

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

Profil endocrinien de mâles d'ombles (*Salvelinus fontinalis* et *Salvelinus alpinus*) en fonction ou non d'apparition de maturité sexuelle précoce.

**MÉMOIRE PRÉSENTÉ À
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Comme exigence partielle
du programme de Maîtrise en océanographie**

Par Aliou FAYE

(DEA Chimie et Biochimie)

Avril 2006

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de son travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, l'auteur autorise l'Université du Québec à Rimouski à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de son travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'auteur conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont il possède un exemplaire.

REMERCIEMENTS

Je remercie d'abord le docteur Céline Audet de m'avoir accueilli dans son équipe de recherche pendant ces deux ans. Je crois que cela a été, pour moi, une chance inestimable de vous avoir comme superviseur ! Je se saurai jamais vous dire merci assez pour tout ce que vous avez fait pour moi. Profondes gratitude.

Je remercie aussi le docteur Daniel Cyr de l'INRS-IAF de Montréal comme co-directeur de ce mémoire. En vous je vois un modèle de rigueur scientifique que j'admire. Vos recommandations et suggestions dans ce travail m'ont permis d'aller chercher davantage dans la littérature. Profonds remerciements

Je remercie aussi Nathalie Morin de la station aquicole de Pointe-au-Père pour son assistance technique et sa disponibilité qui ont facilité ce travail.

Andréane Bastien je te remercie beaucoup pour tes poissons qui ont servi à faire notre échantillonnage.

Merci Dominique Lavallée pour ton aide durant toute la période d'échantillonnage.

Laurent Seychelles et Sylvain Joly, étudiants au doctorat, je vous remercie pour l'aide surtout pour le logiciel Statistica.

Ce mémoire a été rendu possible grâce au financement d'AquaNet.

Je remercie aussi le personnel administratif de l'ISMER particulièrement Jean-Pierre Chanut et Sylvie Filion.

Je remercie ma grande famille, particulièrement Barthélemy Faye, qui m'a permis de venir étudier ici au Canada.

Je remercie tous ceux qui, d'une manière ou d'une autre, ont rendu possible ce travail.

RÉSUMÉ

L'objectif de ce travail était de suivre le profil saisonnier des stéroïdes sexuels (testostérone et 11-cétotestostérone) chez les mâles d'ombles en fonction d'apparition ou non de maturité sexuelle précoce. Pour cela, différents groupes parentaux d'ombles et leurs hybrides réciproques âgés de moins d'un an (0+) ou de plus d'un an (1+) ont été utilisés.

De mai à novembre 2004, à chaque début de mois, un groupe de 10 individus par groupe parental a été échantillonné chez les 1+, alors que chez les 0+ l'échantillonnage s'est fait de septembre à novembre. Les animaux ont été pesés, mesurés, le foie et les gonades ont été pesés et une prise de sang a été effectuée par ponction caudale. Les indices gonadosomatique, hépatosomatique et de condition ont été calculés; les concentrations plasmatiques en testostérone et 11-cétotestostérone, chez les 1+ uniquement, ont été aussi mesurées et toutes ces variables ont été comparées en fonction d'apparition ou non de maturation sexuelle précoce.

L'utilisation de ces différents groupes parentaux d'ombles nous a permis de mettre en évidence des caractéristiques physiologiques différentes d'atteinte de maturité sexuelle précoce chez les mâles à 1+. Dans des conditions environnementales similaires, l'apparition de maturité sexuelle est décalée dans le temps entre ombles de fontaine anadromes et ombles de fontaine résidents. Le pourcentage de maturation sexuelle est plus élevé et celle-ci est plus hâtive chez les résidents et les hybrides résidents X anadromes (RA) que chez les anadromes. On n'a pas trouvé de caractéristiques physiologiques particulières chez les juvéniles en maturation les différenciant des adultes.

L'indice gonadosomatique ainsi que les facteurs de condition sont plus faibles chez les ombles anadromes que chez les ombles résidents ou hybrides RA en maturation. L'hybridation réciproque entre les deux formes d'omble met en évidence un effet maternel important vis-à-vis de l'apparition de maturité sexuelle; les anadromes présentent des caractéristiques qui sont similaires aux hybrides AR alors que les résidents s'apparentent aux hybrides RA.

La 11-cétotestostérone, chez les individus en maturation, est 10 fois plus élevée que la testostérone et son évolution saisonnière est similaire pour l'ensemble des groupes étudiés. Elle est plus élevée pendant les premières phases de la spermatogenèse.

Les taux faibles d'atteinte de maturité sexuelle précoce chez les ombles anadromes à 1+ font d'eux de bons candidats pour rechercher des caractéristiques qui pourraient éventuellement réduire ou empêcher l'apparition de la maturité précoce chez le mâle d'omble.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	i
RÉSUMÉ.....	ii
TABLE DES MATIÈRES.....	iv
LISTE DES FIGURES.....	vii
LISTE DES TABLEAUX.....	viii
I. INTRODUCTION.....	1
A. Problématique de maturité sexuelle précoce.....	1
B. Biologie du genre <i>Salvelinus</i>	2
C. Importance économique.....	3
D. Maturité sexuelle précoce chez les mâles de salmonidés.....	3
1. Généralités.....	3
2. Facteurs environnementaux.....	4
3. Croissance et héritabilité.....	5
4. Facteurs biotiques.....	6
E. Aspects gonadiques.....	6
1. Organisation fonctionnelle du testicule.....	6
2. Indice gonadosomatique.....	7
3. Modifications cellulaires du testicule.....	8
F. Régulation neuroendocrinienne et cellulaire.....	9
G. Mécanismes de biosynthèse des androgènes.....	12
II. MATÉRIEL ET MÉTHODES.....	16
A. Matériel biologique.....	16
B. Échantillonnage	17
C. Méthode de prélèvement	18
D. Analyses de laboratoire.....	19
1. Méthode Radioimmunologique.....	19
2. Méthode ELISA.....	19
E. STATISTIQUES.....	20
1. Normalité.....	20

2. Analyse de Variance (ANOVA).....	20
III. RÉSULTATS.....	22
A. Atteinte de maturité sexuelle.....	22
1. L'atteinte de maturité sexuelle chez les 0+.....	22
2. L'atteinte de maturité sexuelle chez les 1+.....	22
B. L'indice gonadosomatique (IGS).....	24
1. Évolution de l'indice gonadosomatique chez les 0+ immatures..	24
2. Évolution de l'indice gonadosomatique chez les 1+.....	24
2.1 <i>Les individus immatures</i>	24
2.2 <i>Les individus en maturation et matures</i>	25
C. L'indice de condition.....	25
1. Évolution de l'indice de condition chez les 0+.....	25
2. Évolution de l'indice de condition chez les 1+.....	28
2.1 <i>Les individus immatures</i>	28
2.2 <i>Les individus en maturation et matures</i>	28
D. L'indice hépatosomatique.....	28
1. Évolution de l'IHS chez les 0+.....	28
2. Évolution de l'IHS chez les 1+.....	31
2.1 <i>Les individus immatures</i>	31
2.2 <i>Les individus en maturation et matures</i>	31
E. Les androgènes (testostérone et 11-cétotestostérone).....	34
1. La testostérone.....	34
1.1 <i>Les individus immatures 1+</i>	34
1.2 <i>Les individus en maturation et matures 1+</i>	34
2. La 11-cétotestostérone.....	36
2.1 <i>Les individus immatures 1+</i>	36

2.2 <i>Les individus en maturation et matures 1+</i>	36
IV. DISCUSSION	40
CONCLUSION ET PERSPECTIVES	49
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	51

LISTE DES FIGURES

Figure 1

Voies de synthèses des stéroïdes au niveau gonadique chez les salmonidés.....13

Figure 2

Indice gonadosomatique chez les mâles 1+.....26

Figure 3

Indice de condition chez les mâles 0+ immatures.....29

Figure 4

Indice de condition chez les mâles immatures 1+.....30

Figure 5

Indice hépatosomatique chez les mâles immatures 0+.....32

Figure 6

Indice hépatosomatique chez les mâles 1+.....33

Figure 7

Testostérone plasmatique chez les mâles 1+.....35

Figure 8

11-cétotestostérone plasmatique chez les mâles 1+ immatures.....37

Figure 9

11-cétotestostérone plasmatique chez les mâles 1+ en maturation.....38

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1

Fréquence mensuelle (%) de maturité sexuelle chez les mâles par groupe parental de mai à novembre.....23

Tableau 2

Moyenne (\pm écart-type), par groupe parental, de l'indice de condition chez les mâles immatures 0+ et les mâles en maturation 1+.....27

I. INTRODUCTION

A. Problématique de maturité sexuelle précoce

La maturité sexuelle précoce est un phénomène qu'on rencontre fréquemment chez les salmonidés à cycle de reproduction annuel; elle peut survenir à différents âges suivant les espèces et reste un défi pour l'industrie aquicole. Cependant cette précocité de la reproduction est généralement plus fréquente chez les mâles que chez les femelles. Au sein d'une même cohorte on peut observer une bi-modalité dans la taille et dans l'atteinte de maturité sexuelle (Heath et al. 1996; Duston et al. 2003). Lors de la maturation sexuelle, avant le frai, on observe une réduction de l'alimentation et une réduction du taux de croissance des mâles chez l'omble chevalier (Tveiten et al. 1996). Ainsi, les juvéniles qui mûrissent précocement peuvent se voir contraints à investir de façon importante dans la reproduction au dépend de leur croissance. En aquaculture ce phénomène de maturité sexuelle précoce est bien connu. Il est le plus souvent associé à une réduction de la taille des individus précocement et ses méfaits sur la production commerciale restent un défi majeur pour l'industrie aquicole (Heath et al. 1996). En aquaculture, la taille adéquate pour la commercialisation, mais aussi la qualité de la chair, sont des critères importants. Donc, comprendre et contrôler l'apparition de maturité sexuelle précoce est un des objectifs majeurs pour cette industrie.

B. Biologie du genre *Salvelinus*

Sept genres et 44 espèces constituent la grande famille des salmonidés en Amérique du Nord et sont connus pour leur remarquable plasticité phénotypique (Burr et Mayden 1992). Plusieurs raisons expliquent l'intérêt pour la biologie des ombles, particulièrement leur capacité à occuper des environnements aquatiques divers incluant à la fois les eaux douces et les eaux marines (e.g. Magnan et al. 2002). Les ombles présentent souvent deux formes au sein d'une population : des individus résidents qui passent tout leur cycle de vie en eau douce et des individus anadromes qui effectuent des migrations reproductives.

Les deux espèces qui nous intéressent plus particulièrement sont l'omble de fontaine et l'omble chevalier. *Salvelinus fontinalis* (Mitchill) (omble de fontaine) habite les cours d'eaux froides et lacs et a été introduit dans les lacs des hautes latitudes des Montagnes Rocheuses aux États-Unis, au Canada, au Sud de l'Alaska, en Amérique du sud, en Afrique du Sud, en Nouvelle Zélande et en Europe du Nord (Carlander 1969). *Salvelinus alpinus* (Linnaeus) (omble chevalier) est circumpolaire et les populations anadromes et d'eaux douces sont répandues dans les régions arctiques et subarctiques de l'Amérique du Nord, en Europe et en Asie. Des populations isolées sont retrouvées dans les lacs froids jusqu'au sud de la Suisse, au Québec et au nord de la Nouvelle Angleterre (Carlander 1969).

C. Importance économique

L'omble de fontaine constitue la principale production piscicole au Québec. L'omble chevalier a une importante valeur économique et sportive en Amérique du Nord et dans plusieurs pays (Carlander 1969; e.g. Heasman et Black 1998). Le François et al. (2002) ont récemment démontré l'importance économique des ombles en salmoniculture au Québec. Ces auteurs, en se basant sur le cycle vital des espèces, la croissance en eau de mer et l'amélioration des stratégies de reproduction des stocks, ont montré le potentiel de production des ombles en eau douce. Vu le déclin des ressources piscicoles marines, la salmoniculture semble être un secteur d'avenir qui nécessite d'être amélioré, particulièrement au niveau de la reproduction pour suppléer le déficit de production. Il apparaît donc nécessaire de comprendre et de contrôler la maturité sexuelle chez les mâles.

D. Maturité sexuelle précoce chez les mâles de salmonidés

1. Généralités

Le phénomène de maturité sexuelle précoce est fréquemment rencontré chez les mâles de salmonidés et les individus d'un même groupe peuvent montrer une plasticité vis-à-vis de l'âge d'atteinte de maturité sexuelle (Adams et Huntingford 1997; Morita et Morita 2002, Duston et al. 2003). Plusieurs travaux sur la reproduction des salmonidés ont montré l'intervention de plusieurs facteurs à la fois internes et externes qui peuvent influencer sur

l'atteinte de maturité sexuelle. Cependant l'âge d'atteinte de maturité sexuelle est variable selon l'espèce considérée, il peut varier entre 1+ et 4+ chez les mâles d'omble chevalier et la probabilité de maturité est liée à la taille des individus (Morita et Morita 2002). Les facteurs susceptibles d'influer sur l'atteinte de maturité sexuelle chez les mâles de salmonidés sont très variables. Plusieurs techniques, particulièrement des manipulations photopériodiques, ont été utilisées pour réduire ou empêcher l'apparition de maturité sexuelle précoce chez les juvéniles de salmonidés (Taranger et al. 1998; Duston et al. 2003). Des travaux ont été aussi effectués sur les stéroïdes sexuels (androgènes en particulier) pour comprendre leur implication dans le processus de maturation sexuelle (Idler et al. 1961; Sangalang et Freeman 1974; Dickey et Swanson 1998; Tveiten et al. 1998; Rahman et al. 2000; Campbel et al. 2003).

