

Séance du 15 octobre 2018

**De la maîtrise et de la gestion des gamètes, le modèle poisson****Jean-Pierre QUIGNARD\* et Jacques BRUSLÉ\*\***

\* Professeur honoraire Université de Montpellier

\*\* Professeur émérite Université de Perpignan

---

**MOTS CLÉS**

Poisson, gamète, gestion, fécondation, reproduction.

**RÉSUMÉ**

Ce texte présente une description d'une des phases initiales de la reproduction chez les poissons, celle de l'émission, de la maîtrise et de la gestion des gamètes en vue d'assurer le succès de la fécondation. Il met en relief la grande diversité et l'originalité des comportements mis en œuvre dans ce but.

---

Les poissons ne sont pas de simples « machines » à se reproduire mais des êtres vivants capables d'éprouver du désir et de rechercher du plaisir sexuel mais qui sont aussi soucieux d'éviter le gaspillage de leur potentiel gamétique et d'en maîtriser la production ainsi que l'utilisation dans le but d'optimiser leur succès reproducteur en vue de pérenniser leur lignée et par-delà leur espèce.

À première vue, le potentiel gamétique des poissons est très important par comparaison avec celui des autres vertébrés, et ceci que le poisson soit de petite ou de grande taille. Pourtant il existe une grande disparité au sein des poissons, du moins en ce qui concerne le nombre des ovocytes produits par les femelles. Ainsi la fécondité annuelle du poisson-lune *Mola mola* est d'environ 300 millions d'ovocytes et celle du gobie de sable *Pomatoschistus microps* est de 3 000 à 4 000 ovocytes mais toute proportion gardée, l'effort reproducteur est plus important chez le petit gobie que chez le gros poisson-lune. En effet, un poisson-lune qui pèse une tonne produit environ 300 ovocytes par unité de masse (gramme) corporelle et le gobie qui pèse 2 grammes en produit 1 500 à 2 000, les œufs de ces deux espèces étant à peu près de même taille. Les mâles, quelle que soit l'espèce, ont une production de spermatozoïdes (un brochet de 4 ans pesant 1,5 kg à une fécondité spermatique de 27 milliards de spermatozoïdes par ml de sperme) qui, dans des conditions normales, leur permet de féconder, sans risque d'échec, les ovocytes produits par les femelles. Mais l'environnement aquatique, biotique et abiotique, est « dévoreur » de cellules sexuelles puis d'œufs à tel point que sur ces milliers ou millions de gamètes produits, quelques centaines, voire quelques-uns seulement donneront naissance à une nouvelle génération...

Deux *processus* fort distincts ont été retenus par la sélection naturelle pour assurer la reproduction chez les poissons : la reproduction unisexe, mono ou di-gamétique et la reproduction bi-sexuée toujours di-gamétique. En ce qui concerne ce dernier processus deux *stratégies* permettent le succès reproducteur, l'une basée sur l'effet « nombre » et l'anonymat des géniteurs, l'autre sur la « qualité » individuelle de ceux-ci et le suivi personnalisé de leurs gamètes. Dans le cadre de cette dernière stratégie, les

poissons pratiquent des tactiques fort diverses de maîtrise et de gestion, donc d'utilisation de leurs gamètes!

## 1. Les poissons à reproduction unisexe, autosuffisants

Quelques rares poissons n'ont pas de problème concernant leur sexualité et le devenir de leurs gamètes, ni de doute sur leur paternité ou selon le cas leur maternité, ce sont ceux qui pratiquent une reproduction unisexuelle. Dans cette catégorie, on classe les espèces parthénogénétiques qui sont toutes monogamétiques. Actuellement, on connaît 8 espèces de requins, une raie aigle, un poisson-scie, une chimère dont certains individus sont signalés comme pratiquant une gyno-parthénogenèse occasionnelle et un cyprinidé, le chevesne blanc *Squalius alburnoides* chez lequel un cas d'andro-parthénogenèse, fait très exceptionnel chez les vertébrés, a été observé au Portugal en 2017. Si l'on accepte que l'hermaphroditisme puisse être assimilé à un *troisième genre* dit aussi *troisième sexe*, on peut inclure dans la catégorie des unisexuels le cas très particulier de certaines populations du killi des mangroves *Kryptolebias marmoratus* dont les «géniteurs» sont hermaphrodites synchrones, donc di-gamétiques, et qui s'auto-fécondent ! Notons que d'autres poissons hermaphrodites synchrones, comme les serranidés, du genre *Serranus*, pratiquent la fécondation croisée en couple.

## 2. Les poissons à reproduction bisexuée et vivant en bancs

Bon nombre de téléostéens (poissons osseux), pour assurer leur succès reproducteur, misent sur une stratégie populationnelle qui consiste à pondre en groupes ou bancs composés de centaines, de milliers d'individus de la même espèce émettant tous ensemble au même instant des milliers voire des millions de gamètes. De tels rassemblements de géniteurs qui émettent en pleine eau leurs gamètes sont bien connus, comme ceux de la sardine du Cap *Sardinops saga*, du thon rouge de Méditerranée *Thunnus thynnus*. Le comportement migratoire, sur de longues distances, de ces bancs de géniteurs à la recherche d'un lieu de ponte propice à l'émission de leurs gamètes, participe à une sélection pré-ponte des gamètes par élimination des individus les plus faibles susceptibles d'être porteurs de gamètes de mauvaise qualité. Au sein de ces rassemblements, aucun couple n'est reconnaissable, des millions de gamètes pélagiques sont mis en commun en pleine eau. Cette stratégie dite du *nuage spermato-ovocytaire* ou reproduction *néphélique* a certains avantages dont celui d'éviter toute conséquence négative, au niveau populationnel et individuel, pouvant résulter d'une éventuelle défaillance d'un mâle ou d'une femelle, étant donné la grande fécondité de chacun des géniteurs. Quoique les géniteurs aient choisi leur lieu de ponte pour ses qualités au point de vue température, salinité, ressources alimentaires..., cette stratégie ne met pas les gamètes à l'abri des contraintes et des aléas abiotiques (chocs thermiques, dispersion par les courants ...) et biotiques (prédateurs oophages) du milieu qui sont parfois fort destructeurs. En effet, la turbulence et la turbidité des eaux peuvent limiter les chances de rencontre entre géniteurs et entre gamètes et la concentration des géniteurs et des gamètes attirer des prédateurs. De plus, des mâles en vadrouille, appartenant à d'autres espèces, nommés *sneakers hétérospécifiques* peuvent venir féconder les ovocytes aux dépens des géniteurs mâles du banc... ces voleurs de fécondations dit aussi *cleptogames* tout comme les prédateurs sont à l'origine d'un fort gaspillage de gamètes pour la population et l'espèce par élimination ou hybridation. Enfin, étant donné la promiscuité des géniteurs, aucun n'est assuré

