

DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE ET LARVAIRE D'ALESTES BAREMOZE

par J. R. DURAND et G. LOUBENS*

RÉSUMÉ

Le développement embryonnaire et larvaire des Alestes baremoze du Tchad a été étudié à partir d'œufs fécondés artificiellement et élevés en aquariums à 27 °C. Ce sont des œufs libres demersaux. L'éclosion se produit 18 h environ après la fécondation. La larve de quatre jours a une longueur totale moyenne de 5,6 mm; ses principaux organes sont formés et elle commence à se nourrir de plancton dès le sixième jour. Après une période où le développement est lent (du 5^e au 12^e jour), la croissance reprend à un rythme plus rapide. A l'âge d'un mois, les jeunes Alestes baremoze élevés en aquariums ont 14 mm de longueur standard moyenne et sont presque identiques aux adultes.

ABSTRACT

The embryonic and larval development of Alestes baremoze of Chad has been studied from eggs artificially fertilized and grown-up in aquariums at 27 °C. Eggs are of free demersal type. Hatching takes place about 18 h after fecundation. The four days old larva has an average total length of 5,6 mm; its main organs are formed and it starts eating plancton immediately upon the sixth day. After a time when development is slow (from fifth to twelfth day), growth resume more rapidly. When they are one month old, young Alestes baremoze bred in aquariums have an average standard length of 14 mm and are nearly identical with adults.

Il est facile de trouver dans la nature des *Alestes baremoze* depuis 12-15 mm de longueur standard jusqu'aux plus grands adultes. Par contre les œufs libres, les embryons et les larves, sont demeurés jusqu'à présent introuvables. Il a donc fallu, pour l'étude du développement embryonnaire et larvaire, procéder par fécondation artificielle et élever les embryons ainsi obtenus.

1. CONDUITE DE L'ÉLEVAGE

Des adultes mûrs ont été capturés à la mi-août 1969 dans le Chari aux environs de Fort-Lamy. La fécondation artificielle à sec a été effectuée sur les lieux de pêche et nous avons utilisé la laitance de plusieurs mâles pour fertiliser les œufs d'une seule femelle, car la laitance d'un mâle mûr ne peut se distinguer macroscopiquement de celle d'un mâle encore en maturation. Les œufs fécondés ont été transportés au laboratoire et placés dans des aquariums sur des morceaux de tulle afin

* Centre O.R.S.T.O.M., B.P. 65, Fort-Lamy (Tchad).

de faciliter les manipulations (enlèvements des embryons morts, répartition des embryons viables dans plusieurs aquariums). Dans les aquariums non aérés, la mort est survenue très rapidement. Dans les bacs aérés, un développement généralement bon a été obtenu pour les premiers stades tant que la larve a utilisé ses réserves vitellines.

Lorsque le tube digestif des larves est devenu fonctionnel, on a ajouté à l'eau des aquariums du plancton d'une mare voisine. Le passage des larves à une alimentation externe s'est généralement accompagné d'une forte mortalité et d'un arrêt de croissance chez les survivants. Cet arrêt s'est prolongé longtemps dans la majorité des cas. Les larves sont devenues cachectiques et sont mortes, sauf quelques-unes dans chaque lot dont la croissance a fini par reprendre 2 à 3 semaines plus tard. Cependant dans un lot de larves placées apparemment dans les mêmes conditions que les autres, la croissance a repris au bout de quatre jours chez la plupart des individus et s'est poursuivie sans nouvelle difficulté. C'est naturellement à partir de ce lot que sera établie la partie de la courbe de croissance débutant à l'alimentation externe des larves.

Pendant les deux premiers mois d'élevage, la température moyenne de l'eau à 7 h 00, établie tous les 15 jours, a très peu varié, de 26,5 °C à 27 °C, sans écart journalier important (extrêmes : 25,2 °C et 27,8 °C). Au cours de la journée, la température ne s'est élevée en moyenne que de 0,6 °C, la moyenne générale peut donc être estimée à 27,3 °C.

2. DESCRIPTION DES STADES DE DÉVELOPPEMENT

2.1. Développement embryonnaire.

Les œufs mûrs qui sortent de la femelle mesurent de 1,0 à 1,3 mm. Ils n'ont pas de globule huileux et le chorion est accolé au protoplasme. Ils se gonflent en quelques minutes au contact de l'eau pour atteindre 3,2 à 4,1 mm (moyenne : 3,6 mm) qu'ils soient fécondés ou non. L'espace périvitellin qui se forme ainsi est considérable puisque le diamètre de l'œuf triple sans que le protoplasme change de volume. Néanmoins, les œufs restent nettement plus lourds que l'eau et, d'autre part, ils n'adhèrent pas au support sur lequel on les place : il s'agit d'œufs libres démersaux.