2. Facteurs environnementaux

La photopériode semble être un des paramètres environnementaux qui affecte le plus l'apparition de la maturité sexuelle. Ainsi Duston et al. (2003) ont montré des différences d'apparition de maturité sexuelle chez l'omble chevalier entre les mâles et les femelles d'une part et entre les classes d'âge d'autre part par différents traitements photopériodiques. De même Taranger et al. (1998) ont obtenu des pourcentages d'atteinte de maturité sexuelle variables chez le saumon atlantique en modulant les conditions photopériodiques. Letcher et Terrick (1998) ont montré une maturité sexuelle précoce de 74,3% chez les mâles de saumon atlantique âgés de moins d'un an contrairement à ce qu'on observe chez cette espèce dont le pourcentage de maturation précoce varie entre 2,8 et 6,7%,

l'augmentation de ce pourcentage de maturation précoce a été attribuée à un changement des caractéristiques physiques environnementales (inondation). Par ailleurs, Baum et al. (2004) ont également montré diverses stratégies vis-à-vis de la maturation sexuelle en fonction de l'altitude, du poids corporel et de l'âge chez les tacons de saumon atlantique.

3. Croissance et héritabilité

La croissance est un critère qui semble important pour l'apparition de maturité sexuelle chez certaines espèces de salmonidés : les individus qui présentent une croissance plus rapide dans une cohorte sont plus susceptibles de montrer une maturité sexuelle précoce (Heath et al. 1996; Adams et Huntingford 1997). Les travaux de Tveiten et al. (1996) sur la croissance de l'omble chevalier montrent que chez les mâles âgés de plus d'un an, les individus en maturation ont une croissance pondérale plus élevée que les individus immatures entre avril et août. De plus, le taux de croissance spécifique des individus en maturation est moins élevé que chez les individus immatures durant les trois mois qui précèdent le frai.

En travaillant sur trois générations de truite arc-en-ciel, Martyniuk et al. (2003) ont montré, par utilisation de marqueurs génétiques, une composante d'héritabilité génétique liée à la maturité sexuelle précoce. Les individus à maturité précoce donnaient plus de descendance présentant une maturité sexuelle précoce, même si ce phénomène était présent dans les descendance de tous les individus, quelque soit leur phénotype à l'égard de ce caractère.

Ils ont montré aussi que les progénitures précoces ou non étaient capables de donner des descendance montrant à leur tour une précocité dans la reproduction. Cependant, les individus, qui se reproduisaient précocement, donnaient plus de descendance présentant une maturité sexuelle précoce. Par ailleurs ils ont montré une corrélation positive entre la croissance et l'héritabilité génétique chez cette espèce vis-à-vis l'apparition de maturité précoce.

4. Facteurs biotiques

Les interactions entre individus, entre sexes opposés et la structure sociale dans les populations de salmonidés semblent être un élément déterminant dans la reproduction et influencent vraisemblablement dans le taux de sécrétion des androgènes chez le mâle. La présence de femelles en nidification peut augmenter la production de $17\alpha,20\beta$ -dihydroxy-4-pregnen-3-one (DHP), de testostérone (T) et de 11-cétotestostérone (11-CT) plasmatique chez le mâle par l'intermédiaire de phéromones via l'olfaction (Waring et al. 1996 ; Olsén et al. 1998). Par ailleurs, Cardwell et al. (1996) ont mis en évidence, en plus de la présence de femelles, que le statut social des mâles d'omble de fontaine et de truite arc-en-ciel passant de subordonnés à dominants est déterminant dans la production de T et de DHP plasmatiques.

E. Aspects gonadiques

1. Organisation fonctionnelle du testicule

L'organisation de base du testicule est commune à tous les poissons et autres vertébrés et consiste en un compartiment germinal et un compartiment interstitiel séparés par une membrane basale (Jalabert et al. 2000). Les testicules des téléostéens sont habituellement composés de tubules un peu particuliers, les lobules, qui servent à la fois à produire des spermatozoïdes et à les stocker en attendant l'éjaculation (Mellinger 2002). Chez les téléostéens durant toute la méiose et la transformation des spermatides en spermatozoïdes (spermiogenèse), les spermatogonies primaires et secondaires, puis les spermatides, sont enveloppés dans des cellules de Sertoli et donnent naissance à un faisceau isogène de spermatozoïdes, c'est-à-dire à un groupe de gamètes issus d'une même gonie où la spermatogenèse est synchrone (e.g. Jalabert et al. 2000; e.g. Mellinger 2002).

2. Indice gonadosomatique (IGS)

Durant la phase de maturation sexuelle chez les téléostéens, l'indice gonadosomatique, qui est le rapport de la masse des gonades et du poids total corporel, augmente (Amano et al. 1995; Letcher et Terrick 1998; Hassin et al. 2000; Amer et al. 2001). Cette augmentation de masse gonadique pendant la maturation sexuelle a été démontrée, entre autres, chez l'omble chevalier (Finstad et al. 2002), chez le sigan (*Siganus guttatus*) (Rahman et al. 2000), chez la truite arc-en-ciel (Martyniuk et al. 2003) et chez le saumon chinook (*Oncorhynchus tshawytscha*) (Campbell et al. 2003). Cette augmentation du tissu gonadique lors de la maturation s'accompagne de changements de la lignée germinale aboutissant à la formation des gamètes.

3. Modifications cellulaires du testicule

La spermatogenèse est un processus spécifique de prolifération et de différenciation des cellules germinales qui a lieu au niveau des testicules à l'intérieur des tubes séminifères (e.g. Weinbauer et Wessels 1999; Fiorini et al. 2004). Pendant cette phase de maturation les gonades se développent et la lignée germinale subit des modifications profondes aboutissant à la formation de gamètes. Les gonades vont ainsi passer alternativement d'un état immature à un état mature. Campbell et al. (2003) ont montré des modifications cellulaires associées au cycle annuel de reproduction du mâle de saumon chinook : les spermatogonies primaires et transitionnelles sont les seules cellules présentes de juillet à janvier, puis se différencient en spermatogonies tardives, en spermatocytes I, en spermatocytes II, en spermatides et en spermatozoïdes entre février et juin. Amer et al. (2001) ont montré des modifications similaires des cellules germinales durant la spermatogenèse chez le mâle du huchon japonais (*Hucho perryi*), mais ces modifications cellulaires sont décalées dans le temps. Koya et al. (2002) ont montré que lors de la première maturation sexuelle chez le mâle du hareng du Pacifique (*Clupea pallasii*) les spermatogonies se transforment progressivement par processus méiotique d'avril à novembre. À maturité, les spermatozoïdes représentent plus de 95% des cellules du testicule. Ces transformations cellulaires sont étroitement sous le contrôle de centres nerveux supérieurs qui agissent via certaines hormones mais aussi une régulation locale au niveau gonadique.

F. Régulation neuroendocrinienne et cellulaire

La spermatogenèse est contrôlée principalement par les voies endocrines comme les hormones folliculostimuline (FSH) ou les lutéotropines (LH) issues de la glande hypophysaire et par médiation intercellulaire locale à travers les effecteurs paracrines comme la testostérone, les facteurs de croissance, les cytokines (e.g. Weinbauer et Wessels 1999) ou par contact direct entre cellules adjacentes (e.g. Weinbauer et Wessels 1999; Fiorini et al. 2004).

La maturation sexuelle est caractérisée par le développement des gonades et accessoirement des organes sexuels, qui résulte d'une activation du système neuroendocrinien qui régule les processus reproducteurs via l'axe cerveau-hypophyse-gonade (Kobayashi et al. 2000; Gelsleichter et al. 2002). Néanmoins les facteurs environnementaux comme la photopériode par exemple semblent avoir des actions indirectes dans les processus physiologiques qui régulent la maturation sexuelle chez les salmonidés. Ainsi, par un traitement photopériodique, Gardère (2000) a réussi à faire avancer ou retarder le profil de sécrétion de la testostérone chez les mâles d'omble chevalier. Chez le saumon masu, les photopériodes courtes induisent l'activation des neurones de l'aire pré-optique et du télencéphale ventral qui sont responsables de la synthèse de gonadolibérines (RH) qui vont stimuler la sécrétion de gonadotropines (FSH et LH) au niveau hypophysaire (Amano et al. 1995). Amano et al. (2000) ont également montré chez la même espèce une augmentation progressive de gonadotropine (GtH) I et II au niveau de l'hypophyse entre juillet et octobre et cette augmentation est corrélée avec l'augmentation des concentrations de testostérone

et de 11-cétotestostérone.

Les expériences *in vitro* sur l'omble de fontaine démontrent que les gonadotropines peuvent agir directement sur le canal spermatique en modifiant sa perméabilité membranaire (Marshall et al. 1993). Les concentrations en 11-CT, T et DHP augmentent simultanément entre avril et juin chez le mâle du sigan (*Siganus guttatus*) et ces hormones semblent impliquées dans l'activité testiculaire (Rahman et al. 2000). Amer et al. (2001) ont montré que la 11-CT est nécessaire pour l'initiation de la spermatogenèse et suggèrent que la production de 11-CT est étroitement liée à l'activité des cellules de Leydig et non à la taille du testicule. Nader et al. (1999) ont montré que l'RH-IGF-I (Recombinant Human Insulinlike Growth Factor-I) combiné avec la 11-CT peut induire toutes les étapes de la spermatogenèse, allant des spermatogonies de type A aux spermatozoïdes, montrant ainsi que la continuation de la spermatogenèse chez l'anguille nécessite la présence de l'IGF-I. Chez le saumon chinook, Campbell et al (2003) ont montré une augmentation de la concentration plasmatique en 11-CT, en IGF-I et en FSH (hormone folliculo-stimulante) pendant la fin de la phase de la spermatogenèse. La testostérone, l'oestradiol- 17β (E_2) et la 11-CT ont un rôle inhibiteur sur la sécrétion des gonadotrophines GtH I et GtH II chez la femelle du cyprin doré (*Carassius auratus*) (Kobayashi et al. 2000), montrant ainsi une action de rétrocontrôle des stéroïdes sur les centres nerveux supérieurs. L'action de ces hormones varie suivant que l'individu soit juvénile ou adulte. Les résultats de Dickey et Swanson (1998) montrent que les stéroïdes sexuels ont une double action de rétrocontrôle positif et négatif sur la sécrétion des gonadotrophines (FSH en particulier) dépendamment du stade de maturation des gonades et du niveau de transcription

tion de rétrocontrôle positif et négatif sur la sécrétion des gonadotrophines (FSH en particulier) dépendamment du stade de maturation des gonades et du niveau de transcription et de traduction des ARNm responsables de la synthèse de ces hormones chez le saumon coho (*Oncorhynchus kisutch*). Chez le mâle du huchon (*Hucho perryi*) japonais, Amer et al. (2001) ont démontré une corrélation entre le développement des cellules germinales et une augmentation légère de la 11-CT avec l'apparition de spermatogonies tardives et une concentration augmentant pendant la phase active de la spermatogenèse. La concentration de 11-CT atteint son maximum deux semaines avant le frai puis diminue avant le début de la production de laitance; la E₂ a été détectée tout au long de la spermatogenèse, de la production de laitance et du frai. Les travaux de Koya et al. (2002) montrent une augmentation de la 11-CT entre octobre et mars chez le hareng du Pacifique, alors que la dernière phase de la spermatogenèse s'échelonne d'octobre à avril. Ils ont aussi observé un pic de la DHP au moment où la 11-CT diminue en fin avril. Chez cette espèce, la T est relativement plus faible que la 11-CT et sept fois moins élevée durant la fin de la spermatogenèse.

La régulation de la maturation sexuelle chez les vertébrés semble dépendante d'une part, de médiations chimiques au niveau gonadique et d'autre part, de la mise en place de structures anatomiques intercellulaires pour coordonner l'activité tissulaire. Ainsi, les connexines qui sont des canaux protéiques transmembranaires reliant les cytoplasmes de deux cellules voisines (Gustafsson 2003), semblent jouer un rôle fondamental dans la coordination de la gamétogenèse. Fiorini et al. (2004) ont démontré que les cellules de Sertoli sont capables de former des jonctions intercellulaires entre elles par

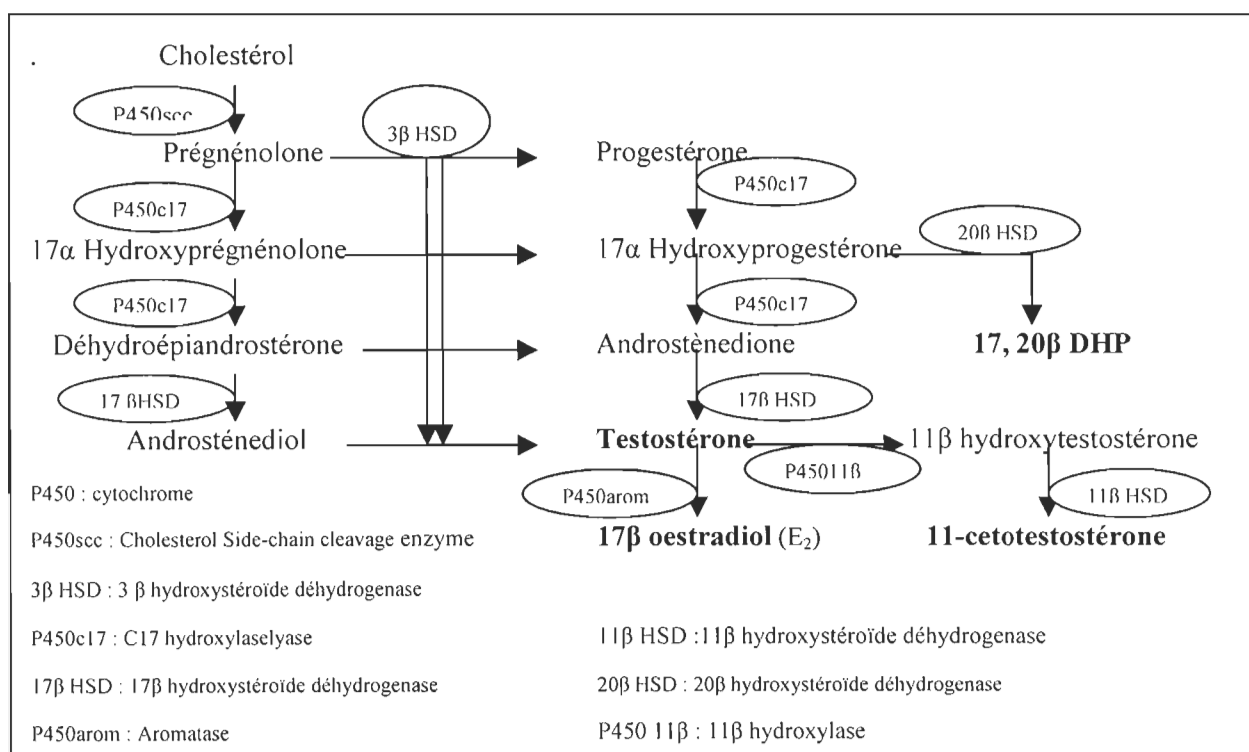
pement et le maintien de la spermatogénèse. Par ailleurs l'introduction et l'expression d'ARNm dans les cultures d'ovocytes libres du xénope permettent la mise en paire des ovocytes libres par les connexines (Chang et al. 1996), ce qui confirme l'intervention des connexines pour les échanges intercellulaires. Par ailleurs Risley (2000) suggère que l'expression des gènes des connexines chez le rat devient plus complexe avec le développement des cellules spermatiques et spécialement les cellules méiotiques.

