

Aspects de la stratégie de reproduction de *Sarotherodon melanotheron* : comparaison entre une population naturelle (lagune Ebrié, Côte d'Ivoire) et différentes populations d'élevage

M. LEGENDRE*

*Institut français de recherche scientifique pour le développement en
coopération (ORSTOM), 213, rue Lafayette
75480 Paris Cédex 10, France
Centre de recherches océanologiques (CRO)
BP V18, Abidjan, Côte d'Ivoire*

J. M. ECOUTIN

ORSTOM, BP 5045, 34032 Montpellier Cédex 1, France

LEGENDRE, M. et J.M. ECOUTIN. 1996. Aspects de la stratégie de reproduction de *Sarotherodon melanotheron* : comparaison entre une population naturelle (lagune Ebrié, Côte d'Ivoire) et différentes populations d'élevage, p. 360-374. In R.S.V. Pullin, J. Lazard, M. Legendre, J.B. Amon Kothias et D. Pauly (éds.) Le Troisième Symposium International sur le Tilapia en Aquaculture. ICLARM Conf. Proc. 41, 630 p.

Résumé

La taille de première maturation sexuelle, la fécondité absolue, le poids des ovocytes et le poids des pontes ont été comparés chez des femelles de *Sarotherodon melanotheron* (Rüppel, 1852) collectées en milieu naturel (lagune Ebrié) et dans différentes situations d'élevage lagunaire, élevage intensif en enclos et élevage extensif en "acadjia-enclos" (enclos aménagés de branchages ou de bambous).

En enclos, les femelles parviennent à maturité à une taille inférieure, et produisent des ovocytes plus petits et plus nombreux que dans le milieu naturel. En "acadjia-enclos" où les conditions sont intermédiaires entre celles de l'élevage intensif et celles du milieu naturel, une situation intermédiaire est aussi observée pour la fécondité et la taille des ovocytes produits mais la taille de première maturation reste voisine de celle rencontrée en milieu naturel.

Les relations entre poids de ponte et poids de femelle sont en revanche remarquablement voisines quelle que soit l'origine des poissons. Ces résultats suggèrent que la quantité de matière élaborée au cours d'un cycle de reproduction (évaluée par le poids de ponte) est une constante spécifique qui pourrait être déterminée génétiquement ; l'environnement intervient sur la manière dont est divisé le matériel gonadique et sur la stratégie de reproduction : oeufs petits et nombreux ou gros mais peu nombreux.

Introduction

Sarotherodon melanotheron (Rüppel, 1852) est une espèce estuarienne type que l'on retrouve en abondance dans la

plupart des lagunes et estuaires ouest-africains où elle peut vivre et se reproduire dans une gamme de salinité très étendue (de 0 à 90 ‰ ; Albaret, 1987). Son intérêt potentiel pour la pisciculture a été évoqué en diverses occasions (Pauly, 1976 ; Sivalingam, 1976 ; Legendre, 1983). Toutefois, les différents essais pratiqués dans les conditions d'un élevage intensif, basé sur

*Adresse actuelle : ORSTOM, Kemang Indah Kav. L2, Jl. Kemang Selatan 1, 12730 Jakarta, Indonesia.

l'utilisation d'une alimentation artificielle, ont montré des résultats décevants (faible croissance, mauvaise transformation des aliments composés) qui ne permettent pas en l'état actuel d'envisager une exploitation rentable (Legendre et coll., 1989).

Une voie qui paraît plus prometteuse est celle de l'élevage extensif de *S. melanotheron* en "acadja-enclos" (Hem, 1992) ; une méthode d'élevage dérivée de la très productive pêcherie traditionnelle en acadjas développée dans les lagunes du Bénin (Welcomme, 1972). Les acadjas sont des amas organisés de branchages installés en zones lagunaires peu profondes dans lesquels certaines espèces du peuplement naturel, dont *S. melanotheron*, se concentrent et se multiplient. Cet effet attractif des acadjas semble résulter, d'une part, de l'importante augmentation des surfaces sur lesquelles se développent microfaune et épiphytes, sources de nourriture pour les poissons, et, d'autre part, du rôle d'abri joué par ces structures. Basé sur un principe identique, l'objectif de l'acadja-enclos est de favoriser le développement de nourriture naturelle dans le milieu d'élevage, réduisant d'autant le besoin en aliments composés et, par voie de conséquence, le coût de production du poisson (Hem, 1992). Les premiers essais d'élevage extensif utilisant la technique des acadja-enclos ont donné des résultats encourageants : des rendements annuels en poissons de plus de $8 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$ d'acadja, dont 60 à 90 % de *S. melanotheron*, sont possibles sans aucun apport en aliment artificiel (Legendre et coll., 1989 ; Hem, 1992 ; Hem et Avit, même volume).

Compte tenu de cette nouvelle orientation donnée aux élevages de *S. melanotheron*, il est apparu utile de préciser les principales caractéristiques de la reproduction de cette espèce dans l'environnement particulier des acadja-

enclos. Dans le présent travail, la taille de première maturation, la fécondité absolue, le poids des ovocytes et le poids des pontes sont déterminés dans deux acadja-enclos de nature différente (supports constitués de fagots de branchages ou de tiges de bambous). Les résultats sont ici comparés à ceux d'une précédente étude où une analyse de la reproduction de *S. melanotheron* avait été réalisée sur la base d'échantillons prélevés en milieu naturel (lagune Ebrié) et en élevage intensif en enclos (Legendre et Ecoutin, 1989). Que ce soit en milieu naturel ou en élevage, les femelles de *S. melanotheron* parvenues à maturité sexuelle effectuent des cycles de reproduction successifs sans interruption tout au long de l'année.

Matériel et méthodes

Les observations et les essais d'élevage ont été réalisés à la station d'aquaculture expérimentale de Layo située à 40 km à l'ouest d'Abidjan dans une région oligomésohaline de la lagune Ebrié (Côte d'Ivoire).

Origine des poissons et caractéristiques des élevages

Quatre populations de *S. melanotheron* sont étudiées : une population naturelle, une population élevée en enclos lagunaire avec distribution d'aliment composé et deux populations élevées dans deux acadja-enclos sans aucun apport d'aliment exogène.

Les spécimens sauvages ont été obtenus sur les secteurs oligohalins de la partie ouest de la lagune Ebrié. Ils ont été achetés directement aux pêcheurs lagunaires peu après leur capture puis disséqués au laboratoire le même jour.

