



Review Paper

<http://ajol.info/index.php/ijbcs>

<http://indexmedicus.afro.who.int>

Influence de la température sur la spermatogénèse chez le tilapia du Nil, *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758) : une synthèse

Abdoul Aziz TAPSOBA^{1,2*}, Guiguigbaza-Kossigan DAYO², Saïdou SANTI¹,
Rokiyatou SISSAO^{1,3}, Aboubacar SOURABIE¹, Estèle Pélagie SANOU¹,
Alfred OUEDRAOGO⁴ et Aboubacar TOGUYENI¹

¹ *Unité de Recherche en Aquaculture et Biodiversité Aquatique (UR-ABAO), Laboratoire d'Etudes et de Recherche des Ressources Naturelles et des Sciences de l'Environnement (LERNSE), Université Nazi BONI (UNB), Bobo-Dioulasso. 01 BP : 1091 Bobo-Dioulasso 01, Burkina Faso.*

² *Centre International de Recherche-Développement sur l'Élevage en zone Subhumide (CIRDES), Bobo-Dioulasso. 01 BP : 454 Bobo-Dioulasso 01, Burkina Faso.*

³ *Institut de l'Environnement et de Recherches Agricoles (INERA), Centre National de la Recherche Scientifique et Technologique (CNRST), Bobo-Dioulasso. 01 BP : 910 Bobo-Dioulasso 01, Burkina Faso.*

⁴ *Laboratoire d'Histologie, d'Embryologie, Cytogénétique et Biologie de la Reproduction, Centre Hospitalière Universitaire de Bogodogo, Université Joseph KI-ZERBO, Ouagadougou. 03 BP : 7021 Ouagadougou 03, Burkina Faso.*

*Auteur correspondant ; E-mail : tapsobaabdoul@yahoo.com; Tel : (00226) 72413574/66903361

REMERCIEMENTS

Cette synthèse a été effectuée dans le cadre de nos activités de recherche financées par le Programme Alimentaire Mondiale (PAM) à travers le Réseau des Universités du Sahel pour la Résilience (REUNIR). Nous traduisons nos sincères remerciements au PAM pour nous avoir octroyé cette bourse.

Received: 30-09-2023

Accepted: 20-12-2023

Published: 31-12-2023

RESUME

Le tilapia du Nil est une espèce aquacole majeure dont la gamétogénèse est fortement modulée par la température. Ainsi, de nombreux travaux ont été consacrés à l'étude de l'influence des traitements thermiques sur la spermatogénèse chez cette espèce. Le présent article a pour objectif de faire un état des connaissances de l'influence de la température sur la spermatogénèse chez le tilapia du Nil. Les connaissances disponibles sur l'organisation testiculaire, l'évolution des cellules germinales et le rôle des cellules somatiques chez le tilapia de Nil ont d'abord été présentées. Les travaux relatifs aux effets de la température sur la spermatogénèse chez cette espèce ont ensuite été synthétisés à quatre niveaux à savoir l'influence des basses températures ($\leq 20^{\circ}\text{C}$), les hautes températures (35°C) chez les mâles matures, les hautes températures de masculinisation (36°C) et les hautes températures stérilisantes (37°C). Les différents travaux concordent avec le fait que les basses températures compromettent l'évolution de la spermatogénèse chez le tilapia du Nil tandis que les hautes températures accélèrent la spermatogénèse chez les mâles matures. Il ressort également que l'influence des traitements thermiques d'inversions sexuelles ou de stérilisations sur les cellules germinales, serait corrélée avec la variabilité inter ou intra souche de la thermosensibilité de la différenciation sexuelle.

© 2023 International Formulae Group. All rights reserved.

Mots clés : Cellules germinales, cellules somatiques, basses températures, hautes températures, *Oreochromis niloticus*.

Influence of temperature on Nile tilapia spermatogenesis, *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758): a synthesis

ABSTRACT

Temperature highly modulates gametogenesis of a Nile tilapia which is the major aquaculture species. Many studies have therefore been devoted to studying the influence of thermal treatments on spermatogenesis in this species. This article reviews what is known about the influence of temperature on spermatogenesis in Nile tilapia. Available knowledge on the testicular organization, germ cells evolution and the role of somatic cells in Nile tilapia was first presented. Studies on the effect of temperature on spermatogenesis in this species was then synthesized at four levels, namely the influence of low temperatures ($\leq 20^{\circ}\text{C}$), high temperatures (35°C) in mature males, masculinization high temperatures (36°C) and high sterilizing temperatures (37°C). The various studies were consistent with the fact that low temperatures compromise the evolution of spermatogenesis in Nile tilapia, while high temperatures accelerate spermatogenesis in mature males. It is also evident that influence of heat treatments for sexual inversion or sterilization would be correlated with inter or intra-strain variability of thermosensitivity in sexual differentiation.

© 2023 International Formulae Group. All rights reserved.

Keywords: Germ cells, somatic cells, low temperature, high temperature, *Oreochromis niloticus*.

INTRODUCTION

La spermatogénèse est un processus biologique très organisé qui permet la production de cellules germinales haploïdes mâles (spermatozoïdes) à partir de cellules souches diploïdes (Vilela et al., 2003; Schulz et al., 2010; Uribe et al., 2014; Boryshpolets et al., 2018; Xie et al., 2020; Wei et al., 2022; Sharma et al., 2023). Ce processus est plus ou moins bien conservé au sein des différentes classes de vertébrés et comprend trois principales étapes. La première consiste à la multiplication des spermatogonies qui sont les cellules germinales souches diploïdes, c'est la mitose. La seconde est la méiose (réductionnelle et équationnelle) et correspond à la maturation conduisant à la formation des cellules haploïdes. La dernière est celle de la différenciation ou spermiogénèse, qui permet d'aboutir aux spermatozoïdes (Schulz et Miura, 2002; Vilela et al., 2003; Nóbrega et al., 2009; Schulz et al., 2010; Uribe et al., 2014; Xie et al., 2020; Li et al., 2021; Wei et al., 2022; Sharma et al., 2023). Chaque étape est sous le contrôle de facteurs génétiques et/ou hormonaux qui peuvent être influencés par les variations de l'environnement (Schulz et Miura, 2002; Miura et Miura, 2003; Schulz et al., 2010; Mebanga et al., 2020; Scaia et al., 2020; Bhat et al., 2021). Chez les poissons

téléostéens, la température apparait comme le facteurs environnemental modulateur le plus important de la fonction testiculaire, dont la spermatogénèse (Quintana et al., 2004; De Alvarenga et De França, 2009; Baroiller et D'Cotta, 2016; Dadras et al., 2017; Kuamé et al., 2017; Yao et al., 2017; Mugwanya et al., 2022).

L'influence de la température sur l'évolution des cellules germinales des téléostéens a fait l'objet de nombreuses études pour d'une part, comprendre son rôle dans les mécanismes de la reproduction et d'autre part, accroître la productivité des espèces d'intérêt aquacole à travers le contrôle du sexe. Les résultats de ces travaux de recherche montrent que les basses températures (18 à 20°C) entraînent un arrêt de la spermatogénèse chez certaines espèces telles que le poisson rouge *Carassius auratus* (Fraser et al., 2002) et le tilapia du Nil *Oreochromis niloticus* (Vilela et al., 2003; Lacerda et al., 2006).

Aussi, les études menées sur la différenciation sexuelle ont montré que les hautes températures appliquées à des stades précoces, peuvent induire une différenciation gonadique mâle chez les espèces dont le déterminisme du sexe est influencé par la température (TSD) tel que le medeka *Oryzias latipes* (Selim et al., 2009), le tilapia du Nil *O.*

niloticus (Bezault et al., 2007; Nivelles et al., 2019; Sissao et al., 2019) et le poisson chat africain *Clarias gariepinus* (Santi et al., 2016). L'application de ces hautes températures a conduit à l'obtention de nouveaux génotypes mâles, communément appelés néomâles ayant un génotype XX. Toutefois, des études ont montré que le développement testiculaire chez ces individus peut être négativement affecté par ces processus d'inversions sexuelles comme rapporté chez le saumon atlantique *Salmo solar* (de Castro et Patil, 2019) ou la carpe commune *Cyprinus carpio* (Hulak et al., 2008). Par ailleurs, certaines hautes températures (de 29°C à 37°C) dépendant des espèces, peuvent également induire une dégénérescence ou une apoptose des cellules germinales conduisant à des stérilités partielles ou totales comme rapporté chez *Patagonina hatcheri* (Strüssmann et al., 1998), *Odonthesthes bonariensis* (Ito et al., 2003), *Takifugu rubripes* (Lee et al., 2009), *Oreochromis mossambicus* (Nakamura et al., 2015) et *O. niloticus* (Pandit et al., 2015).

