

Efficacité de l'incubation buccale et fréquence de ponte de *Sarotherodon melanotheron* (Rüppel, 1852) en milieu d'élevage (lagune Ebrié, Côte d'Ivoire)

M. LEGENDRE*

L. TREBAOL

*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*

LEGENDRE, M. et L. TREBAOL. 1996. Efficacité de l'incubation buccale et fréquence de ponte de *Sarotherodon melanotheron* (Rüppel, 1852) en milieu d'élevage (lagune Ebrié, Côte d'Ivoire), p. 375-386. 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

Chez *Sarotherodon melanotheron*, l'efficacité de l'incubation buccale et la fréquence des pontes sont deux paramètres importants à prendre en compte pour la gestion pratique des stocks de géniteurs en captivité. Pour cette espèce où le mâle pratique l'incubation buccale, le nombre d'oeufs ou d'alevins incubés est corrélé positivement au poids des mâles (étude effectuée sur une population élevée en enclos lagunaire). Le succès de cette incubation est discuté en relation avec la fécondité des femelles, le volume de la cavité buccale des mâles, le stade de développement des alevins incubés et le rapport des tailles entre mâle et femelle lors de l'appariement des couples.

La fréquence des pontes individuelles a été étudiée en bassins cimentés avec des couples isolés et des familles de sexe ratio variable. Un sexe ratio déplacé en faveur des mâles n'augmente pas significativement la fréquence de ponte, alors qu'un sexe ratio déplacé en faveur des femelles la diminue fortement. Le sexe ratio le plus favorable à la production d'alevins de *S. melanotheron* en captivité est de une femelle pour un mâle. Dans cette dernière situation, l'intervalle de temps moyen séparant deux pontes successives chez une même femelle est généralement compris entre 10 et 16 jours. Sur la base des observations réalisées sur de longues périodes (174 à 587 jours) à partir des couples isolés, une estimation de la prolificité annuelle de l'espèce est effectuée.

Introduction

Contrairement à ce que l'on observe pour la majorité des autres espèces de poissons exploitées en pisciculture, la reproduction des tilapias s'effectue spontanément et à un rythme soutenu en captivité. Afin d'être en mesure de gérer efficacement cette reproduction et de planifier la production d'alevins

pour la pisciculture, la prolificité de chaque espèce doit être connue. Une fois la maturité sexuelle atteinte, celle-ci dépend du nombre d'alevins issus de chaque ponte et de l'intervalle de temps séparant deux pontes successives.

Chez les incubateurs buccaux (genres *Oreochromis* et *Sarotherodon*) le nombre d'alevins issus de chaque ponte est lui-même fonction de deux composantes, la fécondité des femelles et le succès de l'incubation buccale (Welcomme, 1967 ; Marshall, 1979). Ce dernier point paraît d'autant plus important à prendre en

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

Tableau 1. Définition des stades arbitraires utilisés pour la caractérisation de l'état de développement ontogénique des oeufs et des alevins incubés par les mâles de *Sarotherodon melanotheron*. Correspondance avec l'âge, la taille et le volume moyens des oeufs et des alevins. Les données entre parenthèses sont les extrêmes des valeurs individuelles moyennes.

Stade	Descriptif	Age (jours) ^a	Taille (mm) ^b	Volume (ml)
1	de la fécondation à l'apparition des mélanophores	0-2	3,4 (3,3-3,5)	17,4 (13,9-21,3)
2	des premiers mélanophores à la pigmentation des yeux	2-4	3,3 (3,2-3,4)	
3	de la pigmentation des yeux à l'éclosion	4-6	3,5 (3,1-3,7)	
4	de l'éclosion à la première moitié de la résorption vitelline	-	7,5 (5,5-8,8)	18,4 (15,2-22,7)
5	seconde moitié de la résorption vitelline	-	10,1 (9,0-10,8)	22,7 (18,8-25,0)
6	vésicule vitelline non visible	14-15	11,4 (10,7-13,0)	26,0 (19,5-40,5)

^aAge depuis la fécondation ; d'après Shaw et Aronson (1954) et Shaw (1956).