Un élevage intensif de *S. melanotheron* de tailles variées a été réalisé

en association avec *Tilapia guineensis* dans un enclos non aménagé de 625 m² à une densité initiale d'empoisonnement de 5 individus·m². Les poissons ont été nourris avec un aliment granulé à 31 % de protéines brutes (Legendre, 1986) distribué deux fois par jour et six jours par semaine avec une ration quotidienne fixée à 5 % de la biomasse totale des poissons. Initialement, ces poissons avaient été capturés dans les étangs de la station qu'ils avaient spontanément colonisés à partir de la lagune (Albaret et Legendre, 1983). Ils correspondent à des individus ayant pénétré dans les étangs à l'état d'alevins ainsi qu'à des poissons de première génération nés dans les étangs.

Dans le premier acadja-enclos, un récif artificiel constitué de 200 fagots de branchages a été implanté sur une superficie de 200 m² dans un enclos de 625 m². Cette structure a été empoisonnée avec 1.000 *S. melanotheron* d'élevage de 40 g de poids moyen initial (densité de 1,6 poissons par m² d'enclos).

Le second acadja-enclos était constitué de 4.000 bambous piqués verticalement dans le sédiment sur une superficie de 800 m² dans un enclos de 1.250 m². Un empoisonnement avec 4.000 juvéniles de *S. melanotheron* d'élevage de 5 g de poids moyen initial a été réalisé (densité de 3,2 poissons par m² d'enclos).

Les juvéniles utilisés pour l'empoisonnement des acadja-enclos ont été produits à partir de lots de géniteurs initialement capturés en lagune Ebrié et fréquemment renouvelés avec des individus sauvages.

Echantillonnage et étude de la reproduction

Dans le milieu naturel et dans l'enclos, des échantillons mensuels d'effectif

généralement supérieur à 30 individus ont été prélevés simultanément, sur une période de 16 mois entre 1982 et 1983. Dans les deux acadja-enclos, la totalité des poissons a été pêchée en une seule fois, 12 mois après l'empoisonnement. Dans les deux cas, les observations ont été effectuées sur un échantillon d'environ 250 individus. La pêche du premier acadja-enclos a eu lieu en novembre 1986 et celle du second en mars 1988.

Dans tous les cas, la longueur à la fourche (LF±1 mm) et le poids (P±1 g) ont été déterminés pour chaque individu. Le stade de maturité sexuelle a été déterminé par examen macroscopique des gonades selon l'échelle de maturation définie par Legendre et Ecoutin (1989). Après dissection, les gonades ont été pesées au dixième de gramme pour le calcul de l'indice gonadosomatique (IGS = [poids des gonades x 100]/poids du poisson entier).

La taille de première maturation sexuelle (L_{50}) est ici définie comme la longueur à la fourche à laquelle 50 % des poissons se trouvent à un stade avancé de leur premier cycle sexuel (vitellogenèse en cours pour les femelles ou présence de sperme intratesticulaire pour les mâles). De plus, afin de mieux cerner l'étalement de la gamme de taille dans laquelle la première maturation est susceptible d'intervenir, il est utile de préciser, outre la L_{50} , la longueur du plus petit individu mature ainsi que la taille à laquelle la quasi-totalité (95 %) des poissons observés sont à un stade de maturation avancée.

Déterminée à partir des ovaires de femelles en fin de maturation, la fécondité représente ici le nombre des ovocytes qui appartiennent au groupe modal de plus grand diamètre. Ce groupe d'ovocytes est alors nettement séparé du reste de la population ovocytaire et correspond approximativement aux

ovules qui seront émis à la ponte. Le poids moyen des ovocytes a été déterminé par pesée (au milligramme près) de 50 ovocytes soigneusement débarrassés de toute trace d'humidité superficielle avec du papier absorbant. Le poids de ponte (il s'agit plus précisément du poids total des ovocytes destinés à être pondus) a été calculé par le produit : fécondité x poids moyen d'un ovocyte. Le calcul du poids de ponte n'ayant de sens que chez les individus dont la croissance ovocytaire est achevée, le poids moyen d'ovocyte n'a été déterminé que pour les femelles d'IGS supérieur à 5. A partir de cette valeur d'IGS, aucune relation entre poids moyen d'ovocyte et IGS n'a été mise en évidence pour les populations de *S. melanotheron* étudiées (données non publiées).

L'analyse de variance à un facteur et le test de comparaison multiple de moyennes de Duncan ont été utilisés pour la comparaison des poids moyens d'ovocytes de *S. melanotheron* des quatre milieux. Les relations entre fécondité et poids de femelle, d'une part, et entre poids de ponte et poids de femelle, d'autre part, ont été comparées par l'analyse de covariance appliquée à la comparaison multiple de droites de régression.

Résultats

Taille de première maturation sexuelle (Fig. 1, Tableau 1)

Dans les conditions de l'élevage en enclos non aménagé, avec distribution d'aliment composé, les femelles de *S. melanotheron* parviennent à maturité à une taille (L_{50}) très inférieure (140 mm) à celle relevée dans les conditions naturelles (176 mm). Une plus forte proportion de petits individus sexuellement actifs est aussi observée dans la

population de l'enclos (Fig. 1). En revanche, pour les populations des deux acadja-enclos, les tailles de première maturation sexuelle sont élevées (166 et 189 mm) et encadrent celle observée pour les femelles du milieu naturel. Les résultats indiquent par ailleurs que la première maturation sexuelle intervient à une taille similaire chez les mâles et chez les femelles (Tableau 1).

Fécondité, poids d'ovocytes et poids de ponte (Figs. 2 et 3, Tableau 2)

CAS DES POPULATIONS DU MILIEU NATUREL ET DE L'ÉLEVAGE EN ENCLOS

En milieu naturel comme en élevage en enclos, la fécondité absolue et le poids de ponte sont positivement corrélés avec le poids corporel des femelles (Fig. 2). Toutefois, dans les deux cas, les coefficients de corrélation obtenus traduisent une relation plus étroite entre poids de ponte et poids corporel qu'entre fécondité et poids de femelle (Tableau 2). Dans chacun des milieux, les variations individuelles de fécondité sont en effet compensées dans le poids de ponte par une variation en sens inverse du poids des ovocytes. Le poids des ovocytes et la fécondité montrent une évolution en miroir, de sorte qu'à poids équivalent les femelles présentant les fécondités les plus élevées produisent des ovocytes de plus petite taille (Fig. 3, en prenant pour exemple les femelles du milieu naturel).