G. Mécanismes de biosynthèse des androgènes

Chez les vertébrés, la biosynthèse du cholestérol est microsomale. Le foie est l'un des sites principaux de synthèse. Le cholestérol est ensuite transporté vers les autres organes sous forme de lipoprotéines (Weil 2001). Au niveau des mitochondries le cholestérol est cyclisé en noyau cyclopentano-phénanthrène par des mécanismes différents dont l'action du cytochrome P450_{scc} (side chain-cleavage) qui semble primordiale. Les stéroïdes sexuels ont un précurseur commun : le prégnénolone (21 atomes de carbone) provenant du cholestérol qui en contient 27 (Silbernagl et Despopoulos 2001) et qui est le point de départ de la synthèse de toutes les hormones stéroïdes.

La stéroïdogénèse a lieu dans les organes stéroïdogènes, particulièrement les gonades qui possèdent des enzymes permettant les transformations qui vont aboutir aux différentes formes d'hormones stéroïdes sécrétées lors de la maturation sexuelle. Ainsi, les enzymes, produits lors de la maturation sexuelle vont agir sur différentes positions des précurseurs. L'androsténédione est transformé en testostérone par la 17 β hydroxystéroïde déhydrogé-

produits lors de la maturation sexuelle vont agir sur différentes positions des précurseurs. L'androsténédione est transformé en testostérone par la 17 β hydroxystéroïde déhydrogénase (17 β HSD), la transformation de la T en 11-cétotestostérone se fait par l'intermédiaire de la 11 β hydroxystéroïde déshydrogénase (11 β HSD), qui est un enzyme qui intervient pendant le milieu et la fin de la spermatogenèse. Un fort signal de l'ARNm codant pour la 11 β HSD a d'ailleurs été décelé au niveau des cellules de Sertoli chez la truite arc-en-ciel (Kusakabe et al. 2003). La 20 α hydroxystéroïde déhydrogénase (20 α HSD) permet la synthèse du DHP à partir de la 17 α -hydroxyprogestérone et l'action de l'aromatase permet la formation de la E₂ à partir de la testostérone (Fig. 1).



Inspiré de <http://www.sci.uidaho.edu/biosci/labs/young/research/>

Figure 1 Voies de synthèse des stéroïdes au niveau gonadique chez les salmonidés

Les résultats cités dans les paragraphes précédents montrent une certaine forme de régulation qu'on peut schématiser et résumer comme suit : les facteurs du milieu environnant (biotiques et abiotiques) envoient des signaux que les centres nerveux supérieurs perçoivent (aire pré-optique, télencéphale ventral...). Il s'en suit une libération des gonadolibérines (GnRH) au niveau des terminaisons nerveuses, puis une activation de l'hypophyse et la libération des GtH (I et II) (homologues de la FSH et la LH des vertébrés supérieurs) qui vont agir sur les effecteurs gonadiques (cellules de Leydig). Sous l'action de ces hormones de rang supérieur, les gonades vont sécréter à leur tour (chez le mâle), les androgènes qui vont agir par médiation paracrine pour permettre la maturation des cellules sexuelles (spermatogonies) dans les tubes séminifères.

Comprendre les mécanismes physiologiques au niveau gonadique chez les mâles de salmonidés permettrait éventuellement le contrôle de la maturation sexuelle précoce afin d'éviter une croissance inférieure anticipée et une réduction de la qualité de la chair en situation aquacole.

Ce projet de maîtrise s'inscrit dans un projet plus vaste qui cherche à comprendre l'initiation des processus de maturation sexuelle précoce au niveau gonadique chez les mâles d'omble. Les objectifs spécifiques à ma maîtrise étaient :

- 1- d'identifier des juvéniles d'omble âgés de 0+ et 1+ présentant des caractéristiques différentes d'atteinte précoce de la maturité sexuelle chez les mâles;

2- de suivre le profil saisonnier des stéroïdes sexuels (testostérone et 11-cétotestostérone) chez les juvéniles en fonction de l'apparition ou non de maturation sexuelle précoce.

II. Matériel et méthodes

A. Matériel biologique

À la station aquicole de Pointe-au-Père on dispose de différentes souches d'ombles qui ont permis de faire plusieurs croisements différents. Les ombles sont âgés de moins d'un an (0+) et de plus d'un an (1+). Les 0+ sont constitués de 5 groupes d'ombles réalisés à partir des croisements suivants : ♀ omble de fontaine anadrome × ♂ omble de fontaine anadrome (**AA**), ♀ omble de fontaine anadrome × ♂ omble de fontaine résident (**AR**), ♀ omble chevalier × ♂ omble chevalier (**CC**), ♀ omble chevalier × ♂ omble de fontaine anadrome (**CA**) et de ♀ omble de fontaine résident × ♂ omble de fontaine résident (**RR**). Les 1+ sont constitués de 4 groupes réalisés à partir des croisements suivants : ♀ omble de fontaine anadrome × ♂ omble de fontaine anadrome (**AA**), ♀ omble de fontaine anadrome × ♂ omble de fontaine résident (**AR**), ♀ omble de fontaine résident × ♂ omble de fontaine anadrome (**RA**) et de ♀ omble de fontaine résident × ♂ omble de fontaine résident (**RR**).

Les poissons ont été élevés dans les conditions de simulation de photopériode et de température naturelles. L'élevage des poissons a été réalisé dans des bassins circulaires de 250 et 500L. Les ombles ont été nourris, chez les 0+, à raison de 2.5% de leur poids corporel par jour de juin à août et sont passés à 1.5% de septembre à novembre alors que chez les 1+ la ration journalière a été de 1% de leur poids corporel. Les 0+ ont été élevés

en eau douce exclusivement et les 1+ à une salinité de 20‰ de mai à août de leur deuxième été.

L'utilisation de ces différents groupes familiaux se justifie par des résultats antérieurs du laboratoire : chez les hybrides AR une maturation sexuelle précoce de 100% a été trouvée à 1+, ce qui laissait présager la possibilité de maturité sexuelle précoce à 0+. Chez les AA, le pourcentage de maturité sexuelle précoce à 1+ était beaucoup plus faible, tandis que pour les ombles chevaliers, il n'y a jamais eu de maturité sexuelle précoce dans les élevages effectués à Pointe-au-Père. Nous espérons ainsi obtenir différents groupes expérimentaux montrant des caractéristiques différentes d'atteinte de maturité sexuelle.

B. Échantillonnage

L'échantillonnage a été réalisé du mois de mai 2004 au mois de novembre de la même année. Tous les prélèvements se sont déroulés entre 9:00 et 13:00 afin d'éviter des biais liés aux cycles circadiens des hormones circulantes. À chaque mois, l'échantillonnage pouvait s'étaler sur 3 à 4 jours. L'échantillonnage des individus âgés de moins d'un an (0+) n'a débuté qu'au mois de septembre à cause de leur trop petite taille pour les prises de sang avant l'automne. À partir de septembre, l'ensemble des échantillonnages mensuels s'étalait sur 5 à 6 jours.

C. Méthode de prélèvement

Les animaux ont été anesthésiés au MS-222 (0.8g/5L) jusqu'à l'arrêt des battements operculaires, puis ont été pesés et mesurés (longueur à la fourche). On a ensuite fait une ponction au niveau de la veine caudale à l'aide de seringues stériles héparinées (héparine d'ammonium). Le volume de sang prélevé était étroitement lié à la taille de l'individu échantillonné, il pouvait varier entre 0.1 et 1 ml par individu. Le sang a été immédiatement transféré dans des tubes à centrifugation (volume 1 ml), centrifugé à 3500g pendant 3 mn, le plasma a été transféré dans des microtubes, déposé sur la glace sèche, puis transféré à -80°C. Pour chaque individu la gonade droite a été directement mise sur la glace sèche jusqu'à la fin de l'échantillonnage. La gonade gauche a été mise dans un flacon contenant une solution de Bouin (acide picrique 0,9%, formaldéhyde 9% et acide acétique 5%) pendant 24 heures. Après 24 heures, les gonades ont été rincées à l'éthanol 70%, puis stockées dans de l'éthanol 70% pour des études histologiques et immunologiques.

Les calculs de facteur de condition ($\text{poids} \times 100 / \text{longueur}^3$), de l'indice gonadosomatique ($\text{poids gonade} \times 100 / (\text{poids corporel} - \text{poids gonade})$) et de l'indice hépatosomatique ($\text{poids foie} \times 100 / (\text{poids corporel})$) ont été effectués. La maturité sexuelle a été évaluée de façon visuelle après avoir prélevé les gonades.

D. Analyses de laboratoires

Chez les 0+, le taux de maturation sexuelle précoce a été extrêmement faible, soit un à deux individus par mois et pour l'ensemble des 5 groupes (soit sur un total de 40-45 individus par mois). On a donc jugé qu'il ne serait pas opportun de doser les androgènes chez ces individus.

1. Méthode Radioimmunologique

La méthode radioimmunologique a été utilisée pour le dosage de la testostérone, les trousse radioimmunologiques ImmuChem[™] Double Antibody de BIOMEDICALS ont été utilisées pour le dosage. Le principe est basé sur la compétition d'un antigène contenu dans l'échantillon avec un antigène marqué à l'aide d'un traceur (l'isotope radioactif ¹²³I dans notre étude) pour un nombre limité de site d'anticorps (Foote 1999). Un compteur gamma de type Clinigamma (LKM Wallack) a servi pour la mesure de la radioactivité.

2. Méthode ELISA

La 11-cétotestostérone a été analysée à l'aide des trousse ELISA de Cayman Chemical. Le principe du dosage est basé sur la compétition entre la 11-CT et de la 11-CT liée à un conjugué 11-CT-acétylcholinestérase pour un nombre limité d'anticorps spécifiques de lapin. Les trousse sont calibrées pour des concentrations en picogrammes/mL (10^{-12}) et

nous avons donc dû faire des dilutions pour un grand nombre d'échantillons.

Des tests de réactions croisées intra et inter essais ont été réalisés pour la linéarité des dilutions effectuées. Les dilutions ont varié de 1/100 jusqu'à 1/10000 permettant ainsi d'avoir des concentrations mesurables par la courbe standard. La dilution des échantillons a été réalisée avec le tampon EIA provenant des trousse.

E. STATISTIQUES

1. Normalité

La normalité des données a été vérifiée par le test de normalité de Kolmogorov-Smirnov en fonction de l'état de maturité sexuelle, d'une part les individus immatures et d'autre part les individus en maturation ou produisant de la laitance).

2. Analyses de Variance (ANOVA)

Les données ont été analysées par le logiciel STATISTICA 6.0 de StatSoft et elles ont été analysées à l'aide d'ANOVAs à deux facteurs (mois et groupes). La normalité des données a été vérifiée par le test de Kolmogorov-Smirnov afin d'obtenir une distribution normale, les données de concentrations hormonales ont été transformées en logarithme décimal (Log_{10}) avant analyse statistique. En présence d'effets significatifs, des tests a posteriori HSD de Tukey pour n différents ou de Games et Howell, quand aucune trans-

formation ne permettait d'avoir des variances homogènes, ont été appliqués (Sokal et Rohlf 1997).

Tableau 1 Fréquence mensuelle (%) de maturité sexuelle chez les mâles par groupe parental de mai à novembre. **I**= individu immature; **M**= individu en maturation; et **S**= individu produisant de la laitance.

	Mai		Juin		Juillet		Août		Septembre		Octobre			Novembre		
AA	I	M	I	M	I	M	I	M	I	M	I	M		I	M	S
	100	0	100	0	75.0	25.0	22.2	77.8	50.0	50.0	50.0	50.0		75.0	8.3	16.7
AR	I	M	I	M	I	M	I	M	I	M	I	M		I	M	S
	100	0	100	0	50.0	50.0	44.4	55.5	71.4	28.6	60.0	40.0		77.8	11.1	11.1
RA	I	M	I	M	I	M	I	M	I	M	I	M	S	I	M	S
	100	0	90.0	10.0	22.2	77.8	36.4	63.6	50.0	50.0	40.0	40.0	20.0	11.1	55.6	33.3
RR	I	M	I	M	I	M	I	M	I	M	I	M	S	I	M	S
	100	0	87.5	12.5	10.0	90.0	22.2	77.7	0	100	10.0	50.0	40.0	33.3	50.0	16.7

III. RÉSULTATS

A. Atteinte de maturité sexuelle

1. L'atteinte de maturité sexuelle chez les 0+

Pour les plus jeunes individus (0+), l'évaluation du pourcentage d'atteinte de maturité sexuelle n'a pas été suivie de façon mensuelle mais plutôt durant les trois derniers mois d'automne, soit d'octobre à novembre. Durant cette période, on a observé un nombre très faible d'individus en maturation, soit en moyenne 1 individu par mois sur 40-45 individus échantillonnés.