^bMoyenne des petits et grands diamètres pour les oeufs, longueur totale pour les alevins.

a été étudiée dans un premier temps sur quatre couples placés chacun dans un bassin en béton (4 m² pour 0,5 m de hauteur en eau) alimenté en eau de lagune. Ces couples, constitués de géniteurs de taille variable (entre 120 et 270 g) et nourris avec un aliment à 31 % de protéines brutes (ration de 3 % par jour), ont été suivis sur une période comprise entre 174 et 587 jours. Tous les sept jours, les bassins étaient vidangés et les pontes enregistrées. Les oeufs ou les alevins vésiculés étaient extraits de la bouche des mâles et comptés individuellement. La date réelle de ponte était estimée sur la base du degré de développement de la progéniture collectée. Dans tous les cas, celle-ci était retirée des bassins.

FAMILLES DE GÉNITEURS

Dans une seconde expérience, réalisée dans des conditions de maintenance des poissons analogues à celles décrites pour les couples isolés, la fréquence des pontes a été comparée sur une période de 76

jours au sein de familles composées de 10 individus de poids voisins (200 à 230 g), avec un sexe ratio variable : 5 femelles et 5 mâles ; 9 femelles et 1 mâle ; 1 femelle et 9 mâles (deux répétitions par traitement). Deux couples supplémentaires, placés chacun dans un bassin en béton, ont été suivis durant la même période. Tous les sept jours, tous les bassins étaient vidangés et les poissons avec des oeufs en bouche, dénombrés. A plusieurs reprises, il est arrivé que des oeufs soient crachés par les poissons incubateurs pendant la vidange, ces oeufs étaient alors immédiatement l'objet d'un intense cannibalisme par les congénères présents dans le bassin. Pour cette raison, le nombre des oeufs produits dans les familles constituées n'a pas été déterminé. Ce problème ne s'est pas posé dans le cas des couples isolés, la capture des poissons étant plus aisée et plus rapide. En fin d'expérience, tous les individus ont été sacrifiés pour examen macroscopique des gonades.

Résultats et discussion

Efficacité de l'incubation buccale

Sur les 127 mâles échantillonnés dans la population de l'enclos, 30 % avaient avalé une partie de leur progéniture durant la capture. Ceci indique que l'estomac des poissons doit être systématiquement examiné pour avoir une estimation exacte des effectifs incubés. L'un des mâles avait ainsi ingéré près de la moitié de sa portée (207 individus nouvellement éclos). Néanmoins, dans la majorité des cas, le nombre d'oeufs trouvés dans les estomacs n'excède pas 5 % de l'effectif total de la portée.

Une relation linéaire positive ($r = 0,793$) est observée entre le nombre d'oeufs ou d'alevins incubés et le poids des mâles incubateurs (Fig. 1). Les droites de régression entre, d'une part, l'effectif incubé et le poids des mâles et, d'autre part, la fécondité et le poids des femelles ont été statistiquement comparées par une analyse de covariance. Aucune différence n'a été trouvée entre les pentes ; en revanche, les ordonnées à l'origine diffèrent significativement. Les deux droites de régression peuvent donc être considérées comme parallèles (Fig. 1). Ce résultat indique l'existence d'un rapport préférentiel entre les tailles des mâles et des femelles lors de l'appariement des couples et suggère que ce préférendum doit être proche de l'égalité des tailles. La forte augmentation des effectifs incubés avec l'augmentation du poids des mâles montre en particulier que les plus gros mâles ne s'accouplent pas spontanément avec les plus petites femelles.

Lorsque l'on examine plus en détail les effectifs incubés en tenant compte du stade de développement de la portée (voir Tableau 1), on constate que la dispersion des nuages de points est similaire pour les oeufs et pour les alevins en fin de résorption vitelline (Fig. 1), laissant

supposer une perte d'oeufs et d'alevins très limitée durant l'incubation. Ceci a été vérifié en calculant, pour chaque individu, le rapport (R) entre l'effectif réellement incubé et l'effectif estimé par le modèle général décrivant l'évolution de la taille moyenne de la portée en fonction du poids des mâles (Fig. 1), soit : $R = \text{effectif observé} / (2,29 P_m + 107,15)$. On constate (Tableau 2) que "R" reste proche de 1 quel que soit le stade de développement des oeufs et des alevins. Ceci confirme que la mortalité embryonnaire doit être très réduite pendant la période d'incubation buccale chez *S. melanotheron*.

