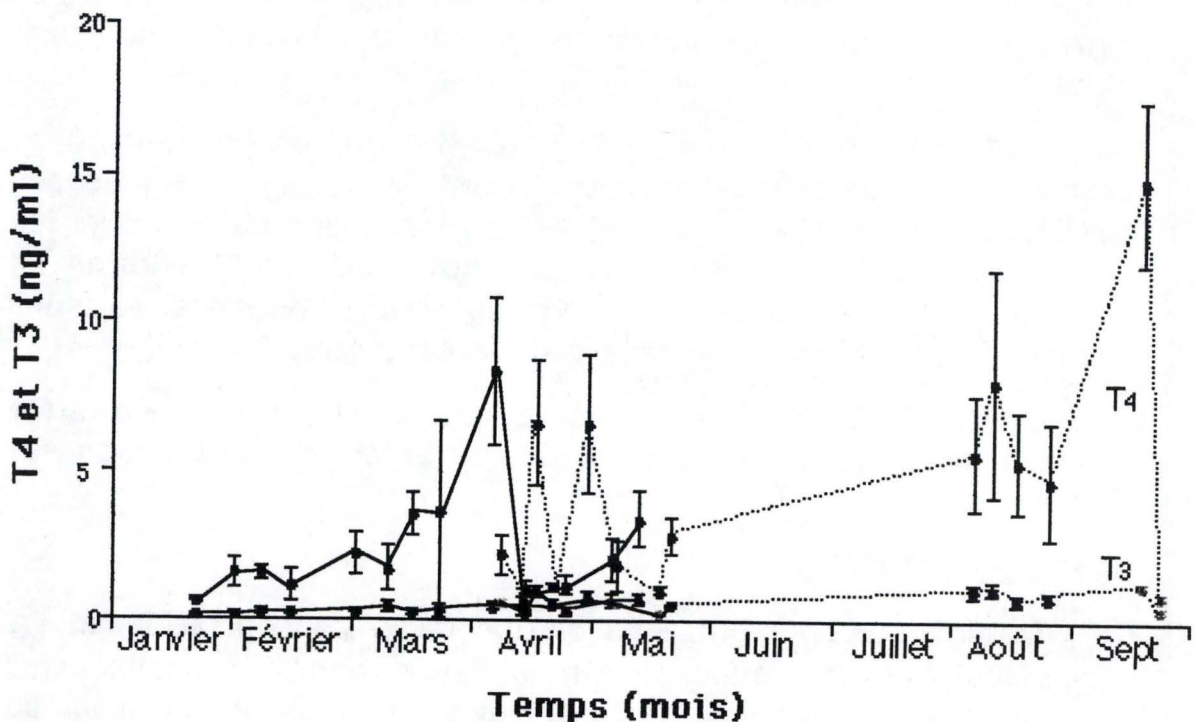
L'ANOVA 2 (annexe 9.16), quant à elle, révèle un effet hautement significatif du temps, du lieu et de leur interaction sur la concentration en T<sub>3</sub>.

##### Chez les mâles

La figure 9.16 montre l'évolution de la concentration en T<sub>3</sub> chez les gardons mâles. On observe dans la nasse une augmentation progressive de la teneur plasmatique en T<sub>3</sub> jusqu'au mois de mars où se trouve un premier pic (0,469 ng/ml) suivi



**Figure 9.17 :** Evolution de la concentration moyenne en triiodothyronine (T3) et en thyroxine (T4) chez les gardons femelles capturés dans la nasse (\_\_\_) et l'échelle de Tailfer (.....) pendant la période de janvier à septembre 1992 (au-dessus de chaque erreur standard est inscrit le nombre de poissons pris en compte quand le nombre habituel de 8 femelles n'a pu être respecté).



**Figure 9.18 :** Evolution de la concentration moyenne en triiodothyronine (T3) et en thyroxine (T4) chez les gardons mâles capturés dans la nasse (\_\_\_) et l'échelle de Tailfer (.....) pendant la période de janvier à septembre 1992 (au-dessus de chaque erreur standard est inscrit le nombre de poissons pris en compte quand le nombre habituel de 5 mâles n'a pu être respecté).

d'une diminution (0,291 ng/ml). Un second pic a lieu le 6 avril (0,498 ng/ml) et un troisième, le plus important, le 13 mai (0,721 ng/ml).

Dans l'échelle, on distingue deux pics, l'un mi-avril (0,985 ng/ml) et l'autre début mai (0,851 ng/ml), lors de la période de reproduction. Les premiers gardons mâles, capturés dans l'échelle début avril, ont déjà une concentration moyenne en T<sub>3</sub> élevée (0,601 ng/ml). Le manque de données concernant les mois de juin et de juillet ne nous permet pas de savoir comment évolue cette hormone durant cette période. Toutefois, un pic important est observé début août (1,096 ng/ml) et suivi d'une diminution importante. Il précède le pic maximum (de 1,297 ng/ml) observé le 14 septembre dans l'échelle.

L'ANOVA 1 révèle un effet hautement significatif du temps sur les concentrations en T<sub>3</sub> des poissons venant de l'échelle. Tandis que dans la nasse, une même analyse nous indique que les moyennes des concentrations en T<sub>3</sub> au cours du temps ne sont pas significativement différentes (annexe 9.17).

#### 9.4.4. Evolution de la concentration en thyroxine (T<sub>4</sub>) et en triiodothyronine (T<sub>3</sub>)

##### Chez les femelles

La figure 9.17 montre l'évolution de la concentration en T<sub>3</sub> et en T<sub>4</sub> au cours du temps pour les gardons femelles allant dans la noue et de l'échelle pendant les mois de janvier à septembre.

La concentration plasmatique moyenne en T<sub>4</sub> est toujours supérieure à la concentration plasmatique moyenne de T<sub>3</sub>. La différence est plus importante dans l'échelle que dans la noue. Lorsque la concentration en T<sub>4</sub> augmente ou diminue, la concentration en T<sub>3</sub> suit le même profil (ex : pic de T<sub>3</sub> et T<sub>4</sub> le 2 septembre). Ce qui peut être expliqué par le fait que la T<sub>4</sub> soit le précurseur de la T<sub>3</sub>.

##### Chez les mâles

La figure 9.18 illustre l'évolution des concentrations des hormones thyroïdiennes au cours du temps chez les mâles provenant de la nasse et de l'échelle.

A. Date	T3 matin (ng/ml)		T3 soir (ng/ml)	
	femelles	mâles	femelles	mâles
14 avril	0,218	0,298	0,415	0,50
21 avril	0,966	0,564	0,474	0,384
30 avril	0,879	0,810	0,519	0,991

B Date	T <sub>4</sub> matin (ng/ml)		T <sub>4</sub> soir (ng/ml)	
	femelles	mâles	femelles	mâles
14 avril	0,684	1,09	2,07	2,607
21 avril	1,304	1,133	2,049	1,014
30 avril	5,719	6,645	5,312	6,679

Tableau 9.3: comparaison des concentrations moyennes en (T3) entre les gardons femelles et mâles capturés le matin et ceux capturés vers 17 heures. (A)

(B) comparaison des concentrations moyennes en thyronie (T4-) entre les gardons femelles et mâles capturés le matin et ceux capturés vers 17 heures dans l'échelle.

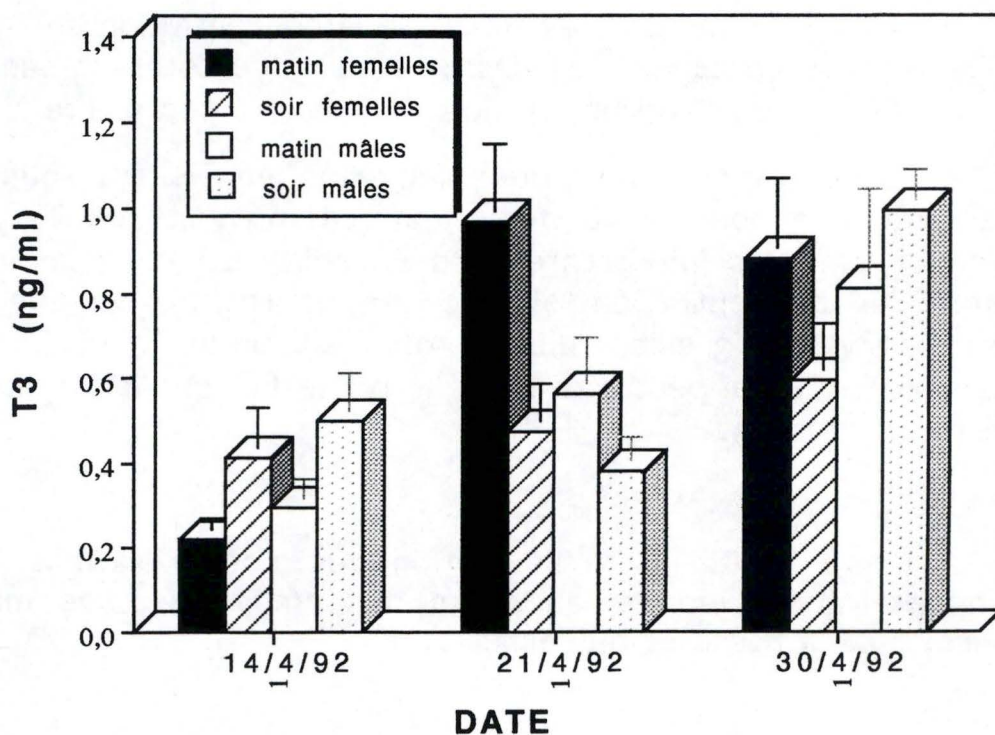


Figure 9.19 : Concentration moyenne en triiodothyronine (T3) chez les gardons mâles et femelles capturés dans l'échelle de Tailfer (.....) les 14, 21 et 30 avril 1992 au matin et au soir.

Chez ceux-ci, la concentration plasmatique en T4 est également supérieure à celle de T3 durant toute l'année. Au mois de septembre la concentration en T4 est presque 3 fois supérieure à celle de la T3.

#### 9.4.5. Evolution journalière de la concentration moyenne en T3 et T4

Le tableau 9.3 indique quelles sont les concentrations moyennes le matin et le soir de T3 et de T4 pour les trois dates considérées.