La segmentation débute aussitôt après la fécondation qui sera prise comme origine des temps. Il arrive parfois que quelques divisions se produisent dans des œufs non fécondés, mais elles

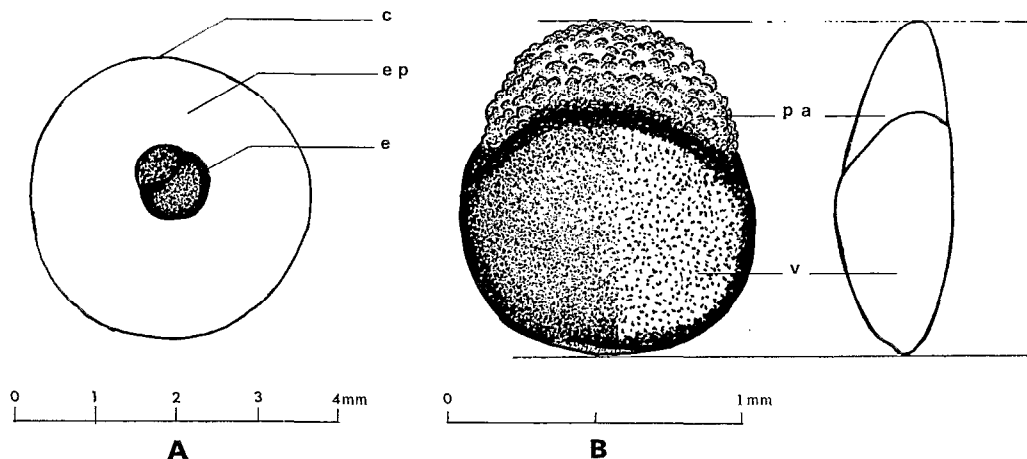


Fig. 1. — Embryon en segmentation (2 heures) A. Proportions relatives de l'embryon (e) et de la coque (c) qui entoure l'espace périvitellin (e p) B. Embryon, face et profil (p a = partie animale, v = vitellus).

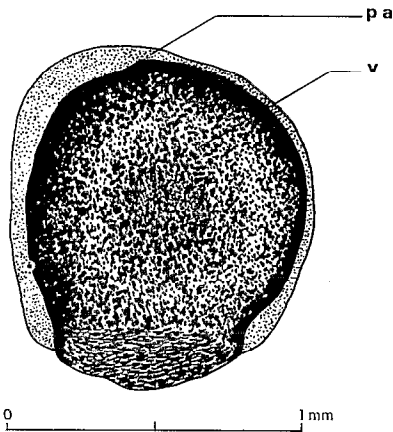


Fig. 2. — Embryon en gastrulation (7 h 30 mn) (p a = partie animale ; v = vitellus). La coque n'a pas été représentée.

s'arrêtent rapidement. La segmentation, qui est partielle, ne dure que quelques heures. La partie animale segmentée coiffe en oblique (fig. 1) le vitellus. L'ensemble de l'embryon a la forme d'une lentille dont l'une des faces serait beaucoup plus recourbée que l'autre.

La gastrulation commence environ 5 h après la fécondation. Vers 8 h (fig. 2), la partie animale enveloppe déjà presque entièrement le vitellus ; elle forme une couche lamellaire d'épaisseur variable à la surface du vitellus. La taille de l'embryon reste la même.

L'embryon de 13 h (fig. 3), peu avant l'éclosion, est enroulé en crête autour du vitellus, sauf dans sa partie caudale qui s'en détache légèrement. Les vésicules cérébrales et auditives commencent à se former ; on peut distinguer de part et d'autre de la tête deux gros massifs correspondant aux yeux. La métamérisation est visible dans la partie médiane du corps. Le repli longitudinal de la nageoire primordiale est en formation.