Pour *Oreochromis leucostictus* où c'est la femelle qui incubé les oeufs, Welcomme (1967) définit l'efficacité de l'incubation buccale comme le rapport (en %) entre l'effectif incubé (fertilité) et le nombre des oeufs initialement produits (fécondité).

Chez *S. melanotheron*, comme l'incubation est pratiquée par le mâle, le calcul de cette efficacité implique de faire une hypothèse sur les tailles respectives des mâles et des femelles lors de l'appariement des couples. Nous avons vu précédemment que le préférendum se situe vraisemblablement entre individus de tailles voisines. De ce fait, pour le calcul de l'efficacité de l'incubation buccale, trois hypothèses de formation des couples ont été considérées : (1) mâles et femelles de poids égaux ; (2) mâles de poids supérieur d'un quart à celui des femelles ; et (3) mâles de poids inférieur d'un quart à celui des femelles.

Dans le cas n°1 (égalité des tailles), on constate (Fig. 2) que l'efficacité d'incubation est minimale (60 %) lorsque le mâle est de petite taille (25 g). Elle augmente progressivement avec le poids du mâle jusque vers 150 g (75 % environ) et n'excède pas 80 % chez les mâles de 400 g.

Lorsque le mâle est légèrement plus gros que la femelle (cas n° 2), l'efficacité de l'incubation est fortement améliorée

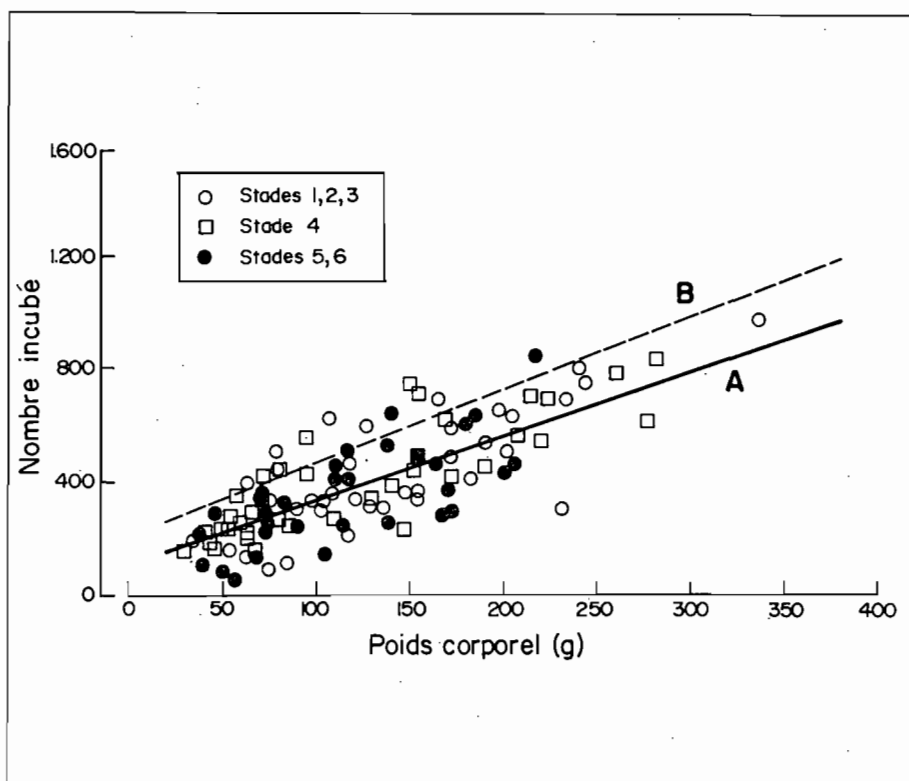


Fig. 1. (A) Relation entre le nombre d'oeufs ou d'alevins incubés (N) et le poids corporel des mâles (Pm) chez *Sarotherodon melanotheron* élevé en enclos ; $N = 2,29 Pm + 107,15$ ($r = 0,793$). Le stade de développement de la portée est indiqué pour chaque individu. (B) Relation entre la fécondité (F) et le poids corporel des femelles (Pf) chez *S. melanotheron* élevé en enclos ; $F = 2,61 Pf + 203,91$ ($r = 0,777$).