2. L'atteinte de maturité sexuelle chez les 1+

Lors des différents échantillonnages les individus ont été divisés en 3 catégories selon l'aspect du développement gonadique observé à l'œil nu : des individus immatures, des individus en maturation et des individus produisant de la laitance. La maturité sexuelle précoce à 1+ été observée dans l'ensemble des groupes. Le Tableau 1 résume les résultats obtenus de mai (début des suivis) à novembre (période de reproduction). C'est en juin qu'on a observé les premiers signes de développement gonadique, d'abord chez les groupes RA et RR. En juillet, il y avait des individus avec développement gonadique dans tous les groupes. De façon générale on a observé un pourcentage de maturité sexuelle

précoce plus élevé chez les ombles de fontaine RR et RA. La production de laitance a débuté d'abord en octobre chez les ombles de fontaine RR et chez les ombles de fontaine hybrides RA. À noter que ce sont chez ces groupes que nous avons observé les signes les plus hâtifs de développement gonadique. En novembre (période de reproduction), des individus matures, avec laitance, ont été observés dans tous les groupes.

B. L'indice gonadosomatique (IGS)

1. Évolution de l'indice gonadosomatique chez les 0+ immatures

Chez les 0+ immatures, nous n'avons fait de mesures qu'en septembre, octobre et novembre. Pour ces trois mois, nous n'observons aucune évolution saisonnière ($p=0.33$), aucune différence en fonction du groupe parental ($p=0.23$), ni aucune interaction significative entre ces deux facteurs ($p=0.87$). Pour tous ces mois et groupes, la moyenne générale de l'indice gonadosomatique est de 0.056 ± 0.009 (117 individus).

2. Évolution de l'indice gonadosomatique chez les 1+

Les analyses statistiques ont été effectuées séparément selon que les individus avaient été classés immatures ou en maturation.

2.1 Les individus immatures

Chez les 1+ immatures, l'indice gonadosomatique évolue dans le temps de façon différente pour chacun des groupes parentaux (interaction mois×groupe, $p=0.011$). Il n'y a pas de variations mensuelles dans les groupes AR (Fig. 2 b), RA (Fig. 2 c) et RR (Fig. 2 d). Chez les AA, l'IGS est faible, mais on observe une hausse significative ($p<0.001$) de mai à août suivie d'une diminution en automne (Fig. 2 a).

2.2 Les individus en maturation et matures

Comme pour les immatures, les variations mensuelles de l'IGS sont différentes selon le groupe étudié et on a une interaction mois×groupe ($p<0.001$). Chez les ombles de fontaine AA et AR, les moyennes de l'IGS sont relativement faibles en juillet et août et la valeur maximale est atteinte en octobre avec diminution subséquente en novembre chez les AR (Fig. 2 a et b). Chez les ombles hybrides RA et chez les ombles résidents, l'IGS est faible en juillet atteignant sa valeur maximale plus tôt que chez les deux groupes précédents, soit en septembre, avec une diminution subséquente (Fig. 2 c et d).

C. L'indice de condition

1. Évolution de l'indice de condition chez les 0+

Chez les mâles âgés de moins d'un an (0+), la moyenne générale de l'indice de condition diffère selon le groupe ($p=0.041$), mais cette différence est trop faible pour être différenciée par le test a posteriori (Tableau 2). L'indice de condition varie de façon saisonnière

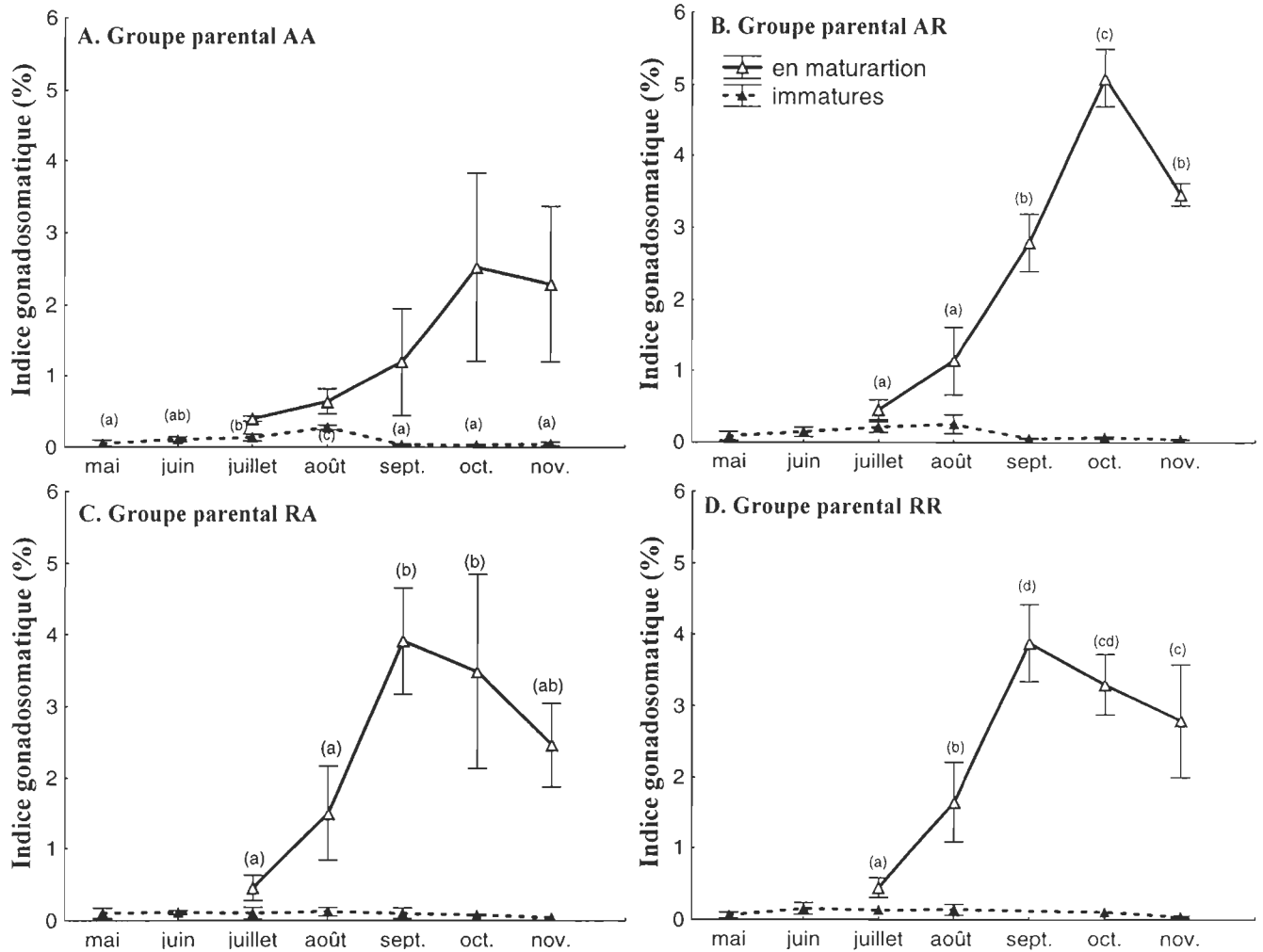


Figure 2 Indice gonadosomatique chez les mâles 1+. Moyenne (\pm écart-type). Des lettres différentes indiquent la présence de différences significatives ($\alpha=0.05$)

Tableau 2 Moyenne (\pm écart-type), par groupe parental et pour l'ensemble de la période d'échantillonnage, de l'indice de condition chez les mâles immatures 0+ et les mâles en maturation 1+. Des lettres différentes indiquent la présence de différences significatives entre les différents croisements ($\alpha=0.05$) à l'intérieur d'un même groupe d'âge.

	AA	AR	RA	RR	CA	CC
Immature +0	1.03 \pm 0.13 (n=25)	1.13 \pm 0.14 (n=23)		1.39 \pm 0.13 (n=26)	1.01 \pm 0.14 (n=22)	1.02 \pm 0.14 (n=24)
En maturation 1+	1.06 \pm 0.03 ^a (n=20)	1.16 \pm 0.03 ^{ab} (n=19)	1.18 \pm 0.02 ^b (n=28)	1.22 \pm 0.02 ^b (n=43)		

($p=0.044$), mais de façon similaire entre les groupes (interaction mois×groupe : $p=0.169$) avec des indices de condition plus élevés en octobre qu'en novembre (Fig. 3).

2. Évolution de l'indice de condition chez les 1+

2.1 Les individus immatures

Chez les mâles immatures 1+, l'indice de condition varie de façon saisonnière ($p<0.001$), mais de façon similaire entre les groupes (groupe, $p=0.052$; interaction mois×groupe : $p=0.22$). L'IC augmente progressivement de mai à août sauf pour le mois de juillet et se maintient durant tout l'automne (Fig. 4).

2.2 Les individus en maturation et matures

L'indice de condition chez les 1+ en maturation varie de façon significative en fonction du groupe ($p<0.001$), mais non de façon saisonnière ($p=0.22$; interaction mois×groupe : $p=0.52$). De façon générale, les ombles de fontaine anadromes ont des valeurs d'IC plus faibles par rapport aux hybrides RA et aux résidents RR alors que les hybrides AR montrent des conditions intermédiaires entre AA et RR ou RA (Tableau 2).

D. L'indice hépatosomatique

1. Évolution de l'IHS chez les 0+

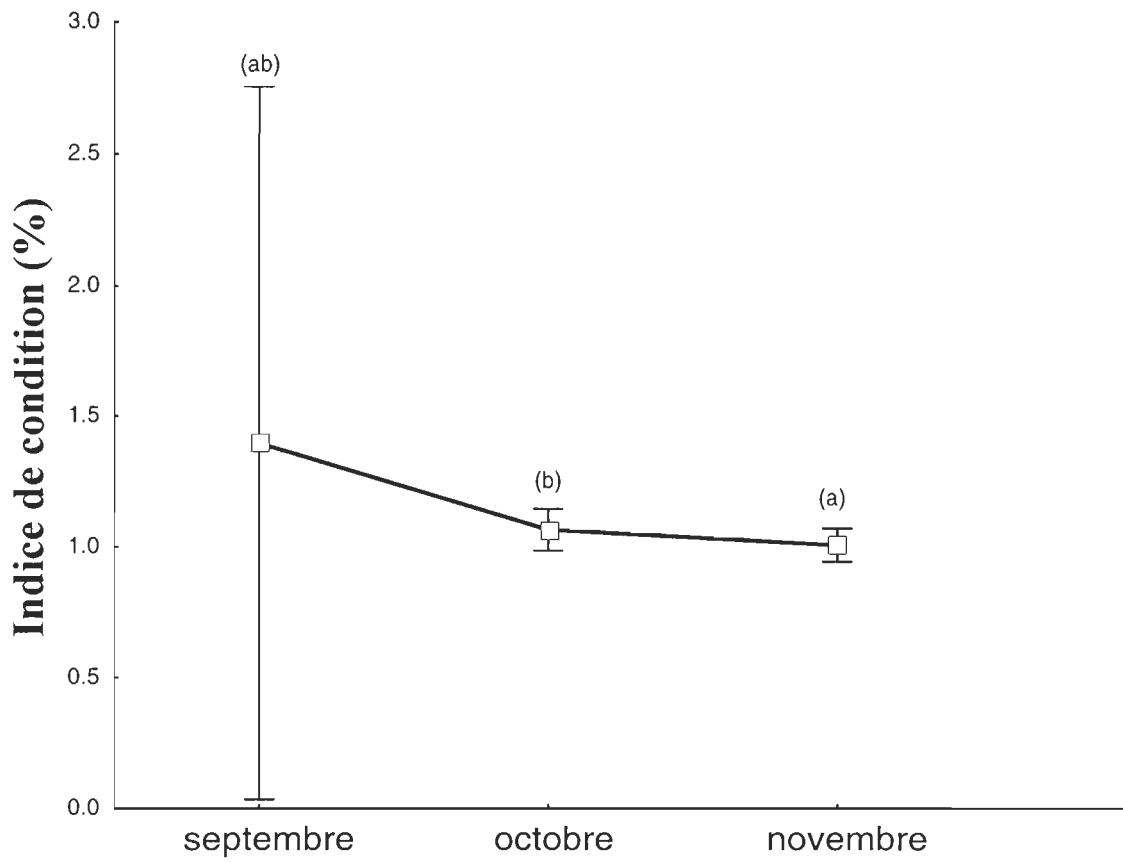


Figure 3 Indice de condition chez les mâles 0+ immatures. Moyenne (\pm écart-type). Des lettres différentes indiquent la présence de différences significatives ($\alpha=0.05$)

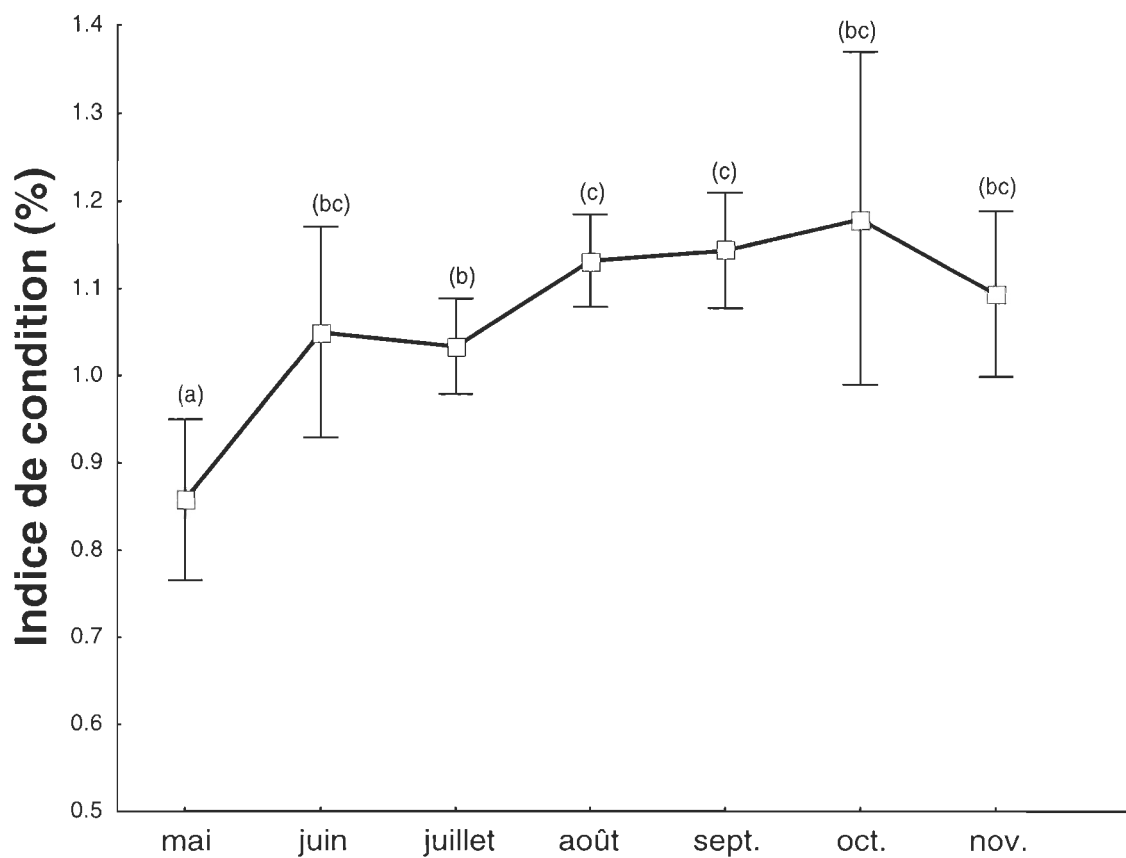


Figure 4 Indice de condition chez les mâles immatures 1+. Moyenne (\pm écart-type). Des lettres différentes indiquent la présence de différences significatives

L'indice hépatosomatique chez les 0+ immatures varie de façon saisonnière ($p=0.032$) mais diffère selon le groupe (groupe : $p=0.001$; interaction mois×groupe : $p=0.02$). Chez les AA, les AR et les CA on ne peut distinguer de patron saisonnier particulier (Fig. 5). Chez les CC, on observe une baisse graduelle de l'IHS durant l'automne alors que chez les RR on observe une augmentation que de septembre à octobre.