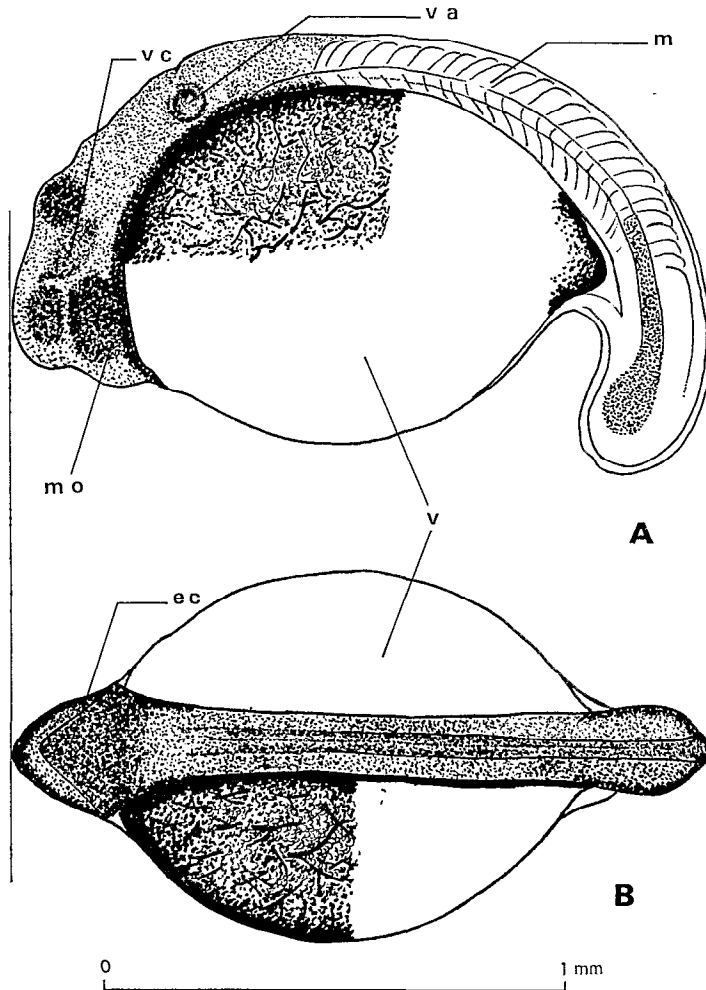


Fig. 3. — Embryon peu avant l'éclosion (13 heures) A. Profil. B. Vue de dessus (v c = vésicules cérébrales ; e c = épaissement céphalique ; m o = massifs oculaires ; v a = vésicules auditives ; m = métamères ; v = vitellus). La coque, qui va bientôt être rejetée, n'est pas représentée.

L'éclosion se produit entre 15 h et 22 h. L'embryon se libère de la coque de l'œuf par des mouvements violents. Dans nos élevages, les œufs embryonnés, très nombreux, se trouvaient en couches parfois épaisses, ce qui a pu retarder l'éclosion chez les individus situés en-dessous ; aussi peut-on estimer la durée moyenne du développement embryonnaire à 17-18 h.

2.2. Développement larvaire.

La larve de 21 h (fig. 4), peu après l'éclosion, est à peu près rectiligne. Elle atteint 3,5 mm de longueur totale. Les vésicules cérébrales, optiques, olfactives et auditives sont bien indivi-

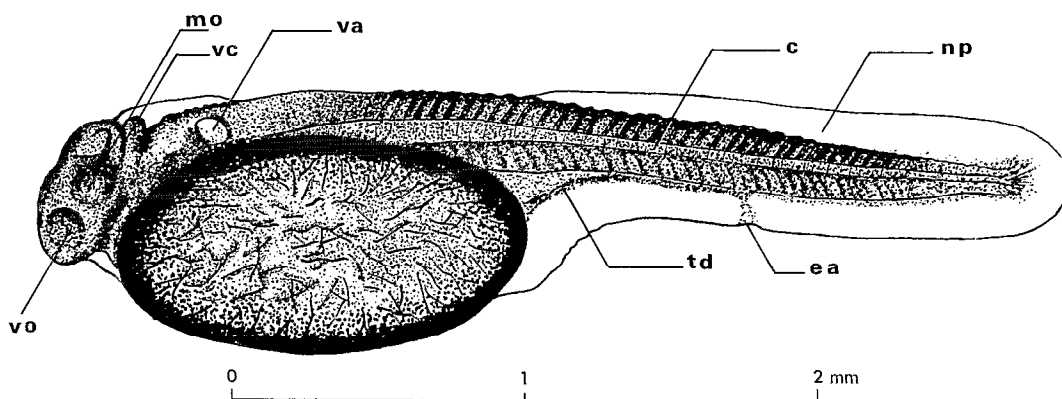


Fig. 4. — Larve de 21 heures (v c = vésicules cérébrales ; m o = massifs oculaires ; v a = vésicules auditives ; v o = vésicules olfactives ; t d = tube digestif en formation ; e a = échancrure anale ; c = corde ; n p = nageoire primordiale).

dualisées. La métamérisation a progressé dans le sens antéro-postérieur. L'extrémité de la corde et les parties du corps voisines, encore en formation, forment un massif cellulaire bourgeonnant indifférencié. La nageoire primordiale est bien développée ; elle s'étend du milieu du dos jusqu'au vitellus. L'emplacement de l'anus est déjà marqué par une échancrure de la nageoire primordiale d'où part une traînée cellulaire correspondant au tube digestif en formation.