Tableau 2. Valeurs de "R" (effectif incubé observé/effectif incubé estimé [voir texte]) en fonction du stade de développement des oeufs et alevins incubés.

Stade de développement	R	Nbre de portées observées.
1	0,99	16
2	1,01	15
3	1,01	18
4	1,06	38
5	0,87	11
6	0,98	26

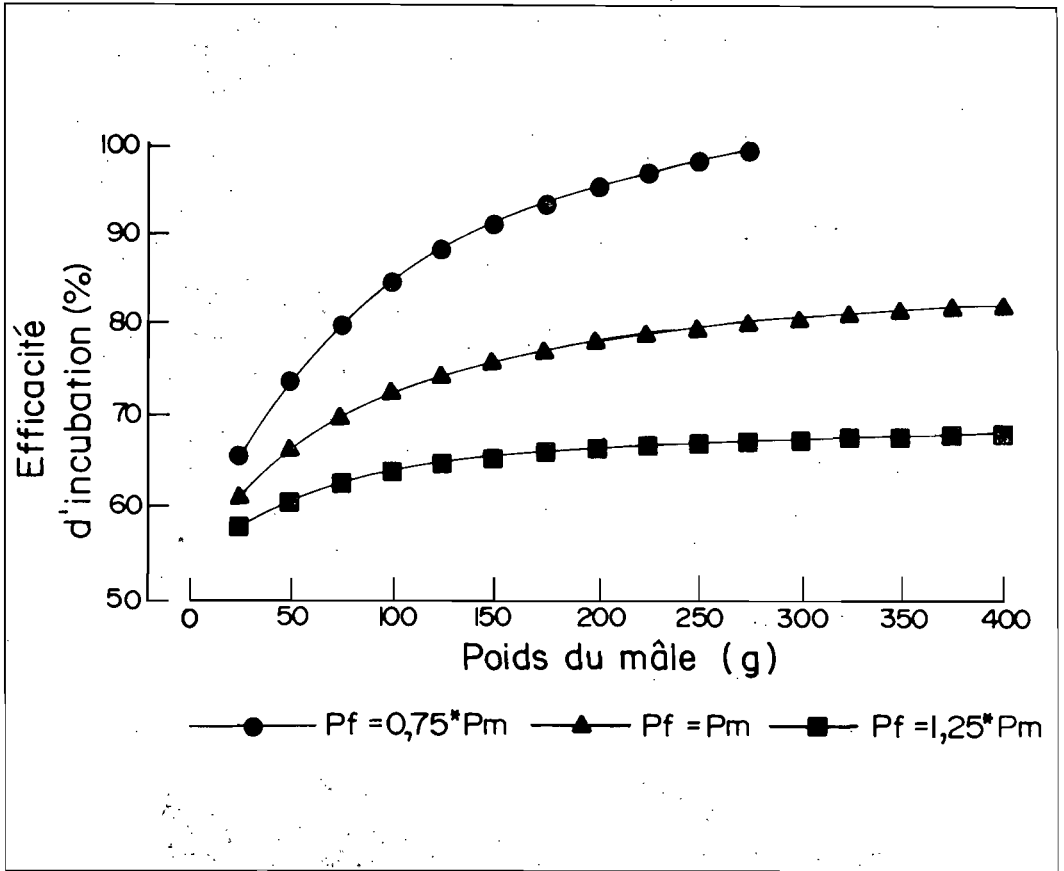


Fig. 2. Efficacité de l'incubation buccale chez *Sarotherodon melanotheron*, en fonction de différentes hypothèses dans le rapport du poids des mâles (Pm) et du poids femelles (Pf) lors de l'appariement des couples.

et atteint une valeur de 100 % pour des mâles de poids supérieur à 300 g. A l'inverse, lorsque le poids du mâle est inférieur à celui de la femelle (cas n° 3), l'efficacité de l'incubation est nettement diminuée et n'excède pas 65 % (Fig. 2).