Des différences très marquées sont mises en évidence dans les caractéristiques de la reproduction de *S. melanotheron* dans les deux milieux. Pour un même poids de femelle, les ovocytes produits en milieu d'élevage sont systématiquement plus petits et plus nombreux que dans les conditions naturelles. En revanche, les relations

Tableau 1. Caractérisation de la taille de première maturation sexuelle (longueur à la fourche) chez *Sarotherodon melanotheron* en milieu naturel (lagune Ebrié) et dans deux systèmes d'élevage (enclos et acadja-enclos).

Milieu d'origine	Sexe	Effectif observé	PPIM ^a (mm)	L ₅₀ ^b (mm)	L ₉₅ ^c (mm)
Lagune	F	365	146	176	223
	M	96	148	nd	nd
Enclos	F	783	100	140	180
	M	211	105	138	200
Acadja-enclos 1	F	170	173	189	220
	M	62	153	170	199
Acadja-enclos 2	F	158	161	166	205
	M	91	152	170	203

^aPPIM : plus petit individu mature.

^bL₅₀ : taille à laquelle 50 % des poissons sont sexuellement matures.

^cL₉₅ : taille à laquelle 95 % des poissons sont sexuellement matures.

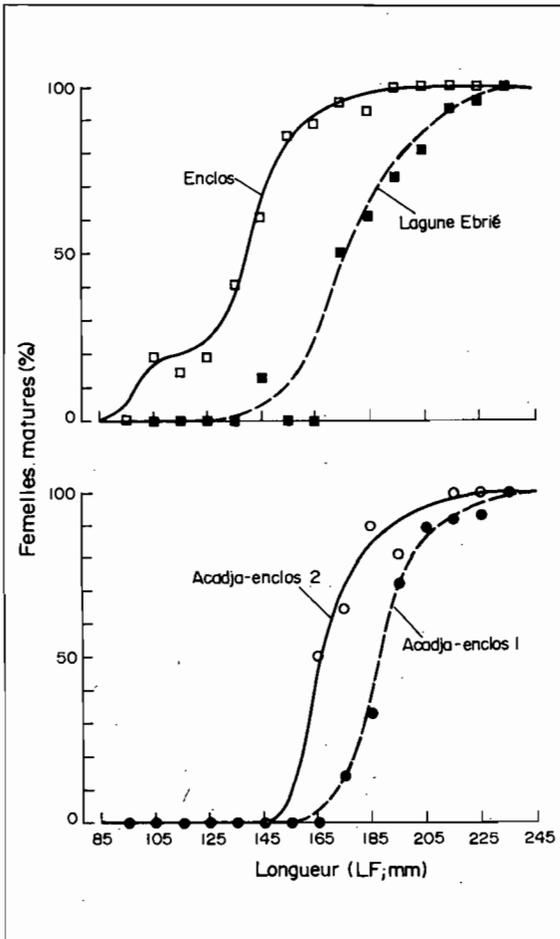


Fig. 1. Détermination de la taille de première maturation sexuelle chez les femelles de *Sarotherodon melanotheron* dans différents milieux.

Tableau 2. Relations entre la fécondité (F) et le poids (P) de femelle ; entre le poids de ponte (P.Pte) et le poids de femelle ; et poids moyen des ovocytes chez *Sarotherodon melanotheron* en milieu naturel (lagune Ebrié) et dans deux systèmes d'élevage (enclos et acadja-enclos).

Milieu d'origine	N	Relation (regression)	r	Poids moyen d'ovocyte (mg)	Int. Conf. 95 % (±)
Lagune	31	$F = -15,0 + 1,72 P$	0,871	28,03	1,90
	31	$P.Pte = 1,60 + 0,041 P$	0,963		
Enclos	46	$F = 203,9 + 2,61 P$	0,777	12,06	1,28
	46	$P.Pte = 0,32 + 0,045 P$	0,939		
Acadja-enclos 1	31	$F = 132,6 + 1,81 P$	0,881	18,94	2,28
	12	$P.Pte = 2,29 + 0,034 P$	0,832		
Acadja-enclos 2	24	$F = 267,3 + 1,25 P$	0,874	15,07	1,74
	18	$P.Pte = 0,38 + 0,043 P$	0,870		

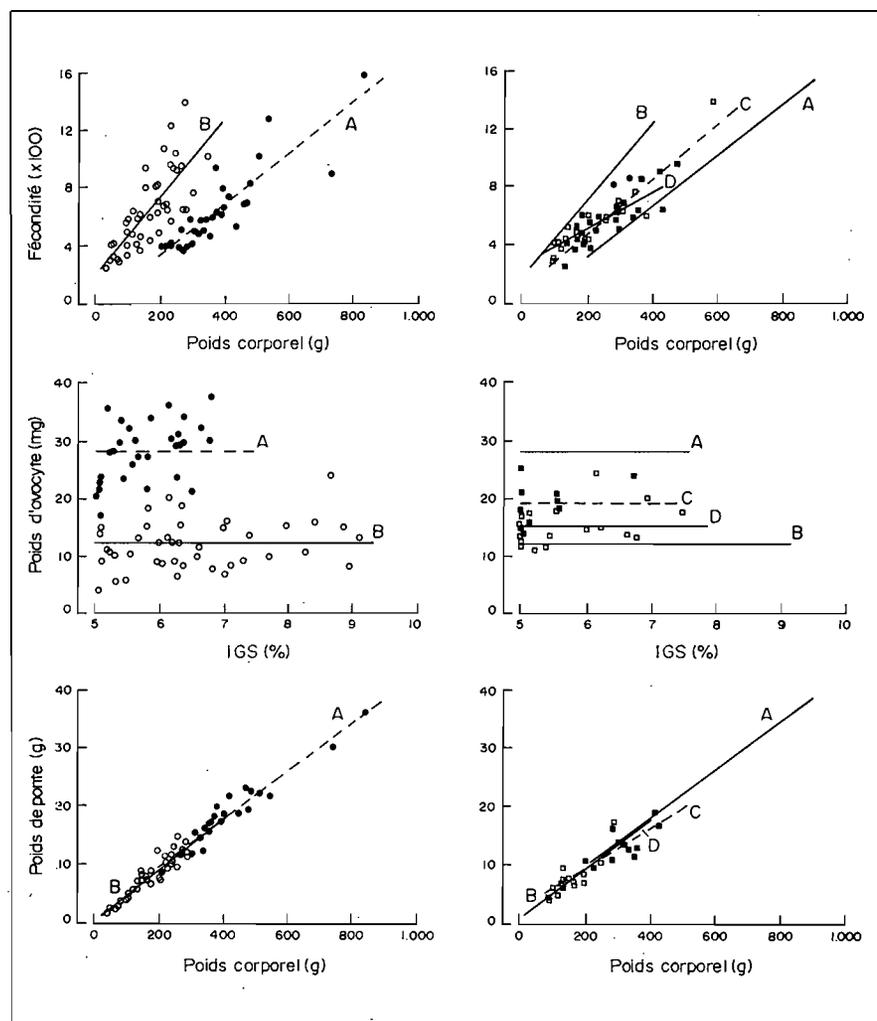


Fig. 2. Comparaison des relations fécondité-poids de femelle, poids des ovocytes-IGS et poids de ponte-poids de femelle obtenues pour *Sarotherodon melanotheron* dans différents milieux : A, milieu naturel (lagune Ebrié) ; B, enclos ; C, acadja-enclos n°1 ; et D, acadja-enclos n°2. Côte gauche : points et lignes pour A et B ; côte droit : lignes pour A-B, points et lignes pour C et D.

