

**Étude du cycle annuel
de la gamétogenèse
chez *Heterotis niloticus* au lac Ivakoïna
(zone des Pangalanes) Madagascar**

Jacques MOREAU et Isabelle MOREAU (1)

RÉSUMÉ

*La reproduction de *Heterotis niloticus* au lac Ivakoïna, sur la côte Est de Madagascar, a été étudiée pendant une année par des observations histologiques. La reproduction n'est possible que quelques semaines par an car le cycle annuel de la gamétogenèse est très net. Celle-ci subit un arrêt complet de plusieurs mois. Ce cycle est mis en relation avec les facteurs du milieu.*

L'importance des variations enregistrées simultanément de la température, de l'ensoleillement et de la pluviométrie est mise en évidence pour la reproduction de ce poisson.

MOTS-CLÉS : Gamétogenèse — Reproduction — *Heterotis niloticus* — Zone tropicale — Facteurs écologiques — Afrique.

SUMMARY

STUDIES ON THE ANNUAL CYCLE OF THE GAMETOGENESIS OF *Heterotis niloticus* IN THE IVAKOINA LAKE (PANGALANES AREA) MADAGASCAR

*Reproduction of *Heterotis niloticus* has been observed in the Ivakoïna lake (Malagasy Pangalanes) during one year, by histological studies of gametogenesis.*

The annual reproductive cycle is very sharp and the reproduction occurs only during a few weeks, each year. Spermatogenesis and oogenesis stop for several months; they are in relationship with environmental parameters which have been simultaneously checked. Once more, the importance of the variations of temperature, photoperiod and rainfall is illustrated for reproduction of this fish. Gametogenesis is induced by slight environmental changes but ovulation and breeding seem to require more important events (rainfall and associated floods).

KEY WORDS : Gametogenesis — Reproduction — *Heterotis niloticus* — Tropical area — Ecological factors — Africa.

(1) Laboratoire d'Ichtyologie appliquée. École Nationale Supérieure Agronomique, 145 avenue de Muret, 31076 Toulouse Cédex (France).

INTRODUCTION

Heterotis niloticus (Cuvier 1857) est un poisson des eaux sahéliennes qui a été introduit dans plusieurs pays en raison de son intérêt pour la pisciculture.

A Madagascar il a été introduit sur la côte Est et a colonisé le canal des Pangalanes où il est maintenant régulièrement capturé (MOREAU 1982). Sa reproduction a été étudiée en pisciculture et les premières observations en milieu naturel sont celles de MOREAU (1974). Elles ont montré le rôle important de l'arrivée des pluies dans l'installation du comportement reproducteur.

Il n'existe pas, semble-t-il, d'observations sur le cycle de la gamétogenèse de ce poisson. Le but de la présente étude a donc été :

— la caractérisation du cycle sexuel chez *Heterotis niloticus* dans un milieu où il a été introduit ;

— la recherche des relations possibles entre ce cycle et celui des variations annuelles des facteurs du milieu enregistrées par ailleurs.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. Évolution cyclique annuelle du R.G.S.

Chez les deux sexes, 6 à 10 sujets de taille supérieure à celle de première maturité sexuelle (longueur standard de 40 cm) ont été sacrifiés tous les mois pendant une année complète après pesée sur place, frais, à 5 grammes près. Leurs gonades ont été prélevées et fixées au Bouin Hollande et pesées au centigramme près, après fixation. La différence entre le poids frais et le poids fixé s'est révélée négligeable (moins de 5 %). C'est donc le poids fixé qui a servi au calcul du R.G.S. (= poids des gonades/poids corporel avant autopsie). Le R.G.S. a été exprimé en p. mille chez deux sexes.

2. Observations histologiques

2.1. CHEZ LES MÂLES

Une étude quantitative de la spermatogenèse a été conduite selon la méthode de BILLARD *et al.* (1974) destinée à chiffrer l'importance relative en volume des différentes catégories cellulaires du testicule. Les traitements histologiques et le protocole d'emploi de cette méthode ont été ceux en vigueur lors d'un travail précédent (MOREAU, 1981). Les types cellulaires retenus pour l'étude de la spermatogenèse ont été les suivants, déjà décrits (MOREAU, 1982) : les spermatogonies primaires (GA)

et secondaires (GB), les spermatocytes (Scytes), les spermatides et les spermatozoïdes (Spz.).

2.2. CHEZ LES FEMELLES

La conduite générale des observations histologiques a été la même mais les types cellulaires retenus ont été les suivants :

(a) Ovocytes en prévitellogenèse

Il s'agit d'ovocytes de diamètre inférieur à 1000 μ , présentant un noyau central muni de nombreux nucléoles périphériques et dont le cytoplasme ne comporte pas de vitellus tel qu'il est décrit plus loin.

Les plus jeunes de ces ovocytes, sans cytoplasme, d'un diamètre inférieur à 50 μ , sont, en fait, en cours de prophase méiotique (MOREAU, 1982). Des ovocytes un peu plus âgés (diamètre : 350 μ) présentent un cytoplasme clair et sont bordés à la périphérie d'une mince couche unistratifiée de cellules folliculaires. Enfin, les ovocytes les plus âgés (diamètre : 500 à 1000 μ) comportent toujours un noyau central avec nucléoles périphériques ; le cytoplasme conserve également sa structure observée chez les plus jeunes ovocytes mais contient des vacuoles claires disposées principalement sur sa périphérie. La couche unistratifiée de cellules folliculaires est doublée extérieurement d'une mince thèque folliculaire. Chez les ovocytes les plus âgés s'observe une zona radiata.