Au cours du deuxième jour, la partie postérieure du corps, et en particulier l'extrémité de la corde, achève de se former. Un étranglement de la nageoire primordiale isole une nageoire caudale primitive. Les otocystes, qui sont apparus en position très postérieure, commencent à se rapprocher de la partie antérieure de la tête avec laquelle ils finiront, 15 jours plus tard, par être pratiquement coalescents. La vésicule vitelline primitivement globuleuse, s'allonge et prend la forme d'un ellipsoïde. Elle va se réduire progressivement pour disparaître chez les larves de deux semaines.

Les larves sont très actives. Par une série d'ondulations rapides du corps, elles s'élèvent verticalement d'une dizaine de centimètres, puis les mouvements cessent et les larves retombent la tête en bas en raison du poids de la vésicule vitelline. Les mouvements reprennent bientôt et l'ascension recommence. Ce type de natation dure environ deux jours.

Au début du troisième jour, les ébauches des pectorales apparaissent de part et d'autre du corps sur le sommet de la vésicule vitelline. La tête se dégage. Les arcs branchiaux commencent à être visibles à la fin de ce même jour.

Au cours du quatrième jour, les yeux, qui étaient translucides comme le reste du corps, se pigmentent progressivement pour devenir d'un noir profond. Le tube digestif est un simple tube rectiligne partant de la partie supérieure de la vésicule vitelline et coudé dans sa partie terminale. La bouche apparaît en position infère, sous les yeux. Les arcs branchiaux, l'opercule,

continuent à se développer et paraissent fonctionnels dès la fin du quatrième jour. La vessie natatoire apparaît à ce moment au-dessus de la partie postérieure de la vésicule vitelline.

La larve de quatre jours (fig. 5) atteint en moyenne 5,6 mm de longueur totale. Elle est déjà bien formée et possède les organes nécessaires à une vie de prédation dans le milieu environnant. Après être passée au cours du quatrième jour par une courte période de nage sinusoidale, elle