d'avoir engendré une descendance, donc d'être père ou d'être mère, le concept de filiation est inconnu chez ces poissons. Pourtant, cette tactique de ponte communautaire soumise à d'importantes contraintes et entachée de beaucoup d'inconnus... se révèle être la plus performante !

### 3. Les poissons à reproduction bisexuée en couple

Pour pallier le gaspillage des gamètes qui ont un coût énergétique important, certains poissons ont développé des tactiques préservatrices remarquables qui ont toutes comme ambition de favoriser la rencontre des gamètes mâles et femelles sans perte et en toute connaissance pour le mâle comme pour la femelle de leur origine. Un tel objectif nécessite une parfaite maîtrise du devenir des gamètes. Un pas décisif est franchi dans la maîtrise et la gestion des gamètes avec l'adoption d'un comportement reproducteur en couples. *Dans ce cas, la recherche du succès reproducteur de populationnel, tend à être de plus en plus personnel...* Le couple ne se forme pas au hasard mais en général après évaluation réciproque des qualités du partenaire potentiel et par là de celles des gamètes que chacun produira. Le système couple assure une certaine sécurité en ce qui concerne la paternité et la qualité des gamètes sauf s'il y a tromperie, le poisson arnaqueur existe !

#### 3.1. Tactique de la ponte « libre » en pleine eau.

De nombreux poissons, comme le mérou brun *Epinephelus marginatus*, l'aloise *Alosa alosa*, pratiquent la ponte en couple en pleine eau où les partenaires des deux sexes libèrent leurs gamètes planctoniques qu'ils abandonnent ensuite. Chez ces pondreurs, l'acte de ponte est parfois perturbé par l'intervention inopinée de *sneakers*, homo- ou hétérosécifiques mûrs, qui éjaculent un sperme abondant et fluide à proximités du couple. La maîtrise des gamètes et leur devenir ne sont donc pas totalement assurés par la formation d'un couple, les ovocytes de la femelle du couple pouvant être fécondés par des spermatozoïdes d'un mâle congénère ou d'une espèce étrangère et donner naissance à des bâtards ou à des hybrides. Ces croisements *illégitimes* peuvent être considérés, au point de vue l'un du couple et l'autre de l'espèce comme relevant d'une forme de gaspillage génétique même s'ils assurent un brassage génétique souvent salutaire. Les gamètes peuvent encore être dispersés par les courants ou être entraînés dans des eaux moins favorables à leur rencontre et à leur survie. Enfin ils sont la proie des prédateurs.

La gestion protectrice post-ponte des gamètes est encore, dans ces cas, inexistante et le gaspillage demeure très important. Mais la formation d'un couple comporte cependant en elle-même, d'après certains éthologues, les prémices d'une gestion sécurisante et raisonnée des gamètes et de la naissance de l'instinct parental.

Une gestion très particulière des spermatozoïdes par un couple hétérosécifique où la femelle est maîtresse du devenir des gamètes est celle de la gynogenèse pratiquée par le poisson rouge carassin-gibèle *Carassius gibelio*. Chez cette espèce, certaines populations sont femelles unisexes mais n'étant pas parthénogénétiques, pour se reproduire et se pérenniser, ces femelles ont besoin de spermatozoïdes. Ne disposant pas de mâles de leur espèce à leur portée, elles acceptent que des mâles de cyprinidés d'une espèce apparentée comme la carpe, la tanche... leur fournissent des spermatozoïdes. Ceux-ci vont, apparemment, jouer leur rôle de gamète fécondant, mais dès qu'ils auront activé les ovocytes, donc déclenché l'embryogenèse, ils seront éliminés. Ces mâles ne transmettent donc pas leur patrimoine génétique, ils ont été bernés, leur patrimoine est perdu, ce sont des cocus génétiques mais ils ont eu le plaisir de s'accoupler, d'éjaculer sans savoir qu'ils n'engendreront pas une descendance. Les néonates seront tous des femelles

nées de pères génétiquement indétectables donc inconnus. Certains bio-éthologues nomment ces néonates « filles de Bataillon ou bataillonnes » en souvenir d'Eugène Bataillon, père de la parthénogenèse traumatique qui, en piquant, avec une aiguille, un ovocyte de grenouille, avait déclenché le début de l'embryogenèse : l'aiguille de Bataillon est l'homologue du spermatozoïde du carassin !

### 3.2. Tactique de « l'immobilisation ovocytaire »

Une nouvelle étape est franchie chez les espèces qui abandonnent la tactique de l'émission en pleine eau d'ovocytes planctoniques pour une stratégie visant leur immobilisation par une fixation des pontes sur un substrat. Ce comportement s'est développé chez les femelles alors que leurs partenaires mâles émettent encore des nuages spermatisques en pleine eau. Cette évolution comportementale à finalité d'anti-gaspillage des gamètes relève d'une certaine *logique naturelle*. Les ovocytes, ayant une charge énergétique, le vitellus, importante que ne possèdent pas les spermatozoïdes, ils sont plus coûteux à produire. De plus ils sont produits en moindre quantité que les spermatozoïdes. Cette tactique de recherche d'une économie ovocytaire est, par exemple, mise en œuvre par les femelles des harengs *Clupea harengus*, des athérines *Atherina boyeri*... qui fixent leurs pontes sur les plantes aquatiques, ce qui évite les pertes par dispersion et qui en facilite la fécondation. Dans ces deux cas, il n'y a pas formation de couples, les ovocytes sont fécondés par les mâles plus ou moins nombreux qui accompagnent chaque femelle, puis abandonnés. La gestion protectrice des ovocytes est assurée seulement partiellement car la prédation, facilitée par l'immobilisation des pontes, reste forte. Les mâles n'ont aucune assurance en ce qui concerne leur paternité. Chez le cyprinodon de Corse *Aphanius fasciatus*, les ovocytes sont plus ou moins bien fixés sur les végétaux mais il y a formation de couples et la paternité est donc renforcée, bien que la présence de *sneakers* n'exclue pas la possibilité de la pratique du cocufiage et que la prédation reste forte, les spermatozoïdes pouvant être de plus dispersés puisque émis en pleine eau et donc perdus en termes de succès reproducteur pour le poisson.