(b) Ovocytes en vitellogenèse

Ce sont les ovocytes qui, observés à l'œil nu, présentent la couleur jaune des ovocytes effectivement pondus par les poissons. Les plus petits (1000 à 2000 μ de diamètre) ne sont pas expulsables par massage abdominal. Le cytoplasme comporte d'abondantes plaquettes vitellines. La paroi de l'ovocyte s'est épaissie ; dans la thèque folliculaire externe comme dans la couche folliculaire interne, les cellules sont bien individualisées. La zona radiata est devenue épaisse et se distingue par sa faible affinité aux colorants. Les ovocytes expulsables par massage abdominal mesurent 2000 à 3000 μ de diamètre et constituent alors plus de 80 % du volume de la gonade. Le noyau, excentré, est rarement visible.

De plus, nous avons étudié l'importance en volume de l'ensemble de l'enveloppe folliculaire entourant les ovocytes en vitellogenèse. Enfin, la présence de vides post-ovulatoires et d'ovocytes en dégénérescence a été notée lorsqu'il s'en est trouvé. Le cytoplasme de tels ovocytes perd la structure granuleuse à plaquettes vitellines.

Les divers traitements histologiques provoquent une rétraction des ovocytes, fonction directe de leur

taille (MACER, 1974). Celle-ci a été évaluée à 3 % chez les ovocytes sans vitellus et à 5 % chez les ovocytes mûrs dans la présente étude. Sur les coupes histologiques présentant des vides entre les ovocytes, le volume des ovocytes sans vitellus a donc été affecté d'un coefficient de $(1,03)^2$ soit 1,06 et celui des ovocytes mûrs du coefficient $(1,05)^2$ soit 1,10. Ainsi s'est trouvée corrigée une sous-estimation du volume des ovocytes due aux techniques histologiques.

Les résultats chiffrés de l'étude quantitative de la gamétogenèse sont donnés en mm³ de chaque catégorie cellulaire pour 1 kg de poisson chez les mâles et pour 100 g de poisson chez les femelles.

3. Étude d'autres critères d'activité sexuelle

Une façon simple d'apprécier la durée de la période favorable à la gamétogenèse a consisté à vérifier, tous les quinze jours, quelle proportion de sujets présente des produits génitaux expulsables par massage abdominal.

En effet, cela est un signe de maturité complète et dure très peu de temps avant l'émission effective des produits génitaux. De plus certaines zones enherbées comportant des nids se sont trouvées accessibles. La présence de nids fraîchement édifiés peut être considérée comme le signe d'une activité sexuelle complète (MOREAU, 1974). C'est pourquoi, chaque fois que possible, la présence de ces nids a été notée.

4. Les facteurs du milieu

Différentes données climatologiques et physico-chimiques ont été collectées pendant la durée de l'étude. Les renseignements climatologiques ont été obtenus auprès de la station météorologique située à 5 km au nord du lac. Celui-ci se situe à 14 km au sud de la ville de Manakara (fig. 1). C'est un lac peu profond (maximum 2 mètres en étiage et 4 mètres en crue recouvrant une superficie de 288 ha, à 10 m d'altitude dans une zone très érodée, ce qui confère aux eaux leur couleur brune ; en effet, ces dernières reçoivent les particules de terre arrachées par les pluies d'orages dans le bassin versant mis à nu par la pratique des feux de brousse. Le lac est soumis à un climat tropical humide avec une saison sèche : septembre à novembre (fig. 2).

La transparence des eaux est très faible (0,25 à 0,80 m) ; elle est liée aux apports étrangers résultant de l'érosion et à la richesse en plancton qui subit des variations saisonnières. Les facteurs du milieu présentant des variations cycliques annuelles nettes sont, la température de l'eau, le pH et la teneur en phosphore et en fer (fig. 2). Ces variations sont en

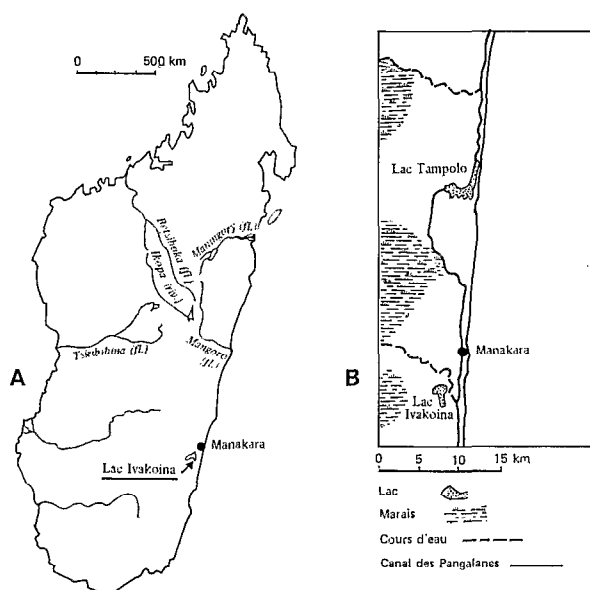


FIG. 1. — A : Situation générale. B : Zone du lac Ivakoina
A : General situation. B : The area of lake Ivakoina