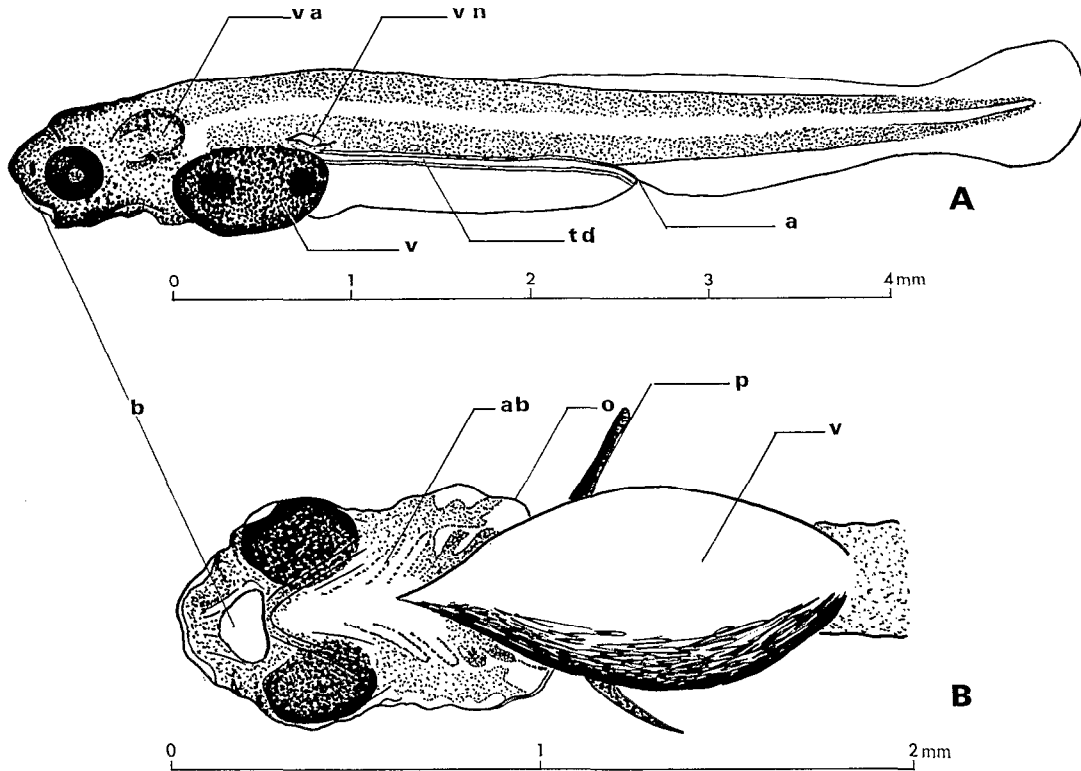


Fig. 5. — Larve de 4 jours A. Profil B. Vue de dessous (b = bouche infère ; a b = arcs branchiaux ; v a = vésicules auditives ; o = opercule ; v = vitellus ; p = pectorales ; v n = vessie natatoire ; t d = tube digestif ; a = anus). Les pectorales et l'opercule figurés sur la vue de dessous n'apparaissent pas de profil. Les métamères n'ont pas été représentés.

nage maintenant horizontalement grâce à la réduction du vitellus et au début de développement de la vessie natatoire. Les changements de direction sont rendus aisés par les pectorales assez développées, mais dont les rayons ne sont pas formés. Le transit intestinal n'a été observé que le sixième jour, faute d'avoir apporté à temps suffisamment de nourriture, mais il est probable que la larve commence à s'alimenter dès le cinquième jour.

Du cinquième au douzième jour, les transformations sont beaucoup moins rapides et moins importantes. Les otolithes deviennent visibles dès le sixième jour. La bouche placée d'abord sous l'œil devient subinfère, puis terminale dès le huitième jour, avec une mâchoire inférieure dépassant le museau. Le tube digestif s'élargit et forme une sorte de sac dans sa partie antérieure. La vésicule vitelline se résorbe tandis que la vessie natatoire se développe vers l'arrière. L'aspect général de la larve reste le même.

A partir du douzième jour, le développement reprend à un rythme plus rapide. Nous ne tiendrons compte, comme nous l'avons indiqué plus haut, que de la série dont la croissance a été la meilleure. Même dans cette série, il y a eu des différences importantes entre les individus dans la vitesse de développement.

En dehors des pectorales qui apparaissent dès le 3^e jour, mais dont les rayons ne se forment que vers un mois, les nageoires apparaissent et se développent dans l'ordre suivant : caudale, dorsale et anale à peu près simultanément, puis ventrales et adipeuse en même temps également.

La nageoire caudale primordiale protocerque se transforme en une nageoire définitive extérieurement à peu près homocerque entre le 12^e et le 20^e jour. Au 20^e jour, le lobe supérieur est un peu plus long que le lobe inférieur et la caudale ne prend sa forme définitive (lobe supérieur un peu plus court que le lobe inférieur) que quelques jours plus tard.

Pour la nageoire dorsale, il y a d'abord isolement d'une partie de la nageoire primordiale à partir du 12^e jour, puis formation des rayons de la nageoire du 15^e au 23^e jour. Le développement de l'anale est un peu plus long. Les rayons apparaissent et se forment du 15^e au 26^e jour. Il est alors possible de compter les rayons chez ces alevins qui atteignent environ 15 mm de longueur totale, soit 12 mm de longueur standard. Les ébauches des ventrales sont visibles seulement vers le 20^e jour et elles ne sont bien constituées qu'à l'âge d'un mois. Il en est de même de l'adipeuse.

Le développement de la partie terminale de la colonne vertébrale s'étend du 12^e au 24^e jour. Le squelette de la queue (urostyle, hypuraux, rayons de la caudale) est à peu près constitué dès le 20^e jour, ce qui permet de mesurer la longueur standard définie par l'articulation des rayons de la caudale sur les hypuraux. La vessie natatoire s'allonge considérablement vers l'arrière et atteint le niveau de l'anus vers le 26^e jour ; dès le 20^e jour, elle s'est scindée en deux parties. Enfin, les écailles apparaissent vers le 25^e jour dans la zone située juste derrière l'opercule et au milieu des flancs. A un mois, elles couvrent tout le corps. La figure 6 montre une larve de quinze jours en train de subir ces différentes transformations.