##### 9.4.5.1. Evolution journalière de T3

La figure 9.19 montre comment évolue la concentration moyenne en T3 lors d'une journée.

Trois dates sont considérées. Ces résultats tiennent compte des poissons prélevés le 14, le 21 et le 30 avril dans l'échelle. Rappelons que les poissons ont été capturés le matin vers 8h et le soir vers 17H.

Concernant les femelles, on observe que le 21 et le 30 avril, la concentration moyenne en T3 est nettement plus élevée le matin que le soir. L'analyse de la variance à deux critères de classification fixe (ANOVA 2) révèle un effet hautement significatif du temps et de l'heure sur la concentration moyenne en T3 (annexe 9.20).

Tandis que chez les gardons mâles capturés dans l'échelle durant ces trois jours, l'ANOVA 2 (annexe 9.20) révèle un effet hautement significatif du temps mais non significatif de l'heure sur la concentration en T3 plasmatique. En effet, le 14 et le 30 avril, les fortes concentrations sont observées le soir tandis qu'on observe l'inverse le 21 avril.

##### 9.4.5.2. Evolution journalière de T4

L'évolution journalière de la concentration plasmatique moyenne en thyroxine (T4) est montrée par la figure 9.20.

Concernant les gardons femelles, les moyennes des concentrations en T4 le matin et le soir sont non significativement différentes. En effet, l'analyse de la variance (ANOVA 2) révèle un effet non significatif de l'heure sur la

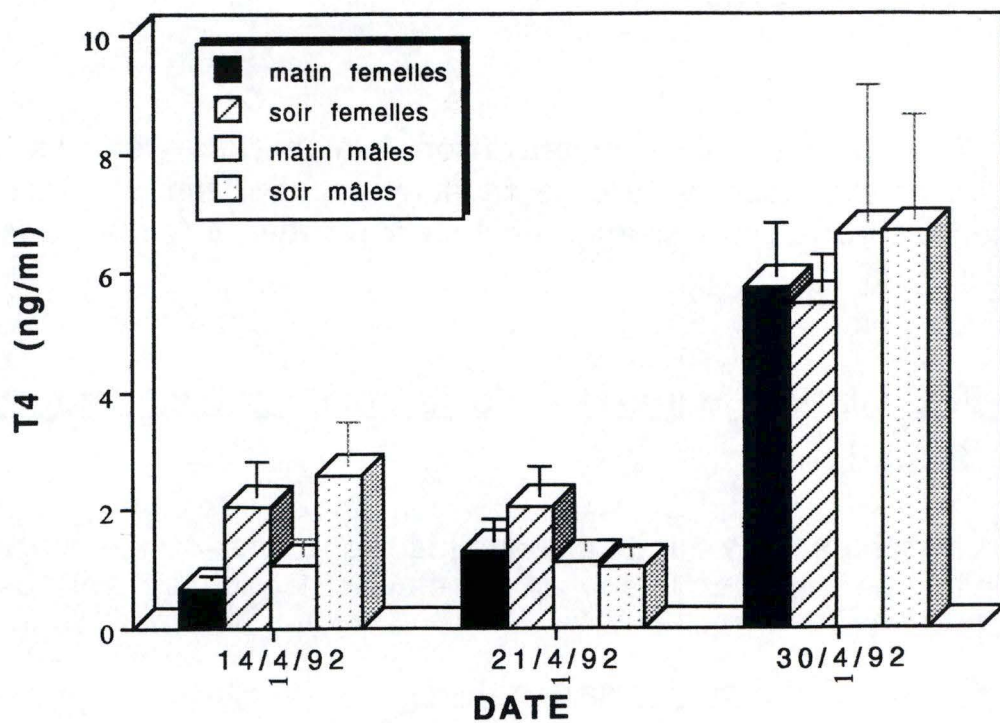


Figure 9.20: Concentration moyenne en thyroxine (T4) chez les gardons mâles et femelles capturés matin et soir dans l'échelle de Tailfer (.....) les 14, 21 et 30 avril 1992.

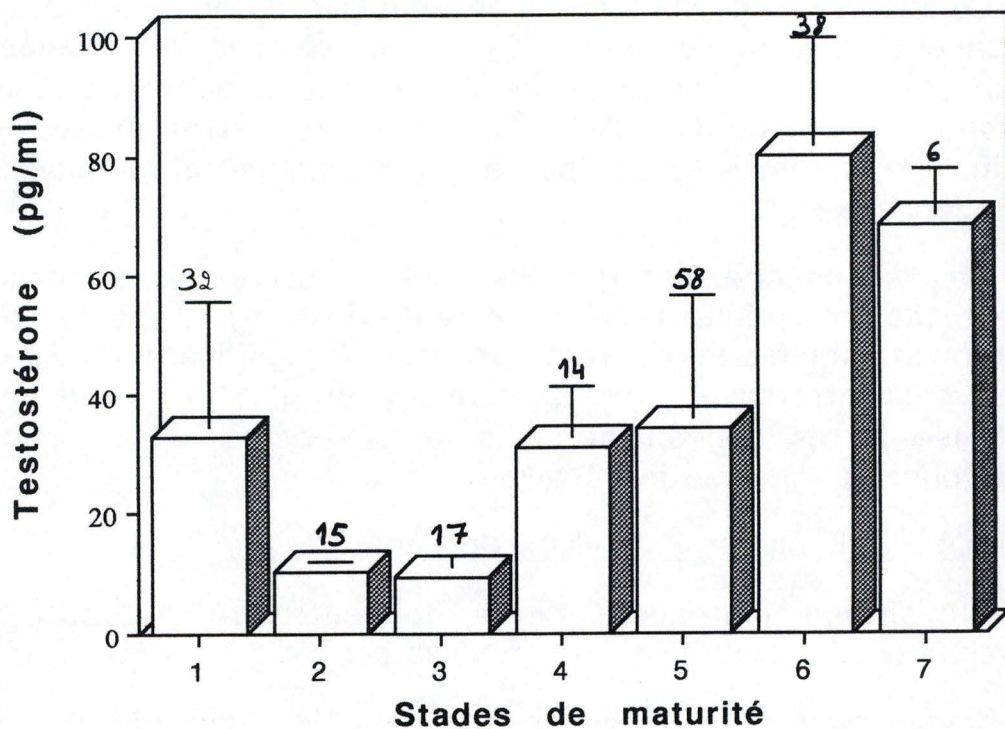


Figure 9.21 : Evolution de la concentration moyenne en testostérone en fonction des stades de maturité ovocytaire (au-

concentration moyenne en T4. Cette ANOVA révèle cependant toujours un effet hautement significatif du temps sur cette concentration (annexe 9.20).

Pour les mâles, les valeurs des concentrations moyennes en T4 sont semblables pour le matin et le soir, et ce le 14 et 30 avril. Ceci est confirmé par l'ANOVA 2 qui révèle un effet non significatif de l'heure mais hautement significatif du temps sur la concentration moyenne en T4 chez les mâles.

## 9.5. Evolution des sécrétions hormonales en fonction des stades de maturité

### 9.5.1. La testostérone

La figure 9.21 montre l'évolution de la testostérone en fonction des stades de maturité chez les poissons provenant de la nasse, de l'échelle et de la Meuse. Au stade 1, la concentration moyenne en testostérone est de 36 pg/ml. Durant la prévitellogenèse, la concentration en testostérone est faible (concentration moyenne = 9,9 pg/ml). Elle augmente durant le début de la vitellogenèse (concentration moyenne = 31 pg/ml). En fin de vitellogenèse, cette concentration s'accroît de façon significative (79,7 pg/ml) et reste à une valeur élevée lors de l'éclatement du noyau (ou la GVBD où la concentration moyenne = 68 pg/ml).

### 9.5.2. La 17 $\alpha$ -hydroxy-20 $\beta$ -dihydroprogestérone

La figure 9.22 présente l'évolution de la 17 $\alpha$ -20 $\beta$ DHP en fonction des stades de maturité. La concentration, déjà élevée au stade 3 (2473 pg/ml), augmente encore au stade 4 (5037 pg/ml) pour atteindre une valeur très élevée aux stades 5 et 6 (respectivement 7503 pg/ml et 7146 pg/ml). Elle diminue au stade 7 (stade de maturation finale). Cette valeur ne prend en considération que quelques individus par rapport aux autres stades considérés.



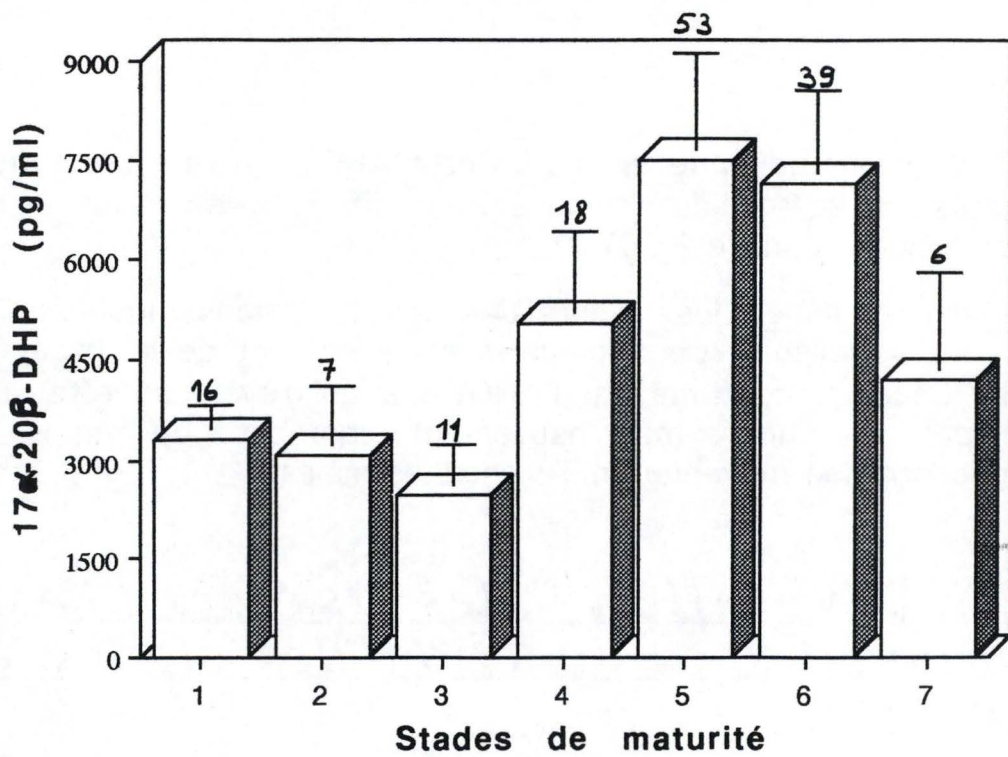


Figure 9.22 : Evolution de la concentration moyenne en  $17\alpha$ -hydroxy- $20\beta$ -dihydroprogestérone ( $17\alpha$ - $20\beta$ DHP) en fonction des stades de maturité ovocytaire (au-dessus de chaque erreur standard est inscrit le nombre de poissons pris en compte).