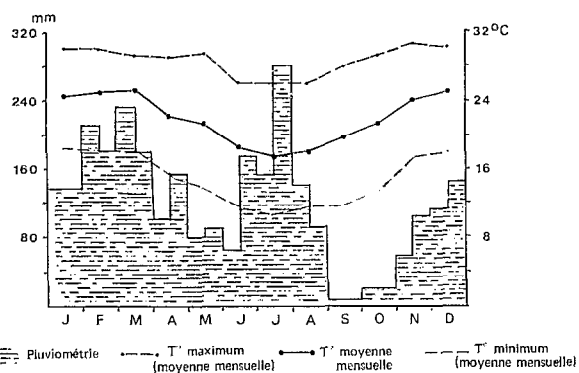


FIG. 2. — Le climat du lac Ivakoina pendant le cycle d'observations

The climate of lake Ivakoina during the sampling period

liaison étroite avec le climat de la région déjà évoqué. Le pH est compris entre 6,13 et 7,0 ; l'alcalinité entre 0,18 et 0,35 et les teneurs en éléments minéraux importants sont les suivantes :

- 0,3 à 0,9 mg/l de P
- 0,15 à 0,10 mg/l de NH₄⁺
- 0,20 à 0,80 mg/l de NO₃⁻
- 0,10 à 0,45 mg/l de fer

Dans l'ensemble, les eaux du lac Ivakoina sont peu minéralisées ; la conductivité étant comprise entre 80 et 95 μmhos/cm (tabl. I).

TABLEAU I

Lagune d'Ivakoina. Conditions de milieu

	Température °C	pH	Alcalinité	P mg/l	NH ₄ ⁺ mg/l	NO ₃ ⁻ mg/l	Fer mg/l	Conductivité à 20 °C μ mhos/cm	Plancton cm ³ /m ³
Janvier.....	31,5	6,3	0,18	0,6	0,05	0,20	0,15	83	5
Février.....	30,5	6,4	0,20	0,7	0,05	0,20	0,20	80	6,8
Mars.....	31	6,3	0,20	0,9	0,05	0,20	0,30	83	5
Avril.....	28	6,8	0,25	0,7	0,06	0,20	0,45	80	5
Mai.....	27,5	7,3	0,32	0,6	0,05	0,20	0,10	83	10
Juin.....	24	7,1	0,30	0,5	0,06	0,20	0,10	91	10
Juillet.....	23	6,8	0,28	0,3	0,05	0,20	0,10	87	8,5
Août.....	25	7,0	0,30	0,3	0,06	0,20	0,10	88	16,5
Septembre.....	26,5	6,9	0,27	0,3	0,05	0,20	0,10	91	15
Octobre.....	28,5	7,0	0,30	0,3	0,05	0,20	0,10	89	10
Novembre.....	31	6,7	0,25	0,3	0,05	0,20	0,10	95	16
Décembre.....	30	6,5	0,20	0,4	0,05	0,20	0,15	91	8
Moyenne annuelle.....	28	6,75	0,25	0,5	0,05	0,20	0,15	87	9,2

Parmi le phytoplancton, les Cyanophycées et, à un degré moindre, les Chlorophycées sont dominantes. Le peuplement piscicole est constitué d'un cichlidé autochtone *Pflichochomis oligocanthus* et de poissons introduits : *Tilapia zillii*, *Sarotherodon mossambicus* et *Heterotis niloticus* (10 % de la production exploitée).

RÉSULTATS

1. Observations générales (fig. 3 et 4)

1.1. CARACTÈRE CYCLIQUE DE LA GAMÉTOGÈNESE

L'évolution cyclique annuelle de l'activité gamétogénétique est nette chez les deux sexes. Le RGS, comme la quantité des différents types cellulaires rapportés à l'unité de poids de poisson passe selon l'époque de l'année par des maxima et des minima très marqués surtout chez les femelles. Les périodes de repos sexuel sont caractérisés par une réduction générale du volume des gonades qui affecte la totalité du peuplement piscicole ; en effet, les écarts types des mesures de RGS sont toujours réduits. Ces écarts types augmentent beaucoup en période d'activité sexuelle traduisant ainsi l'hétérogénéité existant dans l'état des gonades. Cette dernière vient, en partie au moins, des différences d'état qui existent normalement entre des gonades en cours de maturation, à maturité, ou vidées de leurs

produits génitaux récemment expulsés. Cela concerne principalement les femelles (cf. discussion).

1.2. CONTINUITÉ DE LA GAMÉTOGÈNESE

Chez les mâles, les testicules ne présentent, dans les lobules, tous les types cellulaires énoncés plus haut que quelques semaines par an. L'absence de spermatozoïdes et de spermatides, une grande partie de l'année, révèle que c'est plus la spermiogénèse que la méiose elle-même qui est interrompue. Des éléments pycnotiques sont d'ailleurs visibles à partir de fin février. Chez la femelle, les ovaires sont presque dépourvus de vitellus en juillet et dès le mois de mars, les ovocytes visibles et riches en vitellus sont, en fait, des ovocytes résiduels de pontes survenues en fin de saison de reproduction et non des ovocytes mûrs néoformés ; ils présentent d'ailleurs des signes de dégénérescence. La vitellogenèse subirait donc elle aussi, un arrêt complet de quatre mois au cours du cycle annuel.