L'efficacité de l'incubation buccale chez *S. melanotheron* apparaît équivalente à celle observée chez *Oreochromis macrochir* (de 60 à 100 % selon la taille des femelles ; Marshall, 1979) et nettement supérieure à celle rapportée pour *O. leucostictus* (jamais plus de 50 % ; Welcomme, 1967). Il est toutefois à noter que ces deux études ont été réalisées sur des femelles incubatrices capturées à l'aide d'une senne en milieu naturel et que les oeufs et alevins éventuellement avalés

n'ont pas été dénombrés. De ce fait, il est vraisemblable que les effectifs incubés par ces espèces aient été sous-estimés.

Le volume de la cavité buccale est liée au poids des mâles de *S. melanotheron* par une relation linéaire positive ($r = 0,927$; Fig. 3). Lorsque cette relation est comparée à l'évolution du volume moyen des pontes produites en fonction de la taille des femelles (Fig. 3), il apparaît que le volume buccal augmente plus vite avec la taille des mâles que le volume de la ponte n'augmente avec la taille des femelles. Le volume des pontes des femelles de moins de 100 g est peu différent du volume buccal des mâles de même poids. Le volume buccal moyen des mâles de poids inférieur à 50 g est

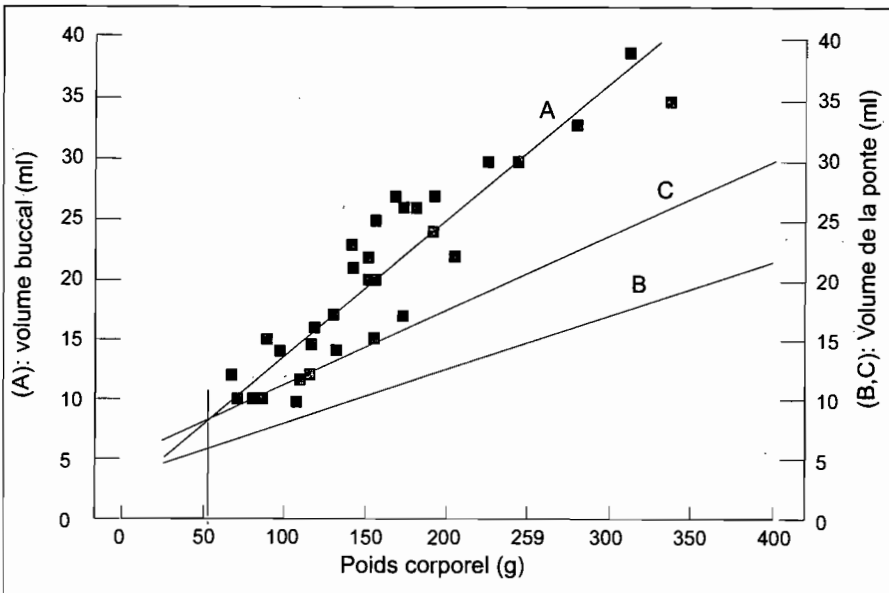


Fig. 3. (A) Relation entre le volume de la cavité buccale (V_b) et le poids corporel des mâles (P_m) chez *S. melanotheron*. $V_b = 0,114 P_m + 2,21$ ($r = 0,927$). (B) Cas des oeufs : évolution moyenne du volume de la ponte en fonction du poids de la femelle. Volume de la ponte = fécondité \times volume moyen d'un oeuf ($17,4 \mu\text{l}$). (C) Cas des alevins en fin de résorption : évolution moyenne du volume de la ponte en fonction du poids de la femelle. Volume de la ponte = fécondité \times volume moyen d'un alevin ($26,0 \mu\text{l}$). Dans les cas B et C, la fécondité est estimée par la relation $F = 2,61 P_f + 203,91$, avec P_f = poids corporel des femelles (Fig. 1).

trop limité pour permettre le développement complet d'une portée moyenne produite par une femelle de même poids. Seuls les mâles de plus de 150 g présentent un volume buccal toujours supérieur au volume moyen des portées en fin de développement (Fig. 3). De ce fait, il apparaît que lorsque l'appariement des couples se fait entre mâles et femelles de tailles équivalentes, le volume de la cavité buccale ne constitue véritablement un facteur limitant pour l'incubation que chez les mâles de poids inférieur à 150 g environ.