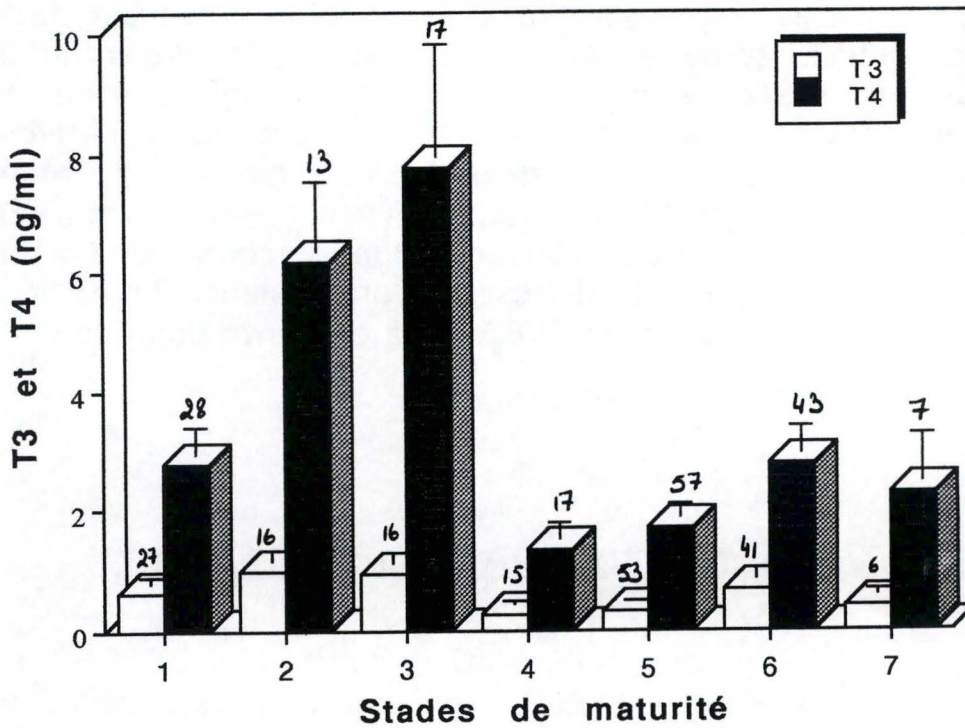


Figure 9.23 : Evolution de la concentration moyenne en thyroxine (T4) et en triiodothyronine (T3) en fonction des stades de maturité ovocytaire (au-dessus de chaque erreur standard est inscrit le nombre de poissons pris en compte)

### 9.5.3. Les hormones thyroïdiennes

La figure 9.23 montre l'évolution de la thyroxine (T<sub>4</sub>) et de la triiodothyronine (T<sub>3</sub>) en fonction des stades de maturité chez les poissons provenant de la noue, de l'échelle et de la Meuse.

L'évolution de la T<sub>4</sub> est semblable à celle de la T<sub>3</sub>, les concentrations des deux hormones étant très différentes. Pendant la vitellogenèse, la concentration en T<sub>4</sub> augmente progressivement pour atteindre un maximum de 7,8 ng/ml au stade 3. La T<sub>3</sub> augmente peu durant ces trois premiers stades mais est aussi maximale pendant cette prévitellogenèse (0,98 ng/ml au stade 2). Une chute significative de ces hormones est observée durant la vitellogenèse (1,34 ng/ml pour la T<sub>4</sub> et 0,28 ng/ml pour la T<sub>3</sub>). Cette concentration a toutefois légèrement augmenté en fin de vitellogenèse (2,30 ng/ml pour la T<sub>4</sub> et 0,42 ng/ml pour la T<sub>3</sub>).

## Chapitre 10 : Interprétation des résultats et discussion des résultats

Nos résultats, en accord avec plusieurs auteurs, (Goldspink, 1976, L'Abée-Lund, 1985 et 1987, Vollestad et al., 1987, Fasol, 1991, Projet saumon 2000, 1989, 1990, 1991, 1992) montrent l'existence chez le gardon (*Rutilus rutilus*) de deux pics de migration dans la Meuse. Une migration importante a eu lieu dans la noue et dans l'échelle durant la saison de reproduction. La migration du gardon s'est interrompue du 24 mai au 7 juillet. La migration estivale et automnale commence alors dans l'échelle.

Les différents facteurs considérés, les paramètres morphologiques et les concentrations plasmatiques des hormones étudiées varient différemment suivant le lieu où l'on observe la migration et la date où s'effectue cette migration.

Le cycle de reproduction du gardon est divisé en quatre saisons a) la saison de pré-reproduction (de janvier à avril), b) la saison de reproduction (en mai), c) la saison de post-reproduction (juin et juillet) et le début de la saison de recrudescence gonadale (de août à décembre) (Jafri, 1990).

Lors des premiers prélèvements, réalisés dans la noue uniquement, aucun poisson ne remonte l'échelle, nous nous trouvons dans la saison de pré-reproduction du gardon. A cette époque, les températures sont encore peu élevées dans la noue, les individus ne sont pas encore matures, leur IGS est encore peu élevé mais augmente et le développement de leurs gonades commence. L'évolution de leurs facteurs de condition va également dans ce sens. Ces poissons ont pourtant déjà une motivation pour migrer dans la noue. Des pics de migration bien marqués mais faibles en durée sont observés. Le taux de testostérone est faible chez ces individus qui migrent, la concentration en  $17\alpha$ - $20\beta$ DHP, elle, augmente légèrement.

Les concentrations plasmatiques en T3 et T4 sont également faibles pour les mois de janvier et février.

Durant les mois de janvier et février, aucune hormone ne semble influencer la migration des premiers gardons qui arrivent pourtant déjà dans la noue. Début janvier, les premiers individus entrant dans la noue sont beaucoup plus petits et ont un poids beaucoup plus faible que les géniteurs de la mi-mars. Ces premiers individus sont plus jeunes. Ces premiers jeunes géniteurs sont peut-être les premiers à retrouver, à rechercher un site de frai.

Fin mars, on observe une nette diminution du nombre d'individus entrant dans la noue et ces quelques individus qui y entrent sont bien loin de la maturité, leur IGS est très faible. On voit une diminution de leur concentration en testostérone. Mais durant cette période, le débit de la Meuse est très élevé, deux pics sont observés fin mars. Ce facteur abiotique peut, en effet, intervenir en empêchant les individus les plus matures de migrer vers la noue. Ceux-ci préfèrent peut-être se protéger plutôt que de dépenser l'énergie à nager contre ce fort débit. D'un autre point de vue, le fait d'entrer dans la noue peut aussi être une façon de se protéger du fort débit. La T4 est plus élevée à ce moment pour les individus entrant dans la noue vers la mi-mars. Des concentrations élevées d'hormones thyroïdiennes aux débits plus forts sont une conséquence probable de l'augmentation de l'activité motrice associée à une plus grande vitesse de courant (Youngson, 1992).

Dès le début avril, quelques mâles et femelles précoces sont observés dans l'échelle. Des individus au même stade de maturité sont observés dans la noue et la Meuse (stade 5). Les trois milieux sont considérés durant la période de reproduction. Des phénomènes sont semblables dans les trois milieux : des variations importantes du poids de l'ovaire, traduisant l'accroissement progressif de la taille des ovocytes. L'IGS toujours plus faible chez les mâles que chez les femelles (développement plus important des ovaires) présente des variations individuelles et celles-ci sont d'autant plus prononcées qu'on se trouve en période de reproduction.

Des différences chronologiques sont observées dans le moment de la maturité et de la ponte pour les individus allant vers la noue ou présents dans l'échelle. Les poissons venant de Meuse ont souvent les profils parallèles à ceux migrant vers la noue mais différents de ceux des poissons remontant l'échelle.

Les poissons qui migrent vers la noue aux mois d'avril et de mai sont des géniteurs prêts à s'y reproduire. La période de reproduction s'étale sur les quinze premiers jours de mai, quand

l'eau atteint une température minimale de 12°C. A cette époque, les mâles et les femelles sont mûrs. L'IGS des femelles s'élève fortement à ce moment, puis, tout comme dans la Meuse, décroît brutalement dès que la ponte a eu lieu. Celle-ci se produit de façon synchronisée et le frai se concentre sur une très courte période (8 à 10 jours). Les mâles sont prêts à frayer 15 jours avant les femelles. Leur IGS diminue aussi brutalement fin mai dans la noue et la Meuse. Dans la noue, chez le gardon, tous les ovocytes ovulent en même temps, entraînant une ponte unique. Le taux de testostérone des gardons est corrélé aux IGS. Il est maximal en mai, et ce, quand les poissons sont aux stades de maturité 6 et 7. Ce stéroïde coïncide avec la période de reproduction mais peu avec le pic de migration (Kobayashi et al, 1986). La concentration en testostérone est souvent étudiée en parallèle avec l'évolution de la concentration en oestradiol en circulation. Ceci n'est pas possible dans notre cas.

De nombreux travaux ont montré que c'était la 17 $\alpha$ -hydroxy-20 $\beta$ -dihydroprogesterone produite par l'enveloppe folliculaire des ovocytes en réponse à la GtH<sub>2</sub> qui était impliquée dans le processus de maturation final (*Onchorynchus rhodulus* (Young et al, 1983), *Carassius auratus* (Kagawa et al, 1983)).