2. Déroulement saisonnier de la gamétogénèse

2.1. LES MÂLES (fig. 3)

Heterotis niloticus est caractérisé par une intensification très nette de la gamétogénèse survenant, une fois par an, entre le mois d'août et le mois de mars.

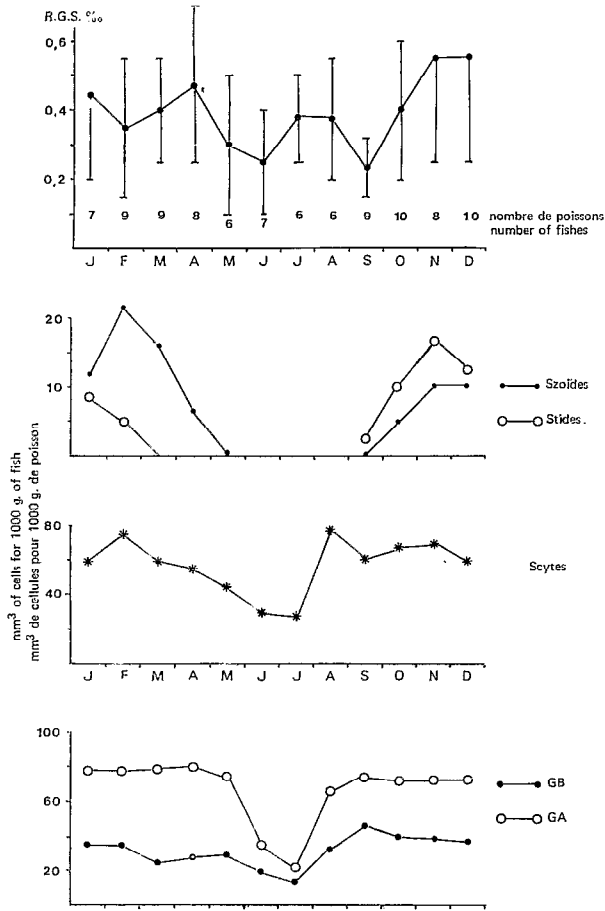


FIG. 3. — Cycle annuel de la spermatogénèse chez *H. niloticus* du lac Ivakoina
Annual cyclical changes in the testis of *H. niloticus* in lake Ivakoina

Celle-ci est perceptible sur l'ensemble des catégories cellulaires les unes après les autres. Entre août et décembre, les quantités de spermatozoïdes primaires, de spermatides et de spermatozoïdes passent chacune à leur tour par un maximum très marqué. La quantité de spermatozoïdes stagne en novembre et décembre en raison semble-t-il, des premières spermations (cf. plus loin). Le maximum absolu est atteint en février. Ensuite la diminution brutale de la quantité de spermatozoïdes est à mettre en relation avec la spermiation très abondante à cette époque. Puis la spermatogénèse est très ralentie ; même la quantité de spermatozoïdes diminue régulièrement. Seules les spermatozoïdes demeurent en quantité notable jusqu'au mois de mai, époque au-delà de laquelle elles se raréfient,

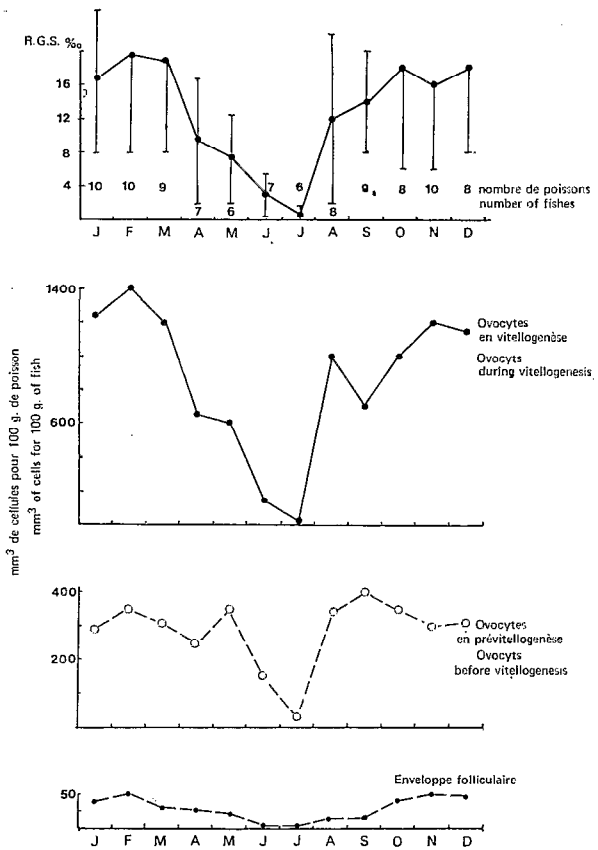


FIG. 4. — Cycle annuel de l'ovogénèse chez *H. niloticus* du lac Ivakoina
Annual cyclical changes in the ovaries of *H. niloticus* lake Ivakoina

certaines présentant des signes de dégénérescence. De mai à juillet, la spermatogénèse est donc minimale.

2.2. LES FEMELLES (fig. 4)

Ces poissons présentent toute l'année un volume à peu près constant de jeunes ovocytes sans vitellus, sauf en juin et juillet où ils sont très peu abondants. Le volume de vitellus augmente à partir du mois d'août et atteint son maximum en novembre ; il le conserve jusqu'en février, les variations constatées d'un mois à l'autre au cours de cette période n'étant pas significatives. La quantité de vitellus baisse ensuite rapidement car février et mars sont les époques de dernière ponte (voir plus loin) et la vitellogenèse s'arrête ensuite, les ovaires comportant alors des ovocytes munis de vitellus mais présentant des signes de dégénérescence.