Le pourcentage d'occupation de la bouche des mâles par la portée (volume de la portée \times 100/volume de la cavité buccale) a été déterminé pour une trentaine de mâles incubateurs de tailles différentes (Fig. 4). Le pourcentage d'occupation buccale par la portée est plus important (40 à 90 % environ) chez les mâles de poids inférieur à 150 g que chez les mâles

plus gros pour lesquels ce pourcentage n'excède pas 60 %. Ces observations fournissent une explication satisfaisante au fait que l'efficacité de l'incubation buccale est moins bonne chez les mâles de poids inférieur à 150 g que pour les mâles de poids plus élevé (Fig. 2). Elles tendent par ailleurs à confirmer que, dans une population d'individus de tailles hétérogènes, l'appariement des couples s'effectue préférentiellement entre mâles et femelles de tailles voisines. En effet, nous avons vu précédemment (Fig. 1) que les plus gros mâles ne s'accouplent pas spontanément avec les plus petites femelles. Le fait que le pourcentage d'occupation buccale n'excède pas 60 % chez les mâles de plus de 150 g (Fig. 4) confirme ici que les mâles ne s'accouplent pas non plus spontanément avec des femelles beaucoup plus grosses qu'eux.

Dans le milieu naturel (lagune Ebrié), où la taille de première maturation sexuelle

Tableau 3. Fréquence de ponte et quantité d'oeufs collectés pour des couples isolés de *S. melanotheron* en bassins cimentés. Comparaison entre les productions d'oeufs observées et estimées.

N° du Couple	Période d'observation (jours)	Poids moyen des géniteurs (g)		Nbre de pontes observées	Nbre moyen de jours entre pontes	Nbre total d'oeufs collectés	Nbre d'oeufs collectés par an	Nbre moyen d'oeufs collectés par ponte	Nbre d'oeufs estimés	
		Femelle	Mâle						incubé par le mâle ^a	produit par la femelle ^b
1	587	172	194	43	14,0±1,7	24.754	15.392	576	551	653
2	475	164	130	31	15,8±3,5	15.473	11.889	499	405	632
3	398	152	269	34	12,1±0,9	24.425	22.400	718	723	601
4	174	243	118	8	24,8±7,5	2.942	6.171	368	377	838

^aNombres moyens estimés par la relation entre l'effectif incubé (N) et le poids du mâle (Pm) : $N=2,29 Pm + 107,15$ ($r=0,793$).

^bNombres moyens estimés par la relation entre la fécondité (F) et le poids de la femelle (Pf) : $F=2,61 Pf + 203,91$ ($r=0,777$).

Tableau 4. Fréquence de ponte de *S. melanotheron* pour des familles de sexe ratio différents suivies sur une période de 76 jours en bassins cimentés. Les valeurs indiquées correspondent à la moyenne de deux réplicats.

Composition des familles (Nbre femelles/Nbre mâles)	Nbre moyen de pontes observées	Nbre moyen de pontes par femelle	Nbre de jours moyen entre pontes
1/1	6	6 ^a	13,1 ^a
5/5	29	5,8 ^a	13,2 ^a
1/9	7,5	7,5 ^a	10,6 ^a
9/1	14	1,6 ^b	49,5 ^b

Les chiffres affectés d'un même exposant dans une même colonne ne diffèrent pas significativement au risque de 5 %.

est plus long. Ces cycles courts correspondent donc bien à une vitesse de vitellogenèse accrue, conduisant à une ponte totale, et non à l'occurrence de pontes partielles. D'une manière générale, l'intervalle de temps moyen séparant deux pontes successives apparaît plus court chez *S. melanotheron* (deux semaines environ) que pour les espèces de *Oreochromis* étudiées (généralement, quatre à six semaines ; Baroiller et Jalabert, 1989). Pour ces dernières, on sait que la présence d'oeufs ou d'alevins dans la cavité buccale des femelles a un effet inhibiteur sur le développement des ovocytes (Smith et Haley, 1988). Chez *O. niloticus*, le prélèvement fréquent des oeufs en incubation constitue l'une des méthodes utilisées pour accroître la fréquence des pontes et la production d'alevins (Verdegem et McGinty, 1987).