*Le comportement des mâles peut-être plus « évolué ».* Chez les crénilabres, comme *Symphodus cinereus*, le mâle apporte une aide à la femelle en confectionnant un nid fait de brins d'algues entrelacés du type *nid d'oiseau* ouvert sur la pleine eau. La femelle, des couples temporaires (polygamie) qui se forment, vient y fixer ses ovocytes sur lesquels le mâle répand un nuage de sperme. Malgré la vigilance du mâle gardien du nid, la femelle, comme le mâle, ne maîtrisent pas complètement le devenir de leurs gamètes qui sont sujets aux mêmes vicissitudes que ceux du cyprinodon de Corse (*sneakage*, dispersion des spermatozoïdes, prédation). Fait remarquable, dans la majorité des cas, le mâle nidifiant sait rester maître de lui-même en contrôlant ses pulsions sexuelles. En effet, chez certaines espèces, celui-ci est capable de gérer la quantité de sperme qu'il alloue à la ponte d'une femelle selon ses affinités pour elle et l'importance de sa ponte, mais aussi en fonction de l'importance de la concurrence spermatique liée au nombre de *sneakers* présents au voisinage du nid. Tant que la pression de cocufiage est faible, le mâle renforce ses éjaculats mais dès que celle-ci devient trop forte, donc que ses chances de fertilisation s'amenuisent, il réduit le volume et le nombre de ses éjaculats et même, parfois, cesse toute activité sexuelle de reproduction. Ces mâles savent donc maîtriser leurs émotions, leurs besoins sexuels, leurs désirs, pour ne pas gaspiller leur stock de spermatozoïdes. Un tel comportement de rétention spermatique indique qu'ils sont conscients de l'existence d'un futur et qu'ils pourront ultérieurement féconder la ponte d'autres femelles et de redevenir dans l'avenir des pères, si les condi-

tions environnementales s'y prêtent ! La tactique crénilabre du *nid ouvert* présente, malgré tout, certaines défaillances quant à la maîtrise du devenir des gamètes, surtout en ce qui concerne celui des spermatozoïdes.

Une autre forme de maîtrise post-ponte des gamètes, pour garantir la pureté de la lignée, est pratiquée par les mâles de la perche soleil *Lepomis macrochirus* propriétaires d'un nid. Ceux-ci suppriment les œufs indésirables *illégitimes*, car fertilisés par des sneakers, qu'ils reconnaîtraient d'après leur *signature phéromonale*.

### 3.3. De la tactique du confinement gamétique

Les mâles tentent de mieux gérer le devenir de leurs gamètes en évitant les pertes par dispersion et/ou le cocufiage. Pour cela, ceux appartenant aux familles des gobiidés, des blenniidés et des gastérostéidés... mettent en œuvre la tactique du *confinement* des pontes ovocytaires et des émissions spermatiques. Cette tactique consiste à construire des nids de ponte semi-fermés en forme de manchons faits de débris végétaux (gastérostéidés) ou à aménager des nids dans des cavités rocheuses naturelles, sous ou dans des coquilles de mollusques ou des matériaux anthropiques comme des boîtes de conserve, des briques creuses ... (gobiidés, blenniidés), ces nids communiquant avec l'extérieur par une ou deux ouvertures relativement étroites afin de réduire les risques de pénétration de rivaux et de prédateurs. Ce type de nidification offre surtout l'avantage de limiter la perte des spermatozoïdes du nuage spermatique que le mâle émet au moment de la ponte, ceux-ci étant quasiment prisonniers dans cette enceinte au contact des ovocytes que des femelles ont fixés sur les parois. Le gobie *Valenciennesia longipinnis* est un adepte extrémiste du système confinement puisqu'il ferme l'entrée de son nid quand il décide de se reproduire avec sa partenaire ! Les mâles des gobies et des blennies sont également capables de maîtriser l'importance du sperme qu'ils souhaitent allouer à la ponte ovocyttaire en gérant la libération de leurs gamètes à bon escient, en fonction de l'importance de celle-ci, du contexte social (*sneakers*) ou de l'attrait de la pondeuse afin d'éviter un épuisement spermatique particulièrement préjudiciable à leurs intérêts. Etant donné la structure des nids et la vigilance des mâles propriétaires de ceux-ci, les chances de paternité sont optimisées, le *sneakage* étant rendu difficile. Le confinement peut avoir des effets négatifs. En effet, si un prédateur génomique (*sneaker*) ou un prédateur trophique déjoue la vigilance d'un propriétaire et pénètre dans son nid, le confinement facilite le vol de fécondations et d'œufs !

Les mâles du gobie *Valenciennesia longipinnis* et de l'épinoche *Gasterosteus aculeatus* sont capables d'appliquer un principe de précaution s'ils détectent des *sneakers* à proximité de leur nid, ils éjaculent dans leur nid avant que la femelle n'y pénètre pour déposer ses ovocytes. Il vaut mieux prévenir !

Au moins chez les gobiidés, on sait que les femelles maîtrisent parfaitement leurs pulsions reproductives pour gérer au mieux leur potentiel d'ovocytes. En effet, elles sont capables de contrôler l'importance numérique des ovocytes qu'elles fixent sur les parois d'un nid en fonction de l'espace disponible mais aussi de l'aspect et du comportement du mâle qui les a séduites en allant immédiatement confier ceux-ci à un autre mâle jugé plus performant. Elles sont donc des adeptes de la tactique qui consiste à « pas mettre tous ses œufs dans le même panier ».