3. Observations sur l'activité sexuelle

3.1. L'ÉMISSION DES PRODUITS GÉNITAUX

Les observations périodiques sur l'expulsion des produits génitaux par massage abdominal montrent que cette dernière est possible à partir du début novembre (10 à 15 % des poissons) et le demeure jusqu'au début mars. Le maximum est observé en janvier (30 % des poissons peuvent expulser les produits génitaux par massage abdominal).

L'émission des produits génitaux devient possible environ deux mois après la reprise de la gamétogenèse signalée au début août. Elle n'est plus possible en mars, quand la gamétogenèse cesse et quand apparaissent les premiers signes de dégénérescence des stades les plus avancés.

La spermiation et l'oviposition ne sont donc possibles que pendant peu de temps (4 mois). Cela a été confirmé indirectement par les pêcheurs. Ils ont, par exemple, affirmé que les femelles capturées et déposées dans le fond de leurs pirogues y abandonnaient des œufs ; cela s'observe en novembre, décembre, janvier et exceptionnellement en février.

3.2. LA CONSTRUCTION DES NIDS

Dans certaines eaux littorales envahies de végétation et facilement accessibles, il a été possible de noter la présence de nids d'*Heterotis*, tels qu'ils ont été déjà décrits (MOREAU, 1974 ; RAKOTOMANAMPISON, 1966). A quelques jours près, il y a coïncidence entre l'apparition des premiers nids et celle des premiers poissons prêts à pondre.

L'observation de ces nids a permis de confirmer les dates présumées du début de l'activité sexuelle, mais les observations n'ont pu être aussi précises que celles de Côte d'Ivoire (MOREAU, 1974).

4. Conclusion

Le cycle annuel de la gamétogenèse d'*Heterotis niloticus* est donc nettement marqué dans les conditions du lac Ivakoina ; la gamétogenèse, ou au moins ses phases terminales, étant pratiquement arrêtée de mars à juillet. En outre, l'émission des produits génitaux n'est possible que peu de temps (4 mois).

DISCUSSION

Trois points doivent être abordés à la suite de ces observations :

— la confiance à accorder aux différentes méthodes d'investigation ;

— la comparaison avec d'autres poissons tropicaux ;

— l'importance relative des divers facteurs écologiques dans le cycle sexuel mis en évidence.

1. Les méthodes d'étude

L'analyse quantitative de la gamétogenèse selon la méthode de BILLARD *et al.* (1974) a été appliquée en milieu tempéré chez une espèce pondant une fois par saison de reproduction (ESCAFFRE et BILLARD, 1976) et en milieu tropical chez des poissons pondant plusieurs fois par saison (MOREAU, 1981). La méthode permet de rendre compte fidèlement de la gamétogenèse dans le cas des eaux tempérées. Elle a également rendu service en milieu tropical où son emploi est cependant limité par la très grande hétérogénéité des gonades constatée pendant la pleine saison de reproduction.

Cela est habituel chez une population de poissons disposant d'une longue période où les conditions générales de milieu permettent une activité sexuelle complète ; c'est souvent le cas en zone intertropicale. Des écarts types importants dans le RGS en période de reproduction ont ainsi été signalés, par exemple, chez *S. leucosticus* (HYDER, 1970 ; SIDDIQUI, 1977) *S. niloticus* (LATIF et RACHID, 1972), *S. macrochir* et *T. rendalli* (MOREAU, 1981).

Dans le cas particulier d'*Heterotis niloticus* du lac Ivakoina, le nombre d'animaux sacrifié (entre 6 et 10 par mois et par sexe) a sûrement été insuffisant, surtout pour les femelles chez lesquelles l'hétérogénéité augmente en période d'activité sexuelle. En effet, les femelles sont alors à des stades différents de leur développement ovarien et se reproduisent plusieurs fois par saison au rythme d'une ponte toutes les 4 à 6 semaines (MOREAU, 1982). Cependant, il semble que, malgré ces difficultés liées à la variabilité évoquée, le cycle saisonnier de la gamétogenèse permette de déterminer assez bien la saison de reproduction. Des précisions supplémentaires sont apportées par l'étude de la spermiation et de l'oviposition et l'observation des nids.

2. Comparaison avec d'autres poissons tropicaux

2.1. PÉRIODICITÉ DE LA REPRODUCTION

En zone tempérée, l'existence d'une courte saison de reproduction nettement définie est habituelle (DE VLAMING, 1974 ; BILLARD, 1978). La gamétogenèse, non continue, dure quelques semaines et les conditions favorables à l'émission des produits génitaux également.

En zone tropicale, les périodes d'activité sexuelle sont souvent moins bien définies et l'on constate plus souvent des diminutions de l'activité sexuelle que des arrêts complets; de plus, les périodes favorables à la reproduction sont plus longues qu'en milieu tempéré puisqu'elles peuvent durer plusieurs mois.

2.2. DÉROULEMENT SAISONNIER DE LA GAMÉTOGÈNE

(a) La spermatogénèse

Il a été montré que la spermatogénèse semble continue chez *Sarotherodon* partout où elle a été étudiée (LATIF et SAADY, 1973; HYDER, 1970; MOREAU, 1981). Ces auteurs ont constaté la présence de tous les stades de la spermatogénèse toute l'année et ont émis l'hypothèse de variations dans son intensité et son rendement.