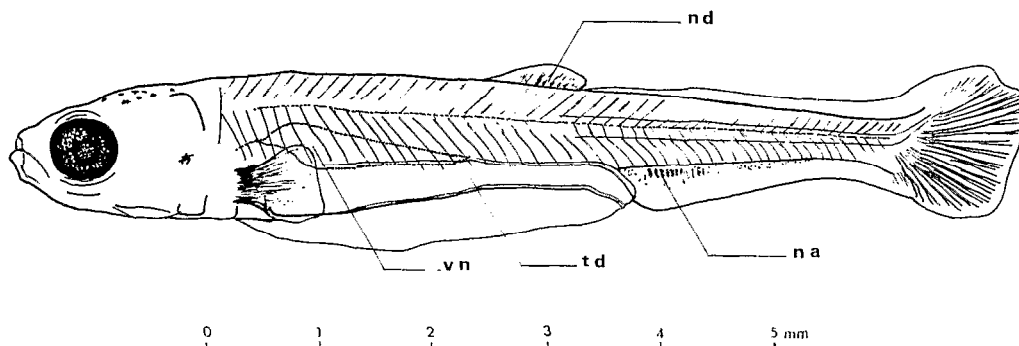


Fig. 6. — Larve de 15 jours (t d = tube digestif ; v n = vessie natatoire ; n d et n a = nageoires dorsale et anale avec ébauche des premiers rayons).

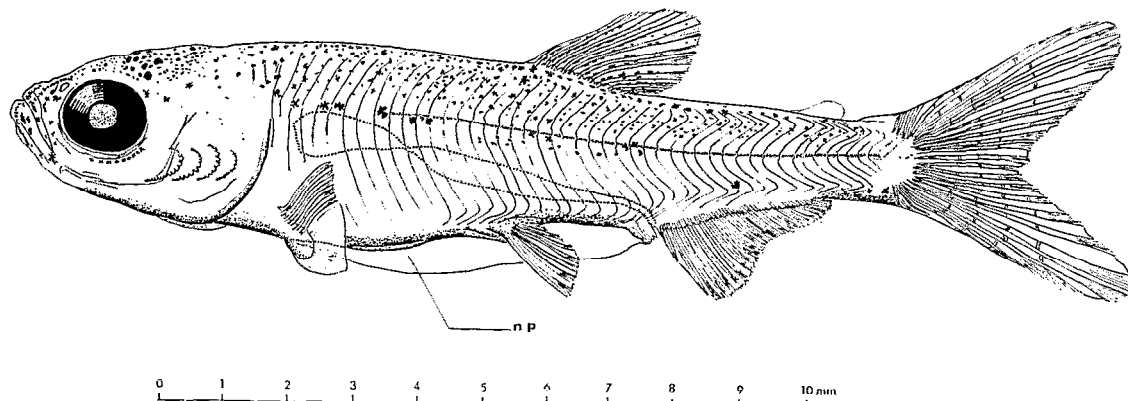


Fig. 7. — Jeune *Alestes baremoze* âgé de 30 jours (n p = reste de nageoire primordiale).

Le jeune *Alestes baremoze* âgé d'un mois (fig. 7) atteint 17,5 mm de longueur totale, soit 14 mm de longueur standard. Il est déjà très semblable à l'adulte. Deux caractères larvaires persistent encore ; il s'agit d'un résidu de la nageoire primordiale encore apparent sous le ventre jusqu'à l'anus et de la nageoire pectorale dont une partie des rayons n'est pas encore formée.

3. COURBE DE CROISSANCE

La croissance en longueur des embryons et des larves d'*Alestes baremoze* a été établie en mesurant la longueur totale des individus formolés à intervalles rapprochés au cours de l'élevage. Le formol provoque une rétraction assez variable, de l'ordre de 5 %, mais pouvant atteindre jusqu'à 10 %.

Deux séries de mesures ont été faites, l'une sur le lot d'*Alestes baremoze* dont la croissance a repris normalement après un léger temps d'arrêt au moment du début de l'alimentation (lot 1), l'autre sur un des autres lots dont les individus ont subi au même moment un arrêt de croissance très prolongé avec un faible taux de survie (lot 2). Les résultats sont consignés dans les tableaux I et II et illustrés par la figure 8.