Nos résultats concernant la 17 $\alpha$ -20 $\beta$ DHP sont à prendre avec précaution. En effet, dans nos coupes, on n'a pas pu observer de stade de maturation finale. On ne sait donc situer avec précision le moment où le pic de 17 $\alpha$ -20 $\beta$ DHP devrait être observé puisque celui-ci est très bref. Les dates des prélèvements dans la noue sont peut-être trop espacées, ce qui nous a empêché de détecter le très brusque pic de 17 $\alpha$ -20 $\beta$ DHP. Ici encore, une comparaison parallèle avec l'oestradiol semble utile. Les concentrations en hormones thyroïdiennes sont maximales lorsque les poissons sont au stade de prévitellogenèse. Elles sont peu présentes chez les poissons sexuellement matures. Chez les mâles de la noue, la teneur plasmatique en T<sub>4</sub> diminue fortement le 15 avril, alors qu'ils deviennent spermiantes.

Durant les périodes de reproduction et leur migration dans la noue, les poissons se nourrissent peu et l'énergie va en grande partie vers les gonades. L'état de nutrition influence la production de T<sub>3</sub>. Des hauts niveaux d'oestradiol durant la vitellogenèse inhibent probablement la production de T<sub>3</sub>, mais des plus modestes concentrations en T<sub>3</sub> peuvent augmenter la fonction de la thyroïde (Eales, 1989). Des conditions anaboliques semblent augmenter la production des hormones

thyroïdiennes mais des conditions cataboliques semblent diminuer la production de T3 (Eales et al, 1989).

Lors de la reproduction, les poissons utilisent leur énergie pour le développement des gonades. Aussi, leur énergie est dégradée au profit des gonades mais au détriment de la croissance corporelle et musculaire. Leur IGS est élevé.

En outre, dès que la ponte est terminée, on n'observe que quelques rares individus passant dans la noue. Les individus migrant dans la noue sont donc bien des géniteurs. Ils y viennent, peut-être en rapport avec un phénomène de homing, uniquement pour trouver un site favorable pour frayer (L'Abée-Lund et al, 1985).

Mattheuws (1981) a également observé des différences chronologiques dans le moment de la ponte, une accélération du cycle de reproduction en aval de la centrale de Tihange par rapport à l'amont.

Les poissons migrent également dans l'échelle pendant la période de reproduction et en quantité plus abondante que dans la noue, ces poissons ont des caractéristiques différentes de celles des poissons migrant à la même époque vers la noue. Le développement des ovaires et l'IGS des poissons sont moins élevés et diminuent plus lentement, progressivement de mi-avril à la fin juin pour les femelles. Ces poissons doivent passer le barrage, via l'échelle. Celui-ci isole les populations piscicoles les unes des autres. Les poissons qui sont dans l'échelle ont un IGS plus faible que ceux qui migrent vers la noue. Ceux allant dans la noue y vont pour se reproduire, alors que les poissons présents dans l'échelle y passent peut-être afin de se reproduire plus tard dans le bief supérieur. Ces poissons de l'échelle ne pondent, vu les coupes histologiques, pas plus tôt que ceux de la noue. La ponte pourrait expliquer le faible IGS, quand ils viennent dans l'échelle au mois d'avril. Ceci n'est pas confirmé par nos coupes histologiques. La diminution de l'IGS a déjà lieu vers le 15 avril pour les femelles de l'échelle. Celles-ci ne pondent pas toutes en même temps. Elles sont au stade de maturité 5 dans les échelles à cette époque. Pourtant, il est étonnant de constater que leur teneur en  $17\alpha$ - $20\beta$ DHP est très faible et qu'elle augmente à la mi-mai où elle atteint un pic. La testostérone est plus élevée pour les poissons dans les échelles. On sait qu'elle est un précurseur de l'oestradiol. La testostérone augmente toutefois dans les trois milieux, étant bien plus impliquée dans la reproduction que dans le phénomène de migration.

Chez les gardons femelles et mâles, on observe 2 pics de T4 et T3 lors de la période de reproduction le 14 avril qui coïncide avec la date où on observe le pic de 4200 individus remontant l'échelle. L'hormone thyroïdienne n'agit pas directement comme un stimulus externe, mais agit sur le SNC ou sur les organes des sens en augmentant la susceptibilité du poisson à réagir à des stimuli externes et de là augmente l'activité locomotrice (Liley, 1962). La température qui augmente en mai semble être un stimulus à la libération des hormones thyroïdiennes. Les hormones thyroïdiennes élevées semblent augmenter l'activité de nage des poissons qui allouent de l'énergie à la migration dans l'échelle mais également au développement de leurs gonades (Matty, 1985, Tsukamoto, 1988). La fin de la migration de reproduction a lieu à la même date, fin mai, pour les poissons de l'échelle et également pour ceux qui viennent frayer dans la noue. C'est donc un facteur commun qui attire les poissons.

Après les fortes remontées dans l'échelle et la noue au printemps, une période sans migration est observée. On pourrait en déduire que pour les gardons migrant en bancs, un certain laps de temps est nécessaire après une remontée importante pour reconstituer un groupe de migration. Outre leur action spécifique sur le comportement et dans le processus de vitellogenèse, les stéroïdes sexuels exercent une action inhibitrice sur l'hypophyse et l'hypothalamus. Ils diminueront leur taux de production via ce feed-back. L'hypophyse qui produit des gonadotrophines (GTH) qui induit la production des stéroïdes sera donc inhibée par le feed-back (voir cours de reproduction de poissons). Lors de ce dernier, il y aura régression gonadale et aussi arrêt de la période de migration de reproduction vers les noues mais également dans les échelles.

Durant les mois d'été et jusqu'à la fin des expériences, les stéroïdes sexuels resteront, pour les poissons de l'échelle, en faible concentration. Ceux-ci reliés à la reproduction n'influencent donc pas la migration estivale et hivernale dans les échelles. Ces poissons ont durant ces mois un stade de maturité peu élevé, en corrélation avec une faible concentration plasmatique en testostérone et  $17\alpha$ - $20\beta$ DHP.

Les migrations estivales que nous avons observées débutent surtout début août, où un pic de 450 individus est relevé dans l'échelle. Trois possibilités pour ces migrations estivales : éviter les prédateurs, trouver des conditions de nourriture plus favorables ou migration suite à des mouvements au hasard (L'Abée-Lund et al., 1987).

Ces migrations d'alimentation ont lieu quand la température diminue déjà et que le débit est élevé. Le nombre d'individus qui migrent à cette époque est nettement moindre par rapport à ceux qui migrent durant la période de reproduction. Ceci peut être relié à ces facteurs abiotiques, le débit élevé du mois de juillet pourrait empêcher les plus petits poissons de migrer pour se nourrir.

Le nombre d'individus est moindre mais ceux-ci ont une concentration plasmatique très élevée en hormones thyroïdiennes. Chez le ayu, l'hyperfonction de la thyroïde a lieu juste avant la migration (Tskamoto, 1988). Lors de cette migration estivale, les gardons sont en début de la recrudescence des gonades. A ce moment, les hormones thyroïdiennes sont à leur plus hautes concentrations (Cyr et al., 1988).

L'été représente la période où la température et l'activité d'alimentation sont maximales. Les hormones thyroïdiennes participent en été à l'activation du métabolisme associé à une rapide assimilation d'aliments et à la croissance somatique. Elles jouent un rôle lors du "switch" de l'utilisation d'énergie pour les ovaires vers la croissance somatique (McKenzie, 1989). Et également un rôle prépondérant pour les individus qui migreront dans l'échelle lors de ce pic hormonal.



## Résumé, conclusions et perspectives

L'objectif de ce travail était d'étudier l'évolution de quelques stéroïdes sexuels et des hormones thyroïdiennes lors de la migration du gardon. Principalement lors de sa migration estivale qui n'est pas liée à la reproduction. Ceci doit être fait en comparant trois milieux.

Pour atteindre notre but, nous avons d'abord fait la synthèse des connaissances actuelles sur les migrations des poissons, en nous basant surtout sur les études concernant les cyprinidés. Celles-ci sont peu nombreuses.

Dans un second temps, nous avons repris les connaissances concernant la synthèse des hormones thyroïdiennes et des stéroïdes sexuels, en essayant d'avoir un maximum d'informations sur leur influence lors de la migration des cyprinidés et autres espèces.

La migration du poisson est un phénomène complexe. Il affecte différemment les poissons de différentes espèces. Au sein d'une même espèce, des distinctions se manifestent entre les individus d'âge et de sexe différents, mais aussi en fonction des saisons et des besoins physiologiques des poissons. Des migrations de reproduction semblent courantes et constantes tandis que des migrations d'alimentation, d'hivernage,... sont beaucoup plus variées d'une espèce à l'autre.

De nombreux obstacles gênent les migrants dans leur remontée. Heureusement, certaines structures ont été installées pour réduire ces derniers.

L'intervention des hormones thyroïdiennes est frappante dans la migration des poissons. Leur taux plasmatique est fortement influencé par les conditions environnementales et les stéroïdes sexuels. Ceux-ci, qui interviennent plus dans le

phénomène de reproduction que dans la migration, sont également influencés par les hormones thyroïdiennes.

Nous nous sommes attachés, au cours de la partie expérimentale de ce travail, à dégager les relations existant entre différentes hormones et les migrations du gardon vers la noue, vers l'échelle et dans la Meuse. Et surtout, nous nous sommes attachés à déterminer en quoi leur influence est différente lors des migrations de reproduction et celles qui ont lieu hors de cette période de reproduction.

Les migrations vers la noue sont fortement liées à la reproduction. Les géniteurs y migrent en grande quantité lors de la période de reproduction pour y trouver un lieu de protection, de refuge pour frayer. Quand la ponte a lieu, les poissons ne migrent plus vers la noue.

Lors de cette migration de reproduction, les stéroïdes sexuels ont des taux plasmatiques élevés, tandis que les hormones thyroïdiennes sont en faibles concentrations.