2. Évolution de l'IHS chez les 1+

2.1 Les individus immatures

Les moyennes de l'indice hépatosomatique, chez les 1+ immatures varient de façon saisonnière ($p<0.001$); l'IHS diffère d'un groupe à l'autre (groupe : $p=0.037$; interaction mois×groupe : $p=0.003$). Chez les AA et les RR, l'IHS est similaire pour l'ensemble des mois. Chez les AR et RA on observe une augmentation significative de septembre à novembre (Fig. 6 b et c).

2.2 Les individus en maturation et matures

L'indice hépatosomatique chez les 1+ en maturation montre une variation saisonnière ($p<0.001$), mais différente selon le groupe (interaction mois×groupe : $p=0.004$; groupe : $p=0.42$). Chez les AA et les AR, l'IHS est plus élevé en juillet qu'en août et septembre puis augmente ensuite légèrement au cours de l'automne (Fig. 6 a et b). Chez les RA et

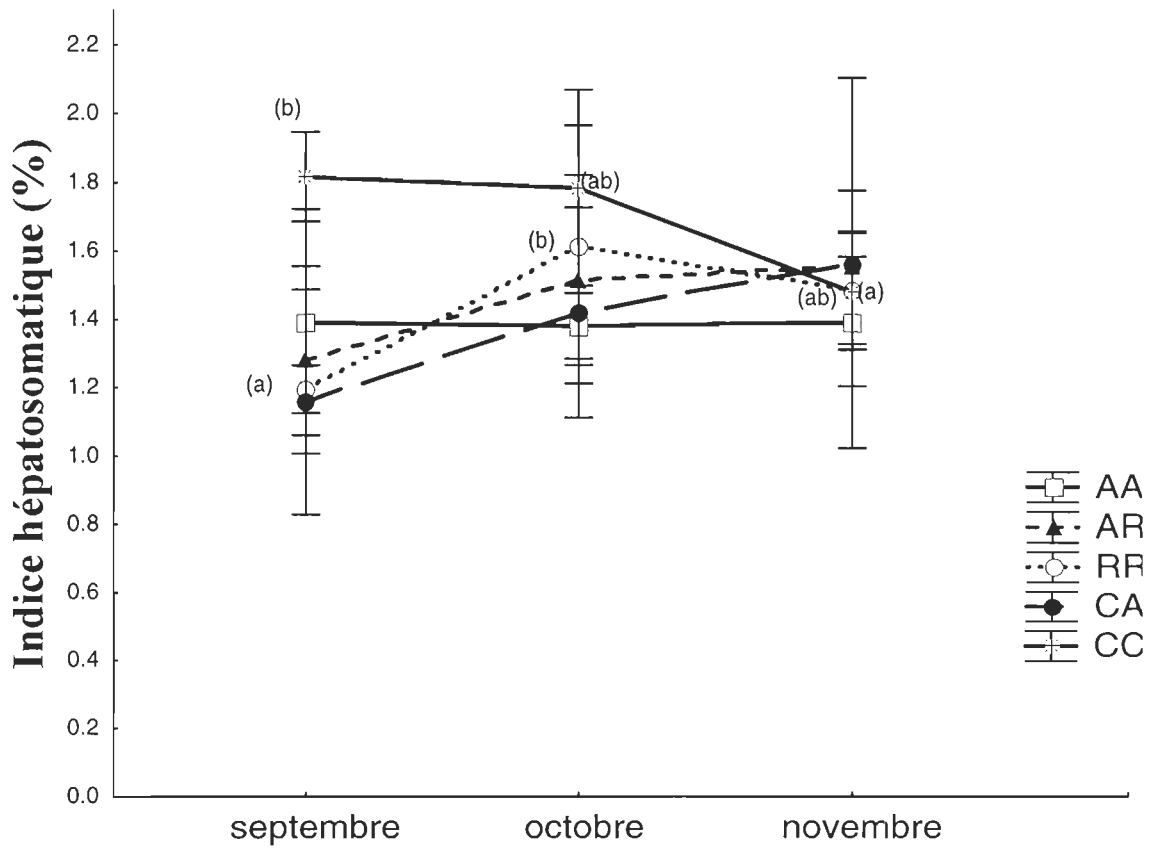


Figure 5 Indice hépatosomatique chez les mâles immatures 0+. Moyenne (\pm écart-type). Des lettres différentes indiquent la présence de différences significatives ($\alpha=0.05$)

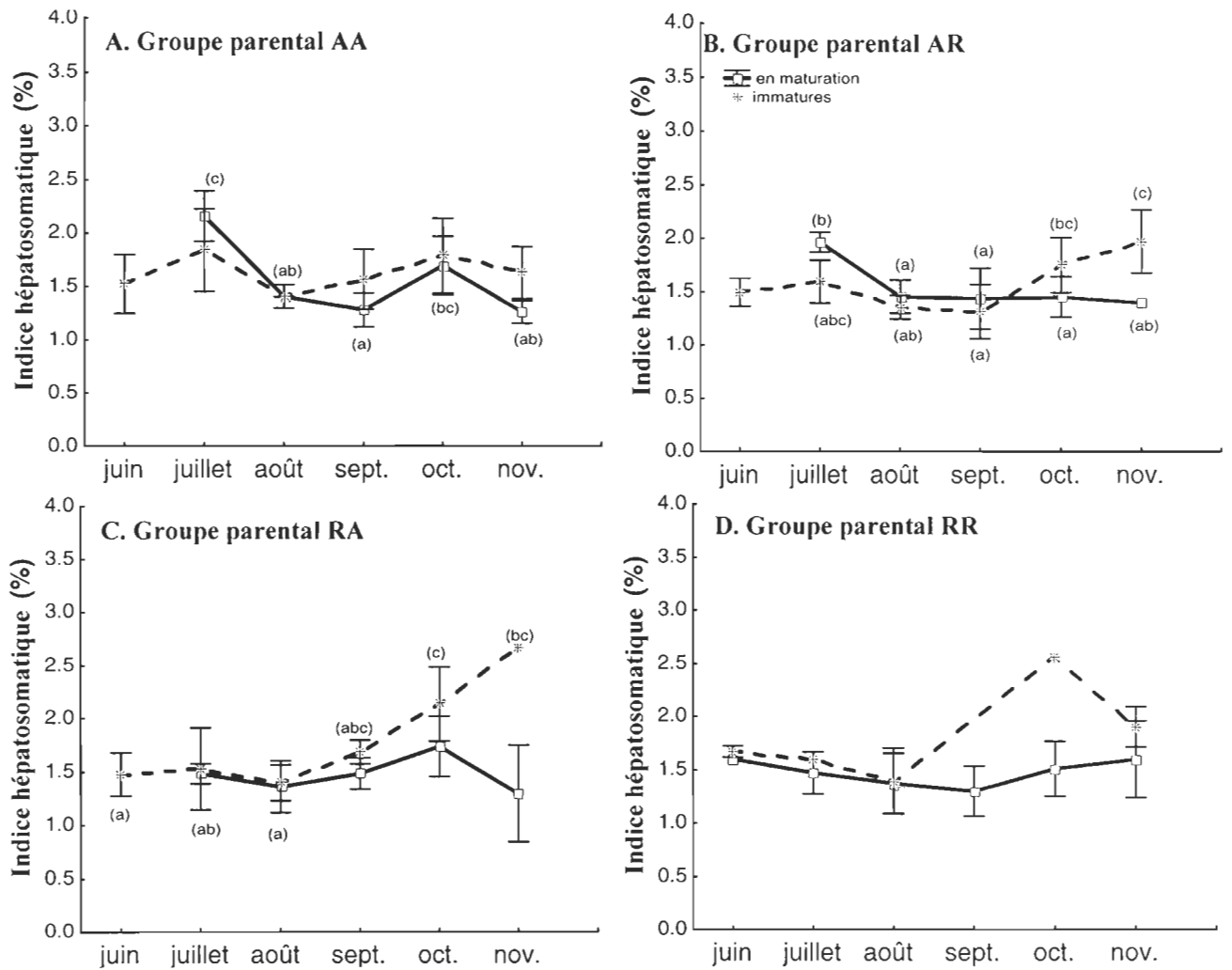


Figure 6 Indice hépatosomatique chez les mâles 1+. Moyenne (\pm écart-type). Des lettres différentes indiquent la présence de différences significatives ($\alpha=0.05$)

les RR, on n'observe pas de différences significatives entre les moyennes mensuelles (Fig. 6 c et d).

E. Les androgènes (testostérone et 11-cétotestostérone)

Les hormones sexuelles n'ont pas été analysées chez les groupes âgés de moins d'un an.

1. La testostérone

1.1 Les individus immatures 1+

Les concentrations plasmatiques de testostérone varient mensuellement ($p < 0.001$) et de façon différente d'un groupe à un autre (interaction mois×groupe : $p = 0.017$; groupes : $p = 0.15$). Chez les RA, on n'a pas observé de différence saisonnière de testostérone plasmatique (Fig. 7 c); par contre, chez les RR on a des concentrations plus élevées en mai et plus faibles en juin avec des valeurs intermédiaires pour les autres mois (Fig. 7. d). Les concentrations chez les AA sont faibles en septembre et en octobre, plus élevées en novembre et intermédiaires pour les autres mois. On a un patron saisonnier similaire chez les AR mais avec des concentrations plus faibles en juillet.

1.2 Les individus en maturation et matures 1+

La testostérone plasmatique varie de façon saisonnière et diffère d'un groupe à un autre

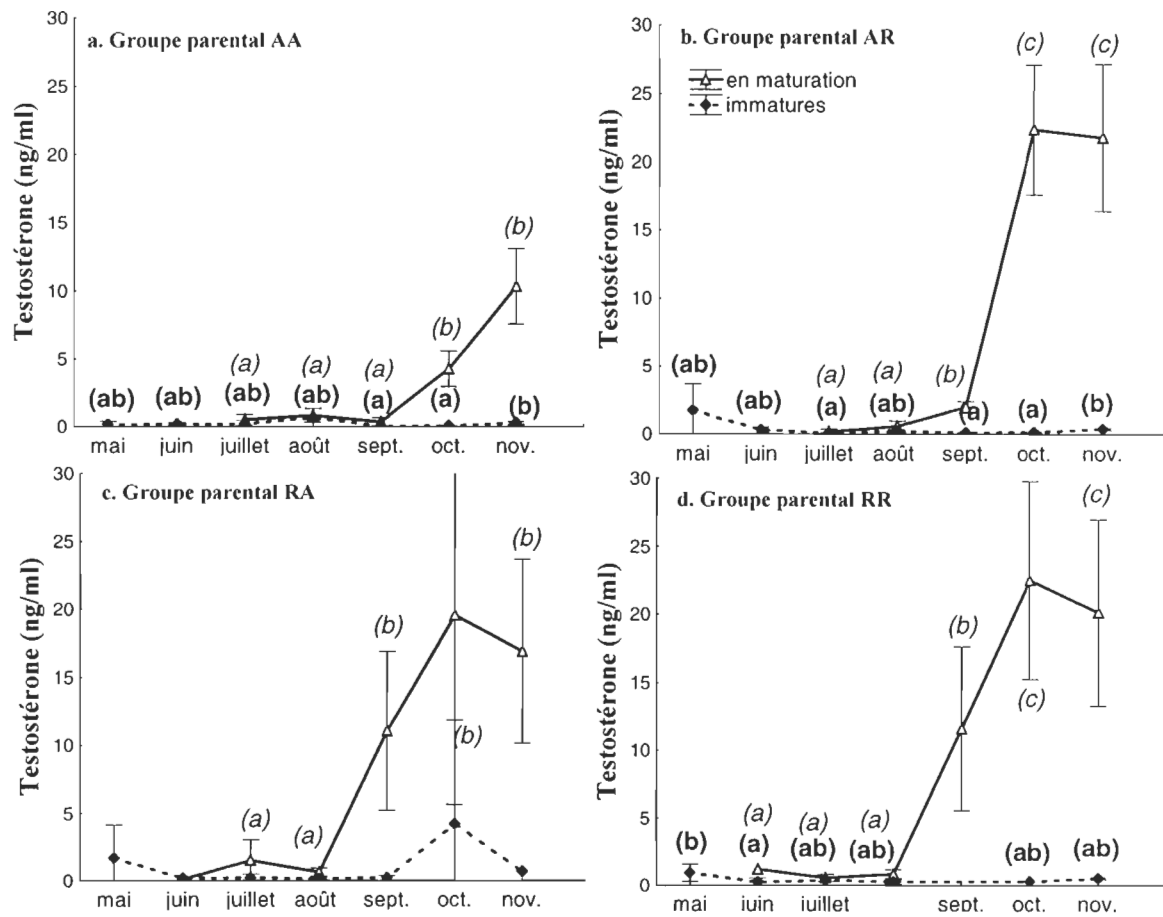


Figure 7 Testostérone plasmatique chez les mâles 1+. Moyenne (\pm écart-type). Des lettres en gras différentes indiquent la présence de différences significatives ($\alpha=0.05$) chez les immatures. Des lettres en italique différentes indiquent la présence de différences significatives ($\alpha=0.05$) chez les individus en maturation.