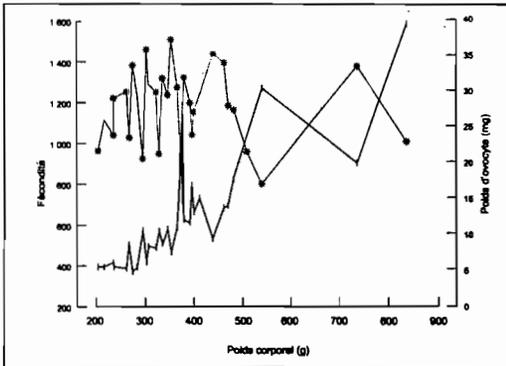


Fig. 3. Correspondance entre la fécondité et le poids des ovocytes pour les femelles de *Sarotherodon melanotheron* du milieu naturel (lagune Ebrié). Chaque couple de données (fécondité, poids d'ovocytes) positionné sur une même verticale correspond à une même femelle. Les variations individuelles de fécondité et de poids des ovocytes montrent une évolution en miroir.

entre le poids de ponte et le poids corporel des femelles sont équivalentes pour les deux environnements (Fig. 2 et Tableau 2).

COMPARAISON AVEC LES POPULATIONS DES ACADJA-ENCLOS

En acadja-enclos, contrairement à la situation décrite précédemment, les coefficients de corrélation des relations entre poids de ponte et poids de femelle ne sont pas plus élevés que ceux obtenus dans les relations entre fécondité et poids de femelle (Tableau 2). Mais ceci peut être attribué aux effectifs plus restreints de femelles prises en compte dans le calcul du poids de ponte (femelles de IGS>5 uniquement).

Dans les deux acadja-enclos (Fig. 3), les relations entre fécondité et poids de femelle sont voisines. Elles sont en revanche nettement intermédiaires à celles observées en enclos et en milieu naturel dont elles diffèrent significativement par la pente ou par la position ($P<0,001$). Des observations complémentaires (non publiées) ont montré que la fécondité de *S. melanotheron* varie saisonnièrement et est légèrement plus

élevée en saison sèche qu'en saison des pluies. Les individus considérés pour les populations de la lagune et de l'enclos ont été échantillonnés sur l'ensemble du cycle annuel et intègrent cette variabilité saisonnière, alors qu'en acadja-enclos les échantillonnages ont été ponctuels. Il apparaît cependant clairement que la différence de fécondité entre les femelles des acadja-enclos et les femelles des deux autres milieux excède celle qui pourrait être due à la simple variabilité saisonnière et traduit bien une différence entre populations.

Le poids moyen des ovocytes des femelles provenant de l'acadja-enclos n°1 (19 mg) montre aussi une position intermédiaire ($P<0,05$) par rapport à ceux des femelles provenant de l'enclos (12 mg) et du milieu naturel (28 mg ; Fig. 2). Pour les femelles de l'acadja-enclos n°2, le poids moyen des ovocytes ne diffère pas significativement de celui observé pour les femelles de l'enclos ou de l'acadja-enclos n°1. D'autres observations ont montré que la taille des ovocytes tend à augmenter avec le poids des poissons jusqu'à 100 g environ et atteint ensuite un plateau. De ce fait, pour la population de l'enclos où quelques petits individus font partie de l'échantillon (Fig. 2), le poids moyen des ovocytes ($12,06 \text{ mg} \pm 4,20$) est légèrement sous-estimé et passe à $13,35 \text{ mg} \pm 3,70$ lorsque seuls les individus de poids supérieur à 100 g sont considérés. Ceci ne modifie cependant pas les conclusions précédentes concernant la comparaison des différentes populations.

Les relations entre poids de ponte et poids corporel sont équivalentes quelle que soit l'origine des femelles (Tableau 2 ; Fig. 2), aucune différence significative n'étant mise en évidence, que ce soit pour la pente ou pour la position, entre les droites de régression calculées pour les quatre milieux étudiés

(milieu naturel, enclos d'élevage avec ou sans apport en aliment composé). Contrairement à la fécondité et à la taille des ovocytes produits, le poids de ponte apparaît donc ici comme une variable indépendante de l'environnement du poisson.

Discussion

Dans cette étude, tous les poissons ont une même origine, la lagune Ebrié, et ne descendent pas, pour les individus produits en élevage, d'une souche de géniteurs longuement isolée de la population naturelle. En outre, dans les acadja-enclos, il semble que même lorsqu'un empoissonnement artificiel est effectué, une partie de la population est constituée par des individus sauvages qui, ayant pénétré dans la structure à l'état juvénile, ont été retenus par le maillage du filet après croissance (Hem, comm. pers.). On peut considérer que tous les poissons étudiés ont un même patrimoine génétique et que les modifications observées dans les caractéristiques de leur reproduction correspondent à des réponses adaptatives (phénotypiques) aux différents environnements.

Taille de première maturation sexuelle

Dans les conditions de l'élevage en enclos, la taille de première maturation sexuelle (L_{50}) est très inférieure à celle observée en lagune Ebrié. En revanche, dans les deux acadja-enclos, la première maturation intervient à une taille voisine de celle des femelles du milieu naturel, légèrement inférieure dans un cas et légèrement supérieure dans l'autre.

Le fait que les superficies et les emplacements lagunaires de l'enclos et des acadja-enclos soient similaires, indique que ni la captivité sur le site

particulier de Layo ni l'espace vital disponible (en terme de volume de lagune enclose), ne peuvent être considérés comme des facteurs responsables de l'abaissement important de la L_{50} observée en élevage intensif.

Lowe-McConnell (1982) rapporte que chez *Oreochromis niloticus*, les populations naturelles dont les individus ont un poids faible pour leur longueur, tendent à entrer en reproduction à une taille inférieure à celle observée pour des populations composées d'individus avec une meilleure condition. Dans la présente étude, une assez bonne concordance entre faible condition des poissons et taille de première maturation réduite est également observée pour les populations étudiées (Fig. 4). Ceci suggère une incidence trophique dans le déterminisme de la maturation sexuelle mais ne signifie pas que l'alimentation soit le seul facteur important.