Le tilapia du Nil est l'une des espèces aquacoles majeures les plus étudiées à cet effet. Sur la base de son déterminisme du sexe température-dépendante (TSD) et du fait de l'arrangement cystique de la spermatogénèse, le tilapia du Nil a longtemps été considéré comme un excellent modèle pour l'étude de la biologie de la reproduction (Vilela et al., 2003; Melo et al., 2016). Plusieurs travaux se sont intéressés à l'analyse de l'effet des traitements thermiques sur la différenciation gonadique au niveau histologique (cellules germinales), génétique (gènes majeurs) et physiologique (stéroïdes hormonales) (D'Cotta et al., 2001; Bezault et al., 2007; Baroiller et al., 2009a, Nivelles et al., 2019; Alba et al., 2023). D'autres se sont intéressés à l'analyse de l'influence de la température sur l'évolution des cellules germinales à différentes étapes de la spermatogénèse chez les néomâles XX et les mâles normaux XY du tilapia du Nil (Vilela et al., 2003; De Alvarenga et De França, 2009; Melo et al., 2016; Sun et al., 2016, 2018; Jin et al., 2019; Wang et al., 2019; Dussenne et al., 2020; Zhao et al., 2020). Quelques travaux ont également montré une féminisation des mâles YY du tilapia du Nil par des hautes

températures (36°C) (Abucay et al., 1999; Karayücel et al., 2003), indiquant un effet de la température dépendant du génotype sexuel. Toutefois, ces travaux ne se sont pas intéressés à la spermatogénèse des mâles YY non inversés durant ces traitements à 36°C.

Au regard de la diversité de ces études et souvent de la divergence des résultats obtenus, plusieurs revues ont fait une synthèse des connaissances notamment en ce qui concerne les gènes et les stéroïdes majeurs de la différenciation gonadique et de la spermatogénèse chez les téléostéens y compris le tilapia du Nil (Schulz et al., 2010; Kobayashi et Nagahama, 2009; Baroiller et D'Cotta, 2016; Scaia et al., 2020; Bhat et al., 2021; Nagahama et al., 2021; Sharma et al., 2023). Cependant, une synthèse sur l'analyse de l'effet des traitements thermiques sur les cellules spermatogéniques du tilapia du Nil n'a pas encore fait l'objet d'une revue. Une telle synthèse des connaissances disponibles sur ce sujet serait intéressante pour dégager des pistes de recherche à explorer sur la spermatogénèse des mâles du tilapia du Nil, surtout dans un contexte de changement climatique couplé à une vulgarisation des traitements thermiques pour les inversions sexuelles chez le tilapia du Nil.

Le présent article fait la revue de littérature des connaissances sur le déroulement de la spermatogénèse du point de vue histologique chez le tilapia du Nil ainsi que l'influence de la température sur les cellules spermatogéniques.

Structure testiculaire chez le tilapia du Nil

Origine des cellules de la lignée germinale

Chez la plupart des vertébrés, les cellules de la lignée germinale trouvent leur origine au cours de l'embryogénèse (Xu et al., 2010; Nagahama et al., 2021; Sharma et al., 2023). Cependant, le processus de spécification des cellules germinales des téléostéens diffère de celle des mammifères. En effet, chez les mammifères, la formation des cellules germinales est induite au cours de la gastrulation par des cellules épiblastiques équipotentes (Devlin et Nagahama, 2002; Xu et al., 2010; Robles et al., 2017; Sharma et al., 2023). Par contre, chez la plupart des poissons

téléostéens, cette spécification est spontanée et s'effectue à travers des déterminants maternels présents sous forme de protéines ou d'ARNm dans le cytoplasme germinale de l'embryon (Devlin et Nagahama, 2002; Xu et al., 2010; Robles et al., 2017; Sharma et al., 2023). Chez le tilapia du Nil, la formation des cellules germinales primordiales au cours de l'embryogénèse a été rapportée dans de nombreux travaux (Herrera et al., 2001; Kobayashi et al., 2002; Kobayashi et Nagahama, 2009). Ces derniers ont identifié les cellules germinales primordiales sur la couche externe de la plaque latérale du mésoderme à quatre jours post fécondation (4 jpf). Ces cellules germinales migrent ensuite vers le primordium gonadique entre le 4^{ème} et le 7^{ème} jour post fécondation. Cette migration qui s'effectue à travers le mésentère dorsal permet aux cellules germinales d'atteindre la cavité cœlomique et de former avec les cellules somatiques l'ébauche gonadique. A 12 jpf, les cellules germinales entourées de cellules somatiques ont été identifiées au niveau du l'ébauche gonadique (Herrera et al., 2001). A cette étape, les cellules germinales sont toujours indifférenciées. La différenciation pourrait débuter avec l'apparition du blastème du canal efférent à partir du 31^{ème} jpf (Herrera et al., 2001). La différenciation ultérieure des cellules germinales primordiales en spermatogonies ou en ovogonies serait sous l'influence de facteurs génétiques, hormonaux et environnementaux (Devlin et Nagahama, 2002; Baroiller et al., 2009; Schulz et al., 2010; Nagahama et al., 2021).

Organisation testiculaire

Les gonades mâles de *O. niloticus* sont des organes pairs filiformes localisés dorso-latéralement dans la cavité cœlomique (Melo et al., 2016). En coupe histologique (Figure 1), ces gonades apparaissent couvertes de la tunique albuginée d'où partent les lobules séminifères dont l'extérieur constitue le compartiment somatique et l'intérieur le compartiment germinale (Melo et al., 2016). Le compartiment somatique renferme généralement les cellules stéroïdogéniques de Leydig, les cellules des tissus connectives et les vaisseaux sanguins. Le compartiment germinale est constitué des unités de cellules de Sertoli

qui entourent les cellules germinales formant les cystes spermatogéniques (Nóbrega et al., 2009; Xie et al., 2020). Les lobules séminifères ont une distribution radiale (Figure 1), avec une convergence des compartiments germinales vers les canaux spermatiques à la périphérie (Herrera et al., 2001; Melo et al., 2016).

Les cystes des spermatogonies sont observés en plus grand nombre dans la portion inférieure des testicules (proche de la tunique albuginée). Les spermatocytes et les spermatides sont prédominants dans la portion centrale tandis que les spermatozoïdes et les cellules sécrétrices sont plus présents dans la portion supérieure des testicules particulièrement proche des canaux spermatiques (Herrera et al., 2001; Melo et al., 2016). Cette distribution radiale des cellules spermatogéniques serait typique des espèces de la famille des Cichlidées chez lesquelles elle a été qualifiée de zonation (Grier et Taylor, 2005; Melo et al., 2016). Elle représente un excellent modèle de renouvellement, de stockage et de production des spermatozoïdes (Schulz et al., 2010; Melo et al., 2016).

Spermatogénèse chez le tilapia du Nil

La spermatogénèse est un processus biologique complexe de transformation cellulaire qui permet la production de cellules germinales haploïdes mâles à partir de cellules souches diploïdes (De Alvarenga et De França, 2009; Magblenou et al., 2019; Xie et al., 2020; Sharma et al., 2023). A la différence des mammifères, la spermatogénèse chez les téléostéens en général et chez le tilapia du Nil en particulier, se déroule à l'intérieur des unités spermatogéniques appelées cystes (De Alvarenga et De França 2009; Schulz et al., 2005, 2010; Melo et al., 2016; Scaia et al., 2020). Ces cystes sont constitués des cellules de Sertoli entourant les cellules germinales à différents stades de développement. Ainsi, la spermatogénèse chez le tilapia du Nil repose sur une évolution des cellules germinales intrinsèquement soutenues par les cellules somatiques (Schulz et al., 2005, 2010; Siqueira-silva et al., 2018).

Étapes de la spermatogénèse

A part l'arrangement cystique de la spermatogénèse, l'évolution des cellules

germinales chez le tilapia du Nil est très similaire à celui des mammifères et consiste en une phase de prolifération ou mitose, une phase de maturation ou méiose et une phase de différenciation ou spermiogénèse (Figure 2) (Herrera et al., 2001; Schulz et al., 2005; 2010; Melo et al., 2016).

Phase de prolifération ou phase spermatogoniale

La phase de prolifération des spermatogonies débute à 74 jpf chez le tilapia du Nil et consiste en la multiplication des cellules spermatogoniales à travers plusieurs séries de mitoses (Kobayashi et al., 2000; Schulz et al., 2005, 2010). Cette prolifération aboutit à plusieurs générations de spermatogonies qui peuvent être distinguées à partir des critères tels que la taille des cellules, la taille du noyau, la morphologie du noyau et le nombre de cellules par cyste (Melo et al., 2016). Les spermatogonies souches indifférenciées ou spermatogonies GA1 sont les cellules les plus volumineuses de la lignée germinale et possèdent un noyau central sphérique avec un nucléole distinct (Schulz et al., 2005; Melo et al., 2016; Lu et al., 2022; Sharma et al., 2023). Ces cellules ont la possibilité de se renouveler et leur division aboutit aux spermatogonies A différenciées (spermatogonies GA2). Ces derniers conservent la même morphologie mais perdent leur capacité à se renouveler (Schulz et al., 2010; Sharma et al., 2023). Les spermatogonies GA1 sont généralement isolées des autres cellules tandis que les spermatogonies GA2 forment des petits groupes de deux ou plusieurs cellules (Melo et al., 2016). La division des spermatogonies GA2 aboutit aux spermatogonies B qui présentent un cytoplasme réduit et un noyau sphérique avec deux ou plusieurs nucléoles (Melo et al., 2016). Les spermatogonies B constituent la dernière lignée des spermatogonies et possèdent une plus grande potentialité de division que les spermatogonies A (Schulz et al., 2010; Sharma et al., 2023). Leur différenciation en spermatocytes résulte d'une expansion géométrique suffisante dans les gonades après sept générations de mitoses (Schulz et al., 2010; Sharma et al., 2023).