Chez d'autres espèces tropicales, la spermatogénèse n'est pas continue car, à certaines époques de l'année, les stades avancés de la spermatogénèse (spermatocytes primaires, spermatides et surtout spermatozoïdes) sont absents du testicule. Il en est ainsi, notamment chez *Mormyrus kannume* du lac Victoria de mars à juin (SCOTT et FULLER, 1976) et chez *Heterotis niloticus* dans son aire originelle de répartition (MOREAU, 1974). Au lac Ivakoina, il semble que le blocage ait lieu davantage au niveau de la spermiogénèse elle-même que de la méiose; celle-ci ne se trouve ralentie qu'en juin et juillet.

La période de spermiation, pendant laquelle des spermatozoïdes peuvent être expulsés par pression abdominale est courte: quatre mois comme chez *Tilapia* et *Sarotherodon* qui présentent pourtant

une spermatogénèse continue. Cela confirme qu'en milieu tropical, le début de la gamétogénèse d'une part, la spermiogénèse et la spermiation d'autre part, sont sous l'influence de facteurs écologiques distincts (cf. plus loin).

(b) L'ovogénèse

Les eaux chaudes peuvent offrir des conditions permettant toute l'année la vitellogénèse même si cette dernière est plus ou moins abondante selon les saisons. C'est le cas chez *S. niloticus* en Égypte (LATIF et RASHID, 1972) et chez *S. leucostictus* du lac Naivasha (HYDER, 1970 et SIDDIQUI, 1977). Le plus souvent, comme chez *Heterotis niloticus* étudié ici, la vitellogénèse ne survient que pendant 3 à 6 mois de l'année; il en est ainsi de toutes les espèces citées dans le tableau II. Même en l'absence d'étude histologique de l'ovogénèse, le passage régulier du RGS par des valeurs voisines de zéro certains mois de l'année le prouve.

2.3. QUANTITÉ DE PRODUITS GÉNITAUX FORMÉS

Par rapport à celle des autres espèces de poissons, la gamétogénèse est peu abondante chez les *Heterotis* étudiés ici. Les valeurs maximales du RGS sont comprises entre 6 et 8 p/mille chez les femelles et entre 0,5 et 0,6 p/mille chez les mâles.

Ces valeurs maximales du RGS moyen sont très inférieures à celles observées en conditions naturelles chez les autres espèces, en zone tropicale, pour lesquelles le RGS moyen passe par un maximum compris entre 0,3 et 10 % chez les mâles et entre 2 et 15 % chez les femelles (tabl. II), dans des conditions écologiques très diverses.

TABLEAU II

Valeurs comparées du RGS moyen maximum chez différentes populations de poissons tropicaux

Lieu	Espèce	RGS moyen maximum		Auteurs
		Mâle (%)	Femelle (%)	
Inde	<i>Mastacembelus armatus</i>	1	10	GUPTA (1974)
Malaisie	<i>Scleropages formosus</i>	0,1	10	SCOTT et FULLER (1976)
Lac Victoria	<i>Mormyrus kannume</i>	0,3	7	SCOTT (1974)
Lac Tchad	<i>Alestes baremoze</i>	0,50	5 à 7	DURAND et LOUBENS (1970)
Lac Tchad	<i>Lates niloticus</i>	1,50	3,50	LOUBENS (1974)
Bassin du Nil	<i>Sarotherodon Niloticus</i>	0,5	1,5 à 2	LATIF et SAADY (1973)
Lacs malgaches d'altitude	<i>Sarotherodon</i> spp	0,3 à 0,4	2 à 2,5	MOREAU (1979)
idem	<i>Tilapia rendalli</i>	0,2 à 0,5	3 à 4	idem

Ces RGS faibles traduisent une petite activité gamétogénétique dont les raisons exactes sont inconnues. Il faut simplement remarquer que, chez les mâles, le rendement de la spermatogénèse est vraisemblablement réduit ; en effet le volume des spermatogonies secondaires est très faible par rapport à celui des spermatogonies primaires ; il en est de même de celui des spermatozoïdes, même en pleine période de reproduction. Aucune constatation de ce type ne peut être faite au sujet des ovaires.

Les facteurs écologiques influençant la gamétogénèse (fig. 5).

Dans les conditions écologiques du lac Ivakoïna, la gamétogénèse d'*Heterotis niloticus* s'intensifie en août et septembre, période d'augmentation de l'ensoleillement et de la durée du jour. L'augmentation de la température de l'eau est concomitante avec celle de la durée du jour. On note aussi une augmentation simultanée du pH jusqu'en octobre. La gamétogénèse continue jusqu'en janvier, pendant la saison sèche et le début de la saison des pluies.

Cette période d'activité sexuelle est suivie d'une récession progressive qui est à mettre en relation avec une baisse importante de l'ensoleillement car les fortes pluies de cyclone durent jusqu'en mars et amènent d'importantes quantités de matières en suspension dans l'eau, diminuant ainsi la pénétration de la lumière. Cela est confirmé par le fait que, de janvier à mars, la quantité de plancton passe par un minimum très marqué.