Bien qu'il n'y ait pas unanimité (voir Noakes et Balon, 1982), il est généralement admis que chez les tilapias, l'abaissement de la taille et de l'âge à la première reproduction est une adaptation à des conditions de vie défavorables (Fryer et Iles, 1972 ; Ruwet et coll., 1976 ; Lowe-McConnell, 1982). La faible condition observée pour les poissons de l'enclos qui présentent la L_{50} la plus réduite va dans le sens de cette interprétation.

En élevage intensif, la première maturation sexuelle de *S. melanotheron* intervient à l'âge de six à huit mois. Mais en l'absence de données sur la croissance de cette espèce en lagune Ebrié ou en acadja-enclos, on ne peut préciser si les différences observées dans la L_{50} résultent d'une simple différence de croissance ou si elles s'accompagnent également d'une différence dans l'âge à la première maturation. Eyeson (1983) rapporte que lorsque les poissons sont

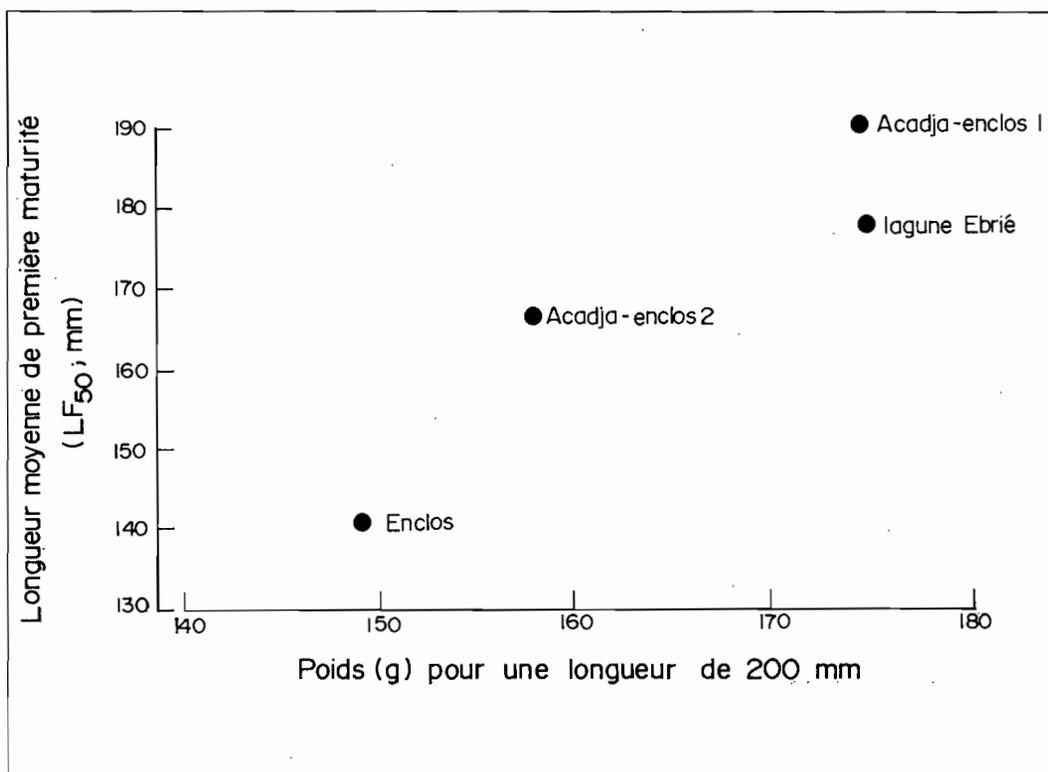


Fig. 4. Correspondance entre la taille de première maturation sexuelle (L_{50}) et la condition des femelles de *Sarotherodon melanotheron* dans différents milieux : milieu naturel (lagune Ebrié) ou milieux d'élevage (enclos, acadja-enclos n°1 et n°2). La condition est ici évaluée par le poids d'un poisson de longueur (LF) 200 mm. Ce poids est estimé par la relation longueur-poids calculée pour chaque milieu étudié.

maintenus en milieu confiné, *S. melanotheron* peut être sexuellement actif dès l'âge de quatre à six mois à une taille aussi réduite que 4 à 5 cm (longueur standard).

Fécondité et taille des ovocytes

Deux niveaux de variations de la fécondité sont mis en évidence dans cette étude : une variation entre individus appartenant à une même population et une variation très marquée entre populations. Au niveau individuel, les résultats ont montré que pour des femelles de poids équivalents, les variations de fécondité s'accompagnent d'une variation en sens inverse du poids des ovocytes ; ils confirment donc

pleinement les observations de Peters (1963) sur la même espèce. Il apparaît de plus que cette règle se vérifie également dans la comparaison entre populations : les femelles des populations ayant globalement les fécondités les plus élevées produisent aussi les ovocytes les plus petits. Cette balance entre fécondité et taille des ovocytes se traduit par une relation entre poids de ponte unitaire et poids de femelle qui reste inchangée quelle que soit la population considérée. La quantité de matière élaborée au cours d'un cycle de reproduction (évaluée par le poids de ponte) apparaît donc comme une constante spécifique qui pourrait être déterminée génétiquement, l'environnement intervenant sur la manière dont

est divisé le matériel gonadique et sur la stratégie de reproduction : oeufs petits et nombreux ou gros mais peu nombreux.

Au niveau interspécifique, l'existence d'une relation inverse entre fécondité et taille des oeufs est un phénomène bien connu chez les poissons (Bagenal, 1978 ; Mann et Mills, 1979 ; Albaret, 1982 ; Elgar, 1990). Cette balance entre le nombre et la taille des oeufs produits a également été montrée ou suggérée pour différents groupes ou populations d'une même espèce (Mann et Mills, 1979 ; Springate et coll., 1985 ; de Silva, 1986) mais elle ne semble pas exister chez toutes les espèces étudiées (Mann et Mills, 1979). A notre connaissance, il n'y a pas d'autre exemple où il ait été clairement démontré que la compensation nombre/taille des oeufs observée pour diverses populations d'une même espèce de poissons s'effectue avec un poids de ponte maintenu. Les variations de fécondité ont parfois été analysées en relation avec les variations d'IGS mais l'IGS ne donne qu'une mesure approximative de l'effort de reproduction et peut changer en fonction du nombre ou de l'état de développement des groupes de jeunes ovocytes qui, outre ceux destinés à être pondus, sont présents dans la gonade (Scott, 1979 ; Mann et coll., 1984).