Des poissons se retrouvent dans l'échelle pendant deux périodes de l'année. Une première migration aura lieu lors de la période de reproduction. C'est alors que migreront des poissons peu matures qui iront probablement se reproduire plus tard dans le bief supérieur. La ponte n'a pas lieu pour toutes les femelles en même temps. Les hormones thyroïdiennes interviennent plus durant cette période pour les poissons de l'échelle que pour ceux allant vers la noue.

La deuxième migration des poissons allant dans l'échelle a lieu en été. Celle-ci semble être fortement influencée par les hormones thyroïdiennes, mais peu par les stéroïdes sexuels. Cette migration a, semble-t-il, un but alimentaire. Les poissons se déplacent en quantités beaucoup plus faibles que lors de la reproduction, pour trouver un meilleur environnement.

Il serait intéressant de poursuivre les recherches en approfondissant certains points qui n'ont pas été totalement exploités. Une étude, prenant compte de l'oestradiol et de la GtH permettrait d'approfondir la connaissance des relations existant entre les différentes hormones et de les relier avec le phénomène de migration observé.

Des relevés plus réguliers et plus nombreux dans la Meuse seraient intéressants pour pouvoir comparer les poissons se

trouvant dans la Meuse et ceux de l'échelle lors de la migration estivale.

De la même façon, une étude concernant leur alimentation et la distribution de leurs proies lors de la migration estivale nous donnerait d'avantage de preuves ou infirmerait que cette migration estivale est une migration d'alimentation.

Un marquage des poissons afin de les suivre durant leur migration pourrait permettre de mieux comprendre pourquoi ils migrent dans l'échelle et où ils vont se reproduire en mai, ce qui permettrait également de mieux comprendre la migration estivale.

Concernant les hormones thyroïdiennes et stéroïdes sexuels, un cycle de 24 heures avec prises de sangs régulières pourrait nous informer de leur concentrations plasmatiques journalières.

Les prolongements de la période d'observation sur une durée supérieure à un an apporteraient de toute façon des renseignements très utiles en confirmant ou en infirmant les différentes hypothèses émises à la suite de cette étude.

# Bibliographie

AIDA, K., 1988. A review of plasma hormone changes during ovulation in cyprinid fishes. *Aquaculture*, 74, pp. 11-21.

ARNOLD, G.P., 1974. Movements of fish in relation to water currents. *Biological reviews*, 50, pp. 55-78.

BARAS, E., 1992. Contribution à l'étude des stratégies d'occupation du temps et de l'espace chez un poisson téléostéen dulcicole, le barbeau fluviatile, *Barbus barbus* (L.). *Dissertation présentée en vue de l'obtention du grade de Docteur en sciences*, ULG, Liège (inédit).

BARRINGTON, E.J.W., 1963. The Endocrine Glands of the Pharynx (continued). In: *An introduction to general and comparative endocrinology*, Clarendon Press - Oxford, pp. 191-211.

BIGAWA, S., 1991. La composition de la nourriture peut influencer de manière différente le taux des hormones thyroïdiennes dans le sang chez les poissons téléostéens. *Thèse annexe présentée en vue de l'obtention du grade de Docteur en Sciences*, K.U.L., Limburgs Universitair Centrum, Leuven, 8 p.

BRETT, J.R., and GROVES, T.D.D., 1979. Physical energetics. In : *Fish physiology*, vol. III. Eds. W.S. HOAR, D.J. RANDALL, J.R. BRETT. Acad. Press, N.Y., pp. 277-371.

BROMAGE, N.R., WHITEHEAD, C. and BRETON, B., 1982. Relationships between Serum Levels of Gonadotropin, Oestradiol-17 $\beta$ , and Vitellogenin in the Control of Ovarian Development in the Rainbow Trout. *Gen. Comp. endocrinol.*, 47, pp. 366-376.

BYAMUNGU, N., CORNEILLIE, S., MOL, K., DARRAS, V., and KÜHN, E.R., 1990. Stimulation of thyroid function by several pituitary hormones results in an increase in plasma thyroxine and reverse triiodothyronine in Tilapia (*Tilapia nilotica*). *Gen. Comp. Endocrinol.* , 80, pp. 33-40.

CHAKRABORTI, P., RAKSHIT, D.K., and BHATTACHARYA, S., 1983. Influence of season, gonadotropins, and gonadal hormones on the thyroid activity of freshwater perch. *Can. J. Zool.*, 61, pp. 359-364.

CHANG, C.F. and YUEH, W.S., 1990. Annual cycle of gonadal histology and steroid profiles in the juvenile males and adult feales of the protandrous black porgy. *Acanthopagrus sclegeli*. *Aquaculture*, 91, pp. 179-196.

COWX, I.G., 1988. Distribution and variation in the growth of roach, *Rutilus rutilus*, and dace, *Leuciscus leuciscus*, in a river catchment in south-west England. *J. Fish Biol.*, 33, pp. 59-72.

CYR, D.G., BROMAGE, N.R., DUSTON, J., and EALES, J.G., 1988. Seasonaal patterns in serum levels of thyroid hormones and sex steroids in relation to photoperiod-induced changes in spawning time in rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 69, pp. 217-225.

CYR, D.G., MacLATCHY, D.L., and EALES, J.G. ,1988. The influence of short-term  $17\beta$ -estradiol treatment on plasma  $T_3$  levels and in  $T_4$  5'-monodeiodinase activity in immature rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 69, pp. 431-438.

CYR, D.G. and EALES, J.G., 1988. In vitro effects of thyroid hormones on gonadotropin-induced estradiol- $17\beta$  secretion by ovarian follicles of rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *Gen. Comp. Endocrinol.* , 69, pp. 80-87.

CYR, D.G. and EALES, J.G., 1990. Influence of short-term treatment on plasma thyroid hormone kinetics in rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *J. Fish Biol.*, 36, pp. 391-400.

DELVINGT, W., 1988. La gestion piscicole, pp. 97-106, In : *Micha et Pilette, Acte du Colloque tenu à Namur les 3 et 4 novembre 1988.*

DERYCK F., 1991. Etude comparée (facteur abiotiques et biotiques) et intérêt écologique de deux bras morts de la Meuse: la mare du Colebi et la mare de Tailfer. Mém. Lic. Sci. Zool., FUNDP, 87p. (Inédit).

DESCY J.P. et SERVAIS P., 1988. La végétation aquatique et le bactérioplancton, pp.39-49, In: *Micha et Pilette, Acte du Colloque tenu à Namur les 3 et 4 novembre 1988: l'impact de l'homme sur l'écosystème Meuse*, Presses Universitaires de Namur, 140 p.

DIDIER, J., 1990. Essais d'évaluation de la dynamique de population de deux espèces abondantes en haute-Meuse : le gardon (*Rutilus rutilus*) et la perche (*Perca fluviatilis*). Mém. Lic. Sci. Zool., FUNDP, Namur, pp. 73.

DINGLE, H., 1980. Migration in Fishes. In: *Animal migration, orientation and navigation*. Eds. Sidney, A., Gauthreaux, Jr., Acad. press, South Carolina , pp. 38-51.

DOYON, J.F., HUDON, C., MORIN, R. et WHORISKEY Jr., F.G., 1991. Bénéfices à court terme des mouvements anadromes saisonniers pour une population d'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*) du Nouveau Québec. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 48, pp. 2212-2222.

DYE, H.M., SUMPTER, J.P., FAGERLUND, U.H.M. and DONALDSON, E.M., 1986. Changes in reproductive parameters during the spawning migration of pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha*. *J. Fish Biol.*, 29, pp. 167-176.

EALLES, J.G., 1985. The peripheral metabolism of thyroid hormones and regulation of thyroidal status in poikilotherms. *Can. J. Zool.*, 63, pp. 1217-1231.

EALLES, J.G., and MacLATCHY, D.L., 1989. The relationship between T<sub>3</sub> production and energy balance in salmonids and other teleosts. *Fish Physiol. Biochem.* , 7(1-4), pp. 289-293.

FASOL, I., 1991. Incidence des facteurs abiotiques sur la migration du gardon dans l'échelle à poissons de Tailfer en Meuse moyenne supérieure. Mémoire de licence en vue de l'obtention du grade d'ingénieur agronome (orientation des eaux et forêts), 1990-1991. UCL, Louvain-la-Neuve, 138 p. (inédit).

FOK, P., EALES, J.G. and BROWN, S.B., 1990. Determination of 3-5-3'-triiodo-L-thyronine (T<sub>3</sub>) levels in tissues of rainbow trout, *Salmo gairdneri*, and the effect of low pH and aluminium. *Fish Physiol. and Biochem.*, 8(4), pp. 281-290.

FOSTIER, A., JALABERT, B. et TERQUI, M., 1973. Action prédominante d'un dérivé hydroxylé de la progestérone sur la maturation in vitro des ovocytes de la truite arc-en-ciel, *Salmo gairdnerii*. *C.R. Acad. Sc. Paris*, t. 277, pp. 421-424.

FOSTIER, A., JALABERT, B., BILLARD, R., BRETON, B., and ZOHAR, Y., 1983. The gonadal steroids. In : *Fish physiology*, vol. IX, part A, reproduction. Eds. W.S. HOAR, D.J. RANDALL, E.M. DONALDSON. Acad. Press, pp. 277-371.

GANAPATI, S.V., 1973. Ecological problems of man-mades lakes of south India. *Arch. Hydrobiol.*, 71, pp. 363-380.

GILLET, A., 1982. Etude de la croissance du gardon, *Rutilus rutilus*, en amont et en aval de la centrale nucléaire de Tihange : influence des rejets thermiques. *Mém. Ing. Agro.*, UCL, LLN, pp. 115.

GOLDSPINK, C.R., 1976. The return of marked roach (*Rutilus rutilus* L.) to spawning grounds in Tjeukemeer, The Netherlands. *J. Fish Biol.*, 11, pp. 599-603.

GORBMAN, A., 1969. Thyroid function and its control in fishes. In : *Fish physiology*, vol. II, The endocrine system. Eds. W.S. HOAR, D.J. RANDALL. Acad. Press, pp. 241-272.

HARDEN JONES, F.R., 1968. *Fish Migration*. Ed. Edward Arnold Ltd., London, pp. 1-325.