Malgré la baisse de la pluviosité et l'augmentation de l'ensoleillement, la diminution concomitante de la durée du jour (12 h à 11 h 25) et de la température amène la diminution de l'arrêt de l'activité gamétogénétique d'avril à juin, avant la reprise du mois d'août. Juillet est le mois d'activité sexuelle minimale en raison de la faible température et d'un ensoleillement limité car il s'agit d'un mois très pluvieux. *Heterotis* peut donc être classé parmi les poissons dont la gamétogénèse est achevée en période de température et ensoleillement élevés mais commence, en fait, pendant la saison fraîche, par la multiplication des gonies. Il en est de même chez certains poissons des eaux tempérées (DE VLAMINCK, 1974 ; BILLARD, 1978) et chez beaucoup de poissons d'eau chaude, comme les Siluridés indiens étudiés par SUNDARARAJ et SEHGAL (1970), les espèces du lac Tchad (DURAND et LOUBENS, 1970 ; LOUBENS, 1974), et *Tilapia* et *Sarotherodon* (MOREAU, 1981).

La fin de la gamétogénèse et la ponte elle-même peuvent nécessiter des conditions particulières ; ainsi l'ovulation et la spermiation des *Heterotis* du lac Ivakoïna surviennent en période de température maximale et pendant les premières pluies

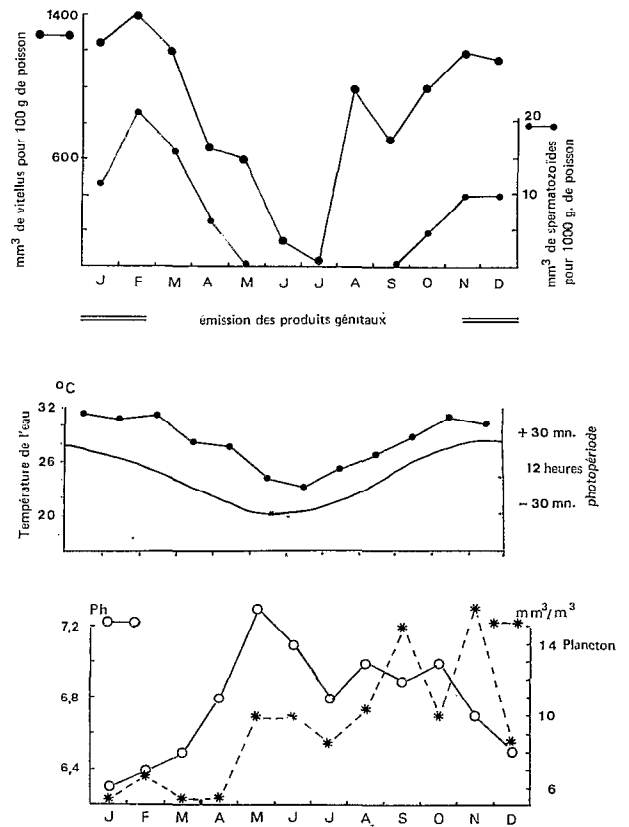


FIG. 5. — Relations entre la gamétogénèse et les variations cycliques annuelles de quelques facteurs du milieu chez *Heterotis niloticus* du lac Ivakoïna

Relationship between the gametogenesis and the annual cyclical changes of some environmental parameters in Heterotis niloticus in lake Ivakoïna

d'orages responsables du début de la montée des eaux. Ce fait est généralement admis chez les poissons tropicaux subissant des variations de température et d'ensoleillement de faible amplitude annuelle (BILLARD et BRETON, 1978).

Heterotis est spécifique en raison de son comportement de nidification qui rend impérative la présence de sites favorables seulement créés à la faveur des crues qui surviennent en périodes d'ensoleillement réduit par la nébulosité.

Ces différents points montrent la difficulté présentée par l'analyse écologique du cycle sexuel des poissons tropicaux par des seules observations de terrain sans expérimentation parallèle. En effet, l'installation du comportement reproducteur a lieu à une époque de l'année ou tous les paramètres changent, même de façon limitée (durée de la photopériode par exemple dans le cas présent). De tels changements suffisent à déclencher la gamétogénèse

tandis que les modifications beaucoup plus complètes du milieu (crue) seraient nécessaires pour permettre l'achèvement de la maturation des produits génitaux et leur émission.

CONCLUSION

Dans un milieu tropical dont l'environnement présente des variations cycliques annuelles nettes, comme le lac Ivakoina, la gamétogenèse d'*Heterotis niloticus* n'amène les produits génitaux à maturité complète que quatre mois par an.

Chez la population étudiée, la gamétogenèse s'intensifie lors de l'augmentation conjointe de l'ensoleillement et de la température. La récession est surtout liée aux diminutions de l'ensoleillement

consécutives à l'arrivée des pluies. La baisse de la température, en avril, malgré un regain d'ensoleillement, accélère le processus.

L'ovulation et la spermiation, comme la ponte elle-même, ne sont possibles qu'après installation de la saison des pluies qui amène les plus importants changements liés à la crue. Il est permis de se demander, comme BILLARD et BRETON (1978), si cela n'a pas une valeur adaptative car les disponibilités en nourriture pour les jeunes sont maximales en saison de pluie et on sait par ailleurs que l'alevin d'*Heterotis* semble très sensible aux difficultés alimentaires.