Trois processus physiologiques sont susceptibles de faire varier la fécondité : le taux de multiplication des ovogonies, le recrutement des ovocytes qui entrent en vitellogenèse et l'atrésie d'une partie des ovocytes en développement (Springate et coll., 1985). Chez les femelles de *S. melanotheron* des quatre milieux étudiés, des ovocytes en atrésie ont systématiquement été observés dans les ovaires des individus en pré ponte. La proportion de ces atrésies n'a pas été déterminée mais elle apparaît toujours faible, ce qui correspond à la

situation rapportée par Peters (1963) chez *Sarotherodon galilaeus*. Ces observations ne constituent cependant qu'une image instantanée ; elles ne préjugent donc pas de l'importance des atrésies qui peuvent se produire aux différents stades de l'ovogenèse et qui peuvent avoir en fin de compte une forte incidence sur la fécondité.

Townshend et Wootton (1984) rapportent qu'en conditions de laboratoire, la taille des oeufs de *Cichlasoma nigrofasciatum* augmente lorsque l'intervalle de temps séparant deux pontes successives s'allonge. Ainsi, dans la présente étude, le poids plus élevé des ovocytes et la fécondité plus faible des femelles du milieu naturel pourraient s'expliquer par l'effet combiné d'un intervalle entre pontes plus long et d'un taux d'atrésie plus élevé (ou d'un même taux sur une période prolongée) que pour les femelles d'élevage. Chez *S. melanotheron*, si l'intervalle de temps moyen séparant deux pontes successives est d'environ deux semaines en élevage en bassins (Legendre et Trébaol, même volume), la fréquence des pontes en milieu naturel n'est pas connue. Le taux de recrutement des ovocytes et le taux d'atrésie peuvent toutefois varier simultanément en relation avec certains facteurs de l'environnement. Townshend et Wootton (1984) attribuent la faible fécondité de *C. nigrofasciatum* dans des conditions d'alimentation restreintes, à la fois à une diminution du recrutement et à une augmentation des atrésies. A l'heure actuelle, l'importance relative de ces processus dans le contrôle de la fécondité reste mal connue chez les poissons et peut varier selon les espèces (Springate et coll., 1985). Plusieurs scénarios sont donc possibles pour expliquer les réponses observées et peuvent impliquer des vitesses de croissance ovocytaire différentes. Une étude histologique comparée et

approfondie du développement ovarien de *S. melanotheron* maintenus dans des environnements différents serait nécessaire pour clarifier ce problème.

Parmi les facteurs externes susceptibles d'avoir une incidence sur la production des oeufs, le rôle de l'alimentation est celui qui a fait l'objet du plus grand nombre d'expérimentations chez les poissons. Une diminution de la fécondité absolue est généralement observée avec une réduction de la ration alimentaire (Bagenal, 1969a ; Wootton, 1979 ; Billard et de Frémont, 1980 ; Springate et coll., 1985). Wootton (1982) indique toutefois que compte tenu de la relation positive entre la fécondité et la taille des femelles, l'effet de l'alimentation sur la fécondité peut être difficile à séparer de celui résultant d'une simple différence de croissance et donc de taille des poissons. Pour les Cichlidés, Mironova (1977) rapporte que chez *Oreochromis mossambicus*, l'abaissement de la ration alimentaire limite la croissance et réduit le nombre des oeufs produits par ponte mais augmente la fréquence de ponte et le nombre total des oeufs produits. Chez *C. nigrofasciatum*, Townshend et Wootton (1984) observent aussi une réduction de la fécondité aux rations alimentaires les plus faibles. Dans notre étude, il paraît donc difficile d'expliquer à la fois la faible condition et la forte fécondité des poissons élevés en enclos simplement par un nourrissage inapproprié. Puisque la ration alimentaire distribuée quotidiennement aux poissons de l'enclos était élevée (5 % de la biomasse des poissons), cela pose le problème de la qualité de l'aliment plutôt que de sa quantité. En outre, bien que l'alimentation soit naturelle et en quantité *a priori* non limitante dans les acadja-enclos et dans la lagune, ceci n'exclut pas la possibilité de différences dans la nature et la qualité nutritive des

organismes (animaux et végétaux) disponibles pour les poissons dans les deux types de milieu.

L'incidence de la teneur en protéines des aliments composés sur la production en oeufs et en alevins a été étudiée récemment chez diverses espèces de tilapias. Chez *S. melanotheron*, Cissé (1988) n'observe de différences significatives ni dans la fréquence de ponte ni dans le nombre d'oeufs produits par ponte en fonction du taux de protéines alimentaires, ce que le faible nombre de poissons utilisés dans cette étude peut cependant expliquer. Santiago et coll. (1985) chez *O. niloticus*, et Chang et coll. (1988) chez l'hybride rouge (*O. mossambicus* x *O. niloticus*), mettent en évidence une augmentation sensible de la production d'alevins pour les géniteurs nourris avec les aliments les plus riches en protéines. Bien qu'il n'y ait pas d'évidence directe, ils attribuent cette réponse à un accroissement de la fréquence des pontes et à une augmentation de fécondité correspondant à un poids de femelle plus élevé. Dans une étude détaillée, Wee et Tuan (1988) ont analysé les caractéristiques de la reproduction de *O. niloticus* nourris ad libitum avec cinq aliments isocaloriques de teneurs en protéines comprises entre 20 et 50 %. Ils montrent que les poissons nourris avec un taux de protéines faible ou intermédiaire (20 à 35 %) ont une fécondité plus élevée et produisent des oeufs plus petits que ceux nourris avec un taux de protéines supérieur (42 et 50 %). De plus, les poissons recevant une alimentation relativement plus pauvre en protéines ont une fréquence de ponte plus élevée. Si ces résultats contrastent avec ceux des études précédemment citées, ils tendent à confirmer l'idée d'une compensation entre fécondité et taille des oeufs, et s'inscrivent bien dans la tendance générale de nos observations.

Ces résultats pourraient aussi suggérer que l'alimentation naturelle consommée par *S. melanotheron* en lagune ou en acadja-enclos est en fait plus riche en protéines que ne l'est l'aliment composé (31 %) distribué aux poissons de l'enclos.