HURLBURT, M. E., 1976. Effects of thyroxine administration on plasma thyroxine levels in the goldfish, *Carassius auratus*. *Can. J. Zool.*, 55, pp. 255-258.

JAFRI, S.I.H., 1990. Gametogenesis in roach, *Rutilus rutilus*. *Pakistan J. Zool.*, 22 (4), pp. 361-377.

KAGAWA, H., YOUNG, G. and NAGAHAMA, Y., 1983. Changes in plasma steroid hormones levels during gonadal maturation in female goldfish, *Carassius auratus*. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, 49 (12), pp. 1783-1787.

KIME, D.E., 1987. The steroids. In : Fundamentals and comparative vertebrate endocrinology. Eds. I. CHESTER-JONES, P.M. INGLETON, and J.G. Phillips, Plenum Press, N.Y., pp. 3-56.

KOBAYASHI, M., KATSUMI, A. and HANYU, I., 1986. Annual Changes in Plasma Levels of Gonadotropin and Steroid Hormones in Goldfish. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, 52 (7), pp. 1153-1158.

KOBAYASHI, M., AIDA, K. and HANYU I., 1989. Involvement of steroid hormones in the preovulatory gonadotropin surge in female goldfish. *Fish Physiol. Biochem.*, 7 (1-4), pp. 141-146.

KOCH, F., WEISER, W. and NIEDERSTÄTTER, H., 1992. Interactive effects of season and temperature on enzyme activities, tissue and whole animal respiration in roach, *Rutilus rutilus*. *Env. Biol. Fish.*, 33, pp. 73-85.

KUHN, E.R., HUYBRECHTS, L., GOVAERTS, F., VERBEECK, E. and OLLEVIER, F., 1986. The Thyroxine-Stimulating Activity is Only Present in the Glycoprotein and Not in the Protein Fraction of a Carp Hypophyseal Homogenate. *Gen. comp. endocrinol.*, 63, pp. 321-327.

L'ABEE-LUND, J.H., and VOLLESTAD L.A., 1985. Homing precision of roach *Rutilus rutilus* in Lake Arängen, Norway. *Env. Biol. Fish.*, 13 (3), pp. 235-239.



L'ABEE-LUND, J.H. and VOLLESTAD, L.A., 1987. Feeding migration of roach, *Rutilus rutilus* L. in Lake Arängen, Norway. *J. Fish Biol.*, 30, pp 349-355.

LAMMENS, E.H.R.R., FRANK-LANDMAN, A., MCGILLAVRY, J. and VLINK, B., 1992. The role of predation and competition in determining the distribution of common bream, roach and white bream in Dutch eutrophic lakes. *Env. Biol. Fish.*, 33, pp. 195-205.

LAMMENS, E.H.R.R. and HOOGENBOEZEM, W., 1991. Diets and feeding behaviour. In : *Cyprinid fishes, systematics, biology and exploitation*. Ed. Ian J. Winfield, Institute of Freshwater Ecology, Windermere Laboratory, Ambleside, Cumbria, UK, pp. 353-373.

LARINIER, M., 1977. In: *Les Passes à poissons*. Ministère de l'agriculture, CTGREF, n° 16, Paris, p.136.

LEATHERLAND, J.F., DOWN, N.E., DONALDSON, E.M., and DYE, H.M., 1989. Changes in plasma thyroid hormone levels in pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha*, in their spawning migration in the Fraser River(Canada). *J. Fish Biol.*, 35, pp. 199-205.

LILEY, N.R., 1969. Gonadal and thyroidal hormones. In: *Fish physiology*. Eds HOAR, W.S., and RANDALL, D.J., vol. III: Reproduction and growth. Bioluminescence, pigments, and poissons, Acad. press, N.Y. and London, pp. 75-95.

LISSITZKY, S., 1978. Les hormones thyroïdiennes. In: *Hormones: aspects fondamentaux et physio-pathologiques*, Ed. Hermann, Paris, pp. 155-198.

MATABARO, B., 1989. Essai d'évaluation de la densité et de la croissance du gardon, *Rutilus rutilus* (L.), en Meuse moyenne supérieure. *Certificat en Ecologie des Eaux Douces*, FUNDP, UNCED, pp.95.

MATSUYAMA, M., ADACHI, S., NAGAHAMA, Y., MARUYAMA, K. and MATSURA, S., 1990. Diurnal rhythm of serum steroid hormone levels in the Japanese whiting, *Sillago japonica*, a daily-spawning teleost. *Fish Physiol. Biochem.*, 8 (4), pp. 329-338.

MATTHEEUWS, A., GENIN, M., DETOLLENAERE, A., MICHA, J.-C., 1981. Etude de la reproduction du gardon (*Rutilus rutilus*) et des effets d'une élévation provoquée de la température en Meuse sur cette reproduction. *Hydrobiologia*, 85, pp. 271-282.

MATTY, A.J., 1985. Gonadal Hormones. In: *Fish Endocrinology*. Timber Press, Portland, Oregon, pp. 139-173.

MATTY, A.J., 1985. The Thyroid Gland. In: *Fish Endocrinology*. Timber Press, Portland, Oregon, pp. 54-83.

MATTY, A.J., 1985. Hormones, migration and sea-ranching, In *Fish Endocrinology*. Timber Press, Portland, Oregon, pp. 205-219.

MATSUYAMA, M., ADACHI, S., NAGAHAMA, Y., MARUYAMA, K., and MATSURA, S., 1990. Diurnal rhythm of serum steroid hormone levels in Japanese whiting, *Sillago japonica*, a daily-spawning teleost. *Fish Physiol. and Biochem.*, 8(4), pp. 329-338.

MAYER, I., SCHMITZ, M., BORG, B., and SCHULZ, R., 1992. Seasonal endocrine changes in female arctic charr (*Salvelinus alpinus*). I. Plasma levels of three androgens, 17 $\alpha$ -hydroxy-20 $\beta$ -dihydroprogesterone, and 17 $\beta$ -estradiol. *Can. J. Zool.*, 70, pp. 37-42.

MacKENZIE, D.S., THOMAS, P. and FARRAR, S.M., 1989. Seasonal changes in thyroid and reproductive steroid hormones in female channel catfish (*Ictalurus punctatus*) in pond culture. *Aquaculture*, 78, pp. 63-80.

McKEOWN, B.A., 1984. *Fish migration*. Timber Press, Portland, Oregon, pp.1-244.

MICHA, J.C., 1980. Pollution des eaux de surface en Wallonie. Communication présentée au séminaire organisé par Inter-environnement Wallonie à Namur le 25 novembre 1978, pp. 33.

MICHA, J.C., 1988. La Meuse et les objectifs du Colloque, pp.9-11. In: Micha et Pilette, Actes du Colloque tenu à Namur

les 3 et 4 novembre 1988 : l'impact de l'homme sur l'écosystème Meuse. Presses Universitaires de Namur, 141 p.

MICHA J.C. et BORLEE M.C., 1989. Recent historical changes on the Belgian Meuse. In: *Historical change of large alluvial rivers: Western Europe*. Edited by G.E. Petts, pp. 269-295.

MILLS, C.A., 1991. Reproduction and life history. In : *Cyprinid fishes, systematics, biology and exploitation*. Ed. Ian J. Winfield, Institute of Freshwater Ecology, Windermere Laboratory, Ambleside, Cumbria, UK, pp. 483-505.

MOSER, M.L., OLSON, A.F., QUINN, T.P., 1991. Riverine and estuarine migratory behavior of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) smolts. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 48, pp. 1670-1678.

NIKOLSKII, G.V., 1963. The ecology of fishes. Acad. press, N.Y., pp.1-369.

NORTHCOTE, T.G., 1978. Migratory strategies and production in freshwater fishes. In : *Ecology of freshwater fish production*. Ed. S.D. GERKING, Halsted Press, Victoria, Australia, pp. 326-358.

OSBORN, R.H., SIMPSON, T.H., and YOUNGSON, A.F., 1978. Seasonal and diurnal rhythms of thyroidal status in the rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson. *J. Fish Biol.*, 12, pp. 531-540.

PANKHURST, N.W., and STACEY, N.E., 1985. The effect of 17 $\beta$ -estradiol on spontaneous ovulation in the goldfish, *Carassius auratus*. *Can. J. Zool.*, 63, pp. 2979-2981.

PAVLIDIS, M., DESSYPRIS, A., and CHRISTOFIDIS, I., 1991. Seasonal fluctuations in plasma thyroid hormones, in two strains of rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*, during the first and second reproductive cycle : relation with their photoperiodically altered spawning time. *Aquaculture*, 99, pp. 365-385.

PHILIPPART, J.C., 1983. Atlas des poissons de Wallonie. Distribution, écologie, éthologie, pêche, conservation. *Cahier Ethologie appliquée*, 3 (supplément 1-2), 395 p.

PHILIPPART, J.C., 1988. La restauration des populations de poissons: le programme "barbeau" et le projet "saumon". In : *Micha et Pilette, Actes du Colloque tenu à Namur les 3, 4 novembre 1988: l'impact de l'homme sur l'écosystème Meuse, Presses Univesitaires de Namur*, 140p.

PONTON, D. et GERDEAUX, D., 1988. Quelques aspects de l'alimentation de deux poissons planctonophages du lac Léman : le corégone (*coregonus schinzii palea cuv. et val.*) et le gardon (*Rutilus rutilus L.*). *Bull. Fr. Pêche piscic* 308 : pp 11-23.

PORCHER, J.P., 1987. Les besoins de circulation et leurs modalités. *La Houille blanche*, 1-2, pp. 31-37.

PROJET SAUMON 2000, 1992. *Rapport final n°4*, février 1991-janvier 1992, Service d'ethologie-Aquarium (ULG), Unité d'écologie des eaux douces, FUNDP, Service de la pêche.

RICHARD, M.N., 1980. Une première approche du régime alimentaire du gardon, *Rutilus rutilus (L.)*, en Meuse. *Mém. Lic. Sci. Zool.*, FUNDP, Namur, 91 pp.(inédit).

RINCHARD, J., 1991. Variations saisonnières des teneurs en hormones sexuelles circulant chez un poisson à ovogenèse asynchrone, le goujon, *Gobio gobio*. *Mém. Lic. Sci. Zool.*, FUNDP, Namur, 90 pp. (inédit).