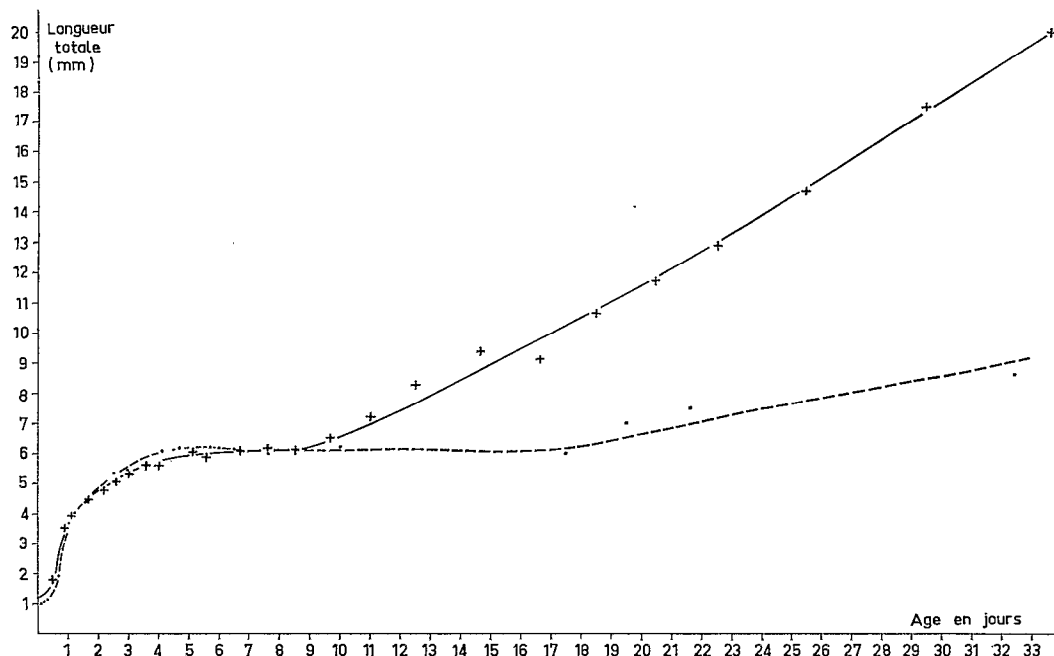


Fig. 8. — Courbes de croissance en longueur des jeunes *A. baremoze* entre 0 et 33 jours (— lot 1, - - - - lot 2).

La courbe de croissance est la même pour les deux lots pendant les huit premiers jours. Durant quelques heures après la fécondation (segmentation, gastrulation) l'embryon garde la même taille. Il se produit ensuite un très fort allongement dû au déroulement de l'embryon primitivement accolé au vitellus. Ce déroulement est achevé à la fin du 1^{er} jour.

Durant les 2^e, 3^e et 4^e jours la croissance est très rapide, la larve utilise les réserves de sa vésicule vitelline. Puis survient un très fort ralentissement de la croissance (lot 1), ou même un arrêt complet avec forte mortalité (lot 2). Cela correspond à la période où le vitellus est déjà très réduit et où les larves commencent à s'alimenter.

TABLEAU I

Longueur totale (L. T.), longueur standard (L) et longueur de la vésicule vitelline (l) des *Alestes baremoze* du lot 1 en fonction de l'âge (longueurs en mm)

Age (en jour et en heure)	L. T.			l	L
	L. T.	extrêmes	N		
0 h.	1,2	1,1 à 1,3	59		1,2
13 h.	1,8	1,7 à 1,9	17		1,3
21 h.	3,5	3,4 à 3,7	17		1,4
1 j. 4 h.	3,9	3,6 à 4,1	19		1,4
1 j. 16 h.	4,5	4,3 à 4,7	25		1,3
2 j. 5 h.	4,8	4,6 à 4,9	16		1,2
2 j. 14 h.	5,1	5,0 à 5,2	11		1,2
3 j. 1 h.	5,3	4,8 à 5,8	16		1,0
3 j. 15 h.	5,6	5,3 à 6,0	20		0,8
3 j. 23 h.	5,6	5,3 à 5,8	16		0,5
5 j. 2 h.	6,0	5,7 à 6,2	4		0,5
5 j. 15 h.	5,9	5,6 à 6,0	4		0,3
6 j. 17 h.	6,1	5,8 à 6,3	8		
7 j. 14 h.	6,2	5,9 à 6,3	7		
8 j. 13 h.	6,1	6,0 à 6,3	6		
9 j. 17 h.	6,5	6,3 à 6,5	5		
11 j.	7,2		3		
12 j. 13 h.	8,3		2		
14 j. 16 h.	9,4		2		
16 j. 16 h.	9,1		3		
18 j. 13 h.	10,7		3		
20 j. 13 h.	11,7		4	10,0	
22 j. 15 h.	12,9		3	10,8	
25 j. 12 h.	14,7		4	11,9	
29 j. 13 h.	17,5		4	14,0	
33 j. 16 h.	20,1		2	15,9	
57 j.			3	31,0	
3 mois			2	45,0	
7 mois	72,0		2	58,0	

La période du début de l'alimentation a été difficile pour les larves : d'une part l'apport de nourriture a été probablement insuffisant, d'autre part la nourriture distribuée aux larves a été très différente de celle que les larves recherchent préférentiellement dans la nature. Il est probable que l'arrêt de croissance est beaucoup moins accusé dans les conditions naturelles.