D'autres facteurs de l'environnement tels qu'un espace vital réduit, une densité de population accrue ou une perturbation répétée des poissons par des pêches périodiques (cas de l'enclos) peuvent constituer des facteurs de stress susceptibles d'affecter la production des oeufs, que ce soit directement ou indirectement par le biais d'interactions comportementales. Ainsi, les changements de fécondité observés entre différentes populations de *O. mosambicus* des lacs du Sri Lanka ne semblent pas liés à l'alimentation mais sont positivement corrélés à la pression de pêche exercée sur le plan d'eau (de Silva, 1986).

Outre l'alimentation, la différence majeure entre l'enclos et les acadja-enclos provient de l'organisation spatiale de l'environnement. L'enclos délimite un volume d'eau totalement libre alors que les paquets de branchages ou les bambous disposés dans les acadja-enclos multiplient les caches, les abris, dont la présence peut avoir une incidence sur le comportement de cette espèce territoriale et sur la nature des interactions sociales entre individus. Les acadja-enclos et l'enclos ayant dans cette étude des superficies similaires, l'important n'est peut-être pas tant l'espace vital délimité par ces structures que la perception de cet espace par les poissons. En lagune Ebrié, les zones de mangroves ou les baies dont le fond est encombré de branchages en décomposition constituent les biotopes préférentiels pour *S. melanotheron* (Albaret, comm. pers.). De ce simple point de vue, l'acadja-enclos constituant

un milieu intermédiaire entre le milieu naturel et l'enclos, il n'est donc pas très surprenant que la fécondité de cette espèce y soit également intermédiaire.

De cette discussion, il émerge que, plutôt qu'un seul facteur, c'est très probablement la combinaison des différents facteurs évoqués ci-dessus (et peut-être d'autres) qui est responsable des changements observés dans la tactique de reproduction de *S. melanotheron*. Ceci est illustré notamment par la comparaison des caractéristiques de la reproduction de cette espèce dans le milieu naturel et dans l'acadja-enclos n°1. Dans cet acadja, la fécondité (à taille de femelle égale) est significativement plus élevée que dans la lagune (Fig. 2) alors que la taille de première maturation et la condition (poids pour longueur) des poissons sont voisines (Fig. 4). Cette constatation suggère, d'une part, que taille de maturation réduite et forte fécondité ne vont pas nécessairement de pair et, d'autre part, que ces traits de la reproduction peuvent être sous la dépendance de facteurs proximaux différents.

D'un point de vue aquacole, maturation sexuelle précoce et forte fécondité sont deux caractéristiques défavorables au sein des lots de poissons en grossissement en raison de la prolifération d'alevins indésirés et du ralentissement de croissance qu'elles sont susceptibles d'entraîner. Ces caractéristiques sont en revanche souhaitables pour l'optimisation de la production d'alevins dans le cadre de la gestion d'un stock de géniteurs de tilapias. Mais, comme l'augmentation de la fécondité se fait au détriment de la taille des oeufs, un effet négatif sur la survie des alevins est à envisager. Il est connu que, chez les poissons, les larves issues de petits oeufs ont une taille réduite et des chances de survie plus faibles dans les conditions naturelles (Bagenal, 1969b,

1978 ; Mann et Mills, 1979). En situation d'élevage où les poissons sont plus protégés, une différence de survie entre larves ou juvéniles issus d'oeufs de tailles différentes n'est cependant pas mise en évidence (Billard et de Frémont, 1980 ; Springate et coll., 1985). Chez *S. melanotheron*, une survie très élevée est également observée à partir des oeufs les plus petits produits par les femelles de l'enclos. La mortalité apparaît en effet très réduite pendant l'incubation buccale (Legendre et Trébaol, même volume) et après quatre semaines d'élevage en bassins, la survie de ces alevins avoisine encore 95 % (Legendre, 1983).

En conclusion, les présents résultats illustrent la remarquable plasticité de la reproduction de *S. melanotheron* en fonction des conditions, plus ou moins favorables, de l'environnement. D'importantes modifications sont observées pour la taille de première maturation, la fécondité et la taille des oeufs, avec toutefois une constante dans le poids de ponte.

En élevage intensif (basé sur une alimentation composée), *S. melanotheron* parvient à maturité à une taille inférieure et produit des ovocytes plus nombreux et plus petits que dans le milieu naturel. En acadja-enclos où les conditions sont intermédiaires entre celles de l'élevage intensif et celles du milieu naturel, une situation intermédiaire est aussi observée pour la fécondité et la taille des ovocytes ; la taille de première maturation reste néanmoins voisine de celle rencontrée en milieu naturel.

Le caractère global des comparaisons effectuées ne permet cependant pas d'identifier avec certitude des relations de cause à effet entre les différents facteurs de l'environnement impliqués et les caractéristiques de la reproduction. D'une manière générale, la nature, le rôle et les interactions éventuelles

des facteurs externes (biotiques et abiotiques) impliqués dans le contrôle des différentes étapes de la gamétogenèse restent mal cernés chez les tilapias. Une approche expérimentale s'avère encore nécessaire et pourrait grandement contribuer à la compréhension des stratégies adaptatives développées par ces espèces. Outre son intérêt cognitif, cette démarche pourrait, à terme, conduire à d'importantes retombées pratiques pour la conduite des élevages grâce à un meilleur contrôle de l'influence des facteurs externes sur la fécondité, la fréquence des pontes et l'apparition de la première maturité sexuelle.

Littérature citée

- Albaret, J.J. 1982. Reproduction et fécondité des poissons d'eau douce de Côte d'Ivoire. *Rev. Hydrobiol. Trop.* 15:347-371.
- Albaret, J.J. 1987. Les peuplements de poissons de la Casamance (Sénégal) en période de sécheresse. *Rev. Hydrobiol. Trop.* 20: 291-310.
- Albaret, J.J. et M. Legendre. 1983. Les espèces colonisatrices des étangs d'une station de pisciculture lagunaire en Côte d'Ivoire. Description et incidence sur l'élevage. *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan ORSTOM* 14:57-67.
- Bagenal, T.B. 1969a. The relationship between food supply and fecundity in brown trout *Salmo trutta* L. *J. Fish Biol.* 1:167-182.
- Bagenal, T.B. 1969b. Relationship between egg size and fry survival in brown trout *Salmo trutta* L. *J. Fish Biol.* 1:349-353.
- Bagenal, T.B. 1978. Aspects of fish fecundity, p. 75-101. *In*: S.D. Gerking (éd.) *Ecology of freshwater fish production*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Billard, R. et M. de Frémont. 1980. Taux d'alimentation pendant la gamétogenèse et performance de reproduction chez la truite fario. *Bull. Fr. Pêche Piscic.* 279:49-56.
- Chang, S.L., C.M. Huang et I.C. Liao. 1988. The effect of various feeds on seed production by Taiwanese red tilapia, p. 319-322. *In* R.S.V. Pullin, T. Bhukaswan, K. Tonguthai et J.L. Maclean (éds.) *The Second International Symposium on Tilapia in Aquaculture*. ICLARM Conf. Proc. 15, 623 p.