SCOTT, A.P. and SUMPTER, J.P., 1983. A comparison of the female reproductive cycles of autumn-Spawning and winter-Spawning strains of rainbow trout. *Gen. Comp. endocrinol.*, 52, pp. 79-85.

SIERRA, S. M.A., 1982-1983. Etude comparée de la reproduction de l'ablette, *Alburnus alburnus (L. 1758)*, en amont et en aval de la centrale nucléaire de Tihange. *Mémoire UNICED, UCL*, 144 p. (inédit).

SLAUNWHITE, W.R., 1988. Thyroid hormones. In: *Fundamentals of endocrinology*. Ed. DEKKER, M., New York, pp.129-153.

SMITH, R.J.F., 1991. Social behaviour, homing and migration. In : *Cyprinid fishes, systematics, biology and exploitation*. Ed. Ian J. Winfield, Institute of Freshwater Ecology, Windermere Laboratory, Ambleside, Cumbria, UK, pp. 509-529.

SOWER, S.A., and SCHRECK, C.B., 1982. Steroid and thyroid hormones during sexual maturation of coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*, in seawater or fresh water. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 44, pp. 42-53.

SOWER, S.A., KARLSON, K.H., and FAWCETT, R.S., 1992. Changes in Plasma Thyroxine, Estradiol-17 $\beta$ , and 17 $\alpha$ , 20 $\beta$ -dihydroxy-4-pregnen-3-one during Smoltification of Coho Salmon. *Gen. Comp. Endocrinol.* , 85, pp. 278-285.

SPILLMAN, C.J., 1961. Cyprinidae. In: *Faune de France*. Ed P. LECHEVALIER, Paris, pp. 119-122.

STOTT, B., 1969. The movements and population densities of roach (*rutilus rutilus*), and gudgeon (*Gobio gobio*) in the river mole. *J. Anim. Ecol.*, 36, pp. 407-423.

TSUKAMOTO, K., AIDA, K., and OTAKE, T., 1988. Plasma thyroxine concentration and upstream migratory behavior of juvenile Ayu. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 54(10), pp. 1687-1693.

VERNIERS, G., 1988. Les impacts des aménagements et de la navigation sur l'écosystème, In: *Micha et Pilette, Actes du Colloque présenté à Namur les 3 et 4 novembre 1988: l'impact de l'homme sur l'écosystème Meuse*, Presses Universitaires de Namur, pp. 88-93.

VERNIERS, G., 1990. Intérêt écologique et gestion des zones humides liées aux cours d'eau. *Rapport*. Namur, 66 p.

VOLLESTAD, L.A., JONSSON, B., HVIDSTEN, N.A., NAESJE, T.F., HARALSTAD, O. and RUDD-HANSEN, J., 1986. Environmental

factors regulating the seaward migration of European silver eels (*Anguilla anguilla*). *J. Can. Sci. halieut. aquat.*, pp. 190-196.

VOLLESTAD, L.A. and L'ABEE-LUND, J.H., 1987. Reproductive biology of stream spawning roach, *Rutilus rutilus*. *Env. biol. fish.* 18(3), pp. 219-227.

VOLLESTAD, L.A. and L'ABEE-LUND, J.H., 1990. Geographic variation in life-history strategy of female roach, *Rutilus rutilus*. *J. Fish Biol.*, 37, pp. 853-864.

WEATHERLEY, N.S., 1987. The diet and growth of 0-group dace, *Leuciscus leuciscus* (L.), in a lowland river. *J. Fish biol.*, 30, pp. 237-247.

WHITE, B.A. and HENDERSON, N.E., 1977. Annual variations in the circulating levels of thyroid hormones in the brook trout, *Salvelinus fontinalis*, as measured by radioimmunoassay. *Can. J. Zool.*, 55( 3), pp. 475-481.

WIESER, W., 1991. Physiological energetics and ecophysiology. In: *Cyprinid fishes, systematics, biology and exploitation*. Ed. Ian J. Winfield, Institute of Freshwater Ecology, Windermere Laboratory, Ambleside, Cumbria, UK, pp. 425-455.

YOUNGSON, A.F., and SIMPSON, T.H., 1984. Changes in serum thyroxine levels during smolting in captive and wild atlantic salmon, *Salmo salar* (L.). *J. Fish Biol.*, 24, pp. 29-39

YOUNGSON, A.F., and WEBB, J.H., 1992. The relationship between stream or river discharge and thyroid hormone levels in wild adult atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Can. J. Zool.*, 70, pp. 140-144.

# ANNEXES

## Annexe 1

Résultats de l'analyse de la variance à un critère de classification (ANOVA 1) effectué sur les données de l'indice gonadosomatique des gardons femelles dans les 3 milieux (la Noue, la Meuse et l'échelle).

(\*\* : hautement significatif).

Milieu	source de variation	SCE	dl	CM	Fobs	prob
noue	totale	2102,03	103			
	factorielle	987,47	12	82,29	6,72**	0,0001
	résiduelle	1114,56	91	12,25		
Meuse	totale	2294,62	38			
	factorielle	2071,99	4	517,99	79,083**	0,0001
	résiduelle	222,701	34	6,55		
échelle	totale	2413,56	99			
	factorielle	1995,92	12	166,33	34,64**	0,0001
	résiduelle	417,64	87	4,8		

## Annexe 2

Résultats de l'analyse de la variance à deux critères fixes (ANOVA 2) réalisée sur les données de l'indice gonadosomatique des gardons femelles provenant de la Noue et de l'échelle.

source de variation	SCE	dl	CM	Fobs	prob
Temps	86,533	4	21,633	1,633	p>0,05
Lieu	218,79	1	218,79	16,52**	p<0,01
Interaction	393,607	4	98,402	7,43**	p<0,01
Résiduelle	927,106	70	13,244		
Totale	1626,036	79			

### Annexes 3

Résultats de l'analyse de la variance à un critère de classification (ANOVA 1) effectuée sur les données de l'indice gonadosomatique des gardons mâles venant des trois milieux (la Noue, la Meuse et l'échelle).

(\* : significatif ; \*\* : hautement significatif).

Milieu	source de variation	SCE	dl	CM	Fobs	prob
noue	totale	477,29	64			
	factorielle	213,19	12	17,77	3,5**	p<0,01
	résiduelle	264,1	52	5,08		
Meuse	totale	68,57	18			
	factorielle	29,296	3	9,765	3,73*	p<0,05
	résiduelle	39,274	15	2,618		
échelle	totale	189,402	53			
	factorielle	123,52	10	12,352	8,062**	p<0,01
	résiduelle	65,882	43	1,532		

### Annexes 4

Résultats de l'analyse de la variance à deux critères de classification fixes (ANOVA 2) réalisée sur les données de l'indice gonadosomatique des gardons mâles provenant de la Noue et de l'échelle.

(NS : non significatif).

source de variation	SCE	dl	CM	Fobs	prob
Temps	31,738	4	7,935	2,291*	p<0,05
Lieu	1,008	1	1,008	0,291	p>0,05
Interaction	21,882	4	5,705	1,579	p>0,05
Résiduelle	138,519	40	3,463		
Totale	193,148	49			



## Annexes 5

Résultats de l'analyse de la variance à un critère de classification (ANOVA 1) effectuée sur les données des facteurs de condition (K et K1) et de la différence entre ces deux paramètres chez les gardons femelles venant des trois milieux (la Noue, la Meuse et l'échelle).

(\*\* : hautement significatif).

Lieu	facteur	source	SCE	dl	CM	Fobs	prob
noue	K	totale	2,68	103			
		factorielle	1,1	12	0,09	5,29**	p<0,01
		résiduelle	1,58	91	0,02		
	K1	totale	1,73	103			
		factorielle	0,42	12	0,04	2,46**	p<0,01
		résiduelle	1,31	91	0,01		
	K-K1	totale	0,413	103			
		factorielle	0,23	12	0,019	9,542**	p<0,01
		résiduelle	0,183	91	0,002		
Meuse	K	totale	0,573	38			
		factorielle	0,258	4	0,065	6,976**	p<0,01
		résiduelle	0,315	34	0,009		
	K1	totale	0,26	38			
		factorielle	0,042	4	0,011	1,652**	p<0,01
		résiduelle	0,218	34	0,006		
	K-K1	totale	0,466	38			
		factorielle	0,404	4	0,101	55,623**	p<0,01
		résiduelle	0,062	34	0,002		
échelle	K	totale	2,124	99			
		factorielle	1,406	12	0,117	14,203**	p<0,01
		résiduelle	0,718	87	0,008		
	K1	totale	1,908	99			
		factorielle	1,255	12	0,105	13,948**	p<0,01
		résiduelle	0,653	87	0,008		
	K-K1	totale	0,373	99			
		factorielle	0,307	12	0,026	33,676**	p<0,01
		résiduelle	0,066	87	0,001		

## Annexes 6

Résultats de l'analyse de la variance à deux critères de classification (ANOVA 2) effectuée sur les données des facteurs de condition (K et K<sub>1</sub>) et de la différence entre ces deux paramètres chez les gardons femelles.

Facteurs	Sources de variation	SCE	dl	CM	Fobs	Prob
K	temps	0,296	4	0,074	5,286**	P<0,01
	lieu	0,087	1	0,087	6,214**	P<0,01
	interaction	0,312	4	0,078	5,571**	P<0,01
	résiduelle	0,976	70	0,014		
	totale	1,671	79			
K <sub>1</sub>	temps	0,151	4	0,0377	3,02*	P<0,05
	lieu	0,005	1	0,005	0,4*	P<0,05
	interaction	0,083	4	0,0207	1,66*	P<0,05
	résiduelle	0,875	70	0,0125		
	totale	1,114	79	0,0141		
K-K <sub>1</sub>	temps	0,0346	4	0,0087	3,34*	P<0,05
	lieu	0,0513	1	0,0513	19,8**	P<0,01
	interaction	0,0901	4	0,022	8,46**	P<0,01
	résiduelle	0,181	70	0,0026		
	totale	0,357	79			

## Annexes 7

Résultats de l'analyse de la variance à un critère de classification (ANOVA 1) effectuée sur les données des facteurs de condition (K et K<sub>1</sub>) et de la différence entre ces deux paramètres chez les gardons mâles venant des trois milieux (la Noue, la Meuse et l'échelle).