Le nombre de divisions mitotiques des spermatogonies constitue un critère fondamental de classification des espèces de téléostéen car il varie avec la position phylogénétique particulièrement le niveau d'ordre d'une espèce donnée (Nóbrega et al., 2009; Schulz et al., 2010). Ainsi, chez les Perciformes comme le tilapia du Nil, 8 générations de spermatogonies sont formées dont une génération de spermatogonies primaires type A et 7 générations de spermatogonies B (Vilela et al., 2003; Schulz et al., 2005; Nóbrega et al., 2009; Schulz et al., 2010). Par contre, chez d'autres poissons téléostéens tels que les Anguilliformes, les Gadiformes et les Cyprinodontiformes, le nombre est respectivement 10, 11 et 14 générations de spermatogonies (Ando et al., 2000; Vilela et al., 2003; Schulz et al., 2005; Fishelson et al., 2006; Nóbrega et al., 2009; Schulz et al., 2010).

Phase méiotique

La phase méiotique est la phase de duplication, de recombinaison et de ségrégation du matériel génétique (Nóbrega et al., 2009). Durant cette phase, les spermatocytes S1 issus de la division des spermatogonies B, entament la première division de la méiose (mitose réductionnelle) et sont généralement classées en spermatocyte S1 pachytène, S1 zygotène ou S1 diplotène selon le stade de la prophase méiotique. Ces spermatocytes présentent généralement un cytoplasme réduit, un noyau sphérique central et une chromatine granulaire. A la fin de la mitose réductionnelle, les spermatocytes résultantes (spermatocytes S2) présentent un début de condensation des chromatines (Melo et al., 2016; Sharma et al., 2023). Ils entament alors la deuxième division méiotique (mitose équationnelle) et aboutissent aux spermatides qui, selon le degré de condensation de la chromatine, sont classés en spermatides initiaux, intermédiaires et finaux (Melo et al., 2016; Sharma et al., 2023).

Spermiogénèse

La spermiogénèse est la dernière étape de la spermatogénèse et consiste à une série de transformations morphologiques conduisant à la différenciation des spermatides en spermatozoïdes (Schulz et al., 2010; Sharma et

al., 2023). Chez la plupart des téléostéens, ces transformations impliquent la condensation de la chromatine nucléaire, la réduction cytoplasmique et la formation du flagelle (Schulz et al., 2010; Melo et al., 2016; Sharma et al., 2023). Au cours de cette spermiogénèse, une rotation nucléaire pourrait se produire en relation avec l'axe du flagelle. Selon que cette rotation nucléaire se produise ou pas, et en fonction de l'orientation du flagelle par rapport au noyau trois types de spermiogénèse ont été décrits chez les poissons téléostéens. Dans la spermiogénèse de type I, le noyau effectue une rotation de 90° et prend une position perpendiculaire à l'axe du flagelle. Dans la spermiogénèse de type II, aucune rotation nucléaire ne se produit et le flagelle s'oriente parallèlement à l'axe antéro-postérieur du noyau. Dans la spermiogénèse de type III, aucune rotation nucléaire ne se produit également mais le flagelle a une orientation centrale par rapport au noyau (Schulz et al., 2010; Quagio-grassiotto et al., 2020; Sharma et al., 2023).

Chez le tilapia du Nil, la spermiogénèse se déroule suivant le modèle de type I. Ainsi, après une condensation graduelle de la chromatine et la formation de la fosse nucléaire, une rotation nucléaire se produit. Le noyau résultant a une position perpendiculaire à l'axe du flagelle. Ce type de spermiogénèse a également été rapporté chez d'autres Perciformes, ce qui indique une possible relation avec la position phylogénétique des espèces (Melo et al., 2016). Les spermatozoïdes résultants présentent une tête arrondie de 1,76 à 2 µm de diamètre, une pièce intermédiaire excentrique de 1,5 µm de longueur (avec approximativement 5 mitochondries) et un simple flagelle d'environ 20,3 µm de longueur présentant un axonème classique de type 9+2 microtubules (Lou et Takahashi, 1989; Melo et al., 2016). Ces spermatozoïdes ne possèdent pas d'acrosome mais présentent des extensions cytoplasmiques latérales comme chez la plupart des cichlidés (Melo et al., 2016).

La durée de la formation des spermatozoïdes à partir d'un groupe de spermatogonies est de 14 jours chez le tilapia du Nil (Vilela et al., 2003; Nóbrega et al.,

2009). Chez les espèces telles que le médaka (*Oryzias latipes*) et le guppy (*Poecilia shenops*), des durées de 12 et 21 jours ont été respectivement rapportées (Nóbrega et al., 2009) indiquant une possible variation en fonction de la spécificité de chaque espèce. Par ailleurs, chez une même espèce, la durée de la spermatogénèse pourrait être réduite ou allongée en fonction de la température du milieu d'élevage (Vilela et al., 2003; Nóbrega et al., 2009; Melo et al., 2016).

Rôle des cellules somatiques dans le déroulement de la spermatogénèse du tilapia du Nil

Le développement des cellules germinales est strictement régulé et requiert un microenvironnement spécifique qui est créé par des cellules somatiques (Schulz et Miura, 2002; Xie et al., 2020). Ce microenvironnement qualifié de niche testiculaire procure aux cellules germinales les facteurs de croissance et régule leurs activités à travers le maintien de l'état totipotente de certaines cellules, le renouvellement et l'apoptose cellulaire (Xie et al., 2020). Les cellules somatiques majoritairement décrites dans le processus de la spermatogénèse sont les cellules de Sertoli, les cellules stéroïdogéniques de Leydig et les cellules myoïdes périvitubulaires. Ces cellules somatiques proviennent de la plaque du cortex épithélial durant l'embryogénèse mais leur différenciation n'interviendrait qu'au cours de la migration et de la différenciation des cellules germinales primordiales (Devlin et Nagahama, 2002).

Cellules de Sertoli

Les cellules de Sertoli ou cellules nourricières ou cellules de soutien ont fait l'objet de plusieurs travaux du fait de leur rôle majeur dans le développement de la spermatogénèse aussi bien chez les mammifères que chez les poissons téléostéens (Schulz et al., 2005, 2010; França et al., 2016; Siqueira-silva et al., 2018). Du point de vue morphologique, les cellules de Sertoli présentent un noyau, de fines manches cytoplasmiques et un réseau complexe d'interconnexion avec les cellules germinales (França et al., 2016). Les interactions entre les cellules de Sertoli et les cellules germinales

d'une part, et les cellules de Sertoli entre elles d'autre part, sont très déterminantes dans le déroulement de la spermatogénèse chez les téléostéens. Ces interactions permettent de produire un support structurel et physiologique pour le développement des cellules germinales (Schulz et al., 2010; Xie et al., 2020).

Chez le tilapia, les nouvelles cellules de Sertoli sont d'abord identifiées dans la région distale des tubes séminifères. Leur prolifération durant la phase des spermatogonies primaires permet de produire de l'espace et les facteurs requis pour supporter le développement des cellules germinales. Cette prolifération pourrait être considérée comme le premier facteur responsable de l'augmentation de la taille des testicules et de la production du sperme chez le tilapia du Nil (Schulz et al., 2005; Nóbrega et al., 2009). Par ailleurs, il faut noter que les cellules de Sertoli du tilapia du Nil ne sont pas toujours complètement différenciées et peuvent entrer en division chaque fois qu'il y a besoin (Schulz et al., 2005). Elles sont également capable de supporter un plus grand nombre de cellules germinales (100 spermatides) comparativement aux mammifères (10 spermatides) (Schulz et al., 2005). Cette efficacité pourrait être attribuée à l'arrangement cystique de la spermatogénèse qui permet une bonne disponibilité des facteurs de régulation d'une part, et à un faible pourcentage d'apoptose des cellules germinales d'autre part (Schulz et al., 2005; Nóbrega et al., 2009).

Cellules de Leydig

Les cellules de Leydig du tilapia du Nil ainsi que de la plupart des poissons téléostéens, présentent trois caractéristiques morphologiques à savoir un noyau vésiculaire, des mitochondries avec une crête tubulaire et un réticulum endoplasmique (Chung, 2008). La présence de ces trois organites cellulaires est caractéristique de toutes les cellules stéroïdiennes (Chung, 2008).

Les cellules de Leydig sont prédominants dans la fermeture des spermiductes et dans la région interstitielle chez le tilapia du Nil (Schulz et al., 2005). Elles sont principalement responsables de la production des androgènes dont la 11-

cétotestostérone qui est indispensable à la différenciation mâle et au développement testiculaire (Sales et al., 2020; Huang et al., 2020). Leur prolifération débute à 50 jpf et devient très active à partir de 70 jpf. Cette prolifération, corrélée avec le niveau élevé de testostérone dans les testicules serait responsable du déclenchement de la prolifération des spermatogonies (Sales et al., 2020).