- Cissé, A. 1988. Effects of varying protein levels on spawning frequency and growth of *Sarotherodon melanotheron*, p. 329-333. In R.S.V. Pullin, T. Bhukaswan, K. Tonguthai et J.L. Maclean (éds.) The Second International Symposium on Tilapia in Aquaculture. ICLARM Conf. Proc. 15, 623 p.
- de Silva, S.S. 1986. Reproductive biology of *Oreochromis mossambicus* populations of man-made lakes in Sri Lanka: a comparative study. Aquacult. Fish. Manage. 17:31-48.
- Elgar, M.A. 1990. Evolutionary compromise between a few large and many small eggs: comparative evidence in teleost fish. Oikos 59:283-287.
- Eyeson, K.N. 1983. Stunting and reproduction in pond-reared *Sarotherodon melanotheron*. Aquaculture 31:257-267.
- Fryer, G. et T.D. Iles. 1972. The Cichlid fishes of the great lakes of Africa. Oliver et Boyd, Edimbourg. 641 p.
- Hem, S. 1992. Acadja-enclos : de la pêche de cueillette à la pêche de culture, p. 101-113. In G.M. Bernacsek et H. Powles (éds.) Recherches sur les systèmes aquacoles en Afrique. Atelier du 14-17 novembre 1988, Bouaké, Côte d'Ivoire. IDRC-MR308 ef. International Development Research Centre, Ottawa, Canada.
- Legendre, M. 1983. Observations préliminaires sur la croissance et le comportement en élevage de *Sarotherodon melanotheron* (Rüppel, 1852) et de *Tilapia guineensis* (Bleeker, 1862) en lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan ORSTOM 14:1-36.
- Legendre, M. 1986. Influence de la densité, de l'élevage monosexé et de l'alimentation sur la croissance de *Tilapia guineensis* et de *Sarotherodon melanotheron* élevés en cage-enclos en lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). Rev. Hydrobiol. Trop. 19:19-29.
- Legendre, M. et J.M. Ecoutin. 1989. Suitability of brackishwater tilapia species from the Ivory Coast for lagoon aquaculture. 1-Reproduction. Ressour. Aquat. Vivantes 2:71-79.
- Legendre, M., S. Hem et A. Cisse. 1989. Suitability of brackishwater tilapia species from the Ivory Coast for lagoon aquaculture. 2-Growth and rearing methods. Ressour. Aquat. Vivantes 2:81-89.
- Lowe-McConnell, R.H. 1982. Tilapias in fish communities, p. 83-113. In R.S.V. Pullin et R.H. Lowe-McConnell (éds.) The biology and culture of tilapias. ICLARM Conf. Proc. 7, 432 p.
- Mann, R.H.K. et C.A. Mills. 1979. Demographic aspects of fish fecundity. Symp. Zool. Soc. Lond. 44:161-177.
- Mann, R.H.K., C.A. Mills et D.T. Crisp. 1984. Geographical variation in the life-history tactics of some species of freshwater fish, p. 171-186. In G.W. Potts et R.J. Wootton (éds.) Fish reproduction - strategies and tactics. Academic Press, Londres.
- Mironova, N.V. 1977. Energy expenditure on egg production in young *Tilapia mossambica* and the influence of maintenance conditions on their reproductive intensity. J. Ichthyol. 17:627-633.
- Noakes, D.L.G. et E.K. Balon. 1982. Life histories of tilapias: an evolutionary perspective, p. 61-82. In R.S.V. Pullin et R.H. Lowe-McConnell (éds.) The biology and culture of tilapias. ICLARM Conf. Proc. 7, 432 p.
- Pauly, D. 1976. The biology, fishery and potential for aquaculture of *Tilapia melanotheron* in a small West African lagoon. Aquaculture 7:33-49.
- Peters, H.M. 1963. Fecundity, egg weight and oocyte development in tilapias (Cichlidae, Teleostei). Traduit de l'allemand par D. Pauly: ICLARM Transl. 2, 28 p.
- Ruwett, J.C., J. Voss, L. Hanon et J.C. Micha. 1976. Biologie et élevage des tilapias, p. 332-364. In Proceedings of the FAO/CIFA Symposium on Aquaculture in Africa, Accra, Ghana. CIFA Tech. Pap. 4.
- Santiago, C.B., M.B. Aldaba, E.F. Abuan et M.A. Laron. 1985. The effects of artificial diets on fry production and growth of *Oreochromis niloticus* breeders. Aquaculture 47:193-203.
- Scott, C.B.C. 1979. Environmental timing and the control of reproduction in teleost fish. Symp. Zool. Soc. Lond. 44:105-132.
- Sivalingam, S. 1976. The biology of cultivable brackishwater and marine finfish in Africa, p. 283-291. In Proceedings of the FAO/CIFA Symposium on Aquaculture in Africa, Accra, Ghana. CIFA Tech. Pap. 4.
- Springate, J.R.C., N.R. Bromage et P.R.T. Cumaranatunga. 1985. The effects of different ration on fecundity and egg quality in the rainbow trout (*Salmo gairdneri*), p. 371-391. In C.B. Cowey, A.M. Mackie et J.G. Bell (éds.) Nutrition and feeding in fish. Proceedings of the Fisheries Society of the British Isles. Academic Press, Londres.
- Townshend, T.J. et R.J. Wootton. 1984. Effects of food supply on the reproduction of the convict cichlid, *Cichlasoma nigrofasciatum*. J. Fish Biol. 24:91-104.
- Wee, K.L. et N.A. Tuan. 1988. Effects of dietary protein level on growth and reproduction in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*), p. 401-410. In R.S.V. Pullin, T. Bhukaswan, K. Tonguthai et J.L. Maclean (éds.) The Second International Symposium on Tilapia

- in Aquaculture. ICLARM Conf. Proc. 15, 623 p.
- Welcomme, R.L. 1972. An evaluation of the acadjas method of fishing as practiced in the coastal lagoons of Dahomey (West Africa). *J. Fish Biol.* 4:39-55.
- Wootton, R.J. 1979. Energy costs of egg production and environmental determinants of fecundity in teleost fishes. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 44:133-159.
- Wootton, R.J. 1982. Environmental factors in fish reproduction, p. 210-219. *In* C.J.J. Richter et J. Th. Goos (éds.) *Reproductive physiology of fish*. PUDOC, Wageningen.