Dans le lot 1, la croissance a repris le 10^e jour et s'est ensuite poursuivie régulièrement pour aboutir à de jeunes alevins de 14 mm de longueur standard moyenne (17,5 mm de longueur totale) à un mois. Dans le lot 2, l'arrêt de croissance et les décès se sont poursuivis ; la croissance des survivants a fini par reprendre vers le 20^e jour.

Nous avons donc obtenu une estimation par défaut de la croissance des *Alestes baremoze* pendant les premières semaines de leur existence. Il est possible d'évaluer à trois semaines l'âge des très jeunes individus de 12 à 15 mm de longueur standard qui apparaissent en septembre-octobre près des rives des fleuves et du lac. Quant au sort des œufs pondus dans le lit minceur, il peut être déduit des observations faites dans la nature et en aquarium. Les œufs coulent au fond du fleuve, et, pendant les quatre premiers jours, les embryons et les larves restent là où les courants les entraînent ; en effet, les mouvements de la larve sont alors uniquement verticaux ; sans doute ont-ils simplement pour conséquence une plus grande dispersion des larves en les replaçant

TABLEAU II

Longueur totale (L. T.) et longueur de la vésicule vitelline (l) des *Alestes baremoze* du lot 2 en fonction de l'âge (longueurs en mm)

Age (en jour et en heure)	L. T.			l
	L. T.	extrêmes	N	
2 h.	1,0		10	
8 h.	1,1		6	
16 h.	1,9	1,8 à 2,0	9	1,2
22 h.	3,5	3,3 à 3,5	15	1,4
1 j. 6 h.	4,9	3,9 à 4,0	14	1,5
1 j. 14 h.	4,4	4,3 à 4,4	13	1,4
2 j. 1 h.	4,8	4,7 à 5,0	16	1,3
2 j. 13 h.	5,3	5,1 à 5,6	14	1,3
2 j. 23 h.	5,5	5,2 à 5,7	17	1,2
4 j. 2 h.	6,1	5,8 à 6,4	15	0,8
4 j. 17 h.	6,2	5,8 à 6,4	17	0,6
5 j. 17 h.	6,2	6,1 à 6,3	18	0,4
6 j.	6,2	6,0 à 6,5	19	
6 j. 12 h.	6,1	6,0 à 6,2	9	
7 j. 14 h.	6,0	5,9 à 6,2	14	
10 j.	6,2	6,1 à 6,5	14	
17 j. 13 h.	6,0	5,8 à 6,3	4	
19 j. 13 h.	7,0	6,8 à 7,3	5	
21 j. 15 h.	7,5	6,0 à 10,2	17	
32 j. 10 h.	8,6	7,0 à 14,3	8	
47 j.		7,7 à 14,7	30	

parfois dans le courant lorsqu'elles sont tombées dans une zone d'abri. A partir du 5^e jour, les larves nagent bien. Elles se rapprochent alors peu à peu des rives qu'elles atteignent 15 jours plus tard en restant probablement au voisinage du fond.

Manuscrit reçu le 17 mai 1971.

BIBLIOGRAPHIE

- BAGENAL (T. B.) et BRAUM (E.), 1968. — Eggs and early life history, in *Methods for assessment of fish production in fresh waters. IBP handbook n° 3*, Ed. by W. E. Ricker, London, 159-181.
- BERTIN (L.), 1954. — Sexualité et fécondation, in *Traité de Zoologie*. Ed. par P. Grassé, Masson, Paris, 13, 2, 1584-1652.
- BERTIN (L.), 1954. — Larves et métamorphoses, in *Traité de Zoologie*. Ed. par P. Grassé, Masson, Paris, 13, 3, 1813-1834.
- GUYARD (H.), 1965 et 1966. — Éléments de génétique et d'embryologie piscicoles. *Bull. fr. Piscicult.* : 219, 66-73 1965 ; 220, 81-100, 1966 ; 221, 134-145, 1966.
- HOPSON (A. J.), 1968. — A description of the pelagic embryos and larval stages of *Lates niloticus* (L.) (*Pisces: Centropomidae*) from Lake Chad, with a review of early development in lower percoid fishes. *Zool. J. Linn. Soc.*, 48, 117-134.
- PASTEELS (J.), 1954. — Développement embryonnaire, in *Traité de Zoologie*. Ed. par P. Grassé, Masson, Paris, 13, 2, 1685-1754.