Cellules myoïdes périvitubulaires

Les cellules myoïdes périvitubulaires des téléostéens sont très similaires à celui des mammifères mais à la différence de ces derniers, elles forment une couche discontinue autour de la membrane basale du compartiment germinal (Schulz et al., 2010, Siqueira-silva et al., 2018). Leur forme est allongée avec un cytoplasme présentant des microfilaments (parallèles à la longueur axiale des cellules), des vésicules pinocytaires, un noyau allongé et un réticulum endoplasmique rugueux (Siqueira-silva et al., 2018). La présence de réticulum endoplasmique montre que ce sont des cellules stéroïdiennes (Siqueira-silva et al., 2018). Les cellules myoïdes périvitubulaires sont très importantes pour le développement du processus spermatogénique chez le tilapia du Nil (Schulz et al., 2005). Elles seraient responsables avec les cellules de Sertoli, de la formation de la membrane basale ou de la production spécifique des facteurs modulateurs des cellules de Sertoli qui jouent un rôle important dans la spermatogénèse (Schulz et al., 2005).

Influence de la température sur les cellules spermatogéniques du tilapia du Nil

L'influence de la température sur les fonctions testiculaires et particulièrement sur la gamétogénèse du tilapia du Nil a fait l'objet de plusieurs travaux (Vilela et al., 2003; Lacerda et al., 2006; De Alvarenga et De França, 2009; Melo et al., 2016; Sun et al., 2018; Jin et al., 2019; Zhao et al., 2020; Lu et al., 2022). Les résultats de ces travaux montrent que la basse température (20°C) et les hautes températures (30-37°C) influencent l'évolution des cellules spermatogéniques à différents niveaux chez le tilapia du Nil.

Influence des basses températures sur le processus de la spermatogénèse chez le tilapia du Nil

L'influence des basses températures sur la spermatogénèse chez le tilapia du Nil a surtout été analysée chez les mâles matures ayant été soumis à une température de 20°C pour des durées comprises entre 3 et 30 jours (Vilela et al., 2003; Lacerda et al., 2006; De Alvarenga et De França, 2009; Melo et al., 2016). A partir de trois jours de traitement, on constate une augmentation de la prolifération des spermatogonies A ainsi que des cellules de Sertoli et de Leydig (Vilela et al., 2003; Lacerda et al., 2006; De Alvarenga et De França, 2009). Cette active prolifération se traduit par une augmentation des lobules testiculaires (Melo et al., 2016).

Toutefois, la spermatogénèse s'arrête à la phase méiotique, précisément au stade de spermatocyte pachytène, indiquant ainsi une sensibilité de cette étape à des températures de 20°C chez le tilapia du Nil (Vilela et al., 2003; Lacerda et al., 2006). Par ailleurs, toutes les cellules germinales supérieures (spermatocytes et spermatides) meurent par apoptose à cette température (De Alvarenga et De França, 2009). Il semble que la basse température a un effet inhibiteur sur certaines enzymes (Cdc2 kinase et cycline type B) impliquées dans la phase méiotique d'où l'arrêt de la spermatogénèse à cette étape (Vilela et al., 2003). Elle pourrait aussi agir à travers une stimulation de la production de certaines hormones (homologues aux hormones antimüllériennes) qui empêcheraient l'initiation et la progression de la spermatogénèse comme rapporté chez l'anguille japonaise (Miuara et al., 2002; De Alvarenga et De França, 2009).

Des résultats similaires sur l'influence des basses températures ont été rapportés chez *O. mossambicus* (Konkal et Ganesh, 2021) et chez le poisson rouge (espèce néotropicale), *Carassius auratus* (Fraser et al., 2002). Chez ces deux espèces, une température plus basse (18°C) entraînerait une réduction des cellules germinales pouvant compromettre le déroulement normal de la spermatogénèse. Aussi, cette basse température entraîne une augmentation du taux du cortisol qui inhibe la

stéroïdogénèse gonadique chez *O. mossambicus* (Konkal et Ganesh, 2021). Par contre, chez *C. auratus*, une réduction de la synthèse et de la libération des gonadotrophines sous l'influence des basses températures serait à l'origine de la compromission de la spermatogénèse (Fraser et al., 2002).

Influence des hautes températures sur le déroulement de la spermatogénèse chez le tilapia du Nil

Les études sur l'influence des hautes températures sur le devenir des cellules germinales chez le tilapia du Nil peuvent être regroupées en trois catégories en fonction des objectifs. Une première catégorie de travaux s'est intéressée à l'analyse de l'influence des hautes températures (30°C ; 35°C) sur la spermatogénèse des mâles matures du tilapia du Nil. Une deuxième catégorie a porté sur l'effet des traitements thermiques sur les inversions sexuelles à des stades précoces de la différenciation sexuelle et leur influence sur le devenir des cellules germinales. Enfin, une troisième catégorie s'est focalisée sur l'analyse des traitements thermiques stérilisants (37°C) sur l'apoptose des cellules germinales et la stérilité des gonades chez le tilapia du Nil.

Analyse de la spermatogénèse des mâles matures soumis à des hautes températures

L'analyse de la spermatogénèse des mâles matures du tilapia du Nil soumis à des hautes températures (30 et 35°C) révèlent que ces températures n'ont pas d'influence sur la première étape de la spermatogénèse à savoir la prolifération spermatogonale. Toutefois, elles accélèrent la différenciation des spermatides aboutissant à une plus grande production de spermatozoïdes (Vilela et al., 2003; De Alvarenga et De França, 2009). Les hautes températures agiraient donc comme un catalyseur de la production spermatique chez le tilapia du Nil (De Alvarenga et De França, 2009). Leur influence sur le déroulement de la spermatogénèse pourrait résulter d'une stimulation de la production d'androgène notamment la 11-cétotestérone qui favorise le développement de la spermatogénèse (De Alvarenga et De França, 2009).

Des résultats similaires ont été rapportés chez une autre espèce de poisson

tropicale *Astyanax altiparanae* (Quirino et al., 2021). Chez cette espèce, des températures de 32°C accélèrent la phase méiotique et la spermiogénèse aboutissant à une réduction de la durée de la spermatogénèse. Toutefois, des températures de 35°C entraîneraient une baisse de la spermatogénèse chez cette espèce contrairement au tilapia du Nil. Chez la souris *Mus musculus*, des températures de 32°C accélèrent également la spermatogénèse mais entraînent une apoptose considérable des cellules germinales (Costa et al., 2018). Ces différents résultats révèlent que les hautes températures pourraient être un facteur stimulant l'accélération de la spermatogénèse aussi bien chez le tilapia, que chez des mammifères. Toutefois, l'intensité de la température et leur influence sur les cellules spermatogéniques varient en fonction de l'espèce.

Analyse de l'influence des inversions thermiques sur le déroulement de la spermatogénèse du tilapia du Nil

Les hautes températures (de 32 à 36,5°C) appliquées pendant la période thermosensible (0-30 jpf) induisent des masculinisations chez le tilapia du Nil avec une plus grande proportion de mâles à des températures de 36°C (Baroiller et al., 2009b). Il en résulte la production de néomâle de génotype XX. L'analyse de la spermatogénèse de ces néomâles montre que la masculinisation thermique ne compromet pas la production spermatique mais pourraient retarder la spermatogénèse chez certaines souches ou fratries. C'est ce qui ressort des différents travaux menés sur différentes souches de tilapia (souches manzala, GIFT et une souche chinoise).

En effet, selon Sun et al. (2018) et Zhao et al. (2020), chez les néomâles du tilapia du Nil de la souche de Qingdao (chine) et de la souche GIFT, on observe un retard dans l'apparition des cellules germinales et dans le déroulement de la spermatogénèse. Par contre, les résultats de Lu et al. (2022) ne montrent aucun retard aussi bien chez les néomâles XX que chez les mâles classiques XY soumis à la même température de 36°C. Cette divergence pourrait certainement être liée à une variabilité inter ou intra souche de la thermosensibilité

ainsi qu'à la réponse physiologique du traitement à la haute température. Toutefois, des travaux sur d'autres souches en relation avec l'analyse de l'évolution des gènes et des stéroïdes de la différenciation sexuelle pourraient permettre de mieux élucider cette assertion.

Chez les néomâles du saumon atlantique, un retard similaire a été rapporté dans la maturité sexuelle ou physiologique (de Castro et Patil, 2019). Ce retard serait lié à la modification de l'expression des stéroïdes sexuelles au cours des inversions sexuelles (de Castro et Patil, 2019). Des résultats divergents ont été également rapportés dans l'analyse comparative de la qualité spermatique des néomâles et des mâles classiques chez *Onchorhynchus mykiss* (Kowalski et al., 2011; Inanan et Yilmaz, 2018) et dans d'autres espèces de poissons téléostéens (de Castro and Patil, 2019). Selon ces auteurs, cette divergence pourrait être attribuée d'une part, à une particularité de chaque espèce et d'autre part, à une différence du stade de maturation des gonades au cours des différentes expérimentations (de Castro et Patil, 2019).