La tactique du confinement peut revêtir un autre aspect comportemental : *certain poissons confient leurs gamètes à d'autres animaux*. Les receveurs de gamètes doivent être pourvus d'une cavité naturelle assez vaste, comme la cavité branchiale des lamellibranches, des crabes, des ascidies.... Ainsi, le mâle de la bouvière *Rhodeus amarus* sélectionne une moule d'eau douce *Anodonta ou Unio*. Un couple de géniteurs s'étant formé, la femelle qui possède un ovipositeur long de 6 cm dépose ses ovocytes dans la

cavité branchiale de la moule via le siphon exhalant de celle-ci et le mâle éjacule à l'entrée du siphon inhalant afin que son sperme pénètre dans la cavité branchiale de la moule transporté par le courant d'eau entrant créée par celle-ci. Les gamètes se rencontrent alors dans la cavité branchiale. La moule devient un nid de ponte protecteur ... elle pratique la GPA. Les pertes des gamètes par prédation et dispersion sont inexistantes, ceux-ci étant fixés sur les lamelles branchiales de la moule. Les pertes de spermatozoïdes sont minimales, le courant d'eau entrant étant relativement puissant mais ce sperme peut être *pollué* par du sperme de *sneakers* rôdant dans les parages du mâle propriétaire qui alors module ses éjaculats en fonction de l'activité sexuelle des *sneakers*, donc de l'intensité de la compétition spermatique. Le couple ne gère donc pas complètement le devenir maître de ses gamètes. Fait remarquable, les géniteurs sont nettement séparés l'un de l'autre, aucun contact physique entre eux au moment de la ponte, malgré cela l'émission des gamètes est synchronisée. Autre fait, des femelles ont été vues mimant, au dernier moment, l'acte de ponte lorsque leur partenaire paraissait peu attrayant ou avait un comportement de cour inhabituel mais aussi en fonction du nombre de *sneakers* mettant en danger la fécondation de leurs ovocytes par leur partenaire. Ainsi, les bouvières femelles, comme les mâles, maîtrisent l'émission de leurs gamètes en fonction des qualités de leur partenaire et du contexte social. Le succès reproducteur des bouvières n'est cependant pas garanti car certaines moules gestantes rejettent parfois les gamètes et œufs qui leur sont confiés pour fixer sur leurs lamelles branchiales leurs œufs.

### 3.4. Tactique de la reproduction pariétale

Certains gobies comme le gobie noir *Gobius niger*, le gobie-lotte *Zosterisessor ophiocephalus*... et peut-être certains blenniidés ne se contentent pas de fixer leurs ovocytes sur un support et de confiner leurs spermatozoïdes dans une étroite cavité de ponte mais fixent aussi ces derniers sur les parois de leur nid. Englués dans un film muqueux sous forme ces *trainées spermatiques* sont riches de plus de 1000 spermatozoïdes au mm<sup>2</sup>. Ces spermatozoïdes se dégagent progressivement de la gangue muqueuse pour féconder les ovocytes que déposent les femelles sur les parois du nid. Ils ont une durée de vie bien supérieure à celle des spermatozoïdes des nuages spermiques. En effet, elle est de trois ou quatre heures dans les trainées et de 1 à 2 minutes après libération en pleine eau, contre le plus souvent une minute ou moins dans les nuages spermiques émis en pleine eau. La fécondation peut donc se faire en l'absence du mâle ! Nous sommes ici en présence d'un cas fort original avec une parfaite dissociation temporelle entre l'émission des gamètes mâles, dite asynchrone protandrique car elle précède celle des gamètes femelles... plus de plaisir sexuel partagé ! Les deux sexes maîtrisent parfaitement le devenir de leurs gamètes : le gaspillage par dispersion est impossible, les pertes par prédation sont exceptionnelles, les risques de cocufiage sont très exceptionnels et donc une paternité effective est quasiment assurée. Les pertes par suite de mauvaises conditions hydro-climatiques ou courantologiques sont minimisées car le nid se trouve bien isolé du monde extérieur. De plus son hydraulique interne est régulée par le mâle propriétaire par « ventilation ».

### 3.5. Tactique de l'incubation corporelle

Pour se reproduire, bon nombre de poissons cherchent à se libérer des contraintes du monde végétal et minéral environnant à la différence des nids qu'ils construisent malgré les avantages qu'ils offrent. Pour cela, comme nous l'avons déjà évoqué, certains, comme la bouvière, confient leurs gamètes à d'autres espèces dont la fonction est celle de mères-gestantes. D'autres abandonnent ces tactiques et prennent en charge

leurs gamètes et leurs œufs sur leur corps ou dans une cavité de leur corps, les mâles comme les femelles pouvant être impliqués dans ce système de gestion.

Quelques poissons portent leur ponte fixée sur leur corps. Le plus souvent, ce sont les mâles qui prennent en charge les ovocytes qu'ils fécondent mais, dans la famille des poissons-fantômes solenostomidés proches des syngnathidés, ce sont les femelles qui portent leurs œufs dans une poche ventrale formée par leurs nageoire pelviennes..., les modalités de la ponte et de la fécondation sont inconnues. Le mâle de *Kurtus gulliveri* de Nouvelle-Guinée porte la ponte de sa partenaire sur sa tête où elle est maintenue par un crochet osseux : mystère total en ce qui concerne les modalités de la fertilisation et de l'accrochage. Chez les syngnathidés, la tactique de portage superficielle est assez commune. Chez *Nerophis sp*, *Entelurus sp*, *Phyllopteryx sp*, les femelles fixent simplement leurs ovocytes sur la face ventrale dite « surface ovigère » des mâles. Dans tous les cas, les modalités concernant l'émission et la gestion des spermatozoïdes, donc la fécondation, sont demeurées énigmatiques. L'éjaculation d'un nuage spermatique au moment de la ponte ovocytaire ayant été éliminée par les ichthyologues et l'hypothèse de la fécondation interne de la femelle également, celle d'une émission synchrone des ovocytes et d'un sperme épais serait à prendre en considération. Des études génétiques ont conclu que tous les œufs fixés sur un mâle sont issus d'une seule mère et ont été fécondés par le seul mâle-porteur. Le cocufiage par des *sneakers* n'existe donc pas chez ces poissons. On ne connaît pas de cas d'un mâle gestant violé par un autre mâle !