(mois : $p < 0.001$; interaction mois×groupe : $p < 0.001$). On n'a pas trouvé de différences significatives de testostérone plasmatique entre les individus en maturation et les individus produisant de la laitance pour les mois d'octobre et de novembre (interaction mois×maturité : $p = 0.50$), donc on les a analysés ensemble. Chez les AA, on observe des concentrations de testostérone faibles de juillet à septembre avec une augmentation en octobre alors que chez les AR, les RA et les RR on a une augmentation significative dès septembre (Fig. 7).

2. La 11-cétotestostérone

2.1 Les individus immatures 1+

Les concentrations hormonales de 11-cétotestostérone plasmatique chez les 1+ immatures sont identiques pour l'ensemble des groupes ($p = 0.75$) et varient mensuellement mais de façon similaire pour tous les groupes (mois : $p = 0.007$; interaction mois×groupe : $p = 0.39$). La 11-CT est faible durant l'été et augmente significativement en novembre; néanmoins, les concentrations sont relativement faibles pour l'ensemble des immatures comparativement aux individus en maturation (Fig. 8).

2.2 Les individus en maturation et matures 1+

Chez les individus en maturation 1+, la 11-cétotestostérone évolue dans le temps de façon significative, mais de façon différente pour les différents groupes (mois : $p < 0.001$; interac-

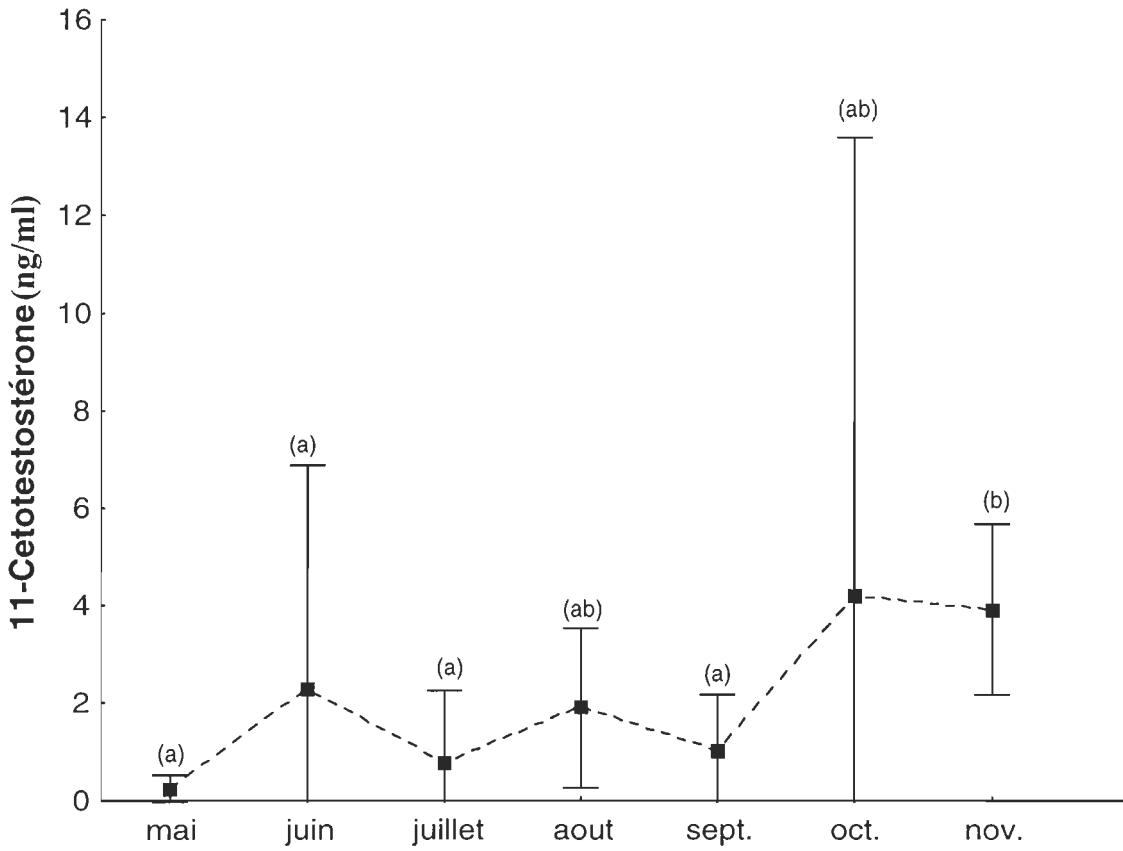


Figure 8 11-cétotestostérone plasmatique chez les mâles 1+ immatures. Moyenne (\pm écart-type). Des lettres différentes indiquent la présence de différences significatives ($\alpha=0.05$)

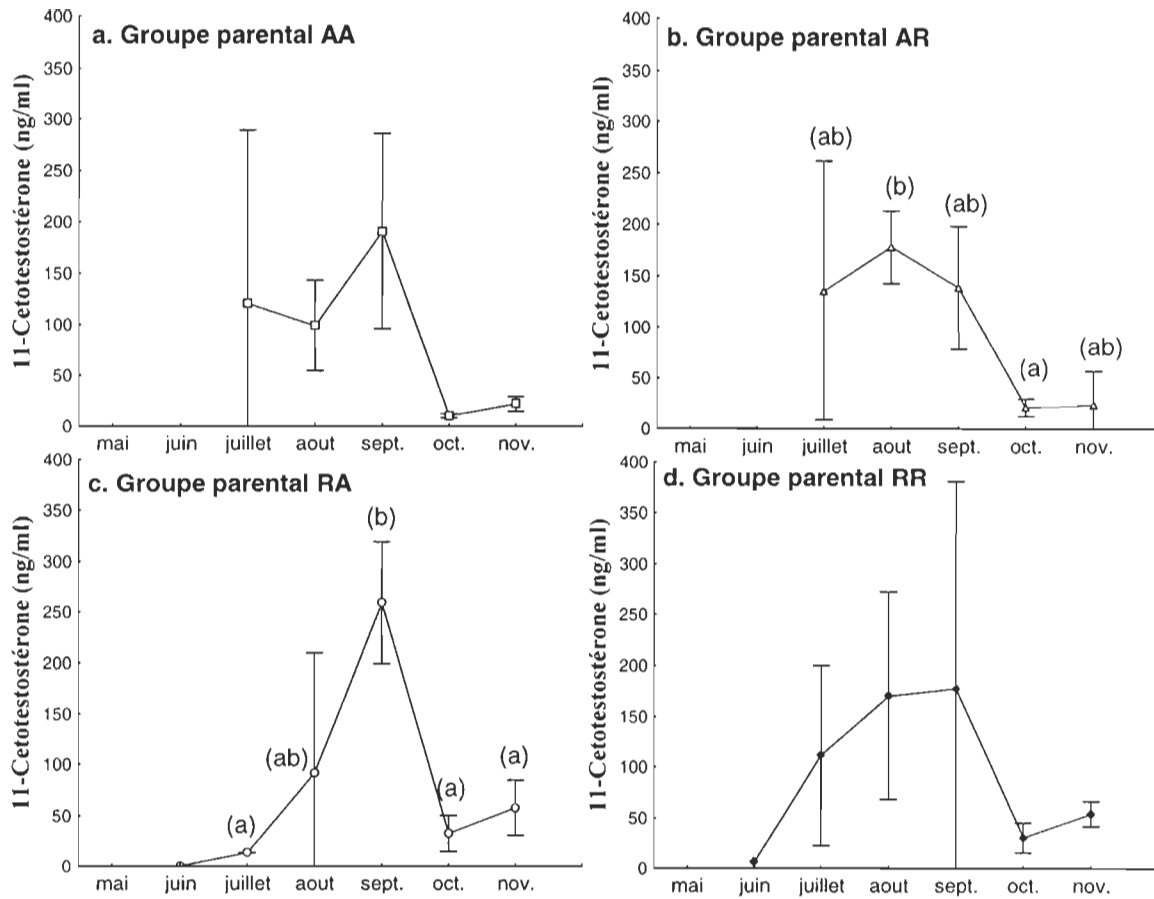


Figure 9 11-cétotestostérone plasmatique chez les mâles 1+ en maturation. Moyenne (\pm écart-type). Des lettres différentes indiquent la présence de différences significatives ($\alpha=0.05$)

tion mois×groupe : $p=0.035$). On n'a pas observé une différence significative de concentrations plasmatiques de 11-cétotestostérone entre les mâles produisant de la laitance et les mâles en maturation (interaction mois×maturité : $p=0.57$), donc on les a analysés ensemble. Chez les AA (Fig. 9 a) et les RR (Fig. 9 d), les variances importantes ne permettent pas d'identifier de patron saisonnier. Chez les hybrides, le pic est atteint en août pour les AR et en septembre chez les RA avec une chute importante en octobre pour les deux groupes (Fig. 9 b et c).

IV. DISCUSSION

L'objectif de ce travail était d'étudier sur une base physiologique le phénomène de maturité sexuelle précoce. Pour ce faire nous avons étudié l'apparition de maturité sexuelle chez les mâles d'ombles 0+ et 1+ issus de différents groupes parentaux et comparé les variations des androgènes plasmatiques (testostérone et 11-cétotestostérone), de l'indice gonadosomatique, de l'indice de condition et de l'indice hépatosomatique entre des mâles en maturation versus des mâles immatures. Des différences significatives, pour certains facteurs, ont été observées suivant l'état de maturité sexuelle mais aussi des différences entre ombles de fontaine résidents et anadromes et leurs hybrides réciproques.

La maturité sexuelle précoce a été observée à 1+ chez l'ensemble des groupes étudiés. Les individus en maturation ont commencé leur développement gonadique en juin ou en juillet dépendamment du groupe parental. Cependant, chez les individus âgés de moins d'un an (0+), la maturité sexuelle n'a été observée que chez les hybrides AR et CA avec 2.4% d'occurrence sur l'ensemble des 0+. Les résultats antérieurs obtenus au laboratoire avaient montré une maturité sexuelle précoce de 100% chez les hybrides AR à 1+ et on soupçonnait la présence de maturité sexuelle précoce à 0+ (Bastien et al. soumis). Chez les ombles de fontaine anadromes et résidents de même que chez l'omble chevalier on n'a pas observé de maturité sexuelle précoce à 0+.

L'apparition de maturation sexuelle à 1+ se manifeste d'abord avec les ombles de fontaine

résidents mais aussi chez les hybrides issus de croisement entre femelles résidentes et mâles anadromes (RA) en juin ; le mois suivant les AA et AR ont commencé leur développement gonadique. Bien qu'appartenant à la même espèce, le début de la maturation sexuelle est décalé dans le temps entre les deux formes d'ombles. Les différents groupes parentaux utilisés lors de notre étude mettent donc en évidence des caractéristiques différentes vis-à-vis de la reproduction chez les mâles. L'atteinte de maturité sexuelle est généralement associée à la taille des individus : en théorie, une croissance rapide favorise une maturité sexuelle précoce alors qu'une croissance lente entraîne une reproduction différée (e.g. Hutchings 1996). Castonguay et al. (1982) ont déjà montré que les ombles de fontaine résidents avaient des tailles supérieures aux ombles anadromes à 2+ et 3+ mais que la taille maximale que pouvait atteindre les anadromes était supérieure aux résidents (Morita 2001). Ceci pourrait être déterminant dans les proportions d'apparition de maturité sexuelle précoce ; celle-ci étant souvent en relation avec la croissance. Bien que nous n'ayons pas tenu compte de ce facteur, les ombles résidents présentent des taux supérieurs de maturation.

Chez les individus en maturation, la testostérone augmente significativement à partir de septembre chez les AR, les RA et les RR et atteint un maximum de 20-22 ng/ml en octobre et en novembre. Chez les AA, l'augmentation significative de testostérone plasmatique commence plus tard pour n'atteindre que 10ng/ml en novembre. Chez l'omble chevalier Tveiten et al. (1998) ont montré un profil hormonal similaire de testostérone chez des mâles adultes mais avec des concentrations plus élevées (35-45 ng/ml en septembre et début octobre). Les individus immatures montrent des concentrations plasmatiques faibles de testostérone durant toute la période d'échantillonnage avec une légère augmentation dans

certaines groupes. Nos résultats montrent que la testostérone est plus faible chez les ombles anadromes que chez les ombles hybrides ou résidents, ce qui pourrait être lié à la période de reproduction, celle-ci étant un peu plus tardive en laboratoire chez les anadromes (Audet, communication personnelle).