Analyses des traitements stérilisants sur l'apoptose des cellules germinales du tilapia du Nil

Des hautes températures de l'ordre de 29 à 39°C entraînent une apoptose des cellules germinales conduisant à des stérilités partielles ou totales aussi bien chez certaines espèces de poissons téléostéens (Anvarifar et al., 2017) que chez les mammifères (Costa et al., 2018). L'apoptose est un processus de mort cellulaire programmé qui est nécessaire pour le maintien de l'homéostasie cellulaire chez les métazoaires (Danial et Korsmeyer, 2004). Lorsque des températures supérieures ($\geq 37^\circ\text{C}$) à celles masculinisantes chez le tilapia du Nil sont appliquées à des stades précoces de la différenciation sexuelle ou à des stades juvéniles, cela entraînerait une apoptose des cellules germinales conduisant à des stérilités au niveau des gonades. Cette stérilité a fait l'objet de divers travaux en vue de trouver des alternatives pour le contrôle du sexe chez le tilapia (Almin et al., 2013; Almin, 2015; Pandit et al., 2015; Jin et al., 2019). Les résultats de ces travaux ont révélé que les niveaux de

stérilité obtenus après des traitements à des températures de 37°C divergent en fonction des souches de *O. niloticus* étudiées.

Ainsi, Pandit et al. (2015) ont montré sur une souche non thermosensible (souche *Chitralada*, non thermosensible du point vu de la différenciation sexuelle) que les traitements thermiques 37°C entraînent une stérilité totale chez le tilapia du Nil. Par contre, Almin (2015) a montré que les traitements thermiques à la même température affectent différemment les cellules germinales des individus de la souche Manzala de tilapia du Nil, qui est une souche thermosensible. Ses résultats montrent qu'en fonction des individus, trois types de gonades peuvent être observées : des gonades totalement stériles dépourvues de cellules germinales, des gonades partiellement stériles dont une portion renferme des cellules germinales et des gonades normales dont les cellules germinales seraient insensibles aux hautes températures de 37°C. Jin et al. (2019)

ont également montré que cette température de 37°C entraîne une apoptose considérable des cellules germinales mais n'aboutit pas à des stérilités totales chez les mâles d'une souche de tilapia du Nil dont la thermosensibilité de la différenciation sexuelle n'est pas spécifiée. Ces différents travaux montrent que l'effet de la température sur l'apoptose des cellules germinales chez le tilapia du Nil semble être corrélé à la variabilité inter et intra souche de la thermosensibilité de la différenciation sexuelle.

Si ces hautes températures ont des conséquences sur les cellules germinales, elles semblent ne pas avoir d'effet significatif sur les cellules de Sertoli et les cellules péricubulaires myoïdes indiquant que les cellules germinales du tilapia du Nil seraient les plus sensibles aux hautes températures comme cela a été rapporté chez plusieurs autres poissons téléostéens (Strüssmann et al., 1998; Anvarifar et al., 2017).

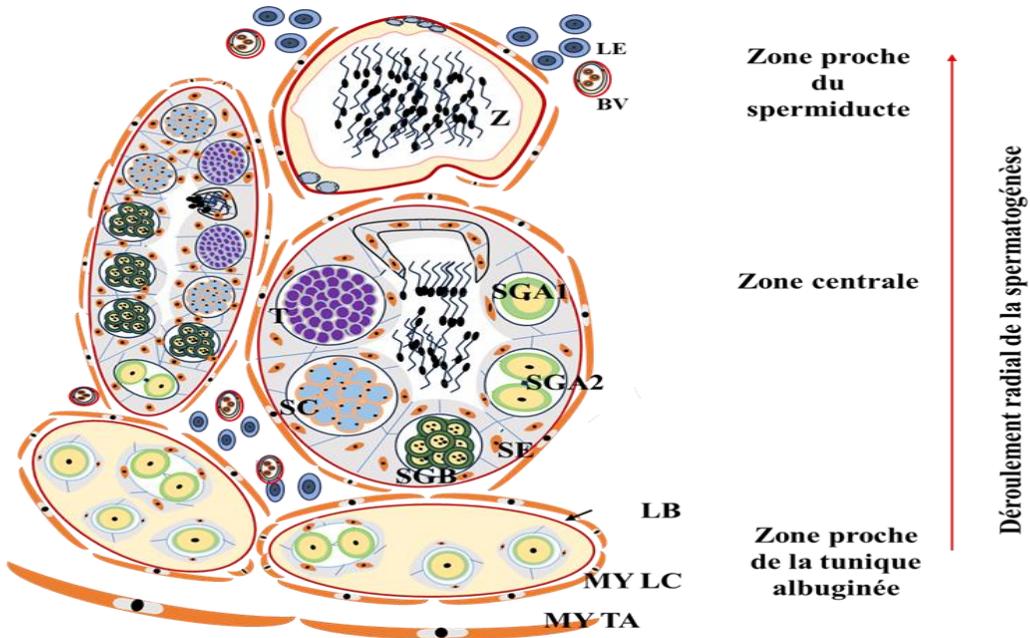


Figure 1 : Illustration de la distribution radiale des cellules spermatogéniques dans une portion testiculaire du tilapia du Nil, *Oreochromis niloticus*. (Source : Schéma adapté de l'organisation lobulaire proposé par De Alvarenga and De França, 2009).

SGA1 : spermatogonies indifférenciées A; SGA2 : spermatogonies différenciées A; SGB : spermatogonies B; SC : spermatocytes; T : spermatides; Z : sperme; BV : Vaisseaux sanguins; LE : Cellules de Leydig; SE : Cellules de Sertoli; MY TA : cellules myoïdes au niveau de la tunique albuginée; MY LC : cellules myoïdes au niveau des lobules séminifères; LB : membrane basale.

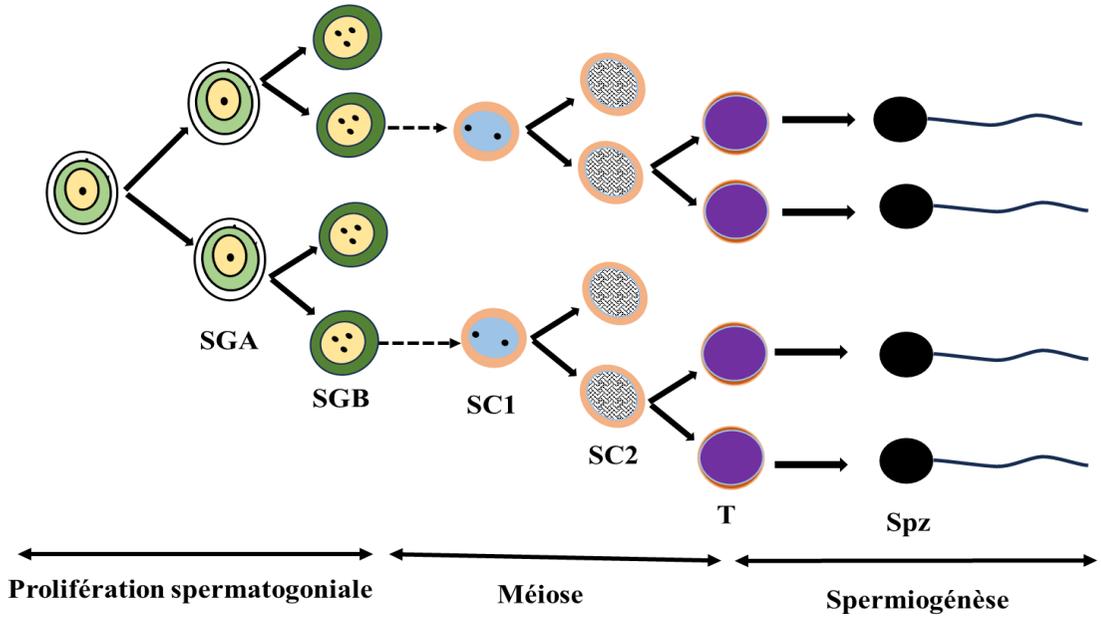


Figure 2 : Illustration des étapes de la spermatogénèse (modifié de Schulz *et al.*, 2010).

SGA : spermatogonies A; SGB : spermatogonies B ; SC1: spermatocytes S1 ; SC2: spermatocytes S2 ; T : spermatides ; Spz : spermatozoïdes.

Tableau 1 : Différentes influences de la température sur les cellules spermatogéniques rapporté chez le tilapia du Nil.