Manuscrit reçu au Service des Éditions de l'O.R.S.T.O.M.
le 29 avril 1982

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BILLARD (R.) et BRETON (B.), 1978. — Rhythms of reproduction in teleost fish. In THORPE (J. E.), 1978, Rhythmic activity in fishes, Acad. Press, Lond. : 31-53.
- BILLARD (R.), SOLARI (A.) et ESCAFFRE (A. M.), 1974. — Méthode d'étude quantitative de la spermatogenèse des poissons téléostéens. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, 14 (1) : 87-104.
- DE VLAMING (V. L.), 1974. — Environmental and endocrine control of teleost reproduction. In Control of sex in fishes. *Ed. C.B. Schreck* : 13-83.
- DURAND (J. R.) et LOUBENS (G.), 1970a. — Observations sur la sexualité et la reproduction des *Alestes baremoze* du bas Chari et du lac Tchad. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, vol. IV, n° 2 : 61-81.
- ESCAFFRE (A. M.) et BILLARD (R.), 1976. — Le cycle spermatogénétique du Gardon *Rutilus rutilus*. *Cah. Lab. Hydrobiol. Mont.*, 3 (1) : 43-46.
- GUPTA (S.), 1974. — Observations on the reproductive biology of *Mastacembelus armatus* (Lacepede). *J. Fish Biol.*, 6 : 13-22.
- HYDER (M.), 1970a. — Gonadal and reproductive patterns in *Tilapia leucosticta* (Teleostei : Cichlidae) in an equatorial lake, lake Naivasha (Kenya). *J. Zool., Lond.*, 162 : 179-195.
- HYDER (M.), 1970b. — Histological studies on the testis of pond specimens of *Tilapia nigra* and their implications in the pituitary-testis relationship. *Gen. Comp. Endoc.*, 14 (1) : 198-211.
- LATIF (A. F. A.) et RASHID (M. M.), 1972. — Studies on *Tilapia nilotica* from lake Nasser. *Bull. Inst. Ocean. Fish. Unit. Arab. Rep.*, 2 : 216-238.
- LATIF (A. F. A.) et SAADY (B. E.), 1973a. — Ovogenesis in Nile Bolli *T. nilotica*. *Bull. Inst. Ocean. Fish. Arab. Unit. Rep.*, 3 : 183-202.
- LATIF (A. F. A.) et SAADY (B. E.), 1973b. — Reproduction in Nile Bolli *T. nilotica*. *Bull. Inst. Ocean. Fish. Unit. Arab. Rep.*, 3 : 117-142.
- LOUBENS (G.), 1974. — Quelques aspects de la biologie de *Lates niloticus* du Tchad. *Cah. O.R.S.T.O.M., Sér. Hydrobiol.*, vol. III, n° 1 : 121-141.
- MACER (C. T.), 1973. — The reproductive biology of the horse mackerel, *Trachurus trachurus* (L.), in the North Sea and English Channel. *J. Fish Biol.*, 6 (4) : 415-438.
- MOREAU (J.), 1974. — Premières observations écologiques sur la reproduction d'*Heterotis niloticus*. *Ann. Hydrobiol.*, 5 (1) : 1-13.
- MOREAU (J.), 1979. — Biologie et évolution des peuplements de cichlidés introduits dans les lacs malgaches d'altitude. Thèse Doct. d'État. INP Toulouse, 38, 345 P.
- MOREAU (J.), 1981. — Étude du cycle reproducteur de *T. rendalli* et *S. macrochir* dans un lac tropical d'altitude : le lac Alaotra (Madagascar). *Acta Oecol.*, 2 (4) : 411-419.
- MOREAU (J.), 1982. — Exposé synoptique des données biologiques sur *Heterotis niloticus* (Cuy.). FAO Synops. Ser. (sous presse).

- MOREAU (J.), ARRIGNON (J.) et JUBB (R. A.), 1982. — Les introductions d'espèces étrangères dans les eaux continentales africaines, intérêt et limites. in *Biology and Ecology of African freshwater fishes, recent trends.* ed. C. LÉVÊQUE, M. BRUTON, G. W. SSENTONGO ; Publ. O.R.S.T.O.M., PNUE, FAO, 30, 32 pp.
- RAKOTOMANAMPISON (A.), 1966. — Premiers résultats de l'acclimatation d'*Heterotis niloticus* à Madagascar. *Doc. multig.* Dir. eaux et Forêts, Tananarive, 72 p.
- SCOTT (D. B. C.), 1974. — The reproductive cycle of *Mormyrus kannume* (Forsk), Osteoglossomorpha, Mormyriiformes, in lake Victoria. *J. Fish Biol.*, 6 (4) : 447-454.
- SCOTT (D. B. C.) et FULLER (J. D.), 1976. — The reproductive biology of *Scleropages formosus* (Müller & Schlegel), Osteoglossomorpha, Osteoglossidae, in Malaya and the morphology of its pituitary gland. *J. Fish Biol.*, 8 (1) : 45-53.
- SIDDIGI (A. Q.), 1977. — Reproductive biology, length weight relationship and relative condition of *Tilapia leucosticta* (Trewasas) in lake Naivasha, Kenya. *J. Fish. Biol.*, 10 (2) : 251-260.
- SUNDARARAJ (B. I.) et SEHGAL (A.), 1970. — Responses of the pituitary and ovary of the catfish, *Heteropneustes fossilis* (Bloch) to accelerated light regimens of a decreasing followed by an increasing photoperiod during the postspawning period. *Biol. Reprod.*, 2 (3) : 435-443.