Lors des premiers mois de maturation sexuelle (juillet à septembre) la 11-cétotestostérone plasmatique est présente en quantité importante sauf chez les hybrides RA en juillet, alors que les concentrations sont faibles en juin. Chez la truite arc-en-ciel, Liu et al. (2000) ont montré une expression importante du cytochrome P450_{11β} (11β-hydroxylase) durant les stades I et II de la maturation sexuelle et c'est particulièrement au niveau du testicule et de la partie antérieure du rein que cette enzyme est le plus exprimée. De même Kusakabe et al. (2003) ont montré chez la même espèce que l'augmentation des ARNm responsables de la synthèse de la 11β hydroxystéroïde déhydrogénase (11βHSD) se fait du début au milieu de la spermatogenèse et diminue lors de la production de laitance ce qui ressemble au profil de 11-CT qu'on a obtenu. Ces enzymes interviennent dans la transformation de la testostérone en 11-cétotestostérone ce qui suggère, d'une part, l'importance de cette hormone au début de la maturation sexuelle chez le mâle et d'autre part, ce qui pourrait expliquer les concentrations faibles de testostérone pendant cette phase. À l'exception des RA au mois de juillet, les concentrations de 11-cétotestostérone plasmatique sont élevées (98-258 ng/ml) en juillet, août et septembre. La 11-cétotestostérone, identifiée pour la première fois par Idler et al. (1960) chez le mâle du saumon rouge, est considérée comme un androgène majeur pour la maturation sexuelle chez le mâle. Elle permet l'apparition entre autres des caractères sexuels secondaires (Idler et al. 1961). Durant la production de laitance en octobre et ou

en novembre, la chute brutale des concentrations de la 11-cétotestostérone montre que son implication dans la maturation sexuelle gonadique semble moindre, néanmoins les concentrations basales sont relativement élevées (10-58 ng/ml).

Chez l'omble chevalier, Frantzen et al. (2004) ont montré que le pic de la 11-cétotestostérone est atteint avant la production de laitance. Chez les immatures, la 11-cétotestostérone plasmatique est nettement plus faible comparativement aux individus en maturation et n'atteint que 4 ng/ml en octobre et novembre. Elle est plusieurs fois plus élevée (jusqu'à 10 fois) que la testostérone chez les individus en maturation. Néanmoins les pics des deux androgènes sont décalés dans le temps. Chez l'omble de fontaine en maturation, Sangalang et Freeman (1974) ont montré des concentrations de 11-cétotestostérone 10 fois supérieures à celles de testostérone avec des valeurs plus élevées de 11-cétotestostérone qui précèdent les pics de testostérone entre septembre et mi-octobre chez des sujets exposés au cadmium. Par ailleurs, chez les mâles de trois espèces d'esturgeons, Barannikova et al. (2004) ont montré des concentrations plus élevées de testostérone que de 11-cétotestostérone. Thorarensen et al. (1996) ont trouvé des concentrations maximales de 11-cétotestostérone chez les mâles de truite arc-en-ciel de 102.3 ± 20.1 ng/ml alors que Scott et al. (1980) ont trouvé une concentration maximale de 260 ng/ml chez la même espèce en captivité, ce qui correspond aux concentrations qu'on a mesuré chez les ombles de fontaine. Chez les mâles de truite arc-en-ciel en maturation, McQuillan et al. (2003) ont également trouvé des concentrations similaires de 11-cétotestostérone plasmatique (136.5 ± 59.7 ng/ml). La chute brutale de la 11-cétotestostérone en octobre et novembre qui coïncide avec les maximums de testostérone, peut suggérer une corrélation négative entre les deux

hormones. Scott et al. (1980) estiment que la diminution de testostérone après avoir atteint son niveau maximal, chez le mâle de truite arc-en-ciel, peut refléter une augmentation de l'efficacité de sa transformation en 11-cétotestostérone qui à son tour atteint son maximum. Nos résultats montrent plutôt deux pics décalés des deux androgènes avec la 11-cétotestostérone qui précède celui de la testostérone contrairement aux résultats de Scott et al. (1980). Néanmoins, les concentrations de testostérone qu'ils ont mesuré atteignent un maximum de 150 ng/ml, et ces auteurs estiment qu'elle est 6 fois plus élevée que les concentrations antérieures obtenues chez la même espèce.

Les concentrations des androgènes semblent être liées avec le groupe parental. Ainsi Munakata et al (2001) ont montré que le comportement de résidence ou d'anadromie chez le saumon masu est relié directement aux concentrations d'androgènes : les concentrations élevées de testostérone, de 11-cétotestostérone et d'œstradiol inhibent la capacité d'acclimatation à l'eau de mer. La 11-cétotestostérone diminue aussi la fréquence de migration chez le saumon atlantique (Berglund et al. 1994) de même que la présence de facteurs de condition plus élevés.

Chez les immatures 1+, l'augmentation significative de l'indice gonadosomatique chez les anadromes de mai en août pourrait être liée à une amorce de développement gonadique non continue d'autant plus qu'en août chez les AA immatures l'indice gonadosomatique (0.021) est très significativement différent ($p < 0.0001$) de celui des individus en maturation (0.6). Cependant, cette particularité pourrait être fort intéressante : on aurait souhaité avoir uniquement ce genre de profil en milieu aquicole. Le mois d'août semble être une période

critique chez les ombles de fontaine anadromes : la croissance somatique commence à être plus sollicitée chez les immatures lors des trois derniers mois (de septembre en novembre) de notre étude au détriment de la croissance gonadique. L'évolution de l'indice gonadosomatique, lors de la maturation sexuelle, est décalée dans le temps selon le groupe parental (anadrome versus résident). De même, les moyennes mensuelles de l'indice gonadosomatique sont plus faibles chez les ombles de fontaine anadromes, l'investissement au niveau gonadique est plus élevé chez les ombles résidents que chez les ombles anadromes ce qui pourrait être associé à une différence saisonnière ou au phénotype maternel. La phase exponentielle de croissance gonadique coïncide avec le moment où la 11-cétotestostérone plasmatique est secrétée de façon importante par les cellules interstitielles. Les concentrations sont similaires pour tous les groupes parentaux en maturation, contrairement à la testostérone ce qui pourrait signifier que les concentrations de 11-cétotestostérone ne sont pas liées à la masse gonadique des individus ni à la stratégie de reproduction. Amer et al. (2001) ont montré que la sécrétion des androgènes peut ne pas dépendre de la taille du testicule mais plutôt de l'activité des cellules interstitielles.

Les facteurs de condition sont plus élevés chez les ombles RR et RA que chez les AA à 1+, avec aussi des concentrations de testostérone plasmatique plus élevées ; ainsi, des facteurs de condition et des concentrations plasmatiques de testostérone plus faibles pourraient être liés au groupe parental où les individus anadromes par exemple sont supposés explorer d'autres milieux où la nourriture est plus abondante. L'indice de condition augmentant mensuellement chez les ombles immatures 1+, ce qui n'est pas le cas chez les individus en maturation, ceci pourrait indiquer que la maturation sexuelle empêche l'amélioration des

facteurs de condition chez ces individus, ce qui pourrait aussi être attribué à une dépense supplémentaire liée à la formation du tissu gonadique. Donc on peut suggérer que lors de la maturation une partie de l'énergie soit allouée à la reproduction plutôt qu'à la croissance des individus. Néanmoins, chez l'omble chevalier, Finstad et al. (2002) n'ont pas trouvé de différence au niveau des lipides somatiques entre les immatures et les individus en maturation et entre les différentes phases de la reproduction. Chez le saumon masu, Koseki et Maekawa (2002) ont montré que l'allocation d'énergie somatique et l'indice gonadosomatique sont plus faibles chez les mâles migrateurs que chez les tacons arrivés à maturité.

L'évolution de l'indice hépatosomatique est différente selon le stade de maturité sexuelle chez les ombles de fontaine anadromes à 1+. Chez les ombles immatures hybrides il augmente généralement à partir de septembre, alors que chez les ombles en maturation sexuelle l'indice hépatosomatique reste identique chez les RA et RR; cette stabilité pourrait être liée à une implication plus importante du foie au processus de maturation sexuelle, entre autres, le métabolisme, en fournissant du glucose par l'intermédiaire du glycogène qu'il stocke ou aussi à la synthèse du cholestérol, qui est le principal précurseur des androgènes. Heinimaa (2004) a montré une différence significative du contenu en glycogène hépatique chez les tacons de saumon atlantique qui est faible en juillet et élevé en septembre. Nous avons observé une différence entre les moyennes de l'indice hépatosomatique entre les immatures 1+ (2.67 chez les RA et 1.80 chez les RR en novembre) et les immatures 0+ (1.61 chez les RR en novembre), donc l'âge pourrait être un facteur important.

Les ombles étant dans des conditions similaires d'élevage, les différences inter et intra groupes d'indice de condition, d'indice gonadosomatique, d'indice hépatosomatique, d'androgènes et de fréquence d'atteinte de maturité sexuelle pourraient être associées aux caractères propres à chaque groupe parental ou à l'état de maturité sexuelle (mature ou immature) ou à l'âge des individus. La fréquence d'apparition de maturation sexuelle étant généralement plus élevée chez les résidents et chez les hybrides RA à 1+, en plus de l'âge, le groupe parental (résidence) et probablement une héritabilité maternelle pourraient être des facteurs déterminants dans le début et les fréquences d'apparition de maturité sexuelle chez les ombles de fontaine. La fréquence de maturité sexuelle précoce chez les 1+ est similaire aux résultats obtenus par Tveiten et al. (1996) chez l'omble chevalier à 1+. Chez cette espèce, Tveiten et al. (1996) ont montré que les individus qui seront en maturation commencent plus tôt leur alimentation et ont des facteurs de conditions meilleurs que les immatures en fin printemps et au début de l'été à température constante (4°C). Néanmoins, les facteurs de condition entre matures et immatures observés par Tveiten et al. (1996) étaient inversés pendant l'automne, alors que nous n'avons pas trouvé de différence mensuelle de l'indice de condition chez les individus en maturation.

Les lipides somatiques sont souvent utilisés comme indicateur des facteurs de condition. Hutchings et al. (1999) ont montré une réduction des lipides somatiques chez les individus en maturation en octobre chez l'omble de fontaine. Les individus en maturation montrent une croissance plus élevée que les immatures chez l'omble chevalier (Adams et Huntingford 1997; et Tveiten et al. 1996). Morinville et Rasmussen (2002) ont montré que

l'efficacité de croissance des ombles résidents était supérieure aux ombles migrants à 1+ et à 2+. Ces résultats contrastent avec ceux de Forseth et al. (1999) chez la truite brune où les migrantes ont des tailles et une allocation d'énergie pour la croissance plus grande que les résidentes. Les résultats de Morinville et Rasmussen (2002) ainsi que de Perry et al. (2005) montrent à la fois des différences entre omble de fontaine résident et omble de fontaine anadrome au niveau efficacité dans la croissance mais aussi des différences génotypiques et ou phénotypiques qui donnent un avantage pour les résidents (croissance inférieure anticipée) ce qui pourrait expliquer les taux de maturation sexuelle précoce plus élevés chez les résidents. L'hybridation entre les formes anadromes et les formes résidentes a permis d'avoir une ségrégation de certains caractères chez les hybrides. Les AR montrent des taux de maturité sexuelle voisins des AA alors que le taux de maturité sexuelle des RA et des RR sont similaires. Ceci pourrait suggérer un effet maternel pour ce phénotype. Perry et al. (2005) ont montré une différence génétique entre la forme anadrome et la forme résidente de l'omble de fontaine. Une différenciation génétique associée à la mère entre les anadromes et les résidents a été mise en évidence par ces mêmes auteurs et cette différenciation porte essentiellement sur la taille, la taille du sac vitellin et le taux de croissance pour la longueur au stade larvaire; les ombles résidents possèdent déjà des caractéristiques plus avantageuses au stade larvaire.

Conclusion et Perspectives

Cette étude décrit les différences physiologiques entre des juvéniles (0+ et 1+) d'omble de fontaines et d'ombles chevalier issus de différents croisements en fonction ou non d'apparition de maturité sexuelle précoce dans des conditions environnementales identiques.

La fréquence de maturité sexuelle précoce est plus élevée chez les ombles résidents et les hybrides RA et plus faible chez les anadromes et les hybrides AR. Le groupe parental est déterminant pour la fréquence de maturité sexuelle à 1+ ce qui pourrait être lié à des traits maternels. L'apparition de maturation sexuelle est décalée dans le temps entre les deux formes d'ombles : les résidents et les hybrides RA commencent leur développement gonadique un mois avant les anadromes et les hybrides AR. La maturité sexuelle est présente à 0+ uniquement chez les deux formes d'hybrides CA et AR.

Les facteurs de conditions sont différents entre ombles anadromes et ombles résidents dans des conditions similaires d'élevage. Ils sont plus élevés chez les résidents et les hybrides RA que chez les anadromes et semblent corrélés avec les taux d'atteinte de maturité sexuelle chez les mâles à 1+.

Les androgènes (testostérone et 11-cétotestostérone) sont déterminants lors de la maturation sexuelle gonadique. Les concentrations de testostérone semblent corrélées au groupe

parental : elles étaient plus faibles chez les anadromes que chez les autres groupes parentaux étudiés alors que les concentrations de 11-cétotestostérone sont identiques pour l'ensemble des groupes immatures et pour l'ensemble des groupes en maturation ou produisant de la laitance. Les concentrations en 11-cétotestostérone plasmatique é sont 10 fois plus élevées que les concentrations de testostérone plasmatique lors de la maturation et les deux androgènes semblaient corrélés de façon négative.

Ces résultats mettent en évidence des différences physiologiques entre individus immatures et individus en maturation, mais aussi entre groupe parental, toutefois, ne mettent pas en évidence des caractéristiques particulières qui différencient les juvéniles précoces aux adultes. Cependant, ces résultats pourraient servir à cibler certains groupes parentaux pour rechercher des caractéristiques susceptibles de nous édifier sur l'apparition ou non de maturité sexuelle. Ainsi, les ombles de fontaine anadromes pourraient être un groupe intéressant : d'une part, ils ont des taux faibles de maturité précoce (ce qui est déjà intéressant), d'autre part, les immatures pourraient être de bons candidats pour la recherche de caractéristiques biochimiques au niveau gonadique qui seraient susceptibles de limiter ou d'empêcher l'apparition de maturité sexuelle précoce.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Adams C. E. et Huntingford F. A. (1997). Growth, maturation and reproductive investment in Arctic charr. *Journal of Fish Biology*, **51**, 750-759

Amano M., Hyodo S., Kitamura S., Ikuta K., Suzuki Y., Urano A. et Aida K. (1995). Short photoperiod accelerates preoptic and ventral telencephalic salmon GnRH synthesis and precocious maturation in underyearling male masu salmon. *General and Comparative Endocrinology*, **99**, 22-27.