Dans le cadre des exemples d'incubation corporelle, un comportement fort original destiné à acquérir et à gérer le devenir des gamètes est celui des « buveuses de sperme ». Deux cas sont à considérer : celui de la fécondation buccale et celui de la fécondation différée. Chez *Cynotilapia pulpicans*, la femelle, comme quasiment toutes les femelles des cichlidés du lac Malawi, après avoir pris en bouche ses ovocytes, va se positionner perpendiculairement à un mâle consentant, en position dite « en T », bouche au contact de l'ouverture génitale de celui-ci. Par petites touches buccales à ce niveau, elle incite le mâle à éjaculer et elle aspire cet éjaculat. Les gamètes se rencontrent donc dans la cavité buccale de la femelle où il y a fertilisation et où les œufs se développeront. La femelle du cichlidé du lac Tanganyika *Tropheus moorii* est d'une extrême agilité puisqu'elle collecte ses ovocytes dans sa bouche avant qu'ils ne tombent sur le fond, puis elle boit le sperme de son partenaire. Les pertes de gamètes sont peu importantes et le cocufiage inexistant, la femelle ne prenant en bouche que le sperme de son mâle. La femelle gère donc ses gamètes ainsi que ceux de son partenaire. Elle détient seule le « pouvoir reproducteur ». La femelle du poisson-chat Callichthyidé *Hoplosternum littorale* est considérée comme étant une « buveuse, cracheuse » de sperme. En effet, le couple ayant construit un nid d'algues et de bulles, la femelle y dépose ses ovocytes puis très rapidement elle se positionne « en T » sous le ventre du mâle, prend en bouche le sperme qu'il éjacule et le crache sur ses ovocytes.

Enfin, troisième cas de figure, celui de la « buveuse avaleuse » de sperme. Après formation d'un couple, la femelle du poisson-chat *Corydoras aeneus*, boit le sperme du mâle comme dans les cas précédents, mais elle l'avale. Les spermatozoïdes qui lui sont confiés, rassemblés en petits paquets nommés spermatozeugmes et qui sont protégés des sucs digestifs par un épais mucus glycoprotéique, traversent le tube digestif qui est bien oxygéné, ce poisson pratiquant une respiration intestinale. La durée du trajet serait au maximum de 14 minutes mais parfois de seulement 4 ou 5 secondes ! Ces spermatozeugmes seront « déféqués » au moment où la femelle pondra ses ovocytes dans un réceptacle formé par ses nageoires pelviennes et où se produira la fécondation. Chez ce poisson, le succès de la ponte nécessite que la femelle pratique un *jeûne reproducteur* pour assurer la vacuité de son tube digestif dans l'espace de temps pré-ponte / post-

ponte jusqu'à ce que soient déposés ses œufs dans un herbier. Comme dans les cas précédents, la femelle gère ses propres gamètes ainsi que ceux du mâle. La compétition spermatique est inexistante puisque la femelle ne boit le sperme que d'un seul mâle et que le vol de fécondations par des *sneakers* dans la poche pelvienne accueillant les ovocytes n'a jamais été observé ... Succès reproducteur assuré.

La gestion des gamètes dans les cas de leur prise en bouche par les mâles chez les apogonidés dont *Apogon imberbis* est encore demeurée mystérieuse !

Soustraire les gamètes à toute influence de l'environnement extérieur et rester le maître absolu de ses gamètes constitue une nouvelle étape... Il est souvent admis que l'oviparité, la gyno-viviparité et l'andro-viviparité représentent le terme ultime de la maîtrise et de la gestion des gamètes puisqu'il y a formation d'un couple puis transfert direct des gamètes des voies génitales d'un partenaire du couple dans celles de l'autre et, de ce fait, fécondation interne, ce qui élimine toute influence directe des facteurs biotiques ou abiotiques du milieu extérieur et facilite les succès reproducteurs dans tous les milieux, même ceux qui sont extrêmes. Ce transfert se fait à l'aide d'un organe d'intromission (intromittent organ) ou non.

La gyno-viviparité et certainement l'oviparité existent depuis au moins 385 millions d'années comme le démontre la découverte, en Chine en 1967 puis en Estonie et en Écosse, d'un poisson Placoderme dénommé *Microbranchius dicki* datant du Dévonien (- 385 MA). Ce fossile possède une paire d'appendices énigmatiques située au niveau de ses nageoires pelviennes. En 2005, la découverte de femelles gravides de Placodermes nommées *Materpiscis attenboroughi* et *Austroptyctodus gardineri* et datées de -380 MA a permis d'envisager que la paire d'appendices de *Microbranchius* soit des structures osseuses permettant l'insémination de femelles du type *Materpiscis* par accouplement côte à côte.

Chez les gynovivipares et ovipares, la sélection-gestion des gamètes serait essentiellement pré-copulatoire, elle se jouerait sur leur origine c'est-à-dire dans le choix réciproque du partenaire au moment de la formation du couple, chacun n'acceptant de s'accoupler qu'avec un partenaire apparemment de « qualité » et potentiellement capable de fournir des gamètes également de « qualité ». Ce type de pré-sélection est considéré par certains éthologues comme étant une décision relevant de la gestion gamétique. Les besoins et les comportements des géniteurs étant fort variés et variables en fonction de l'environnement, de la qualité des géniteurs, de leur comportement au moment de l'accouplement, une gestion adaptative instantanée est souvent nécessaire, avec parfois des refus de copulation ou des retraits copulatoires (*coïtus interruptus*). Chez les zoarcidés du genre *Macrozoarces* ovipares, chez les scorpenidés du genre *Sebastes* ovovivipare, chez le cœlacanthe vivipare, il n'y a pas *copulation phallique* faute d'organe d'intromission masculin, le transfert des spermatozoïdes se fait par simple abouchement des orifices génitaux du mâle et de la femelle. Dans les deux premiers cas les spermatozoïdes du type intro-spermatozoïde à tête allongée et à flagelle court sont émis, réunis en spermatozeugmes, ce qui limite les pertes éventuelles par fuite au niveau de la zone d'abouchement des gonopores. De plus, ce sperme est riche en mucines, ce qui allonge le temps de survie des spermatozoïdes. Nous n'avons pas d'information concernant le cœlacanthe. Chez les autres poissons, il existe un ou deux organes d'intromission mâles dits aussi organes d'accouplement permettant des copulations phalliques : deux chez les requins, raies et chimères et un chez les poissons osseux. Ces organes sont d'origine, de structure et de forme très variées d'une famille à l'autre et même d'une espèce à l'autre d'où la diversité des noms employés pour les désigner : papille urogénitale ou pseudopénis, gonopode, ptérygopode, priapum, myxoptérogie. Dans la majorité des cas, les spermatozoïdes du type «*intro-spermatozoïdes*» sont émis, réunis en spermatozeugmes. Après