Facteurs	Sources de variation	SCE	dl	CM	Fobs	Prob
Noue K	totale	1,15	64			
	factorielle	0,41	12	0,03		
	résiduelle	0,73	52	0,01	2,46*	P<0,05
K1	totale	1,02	64			
	factorielle	0,32	12	0,03		
	résiduelle	0,7	52	0,01	1,98*	P<0,05
K-K1	totale	0,062	64			
	factorielle	0,029	12	0,002		
	résiduelle	0,033	52	0,001	3,768**	P<0,01
Echelle K	totale	1,857	52			
	factorielle	1,542	10	0,154		
	résiduelle	0,316	42	0,008	20,51**	P<0,01
K1	totale	1,808	52			
	factorielle	1,527	10	0,153		
	résiduelle	0,281	42	0,007	22,78**	P<0,01
K-K1	totale	0,035	52			
	factorielle	0,016	10	0,002		
	résiduelle	0,019	42	4,55E-4	3,536**	P<0,01

### Annexes 8

Résultats de l'analyse de la variance à deux critères de classification (ANOVA 1) effectuée sur les données des facteurs de condition (K et K1) et de la différence entre ces deux paramètres chez les gardons mâles.

Facteurs	Sources de variation	SCE	dl	CM	Fobs	Prob
K	temps	0,0267	4	0,00668	2,26*	P<0,05
	lieu	0,012	1	0,01200	4,056*	P<0,05
	interaction	0,0579	4	0,01433	4,84**	P<0,01
	résiduelle	0,207	40	0,0296		
	totale	0,303	49			
K1	temps	0,039	4	0,0098		
	lieu	0,012	1	0,012		
	interaction	0,041	4	0,0102		
	résiduelle	0,00212	40	0,0553		
	totale	0,304	49			
K-K1	temps	0,0036	4	0,0009	1,8*	P<0,05
	lieu	0,00009	1	0,00009	0,194	P<0,05
	interaction	7	4	7	1,7	P...
	résiduelle	0,0034	40	0,00085		
	totale	0,0199	49	0,00049		
		0,0270		8		

### Annexes 9

Résultats de l'analyse de la variance à un critère de classification (ANOVA 1) effectuée sur les données concentrations en testostérone chez les gardons femelles dans la Noue, l'échelle de Tailfer et a Meuse.

Facteurs	Sources variation	SCE	dl	CM	Fobs	Prob
noue	totale	700078,37	98			
	factorielle	277160,47	12	23096,71	4,7**	P<0,01
	résiduelle	422,917,9	86	4917,65		
Meuse	totale	1294472,1	37			
	factorielle	633442,9	4	158360,6	7,91**	P<0,01
	résiduelle	661029,42	33	20031,19		
Echelle	totale	156691,35	118			
	factorielle	72678,49	15	4845,23	5,94**	P<0,01
	résiduelle	84012,85	103	815,66		

## Annexes 11

Résultats de l'analyse de la variance à un critère de classification (ANOVA 1) effectuée sur les données concentrations en testostérone chez les gardons mâles venant des trois milieux (la Noue, l'échelle et la Meuse).

Facteurs	Sources de variation	SCE	dl	CM	Fobs	Prob
Noue	totale	189972,52	60			
	factorielle	86437,2	12	7803,1	3,34**	P<0,01
	résiduelle	103536,32	48	2157,01		
Meuse	totale	87676,72	17			
	factorielle	65170,89	3	21723,63	13,51**	P<0,01
	résiduelle	22505,83	14	1607,56		
Echelle	totale	280973,51	66			
	factorielle	129769,14	13	9982,24	3,5**	P<0,01
	résiduelle	151204,38	53	2852,91		

### Annexes 12

Résultats de l'analyse de la variance à un critère de classification fixe (ANOVA 1) effectuée sur les données concentrations plasmatiques moyennes en  $17\alpha$ -hydroxy- $20\beta$ -dihydroprogestérone chez les gardons femelles provenant de la Noue et de l'échelle.

Facteurs	Sources de variation	SCE	dl	CM	Fobs	Prob
Noue	totale	1,43E10	903			
	factorielle	2872188913,1	12	239349076,09	1,91*	P<0,05
	résiduelle	1,14E10	91	125362563,28		
Meuse	totale	529127271,5	31			
	factorielle	112009809,268	4	28002452,317	1,813	P>0,05 NS
	résiduelle	417117462,232	27	1544794,897		
Echelle	totale	2,09E9	75			
	factorielle	906449495,36	12	75537457,95	4,021**	P<0,01
	résiduelle	1,183E9	63	18783433,839		

### Annexes 13

Résultats de l'analyse de la variance à un critère de classification (ANOVA 1) effectuée sur les données concentrations plasmatiques moyennes en thyroxine chez les gardons femelles et mâles provenant de la Noue et de l'échelle.

Milieu	Sexe	Source de variation	SCE	dl	CM	Fobs	Prob
Noue	femelle	totale	284,732	100			
		factorielle	69,227	12	5,769	2,356*	P<0,05
		résiduelle	215,506	88	2,449		
échelle	mâle	totale	635,366	64			
		factorielle	252,951	12	21,079	2,866**	P<0,01
		résiduelle	382415	52	7,354		
échelle	femelle	totale	2564,263	117			
		factorielle	1325,893	15	88,393	7,281**	P<0,01
		résiduelle	1238,370	102	12,141		
échelle	mâle	totale	1758,082	66			
		factorielle	911,988	13	70,153	4,395**	P<0,01
		résiduelle	846,035	53			

#### Annexes 14

Résultats de l'analyse de la variance à deux critères de classification fixes (ANOVA 2) effectuée sur les données concentrations plasmatiques moyennes en thyroxine chez les gardons femelles provenant de la Noue et de l'échelle.

source de variation	SCE	dl	CM	Fobs	Prob
Temps	0,842.10 <sup>9</sup>	3	0,281.10 <sup>9</sup>	5,3*	P<0,05
Lieu	3,703.10 <sup>9</sup>	1	3,703.10 <sup>9</sup>	70,94**	P<0,01
interaction	3,125.10 <sup>9</sup>	3	1,042.10 <sup>9</sup>	19,96**	P<0,01
résiduelle	2,925.10 <sup>9</sup>	56	0,052.10 <sup>9</sup>		
totale	0,595.10 <sup>9</sup>	63			

Annexes 17 ANOVA 1 mâles T3 et femelles T3

Sexe	Milieu	Source de variation	SCE	dl	CM	Fobs	Prob
Mâle	Noue	totale	7,141	63			
		factorielle	1,76	12	0,147	1,39	P>0,05
		résiduelle	5,38	51	0,105		
	échelle	totale	11,912	66			
		factorielle	6,086	13	0,468	4,259**	P<0,01
		résiduelle	5,826	53	0,11		
Femelle	Noue	totale	2,7	99			
		factorielle	0,509	12	0,042	1,684	P>0,05
		résiduelle	2,191	87	0,025		
	échelle	totale	41,561	117			
		factorielle	15,04	15	1,003	3,856**	P<0,01
		résiduelle	26,521	102	0,26		

Annexes 18 ANOVA 2 FEMELLES T3

Source	SCE	dl	CM	Fobs	Prob
temps	1,463	3	0,48767	7,16**	P<0,01
lieu	1,261	1	1,261	18,54**	P<0,01
interaction	1,655	3	0,552	8,71**	P<0,01
résiduelle	3,809	56	0,068		
totale	8,188	63			



Annexes 17 ANOVA 1 mâles T3 et femelles T3

Sexe	Milieu	Source de variation	SCE	dl	CM	Fobs	Prob
Mâle	Noue	totale	7,141	63			
		factorielle	1,76	12	0,147	1,39	P>0,05
		résiduelle	5,38	51	0,105		
	échelle	totale	11,912	66			
		factorielle	6,086	13	0,468	4,259**	P<0,01
		résiduelle	5,826	53	0,11		
Femelle	Noue	totale	2,7	99			
		factorielle	0,509	12	0,042	1,684	P>0,05
		résiduelle	2,191	87	0,025		
	échelle	totale	41,561	117			
		factorielle	15,04	15	1,003	3,856**	P<0,01
		résiduelle	26,521	102	0,26		

Annexes 18 ANOVA 2 FEMELLES T3

Source	SCE	dl	CM	Fobs	Prob
temps	1,463	3	0,48767	7,16**	P<0,01
lieu	1,261	1	1,261	18,54**	P<0,01
interaction	1,655	3	0,552	8,71**	P<0,01
résiduelle	3,809	56	0,068		
totale	8,188	63			

### Annexes 19

Résultats de l'analyse de la variance à deux critères de classification fixes (ANOVA 2) effectuée sur les données concentrations plasmatiques moyennes en thyroxines (T4) et triiodothyronine (T3) chez les gardons mâles et femelles capturés le matin et le soir dans l'échelle.

(\*\* : hautement significatif).

Sexe	Hormone	Source de variation	SCE	dl	CM	Fobs	Prob
Mâle	T3	temps	1,6522	15	0,8261	8,294**	P<0,01
		heure	0,57	1	0,57	5,722**	P<0,01
		interaction	1,0708	2	0,5354	5,375**	P<0,01
		résiduelle	4,187	42	0,0996		
		totale	7,48	47			
Femelle	T3	temps	1,461	2	0,7305	12,175**	P<0,01
		heure	0,0035	1	0,035	0,058	P>0,05
		interaction	0,233	2	0,1165	1,94	P>0,05
		résiduelle	1,447	24	0,060		
		totale	3,179	29			
Mâle	T4	temps	170,85	2	85,425	32,93**	P<0,01
		heure	4,074	1	4,074	1,570	P>0,05
		interaction	6,645	2	3,3225	1,280	P>0,05
		résiduelle	108,961	42	2,594		
		totale	290,53	47			
Femelle	T4	temps	183,250	2	91,625	11,98**	P<0,01
		heure	1,693	1	1,693	0,22	P>0,05
		interaction	4,053	2	2,0265	0,265	P>0,05
		résiduelle	183,436	24	7,643		
		totale	372,432	29			