Amano M., Iigo M., Ikuta K., Kitamura S., Yamada H. et Yamamori K. (2000). Roles of melatonin in gonadal maturation of underyearling precocious male masu salmon. *General and Comparative Endocrinology*, **120**, 190-197.

Amer M. A., Miura T., Miura H. et Yamauchi K. (2001). Involvement of sex steroid hormones in the early stages of spermatogenesis in Japanese huchen (*Hucho perryi*). *Biology of Reproduction*, **65**, 1057-1066.

Barannikova I. A., Bayunova L. V. et Semenkova T. B. (2004). Serum levels of testosterone, 11-ketotestosterone and oestradiol-17 β in three species of sturgeon during gonadal development and final maturation induced by hormonal treatment. *Journal of Fish Biology*, **64**, 1330-1338.

Baum D., Laughton R., Armstrong J. D. et Metcalfe N. B. (2004). Altitudinal variation between growth and maturation rate in salmon parr. *Journal of Animal Ecology*, **73**, 253-260.

Berglund I., Lundqvist H. et Fångstam H. (1994). Downstream migration of immature salmon (*Salmo salar*) smolts blocked by implantation of the androgen 11-ketoandrostenedione. *Aquaculture*, **121**, 269-276.

Burr B. M. et Mayden R. L. (1992). Phylogenetics and North American freshwater fishes dans *Systematics, Historical Ecology, and North American Freshwater Fishes*. Édité par Mayden R. L.; Stanford University Press, Stanford, California 969 pp.

Campbell B., Dickey J. T. et Swanson P. (2003). Endocrine changes during onset of puberty in male Chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha*. *Biology of Reproduction*, **69**, 2109-2117.

Cardwell J. R., Sorensen P. W., Van der Kraak G. J. et Liley N. R. (1996). Effect of dominance status on sex hormone levels in laboratory and wild-spawning male trout. *General and Comparative Endocrinology*, **101**, 333-341.

Carlander K. D. (1969). *Handbook of Freshwater, Fishery Biology Vol.1 Life story Data on freshwater fishes of the United States and Canada, Exclusive of the Perciformes*, 752 pp

Castonguay M., FitzGerald G. J. et Côté Y. (1982). Life history and movements of anadromous brook charr, *Salvelinus fontinalis*, in the St-Jean River, Gaspé, Quebec. Canadian Journal of Zoology, **60**, 3084-3091.

Chang M., Werner R., et Dahl G. (1996). A role for an inhibitory connexins in testis? Developmental Biology, **175**, 50-56.

Dickey J. P. et Swanson P. (1998). Effects of sex steroids on gonadotropin (FSH and LH) regulation in coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). Journal of Molecular Endocrinology, **21**, 291-306.

Duston J, Astatkie T. et MacIsaac P.F. (2003). Long-to-short photoperiod in winter halves the incidence of sexual maturity among Arctic charr. Aquaculture, **221**, 567-580.

Finstad A.G., Berg O. K., Langeland A. et Lohrmann (2002). Reproductive investment and energy allocation in an alpine Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, population. Environmental Biology of Fishes, **65**, 63-70.

Fiorini C., Tilloy-Ellul A., Chevalier S., Charuel C. et Pointis G. (2004). Sertoli cells junctional proteins as early targets for different classes of reproductive toxicants. Reproductive Toxicology, **18**, 413-421.

Foote J. 1999. Encyclopedia of molecular biology. Wiley Biotechnology Encyclopedia, Édité par Creighton T. E., **4**, 2093-2095.

Forseth T., Næsje T. F., Jonsson B. et Hårsaker K. (1999). Juvenile migration of brown trout: a consequence of energetic state. *Journal of Animal Ecology*, **68**, 783-793.

Frantzen M., Damsgård B., Tveiten H., Moriyama S., Iwata M. et Johnsen H. K. (2004). Effects of fasting on temporal changes in plasma concentrations of sex steroids, growth hormone and insulin-like growth factor I, and reproductive investment in Arctic charr. *Journal of Fish Biology*, **65**, 1526-1542

Gardère J-R, (2000). Repport de frai chez l'omble chevalier (*Salvelinus alpinus L.*). Memoire de maîtrise. Institut des Sciences de la Mer Rimouski, 60 pp

Gelsleichter J., Rasmussen L.E.L., Manire C.A., Tyminski J., Chang B. et Lombardi-Carlson L. (2002). Serum steroid concentrations and development of reproductive organs during puberty in male sharks, *Sphyrna tiburo*. *Fish Physiology and Biochemistry*, **26**, 389-401.

Gustafsson F., Mikkelsen H. B., Arensbak B., Thuneberg L., Neve S., Jensen L. J. E Holstein-Rathlou N-H. (2003). Expression of connexin 37, 40 and 43 in rat mesenteric arterioles and resistance arteries. *Histochem Cellulare Biology*, **119**, 139-148.

Hassin S., Holland M. C. H., et Zohar Y. (2000). Early maturity in the male of striped bass, *Morone saxatilis*: follicle-stimulating hormone and luteinizing hormone gene expression and their regulation by gonadotropin-releasing hormone analogue and testosterone. *Biology of Reproduction*, **63**, 1691-1697.

Heasman M. S. et Black K. D. (1998). The potential of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.), for mariculture. *Aquaculture Research*, **29**, 67-76.

Heath D. D., Delvin R. H., Heath J. W., Sweeting R. M., Mckeonwn B. A. et Iwama G. K. (1996). Growth and hormonal changes associated with precocious sexual maturation in male Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum)). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **208**, 239-250.

Heinimaa S. (2004). Seasonal changes of liver glycogen content and condition factor of wild Atlantic salmon parr in sub-arctic river. *Ecology of Freshwater Fish*, **13**, 323-326

Hutchings J. A. (1996). Adaptive phenotypic plasticity in brook trout, *Salvelinus fontinalis*, life histories. *EcoScience*, **3** (1), 25-32.

Hutchings J. A., Pickle A., McGregor-Shaw C. R. et Poirier L. (1999). Influence of sex, body size, and reproduction on overwinter lipid depletion in brook trout. *Journal of Fish Biology*, **55**, 1020-1028.

Idler D. R., Schmidt P. J. et Ronald A. P. (1960). Isolation and identification of 11-ketotestosterone in salmon plasma. *Canadian Journal of Biochemistry Physiology*, **38**, 1053-1057.

Idler D. R., Bitners I. I. et Schmidt P. J. (1961). 11-ketotestosterone: an androgen for sockeye salmon. *Canadian Journal of Biochemistry Physiology*, **39**, 1737-1742.

Jalabert B., Baroilier J-F., Breton B., Fostier A. Le Gac F. Guiguen Y. et Monod G. (2000). Main neuro-endocrine, endocrine and paracrine regulation of fish reproduction, and vulnerability to xenobiotics. *Ecotoxicology*, **9**, 25-40.

Kobayashi M., Sohn Y. C., Yoshiura Y. et Aida K. (2000). Effects of sex steroid on mRNA level of gonadotropin subunit in juvenile and ovariectomized goldfish *Carassius auratus*. *Fisheries Science*, **66**, 223-236.

Koseki Y. et Maekawa K. (2002). Differential energy allocation of alternative male tactics in masu salmon (*Oncorhynchus masou*). *Canadian Journal of Fisheries Aquatic Sciences*, **59**, 1717-1723

Koya Y., Soyano K., Yamamoto K., Hobana H. et Matsubara T. (2002). Testicular development and serum profile of steroid hormone level in captive male Pacific Herring *Clupea pallasii* during their first maturational cycle. *Fisheries Science*, **68**, 1099-1105.

Kusakabe M., Nakamura I. et Young G. (2003). 11β -hydroxysteroid dehydrogenase complementary deoxyribonucleic acid in rainbow trout: cloning, sites of expression, and seasonal changes in gonads. *Endocrinology*, **144**, 2534-2545.

Le François N. R., Lemieux H. et Blier P. U. (2002). Biological and technical evaluation of the potential of marine and anadromous fish species for cold-water mariculture. *Aquaculture Research*, **33**, 95-108

Letcher B. H. et Terrick T. D. (1998). Maturation of male age-0 Atlantic salmon following a massive, localized flood. *Journal of Fish Biology*, **53**, 1243-1252

Liu S., Govoroum M., D'Cotta H., Ricordel M-J., Lareyre J-J., McMeel O. M., Smith T., Nagahama Y. et Guiguen Y. (2000). Expression of cytochrome P450_{11 β} (11 β -hydroxylase) gene during gonadal sex differentiation and spermatogenesis in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Journal of Steroid Biochemistry and Molecular Biology*, **75**, 291-298.

Magnan P., Audet C., Glémet H., Legault M., Rodriguez M. A. et Taylor E. B. (2002). Developments in the ecology, evolution, and behaviour of the charrs, genus *Salvelinus*: relevance for their management and conservation. *Environmental Biology of Fishes*, **64**, 9-14.

Marshall W. S., Bryson S. E. et Idler D. R. (1993). Gonadotropin action on brook trout sperm duct epithelium: ion transport stimulation mediated by cAMP and Ca²⁺. *General and Comparative Endocrinology*, **90**, 232-242.

Martyniuk C. J., Perry G. M. L., Mogahadam H. K., Ferguson M. M. et Danzmann R. G. (2003). The genetic architecture of correlation among growth-related traits and male age at maturation in rainbow trout. *Journal of Fish Biology*, **63**, 746-764.

McQuillan H. J., Lockman P. M. et Young G. (2003). Effects of sex steroids, sex, and sexual maturity on cortisol production: an in vivo comparison of Chinook salmon and rainbow trout interrenals. *General and Comparative Endocrinology*, **133**, 154-163.

Mellinger J. (2002). *Sexualité et reproduction des poissons*. CNRS ÉDITIONS, Paris, 349 pp

Morita K. (2001). The growth history of anadromous white-spotted charr in northern Japan: a comparison between river and sea life. *Journal of Fish Biology*, **59**, 1556-1565.

Morita K. et Morita S. H. (2002). Rule of age at maturity: individual variation in the maturation history of resident white-spotted charr. *Journal of Fish Biology*, **61**, 1230-1238.

Morinville G. R. et Rasmussen J. B. (2003). Early juvenile bioenergetic differences between anadromous and resident brook trout (*Salvelinus fontinalis*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **60**, 401-410.

Munakata A., Amano M. Ikuta K., Kitamura S. et Aida K. (2001). The involvement of sex

steroid hormones in downstream and upstream migratory behavior of masu salmon. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B*, **129**, 661-669.

Nader M. R., Miura T., Ando N., Miura C. et Yamauchi K. (1999). Recombinant human insuline-like growth factor I stimulates all stages of 11-ketotestosterone-induced spermatogenesis in the Japanese eel, *Anguilla japonica*, in vitro. *Biology of Reproduction*, **61**, 944-947.

Olsén K. H., Järvi J. T., Petersson E. et Kroon F. (1998). Spawning behaviour and sex hormone levels in adult and precocious brown trout (*Salmo trutta*) males and the effect of anosmia. *Chemoecology*, **8**, 9-17.

Perry G. M. L., Audet C. et Bernatchez L. (2005). Maternal genetic effects on adaptative divergence between anadromous and resident brook charr during early life history. *Journal of Evolutionary Biology*, **18**, 1348-1361

Rahman MD S., Takemoura A. and Takano K. (2000). Annual change in testicular activity and plasma steroid hormones in the golden rabbitfish *Siganus guttatus* (Bloch). *Fisheries Science*, **66**, 894-900.

Risley M. S. (2000). Connexin gene expression in seminiferous tubules of the Sprague-Dawley rat. *Biology of Reproduction*, **62**, 748-754.

Sangalang G. B. et Freeman H. C. (1974). Effects of sublethal cadmium on maturation and testosterone and 11-ketotestosterone production in vivo in brook trout. *Biology of Reproduction*, **11**, 429-435.

Scott A. P. Bye V. J., Baynes S. M. et Springate J. R. C. (1980). Seasonal variation in plasma concentrations of 11-ketotestosterone and testosterone in male rainbow trout, *Salmo gairdnerii* Richardson. *Journal of Fish Biology*, **17**, 495-505.

Sibernagl S. Despopoulos A. (2001). Atlas de poche de physiologie 3^e Édition Médecine-Sciences. Flammarion 436 pp.

Silverstein J. T., Shimma H. et Ogata H. (1997). Early maturity in amago salmon (*Oncorhynchus masu ishikawai*): an association with energy storage. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **54**, 444-451.

Sokal R. R, et Rohlf F. J. 1997. Biometry. The principles and practices of statistics in biological research. W. H. Freeman 3rd Edition. 843 pp

Taranger G. L., Haux C., Stefansson S. O., Björnsson B. T., Walther B. Th., et Hansen T. (1998). Abrupt changes in photoperiod affect age at maturity, timing of ovulation and plasma testosterone and oestradiol-17 β profiles in Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Aquaculture*, **162**, 85-98.

Thorarensen H., Knight C. et Davie P. S. (1996). Seasonal changes in 11-ketotestosterone and ventricle mass in wild rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research, **30**, 397-402.

Tveiten H., Johnsen H. K. et Jobling M. (1996). Influence of maturity status on the annual cycles of feeding and growth in Arctic charr reared at constant temperature. Journal of Fish Biology, **48**, 910-924.

Tveiten H., Mayer I. Johnsen H. K. et Jobling M. (1998). Sex steroids, growth and condition factor of Arctic charr broodstock during an annual cycle. Journal of Fish Biology, **53**, 714-727.

Waring C. P., Moore A. et Scott A. P. (1996). Milt and endocrine responses of mature male Atlantic salmon (*Salmon salar* L.) parr to water-borne testosterone, 17,20 β -dihydroxy-4-pregnen-3-one 20-sulfate, and the urine from adult female and male salmon. General and Comparative Endocrinology, **103**, 142-149.

Weil J-H (2001). Biochimie Générale. Dunod, Paris, 9^e édition, 655 pp

Weinbauer G. F. et Wessels J. (1999). 'Paracrine' control of spermatogenesis. Andrologia, **31**, p 49-262.