leur arrivée dans les voies génitales de la femelle, les spermatozoïdes deviennent la propriété de celle-ci qui en gèrera le devenir à sa guise ! La femelle peut les utiliser immédiatement pour féconder ses ovocytes (fécondation interne) ou bien les stocker en vue d'une utilisation ultérieure. Un cas original a été décrit chez le cottidae japonais *Alicichthys elongatus* où, bien qu'existe une copulation et une insémination, la fécondation est externe, la femelle libérant spermatozoïdes et ovocytes en pleine eau où aura lieu la fécondation. Chez les téléostéens capables de stocker les spermatozoïdes en vue d'une utilisation ultérieure comme la gambusie *Gambusia holbrooki* et d'autres poeciliidés, la durée de vie de ceux-ci est de quelques mois et jusqu'à environ un an. Elle est bien plus longue chez les sélaciens, par exemple elle est de 45 mois chez le requin-bambou du Pacifique *Chiloscyllium punctatum*. Ces femelles ont donc un pouvoir d'une gestion-utilisation post-copulatoire à long terme des gamètes mâles reçus lors d'un accouplement, elles peuvent les utiliser à tout moment en fonction de leurs besoins génésiques liés à leurs cycles sexuels et les fécondations « post-mortem » suite à la disparition des mâles ne seraient pas rares. Cette possibilité est énergiquement très bénéfique car elle permet aux espèces ovipares comme les raies de pondre des œufs régulièrement sur de longs laps de temps sans avoir à rechercher un mâle. Il en est de même chez les espèces vivipares dont certaines femelles comme celles du poison-moustique poeciliidés *Heterandria formosa* pratiquent la superfétation terme ultime d'une gestion-utilisation optimum des gamètes. En effet la superfétation qui consiste en la présence, sans interruption, dans les voies génitales de la femelle, d'œufs à des stades différents de développement suite à la fécondation d'ovocytes en continu chez une femelle déjà gestante, permet une mise bas continue durant toute la saison de reproduction sans avoir à rechercher, pendant 10 mois, un partenaire.

Un autre cas intéressant concerne le mâle l'embiotocidé *Micrometrus minimus* qui est sexuellement mûr dès sa naissance et qui s'accouple immédiatement, avant de mourir, avec une femelle immature qui stocke le sperme durant 6 à 9 mois, âge de sa maturité sexuelle (fécondation interne). Une telle ressource permanente en spermatozoïdes disponibles évite à tous ces poissons de connaître des échecs de fécondation. Le principe de précaution est mis en œuvre par les femelles du guppy *Poecilia reticulata* qui, pour éviter de tels échecs, refusent de s'accoupler avec un mâle qui vient de copuler récemment et dont le potentiel spermatique risque d'être affaibli ... Il convient avant tout d'éviter un gâchis d'ovocytes.

Si certaines femelles peuvent stocker du sperme, au moins celles appartenant à la famille des poeciliidés peuvent également éliminer de leur appareil génital des éjaculats trop vieux ou provenant d'accouplements non désirés, par exemple si elles ont été victime d'un harcèlement sexuel donc d'un viol. Nous avons évoqué précédemment un cas très particulier d'élimination spermatique : celui de la gynogenèse. La gestion des spermatozoïdes par les femelles peut-être encore plus « subtile » voire parfois « mystérieuse ». En effet, il a été mis en évidence que certaines femelles de guppys dont *Poecilia reticulata* qui s'accouplent avec des mâles qu'elles considèrent comme ayant des qualités remarquables, donnent naissance à des portées où dominent les mâles comme si elles pouvaient choisir un type de spermatozoïdes porteurs des gènes masculinisant. Une telle gestion sélective favorise la transmission au sein de la population du ou des « bons gènes » mais une telle sélection gamétique en faveur des mâles n'est favorable que tant qu'elle n'engendre pas un déséquilibre de la sex-ratio dans les populations.

L'*andro-viviparité* ou inversion des fonctions avec des femelles « copulantes » et des mâles « gestants », est l'apanage des syngnathidés. Dans cette famille ce sont les femelles qui confient leurs gamètes aux mâles qui en assureront la fécondation puis la gestation. Chez ces poissons, comme nous l'avons précédemment évoqué, les femelles