Températures et périodes de traitement thermiques	Basse température		Hautes températures	
	20°C	30°C et 35°C	36°C	37°C
Cellules spermatogéniques	Sexuellement matures (stade de maturité non précisé)	Sexuellement matures (stade de maturité non précisé)	Périodes thermolabiles (0-30 jours post fécondation)	Périodes thermolabiles et juvéniles de 4 mois
Cellules germinales	-Prolifération des spermatogonies A -Arrêt de la spermatogénèse au stade spermatocyte pachytène - Apoptose des spermatocytes et des spermatides	-Accélèrent la différenciation des spermatides -Accélère la spermatogénèse	-Réduction des spermatogonies A différenciées -Retard dans l'apparition des cellules germinales (retard dans la spermatogénèse)	-Réduction des spermatogonies indifférenciées et différenciées A -Accélèrent la mort des cellules germinales -Stérilité partielle ou totale dépendant des fratries et des individus

Cellules de Somatiques	-Prolifération des cellules de Sertoli et des cellules de Leydig -pas d'effet sur les cellules péritubulaires myoïdes	-Diminution de la prolifération des cellules de Sertoli et de Leydig -Pas d'effet sur les cellules péritubulaires myoïdes	-Hyperplasie des cellules de Leydig	-Hyperplasie des cellules de Leydig -Réduction des cellules de Sertoli
Références	Vilela et al., 2003; Lacerda et al., 2006; De Alvarenga and De França, 2009; Melo et al., 2016	Vilela et al., 2003; Lacerda et al., 2006; De Alvarenga and De França, 2009	Sun et al., 2018; Jin et al., 2019; Zhao et al., 2020; Lu et al., 2022	Almin, 2015 ; Pandit et al., 2015; Jin et al., 2019

Conclusion

L'analyse de l'influence de la température sur la spermatogénèse chez le tilapia du Nil, est un aspect très important pour le développement de son élevage mais également pour la compréhension de l'évolution des populations naturelles dans un contexte de changement climatique marqué par une variation importante de la température, d'où la pertinence de cette revue de littérature. Cette revue a permis de faire un état des connaissances disponibles sur la spermatogénèse du tilapia du Nil et de mettre en évidence l'influence de la température sur l'évolution des cellules spermatogéniques chez cette espèce. Il ressort des différents travaux que les basses températures et les hautes températures influencent différemment la spermatogénèse chez le tilapia du Nil. Leur influence serait dépendante de l'âge des poissons soumis aux différentes températures ainsi qu'à la variabilité intra et inter-souches de la thermosensibilité chez cette espèce. Une analyse de l'influence de la température sur la spermatogénèse au niveau de chaque souche s'avère donc nécessaire dans le cadre de programmes de sélection génétique. Une analyse de l'influence de la température sur la spermatogénèse des mâles YY permettrait également une meilleure compréhension des

mécanismes d'action de la température sur les cellules germinales du tilapia du Nil.

CONFLIT D'INTERETS

Il n'y a aucun conflit d'intérêts concernant la présente synthèse.

CONTRIBUTIONS DES AUTEURS

AAT a participé à la conception de la thématique, la collecte et l'organisation des informations scientifiques fournies ; GKD, SS, AT ont participé à la conception de la thématique et à la correction de l'article ; RS, AS, EPS, AO ont participé à la correction de l'article.

REFERENCES

- Abucay JS, Mair GC, Skibinski DOF, Beardmore JA. 1999. Environmental Sex Determination: The Effect of Temperature and Salinity on Sex Ratio. *Aquaculture*, **173**: 219–34. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(98\)00489-X](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(98)00489-X).
- Alba GD, Camara-Ruiz M, Esteban MA, Sanchez-Vazquez FJ, Lopez-Olmeda JF. 2023. Combined Effects of Rearing Temperature Regime (Thermocycle vs . Constant Temperature) during Early Development and Thermal Treatment on Nile Tilapia (*Oreochromis niloticus*) Sex

- Differentiation. *Journal of Thermal Biology*, **115**: 1–11. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2023.103596>.
- Almin M-R. 2015. Etude des mécanismes induits par de fortes températures stérilisantes chez un poisson tropical, le tilapia Du Nil, *Oreochromis niloticus*. Université François-Rabelais de Tours, France, p. 265.
- Almin M-R, D’Cotta H, Pepey E, Canonne M, Baroiller JF. 2013. Elevated-Temperatures Generate Morphological and Expressional Impacts on Germ Cells and Sertoli Cells of Juvenile Gonads during Sexual Maturation in the Nile Tilapia *Oreochromis niloticus*. In *17th International Congress of Comparative Endocrinology*. Barcelone.
- Alvarenga ÉR De, De França LR. 2009. Effects of Different Temperatures on Testis Structure and Function, with Emphasis on Somatic Cells, in Sexually Mature Nile Tilapias (*Oreochromis niloticus*). *Biology of Reproduction*, **80**(3): 537–44. DOI: <https://doi.org/10.1095/biolreprod.108.072827>.
- Ando N, Miura T, Nader MR, Miura C, Yamauchi K. 2000. A Method for Estimating the Number of Mitotic Divisions in Fish Testes. *Fisheries Science*, **66**(2): 299–303. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1444-2906.2000.00047.x>.
- Anvarifar H, Amirkolaie AK, Miandare HK, Ouraji H, Jalali MA, Üçüncü SI. 2017. Apoptosis in Fish: Environmental Factors and Programmed Cell Death. *Cell Tissue Res.*, **368**: 425–39. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00441-016-2548-x>.
- Baroiller JF, D’Cotta H, Bezault E, Wessels E, Hoerstgen-Schwark G. 2009a. Tilapia Sex Determination: Where Temperature and Genetics Meet. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A, Molecular and Integrative Physiology*, **153**(1) : 30-38. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2008.11.018>.
- Baroiller JF, D’Cotta H, Saillant E. 2009b. Environmental Effects on Fish Sex Determination and Differentiation. *Sexual Development*, **3**(2-3): 118–135. DOI: <https://doi.org/10.1159/000223077>.
- Baroiller JF, D’Cotta H. 2016. The Reversible Sex of Gonochoristic Fish: Insights and Consequences. *Sexual Development*, **10**(5–6): 242–66. DOI: <https://doi.org/10.1159/000452362>.
- Bezault E, Clota F, Derivaz M, Chevassus B, Baroiller JF. 2007. Sex Determination and Temperature-Induced Sex Differentiation in Three Natural Populations of Nile Tilapia (*Oreochromis niloticus*) Adapted to Extreme Temperature Conditions. *Aquaculture*, **272**: 3–16. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2007.07.227>.
- Bhat IA, Dar JY, Ahmad I, Mir IN, Bhat H, Bhat RAH, Ganie PA, Sharma R. 2021. Testicular Development and Spermatogenesis in Fish: Insights into Molecular Aspects and Regulation of Gene Expression by Different Exogenous Factors. *Reviews in Aquaculture*, **13**(4): 1–27. DOI: <https://doi.org/10.1111/raq.12563>.
- Boryshpolets S, Kholodnyy V, Cosson J, Dzyuba B. 2018. Fish Sperm Motility Analysis: The Central Role of the Flagellum. *Reproduction, Fertility and Development*, **30**(6): 833–41. DOI: <https://doi.org/10.1071/RD17478>.
- de Castro PL, Patil JG. 2019. Comparative Gonad Histology and Semen Quality of Normal (XY) and Neo-Males (XX) of Atlantic Salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture Research*, **50**(11): 3171–80. DOI: <https://doi.org/10.1111/are.14271>.
- Chung EY. 2008. Ultrastructure of Germ Cells, the Leydig Cells, and Sertoli Cells during Spermatogenesis in *Boleophthalmus pectinirostris* (Teleostei, Perciformes, Gobiidae). *Tissue and Cell*, **40**(3): 195–205. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tice.2007.11.003>.
- Costa GMJ, Lacerda SMSN, Figueiredo AFA, Leal MC, Rezende-neto JV, França LR.

2018. Higher Environmental Temperatures Promote Acceleration of Spermatogenesis in Vivo in Mice (*Mus musculus*). *Journal of Thermal Biology*, **77**: 14-23. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2018.07.010>.
- D'Cotta H, Fostier A, Guiguen Y, Govoroun M, Baroiller JF. 2001. Aromatase Plays a Key Role during Normal and Temperature-Induced Sex Differentiation of Tilapia *Oreochromis niloticus*. *Molecular Reproduction and Development*, **59**(3): 265-76. DOI: <https://doi.org/10.1002/mrd.1031>.
- Dadras H, Dzyuba B, Cosson J, Golpour A, Siddique MAM, Linhart O. 2017. Effect of Water Temperature on the Physiology of Fish Spermatozoon Function: A Brief Review. *Aquaculture Research*, **48**(3): 729-40. DOI: <https://doi.org/10.1111/are.13049>.
- Danial NN, Korsmeyer SJ. 2004. Cell Death: Critical Control Points. *Cell*, **116**: 205-19. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0092-8674\(04\)00046-7](https://doi.org/10.1016/S0092-8674(04)00046-7).
- Delvin RH, Nagahama Y. 2002. Sex Determination and Sex Differentiation in Fish: An Overview of Genetic, Physiological, and Environmental Influences. *Aquaculture*, **208**(3-4): 191-364. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(02\)00057-1](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(02)00057-1).
- Dussenne M, Gennotte V, Rougeot C, Méléard C, Cornil CA. 2020. Consequences of Temperature-Induced Sex Reversal on Hormones and Brain in Nile Tilapia (*Oreochromis niloticus*). *Hormones and Behavior*, **121**: 1-13. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2020.104728>.
- Fishelson L, Delarea Y, Gon O. 2006. Testis Structure, Spermatogenesis, Spermatocytogenesis, and Sperm Structure in Cardinal Fish (Apogonidae, Perciformes). *Anatomy and Embryology*, **211**(1): 31-46. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00429-005-0050-4>.
- França LR, Hess RA, Dufour JM, Hofmann MC, Griswold MD. 2016. The Sertoli Cell: One Hundred Fifty Years of Beauty and Plasticity. *Andrology*, **4**(2): 189-212. DOI: <https://doi.org/10.1111/andr.12165>.
- Fraser EJ, Bosma PT, Trudeau VL, Docherty K. 2002. The Effect of Water Temperature on the GABAergic and Reproductive Systems in Female and Male Goldfish (*Carassius auratus*). *General and Comparative Endocrinology*, **125**(2): 163-75. DOI: <https://doi.org/10.1006/gcen.2001.7714>.
- Grier HJ, Taylor RJ. 2005. Testicular Maturation and Regression in a Common Snook. *Fish Biology*, **53**(3): 521-42. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1998.tb00999.x>.
- Herrera AA, Cruz RR. The Fish Genetics Breeding Program Genetic Manipulation for Improved Tilapia Project. 2001. Developmental Biology of the Supermale YY Tilapia (*Oreochromis niloticus*): Histogenesis of the Reproductive System. *Science Diliman*, **13**(1): 33-40. <http://journals.upd.edu.ph/index.php/scieencediliman>.
- Huang Q, Yang Z, Wang J, Luo Y, Zhao C. 2020. Establishment of a Stem Leydig Cell Line Capable of 11-Ketotestosterone Production Establishment of a Stem Leydig Cell Line Capable of 11-Ketotestosterone Production. *Reproduction, Fertility and Development*, **32**: 1271-81. DOI: <https://doi.org/10.1071/RD20171>.
- Hulak M, Psenicka M, Coward K, Linhart O. 2008. A Quantitative Study of Testicular Germ Cell Populations in Masculinized Neomale Common Carp (*Cyprinus Carpio* L.). *Cell Biology International*, **32**(5): 515-24. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.cellbi.2007.12.019>.
- Inanan BE, Yilmaz F. 2018. Seasonal and Age-Related Changes in Semen Characteristics and Composition in Seminal Plasma in Sex-Reverse Female Rainbow Trout (*Oncorhynchus mykiss*) in Comparison with Normal Males. *Animal Reproduction Science*, **196**: 160-67. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.anireprosci.2018.07.009>.