de certaines espèces comme celles appartenant aux genres *Nerophis*, *Entelurus*, *Phyllopteryx*... fixent simplement leurs ovocytes sur la face ventrale des mâles dite «surface ovigère» sorte de «nid corporel» fonctionnellement comparable au nid d'oiseau du labridé *Symphodus cinereus* puisque, dans les deux cas, les ovocytes puis les œufs sont en contact direct avec l'environnement aquatique. Chez d'autres espèces, comme celles appartenant aux genres *Hippocampus* et *Syngnathus*, les femelles munies d'un ovipositeur, organe d'intromission plus ou moins développé et fonctionnellement équivalent d'un pénis, déposent leurs ovocytes dans une poche dite incubatrice ou marsupium située sur la face ventrale des mâles. Cette poche s'ouvre à l'extérieur par un pore situé à son extrémité antérieure. Ce mode de gestion des gamètes relève de la *tactique de confinement* mise en œuvre par les gobies, blennies qui construisent des nids de ponte ouverts sur la pleine eau par un étroit passage. Quel que soit le cas de figure, les femelles sont toujours assurées de la paternité de leur descendance car elles savent à quels géniteurs elles confient leurs ovocytes, même si parfois elles sont polygames. Le mâle, monogame ou polygame selon l'espèce, est assuré d'être le père des néonates qui sortiront de son marsupium. Le cocufiage par des *sneakers* n'existe pas chez ces andro-vivipares, on ne connaît pas de cas d'un mâle gestant violé par un autre mâle, même dans le cas de la gestation externe comme chez *Nerophis ophidion*. Aucun cas de prédation de gamètes n'a été signalé. Donc ici, maîtrise totale du devenir des gamètes ? ... aucun gaspillage ? Bon nombre d'ichtyologues répondent positivement à ces questions. Il a été observé que les mâles des syngnathes ont le pouvoir de gérer le contenu ovocytaire de leur poche incubatrice. Par exemple, le syngnathe des lagunes *Syngnathus abaster* peut pratiquer un auto-avortement (self aborting) pour rapidement copuler avec une femelle de meilleure qualité que celle avec laquelle il vient de se reproduire, le siphonostome *S. typhle* peut provoquer la lyse de certains œufs qu'il a en charge pour subvenir à ses besoins énergétiques éventuels dans le but de mener à bien « sa grossesse ».

Un aspect concernant la gestion des gamètes chez les syngnathidés est encore problématique, à savoir *où et comment se fait la rencontre des spermatozoïdes et des ovocytes ?* En effet, il n'existe aucune communication possible entre le marsupium et l'appareil génital des mâles !

#### 4. Une gestion aberrante ou problématique des gamètes.

Les gamètes ne servent pas seulement à la reproduction, mais aussi parfois d'aliment. Les cas de cannibalisme ovocytaire des mâles nidifiant et celui de l'oophagie intra-utérus chez les requins sont bien connus mais un cas plus rare est celui de la femelle du poisson-chat du lac Malawi, le kampango *Bagrus meridionalis* qui expulse au-dessus de son nid des ovocytes dont se nourrissent ses nouveaux nés ... Un exemple rare de production d'ovocytes à finalité trophique !

#### 5. Conclusion

Toutes les espèces sont soucieuses d'assurer leur pérennité et les moyens mis en œuvre pour y parvenir sont très divers et variés. Dans ce domaine, les poissons présentent une diversité et une ingéniosité tout à fait remarquables. En effet ils nous offrent une panoplie de comportements reproducteurs que l'on retrouve éparpillés au sein des autres vertébrés qui va de la non gestion des stocks de gamètes libérés en pleine eau au cours de bacchanales sexuelles communautaires et qui relève du « *wild reproductive basic instinct* » à la viviparité qui est basée sur le transfert direct des gamètes d'un géniteur

à son partenaire, viviparité qui est souvent considérée comme étant la forme apparente la plus satisfaisante de la gestion du devenir des gamètes !

La présentation des comportements que nous avons adoptée peut suggérer qu'il y a une lente évolution allant de la fécondation externe à la fécondation interne. À l'heure actuelle, la majorité des ichthyologues s'accorde pour dire qu'il n'en est rien et que ce foisonnement des tactiques décrites résulte simplement du fait que la nature a exploré *à tout moment et en tout lieu* toutes les pistes qui s'offraient à elle pour assurer le succès reproducteur des poissons.

Au sein de ce florilège de comportements reproducteurs on peut identifier, à partir de la reproduction en banc, deux grands axes de gestion l'un basé sur l'utilisation des composantes biotiques et abiotiques de l'environnement et l'autre sur les structures morpho-anatomiques propres aux géniteurs. Dans le premier cas les poissons font preuve de capacités d'ingénierie remarquables dans l'aménagement ou la construction de nids de ponte. On peut même admettre qu'ils sont capables de manipulations écologiques de l'environnement pour assurer de bonnes conditions de vie à leurs gamètes puis à leurs œufs. Dans le second cas les géniteurs utilisent tout simplement leurs surfaces et cavités corporelles dont la nature les a dotés pour accueillir gamètes et œufs. Il n'y a donc pas, dans ces cas, une démarche active dans la recherche ou la construction d'un espace protecteur pour y déposer les gamètes sinon celle de trouver le bon partenaire. Dans les deux cas de figure, on note que l'on passe d'une utilisation et d'une protection des gamètes et des œufs avec immobilisation sur des substrats ouverts sur la pleine eau à un confinement cavitaire de ceux-ci qui les isole de l'environnement aquatique, source possible d'effets parfois dévastateurs. D'autres faits remarquables sont communs aux deux axes. Ainsi on trouve au moins dans la phase terminale des axes (reproduction pariétale et gynoviviparité) le stockage de spermatozoïdes vivants en vue d'une utilisation différée ce qui confère aux femelles une certaine autonomie en ce qui concerne les relations sexuelles avec la gent masculine, ces femelles pouvant se reproduire en l'absence de mâles et une relative plasticité dans l'utilisation des spermatozoïdes en fonction de leurs cycles ovariens. Il y a donc, chez ces poissons, émergence d'une déconnection temporelle de l'émission des gamètes mâles et femelles et aussi entre l'émission et l'utilisation de ceux-ci à des fins de reproduction. Sexualité et reproduction deviennent des activités distinctes... qu'en est-il des plaisirs sexuels partagés en couple ? ... il n'y aurait pas de reproduction sans plaisir d'après les éthologues !

Les mâles comme les femelles de la guilde des nidificateurs ont une bonne maîtrise de l'émission de leurs gamètes, tant au point de vue de la quantité que du rythme, ce qui leur permet d'ajuster à tout moment leur effort reproducteur pour optimiser leur succès reproducteur instantané et ceux à venir.

Un des problèmes des géniteurs est de limiter les fortes pertes de gamètes puis d'œufs suite à de mauvaises conditions hydroclimatiques mais surtout par prédation trophique (gamétophagie et oophagie) et prédation génomique (vol de fécondations donc cleptogamie par des *sneakers* conspécifiques ou hétérospecifics). Quel que soit le mode de prévention employé le problème demeure, seuls les couples de buveuses de sperme cichlidés et les syngnathidés androvivipares échappent à ces fléaux. Le cocufiage est impossible chez ces poissons soit par le comportement chez les cichlidés, les femelles qui pratiquent l'incubation buccale ne buvant pas le sperme de plusieurs mâles, soit par le comportement et l'anatomie des mâles chez les syngnathidés. On n'a jamais vu un hippocampe mâle s'accoupler avec un autre mâle qui vient d'accueillir dans son marsupium les ovocytes d'une femelle. Les *sneakers* n'existent pas chez les syngnathidés !

Dans le monde des poissons les femelles sont plus soucieuses que les mâles du devenir de leurs gamètes et pour gérer au mieux celui-ci elles savent prendre le pouvoir. Ce pouvoir reproducteur est absolu en ce qui concerne les femelles parthénogénétiques

et gynogénétiques mais aussi chez bon nombre de géniteurs à reproduction bisexuelle. Ainsi les buveuses de sperme s'approprient la gestion des spermatozoïdes en provoquant elles-mêmes l'émission d'éjaculats qu'elles prennent immédiatement en bouche pour féconder leurs ovocytes ! ... Chez les guppys, les femelles vivipares maîtrisent le devenir des spermatozoïdes que leur ont confiés les mâles, elles ont, en effet, le pouvoir de choisir les spermatozoïdes qu'elles souhaitent utiliser pour féconder leurs ovocytes et même, elles ont aussi le pouvoir de rejeter dans l'eau les spermatozoïdes qu'elles considèrent comme indésirables ! Le seul cas où les femelles perdent tout pouvoir est celui de l'androviviparité puisqu'elles confient « en toute propriété » leurs ovocytes aux mâles.

Les *sneakers*, que nous avons qualifiés de voleurs de fécondations, de cocufieurs, méritent d'être réhabilités. En effet leur comportement reproducteur est généré par un *paupérisme sexuel social* dû à un déficit en femelles mais aussi, à un déficit en sites ou matériaux permettant la construction d'un nid, dans ce cas on parle de *paupérisme écologique*. Si le contexte socio-écologique s'améliore le *sneaker* peut devenir un mâle dominant nidificateurs, le statut de *sneaker* n'est pas définitif ! De plus ce voleur n'a pas un impact totalement négatif. En effet, ses incursions dans les nids peuvent même être considérées comme favorables au niveau de la population car elles sont susceptibles d'éviter des échecs de fécondation et elles assurent un brassage génétique indispensable au maintien des capacités adaptatives de l'espèce.

Tous les comportements mis en jeux tentent d'éviter le gaspillage des gamètes en les protégeant des influences parfois négatives de l'environnement aquatique et ceci tout en réduisant leur importance numérique, étant donné leur coût énergétique, sans nuire à leur succès reproducteur... et certains comportements, comme celui des *sneakers*, peuvent aussi être considéré comme bénéfiques...

## BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE

- Bruslé J. et J.-P Quignard, 2004, *Les poissons et leur environnement*, Lavoisier, Edition Tec & Doc, 1522 p.
- Bruslé J. et J.-P Quignard, 2012, *Écobiologie de la reproduction des poissons*, Lavoisier Edition Tec & Doc, 287 p.
- Bruslé J. et J.-P Quignard, 2012, *La vie sexuelle des poissons. Petit dictionnaire de leurs comportements amoureux*, Éditions Belin, Paris, 288 p.
- Kohda *et al*, 1995, *Sperm drinking by female catfishes : a novel mode of insemination*, *Environmental Biology of Fishes* 42, (1), 1-6.
- Kvarnemo C. *et al*, 2003, *The myth of sperm cloud or why is testes size not affect by spawning mode in seahorses and pipefishes*, *Journal of Fish Biology*, 63 suppl. A, 235
- Locatello L., *et al*, 2013, *Tactic-specific differences in seminal fluid influence sperm performance*, *Proc. Royal Soc. B* 280, 2012 2891.
- Malavasi S. *et al*, 2010, *Relationships between relative size of sexual traits and male mating success in the Mediterranean killifish *Aphanius fasciatus* (Nardo, 1827)*, *Marine and Freshwater behaviour and physiology*, 43 (3), 157-167.
- Mazzoldi C. *et al*, 2007, *Variation of male reproductive apparatus in relation to fertilization modalities in catfish family Auchenipteridae and Callichthyidae (Teleostei : Siluriformes)*, *Journal of Fish Biology*, 70, 243-256.

- Mazzoldi C., et al, 2011, *Morphological organization and variability of the reproductive apparatus in Gobies*, in *The Biology of Gobies* (Patzner, R., Van Tassell, J.L., Kovacic, M., Kapoor, B.J., eds), Science Publishers, U.S., 367-402.
- Morgado-Santos M. et al, 2017, *First empirical evidence of naturally occurring androgenesis in vertebrate (*Squalius alburnoides*)*, Royal Society of Open Science, Doi :10.1098/rsos.170200.
- Muchlisin Z.A., 2014, *A general overview on some aspects of Fish reproduction*, Aceh International Journal of Science and Technology, 3 (1), 43-52.
- Oliviera R.F., Taborsky M. et H.J. Brockmann, 2008, *Alternative Reproductive Tactics*, Cambridge University Press : 507 p.
- Pandian T.J., 2011, *Sexuality in fish*, Enfield New Hampshire USA, Science Publishers, 189 p.
- Pratt H. L., 1993, *Storage of spermatozoa in oviducal gland*, Environmental Biology of Fish, 38, 139-149.
- Rocha M.J., Arukwe A. et B.G. Kapoor, 2008, *Fish Reproduction*, Science Publishers, 629 p.
- Takegaki T. et Nakazono A., 1999, *Reproductive behavior and mate fidelity in the monogamous goby *Valenciennes longipinnis**, Ichthyol.Res. 46, 115-123.
- Wilson A.B. et al, 2001, *Male pregnancy in Seahorses and Pipefishes (Family Syngnathidae) : rapid diversification of paternal brood pouch morphology unferred from a molecular phylogeny*, The Journal of Heredity, 92 (2), 159-166.