- Ito LS, Yamashita M, Strüssmann CA. 2003. Histological Process and Dynamics of Germ Cell Degeneration in Pejerrey *Odontesthes bonariensis* Larvae and Juveniles during Exposure to Warm Water. *Journal of Experimental Zoology Part A: Comparative Experimental Biology*, **297**(2): 169–79. DOI: <https://doi.org/10.1002/jez.a.10249>.
- Jin YH, Davie A, Migaud H. 2019. Temperature-Induced Testicular Germ Cell Loss and Recovery in Nile Tilapia *Oreochromis niloticus*. *General and Comparative Endocrinology*, **283**: 113227. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2019.113227>.
- Karayücel I, Penman D, Karayücel S, McAndrew B. 2003. Thermal and hormonal feminization of all male YY Nile tilapia, *Oreochromis niloticus* L. *Israeli Journal of Aquaculture-BAMIGDEH*, **55**: 114–22. DOI: <https://doi.org/10.46989/001c.203434.0>.
- Kobayashi T, Nagahama Y. 2009. Molecular Aspects of Gonadal Differentiation in a Teleost Fish, the Nile Tilapia. *Sexual Development* **3**(2–3): 108–17. DOI: <https://doi.org/10.1159/000223076>.
- Kobayashi T. 2010. In Vitro Germ Cell Differentiation during Sex Differentiation in a Teleost Fish. *The International Journal of Developmental Biology*, **2008**: 105–11. DOI: <https://doi.org/10.1387/ijdb.082836tk>.
- Kobayashi T, Kajiura-Kobayashi H, Nagahama Y. 2000. Differential Expression of Vasa Homologue Gene in the Germ Cells during Oogenesis and Spermatogenesis in a Teleost Fish, Tilapia, *Oreochromis niloticus*. *Mechanisms of Development*, **99**: 139–42. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0925-4773\(00\)00464-0](https://doi.org/10.1016/S0925-4773(00)00464-0).
- Kobayashi T, Kajiura-kobayashi H, Nagahama Y. 2002. Two Isoforms of Vasa Homologs in a Teleost Fish: Their Differential Expression during Germ Cell Differentiation. *Mechanisms of Development*, **111**: 167–71. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0925-4773\(01\)00613-X](https://doi.org/10.1016/S0925-4773(01)00613-X).
- Konkal P, Ganesh BC. 2021. The Effect of High or Low Temperature on Testicular Activity in the Cichlid Fish *Oreochromis mossambicus*. *Fisheries Science*, **87**: 837–44. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12562-021-01559-w>.
- Kouamé JK, Diaha CN, N'Da K. 2017. Etude de quelques paramètres de la reproduction *Coryphaena hippurus* (Linnaeus, 1758) de la ZEE ivoirienne (Côte d'Ivoire). *International Journal of Biological and Chemical Sciences*, **11**(1): 32–45. DOI: <https://dx.doi.org/10.4314/ijbcs.v11i1.3>
- Kowalski RK, Sorasiek B, Demianowicz W, Judek J, Goryczko K, Dobosz S, Glogowski J. 2011. Quantitative Characteristics of Rainbow Trout, *Onchorynchus mikiss*, Neomales (XX Genotype) and Super-Males (YY Genotype) Sperm. *World Academy of Science, Engineering and Technology*, **5**: 1127–1134. DOI: <https://doi.org/10.13140/RG.2.1.3092.6485>.
- Lacerda SMSR, Batlouni SR, Silva SBG, Homem CSP, França LR. 2006. Germ Cells Transplantation in Fish: The Nile-Tilapia Model. *Animal Reproduction*, **55**(31): 146–59. <https://www.researchgate.net/publication/228800805>.
- Lee KH, Yamaguchi A, Rashid H, Kadomura K, Yasumoto S, Matsuyama M. 2009. Germ Cell Degeneration in High-Temperature Treated Pufferfish, *Takifugu rubripes*. *Sexual Development*, **3**(4): 225–32. DOI: <https://doi.org/10.1159/000228723>.
- Li L, Wu Y, Zhao C, Miao Y, Cai J, Song L, Wei J, Chakraborty T, Wu L, Wang D, Zhou L. 2021. The Role of StAR2 Gene in Testicular Differentiation and Spermatogenesis in Nile Tilapia (*Oreochromis niloticus*). *Journal of Steroid Biochemistry and Molecular Biology*, **214**: 105974. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jsbmb.2021.105974>.

- Lou Y-H, Takahashi H. 1989. Spermatogenesis in the Nile Tilapia *Oreochromis niloticus* with Notes on a Unique Pattern of Nuclear Chromatin Condensation. *Journal of Morphology*, **200**: 321–30. DOI: <https://doi.org/10.1002/jmor.1052000307>
- Lu J, Li W, Hu R, Zhou Y, Fei F, Zhang Y, Zhai W, Chen L. 2022. Molecular and Morphological Changes in Nile Tilapia (*Oreochromis niloticus*) Gonads during High-Temperature-Induced Masculinization. *Aquaculture Research*, **53**(3): 921–31. DOI: <https://doi.org/10.1111/are.15633>.
- Magblenou LD, Ly MA, Kantoussan J, Faye R, Kane Y. 2019. Effects of varying dietary levels of *Carica papaya* seed meal powder (PSM) on growth and histology of gonads in *Oreochromis niloticus* larvae. *International Journal of Biological and Chemical Sciences*, **13**(2): 624-633. DOI: <https://dx.doi.org/10.4314/ijbcs.v13i2.4>.
- Mebanga SA, Douanla R, Pouomogne V. 2020. Effets comparés des doses de l'hormone 17-alpha-méthyltestostérone et du milieu d'élevage sur les taux de masculinisation, de survie et de croissance des larves du tilapia *Oreochromis niloticus* en zone d'altitude camerounaise. *International Journal of Biological and Chemical Sciences*, **14**(8): 2758-2769. DOI: <https://dx.doi.org/10.4314/ijbcs.v14i8.9>
- Melo RMC, Ribeiro YM, Luz RK, Bazzoli N. 2016. Influence of Low Temperature on Structure and Dynamics of Spermatogenesis during Culture of *Oreochromis niloticus*. *Animal Reproduction Science*, **172**: 148–56. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.anireprosci.2016.07.013>.
- Miura T, Miura C, Konda Y, Yamauchi K. 2002. Spermatogenesis-preventing substance in Japanese eel. *Development*, **129**: 2689-2697. DOI: <https://doi.org/10.1242/dev.129.11.2689>.
- Miura T, Miura CI. 2003. Molecular Control Mechanisms of Fish Spermatogenesis. *Fish Physiology and Biochemistry* **28**: 181–86. DOI: <https://doi.org/10.1023/B:FISH.0000030522.71779.47>.
- Mugwanya M, Dawood MAO, Kimera F, Sewilam H. 2022. Anthropogenic Temperature Fluctuations and Their Effect on Aquaculture: A Comprehensive Review. *Aquaculture and Fisheries*, **7**(3): 223–43. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.aaf.2021.12.005>.
- Nagahama Y, Chakraborty T, Paul-Prasanth B, Ohta K, Nakamura M. 2021. Sex determination, gonadal sex differentiation, and plasticity in sex determination. *Physiological Reviews*, **101**: 1237–1308. DOI: <https://doi.org/10.1152/physrev.00044.2019>.
- Nakamura M, Nozu R, Ijiri S, Kobayashi T, Hirai T, Yamaguchi Y, Seale A, Lerner DT, Grau GE. 2015. Sexual Characteristics of High-Temperature Sterilized Male Mozambique Tilapia, *Oreochromis mossambicus*. *Zoological Letters*, **1**(1): 1–7. DOI: <https://doi.org/10.1186/s40851-015-0021-4>.
- Nivelle R, Gennotte V, Kalala EJK, Ngoc NB, Muller M, Mélard C, Rougeot C. 2019. Temperature Preference of Nile Tilapia (*Oreochromis niloticus*) Juveniles Induces Spontaneous Sex Reversal. *PLoS ONE*, **14**(2): 1–19. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0212504>.
- Nóbrega RH, Batlouni SR, França LR. 2009. An Overview of Functional and Stereological Evaluation of Spermatogenesis and Germ Cell Transplantation in Fish. *Fish Physiology and Biochemistry*, **35**(1): 197–206. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10695-008-9252-z>.
- Pandit NP, Bhandari RK, Kobayashi Y, Nakamura M. 2015. High Temperature-Induced Sterility in the Female Nile Tilapia, *Oreochromis niloticus*. *General and Comparative Endocrinology*, **213**: 110–17. DOI:

- <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2015.01.028>.
- Quagio-grassiotto I, Baicere-silva CM, Júlio C. 2020. Spermiogenesis and Sperm Ultrastructure as Sources of Phylogenetic Characters . The Example of Characid Fishes (Teleostei: Characiformes). *Zoologischer Anzeiger*, **289**: 77–86. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2020.09.006>
- Quintana L, Silva A, Berois N, Macadar O. 2004. Temperature Induces Gonadal Maturation and Affects Electrophysiological Sexual Maturity Indicators in *Brachyhyopomus pinnicaudatus* from a Temperate Climate. *Journal of Experimental Biology*, **207**(11): 1843–53. DOI: <https://doi.org/10.1242/jeb.00954>.
- Quirino PP, Rodrigues MDS, Cabral EMDS, De Siqueira-silva DH, Mori RH, Butzge AJ, Nobrega RH, Ninhaus-Silveira A, Verissimo-Silveira R. 2021. The Influence of Increased Water Temperature on the Duration of The Influence of Increased Water Temperature on the Duration of Spermatogenesis in a Neotropical Fish, *Astyanax altiparanae* (Characiformes, Characidae). *Fish Physiology and Biochemistry*, **47**: 745-755. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10695-020-00869-7>.
- Robles V, Riesco MF, Psenicka M, Saito T, Valcarce DG, Cabrita E, Herráez P. 2017. Biology of Teleost Primordial Germ Cells (PGCs) and Spermatogonia: Biotechnological Applications. *Aquaculture*, **472**: 4–20. DOI: <https://doi.org/10.1016/J.AQUACULTURE.2016.03.004>.
- Sales FC, Pinheiro BPA, Ribeiro MY, Weber AA, Paes-leme FDO, Luz RK, Bazzoli N, Rizzo E, Melo RMC. 2020. Molecular and Cellular Endocrinology Effects of Starvation and Refeeding Cycles on Spermatogenesis and Sex Steroids in the Nile Tilapia *Oreochromis niloticus*. *Molecular and Cellular Endocrinology*, **500**: 110643. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.mce.2019.110643>.
- Santi S, Gennotte V, Toguyeni A, Mélard C, Antoine N, Rougeot C. 2016. Thermosensitivity of the Sex Differentiation Process in the African Catfish, *Clarias gariepinus* : Determination of the Thermosensitive Period. *Aquaculture*, **455**: 73–80. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2016.01.009>.
- Scaia F, Cavallino L, Pandolfi M. 2020. Social Control of Spermatogenesis and Steroidogenesis in Cichlid Fish: A Comparative Approach. *Reproduction*, **159**: 31–43. DOI: <https://doi.org/doi.org/10.1530/REP-18-0650>.
- Schulz RW, de França LR, Lareyre JJ, LeGac F, Chiarini-Garcia H, Nobrega RH, Miura T. 2010. Spermatogenesis in Fish. *General and Comparative Endocrinology*, **165**(3): 390–411. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2009.02.013>.
- Schulz RW, Menting S, Bogerd J, França LR, Vilela DAR, Godinho HP. 2005. Sertoli Cell Proliferation in the Adult Testis - Evidence from Two Fish Species Belonging to Different Orders. *Biology of Reproduction*, **73**(5): 891–98. DOI: <https://doi.org/10.1095/biolreprod.105.039891>.
- Schulz RW, Miura T. 2002. Spermatogenesis and Its Endocrine Regulation. *Fish Physiology and Biochemistry*, **26**: 43–56. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:10233303427191>.
- Selim KM, Shinomiya A, Otake H, Hamaguchi S, Sakaizumi M. 2009. Effects of High Temperature on Sex Differentiation and Germ Cell Population in Medaka, *Oryzias latipes*. *Aquaculture*, **289**(3–4): 340–49. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2008.12.019>.
- Sharma P, Purohit S, Kothiyal S, Bhattacharya I. 2023. Germ Cell Development in Teleost Gonads. *Aquaculture and Fisheries, In Press*. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.aaf.2023.07.002>
- Siqueira-silva De DH, Rodrigues S, Nóbrega

- RH. 2018. Testis Structure, Spermatogonial Niche and Sertoli Cell Efficiency in Neotropical Fish. *General and Comparative Endocrinology*, **273**: 218-226. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2018.09.004>.
- Sissao R, D’Cotta H, Baroiller JF, Toguyeni A. 2019. Mismatches between the Genetic and Phenotypic Sex in the Wild Kou Population of Nile Tilapia *Oreochromis niloticus*. *PeerJ*, **7** : e7709. DOI: <https://doi.org/10.7717/peerj.7709>.
- Strüssmann CA, Saito T, Takashima F. 1998. Heat-Induced Germ Cell Deficiency in the Telcosts *Odontesthes bonariensis* and *Patagonina hatcheri*. *Comparative Biochemistry and Physiology - A Molecular and Integrative Physiology*, **119**(2): 637–644. DOI: [https://doi.org/10.1016/S1095-6433\(97\)00477-7](https://doi.org/10.1016/S1095-6433(97)00477-7).
- Sun LX, Teng J, Zhao Y, Li N, Wang H, Ji XS. 2018. Gonad Transcriptome Analysis of High-Temperature-Treated Females and High-Temperature-Induced Sex-Reversed Neomales in Nile Tilapia. *International Journal of Molecular Sciences* **19**(3): 1–17. DOI: <https://doi.org/10.3390/ijms19030689>.
- Sun LX, Wang YY, Zhao Y, Wang H, Li N, Ji XS. 2016. Global DNA Methylation Changes in Nile Tilapia Gonads during High Temperature-Induced Masculinization. *PLoS ONE*, **11**(8): 1–16. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0158483>.
- Uribe MC, Grier HJ, Mejía-Roa V. 2014. Comparative Testicular Structure and Spermatogenesis in Bony Fishes. *Spermatogenesis*, **4**(3): e983400. DOI: <https://doi.org/10.4161/21565562.2014.983400>.
- Vilela DAR, Silva SGB, Peixoto MTD, Godinho HP, França LR. 2003. Spermatogenesis in Teleost: Insights from the Nile Tilapia (*Oreochromis niloticus*) Model. *Fish Physiology and Biochemistry*, **28**(1–4): 187–90. DOI: <https://doi.org/10.1023/B:FISH.0000030523.16010.62>.
- Wang J, Liu Y, Jiang S, Li W, Gui L, Zhou T, Zhai W, Lin Z, Lu J, Chen L. 2019. Transcriptomic and Epigenomic Alterations of Nile Tilapia Gonads Sexually Reversed by High Temperature. *Aquaculture*, **508**: 167–77. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2019.04.073>.
- Wei L, Tang Y, Zeng X, Li Y, Zhang S, Deng L, Wang L, Wang D. 2022. The Transcription Factor Sox30 Is Involved in Nile Tilapia Spermatogenesis. *Journal of Genetics and Genomics*, **49**(7): 666–76. DOI: <https://doi.org/10.1016/J.JGG.2021.11.003>.
- Xie X, Nóbrega R, Pšenička M. 2020. Spermatogonial Stem Cells in Fish: Characterization, Isolation, Enrichment, and Recent Advances of in Vitro Culture Systems. *Biomolecules*, **10**(4): 644. DOI: <https://doi.org/10.3390/biom10040644>.
- Xu HY, Li MY, Gui JF, Hong YH. 2010. Fish Germ Cells.” *Science China Life Sciences*, **53**(4): 435–46. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11427-010-0058-8>.
- Yao N, Diaha CN, Monin JA, Angui KJP, Abekan E, N'Dri AF, N'Da K. 2017. Sex-ratio, stades de maturité, taille de première maturité, et facteur de condition de *Canthidermis maculata* capturé dans l'océan Atlantique Est. *International Journal of Biological and Chemical Sciences*, **11**(6): 2876-2888. DOI: <https://dx.doi.org/10.4314/ijbcs.v11i6.25>
- Zhao Y, Chen HJ, Wang YY, Mei Y, Huang LB, Wang H, Ji XS. 2020. Gonad Development Examination of High-Temperature-Treated Genetically Female Nile Tilapia. *Aquaculture*, **515**: 1–7. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2019.734535>.