Le nombre moyen des oeufs collectés par ponte pour les différents couples observés varie entre 368 et 718 (Tableau 3). Ce nombre d'oeufs est étroitement dépendant de la taille des mâles utilisés et apparaît en revanche peu influencé par la fécondité des femelles. De fait, la relation décrite précédemment (Fig. 1) entre l'effectif incubé et le poids des mâles

apparaît tout à fait adaptée pour une utilisation prédictive de la production d'oeufs par les géniteurs de *S. melanotheron* en élevage (Tableau 3). Lorsque le poids des mâles utilisés (environ 200 g) est plus élevé que celui des femelles (environ 150 g), le nombre des oeufs collectés pour un couple varie entre 15.000 et 23.000 sur l'ensemble d'une année (Tableau 3). Il convient toutefois de noter que dans les mêmes conditions d'élevage, la fréquence de ponte de *S. melanotheron* est plus élevée en saison sèche (deux à trois pontes par mois) que durant la grande saison des pluies (1,5 pontes par mois ; Legendre et Ecoutin, 1989).

En bassin de 2 m³, la fréquence de ponte par femelle est identique avec un couple isolé ou avec une famille de 10 géniteurs de sexe ratio équilibré (Tableau 4). La production annuelle d'oeufs dans une telle famille devrait pouvoir être estimée directement à partir du modèle prédictif reliant les effectifs incubés à la taille des mâles. Lorsque le sexe ratio est fortement déplacé en faveur des mâles (9:1), l'intervalle de temps moyen entre les pontes, bien que légèrement inférieur, ne diffère pas significativement de celui obtenu avec les familles de sexe ratio équilibré (Tableau

4). En revanche, lorsque le sexe ratio est fortement déplacé en faveur des femelles (1:9), l'intervalle de temps entre deux pontes successives est considérablement allongé (50 jours en moyenne). L'examen macroscopique des gonades de ces femelles en fin d'expérience a montré que, dans 25 % des cas, les ovocytes en fin de vitellogenèse présents dans les ovaires étaient en complète atrophie. Ceci suggère que dans cette situation les femelles sont capables d'effectuer un cycle de vitellogenèse normal, mais que le défaut d'un nombre de mâles suffisant induit périodiquement la résorption totale des ovocytes prêts à être pondus. Il est également possible que dans cette situation la fréquence de ponte ait été sous-estimée. En effet, 29 % des incubations observées étaient effectuées par les femelles (oeufs non fécondés), or on sait que les femelles ont une forte tendance à avaler rapidement les oeufs qu'elles incubent (Aronson, 1949).

Dans leur ensemble, ces résultats indiquent que le sexe ratio le plus favorable à la production d'oeufs et d'alevins de *S. melanotheron* en captivité est de une femelle pour un mâle. Un sexe ratio déplacé en faveur des mâles n'augmente pas significativement la fréquence de ponte individuelle, alors qu'un sexe ratio déplacé en faveur des femelles la diminue fortement.

D'un point de vue pratique, le problème signalé précédemment, concernant le cannibalisme exercé sur les oeufs et alevins crachés par les poissons incubateurs pendant la vidange des bassins, indique que cette structure d'élevage se prête mal à une gestion des géniteurs telle que celle pratiquée ici, avec collecte hebdomadaire de la progéniture. A l'avenir, ce problème devrait pouvoir être résolu en maintenant les poissons dans des structures de type "hapas", plus aisées à manipuler (Hugues et Behrends, 1983) et permettant une capture rapide et simultanée de tous les géniteurs.

Conclusion

Chez *S. melanotheron*, l'efficacité de l'incubation buccale est amoindrie pour les mâles de poids corporel inférieur à 150 g par rapport à celle des individus plus gros. Le volume buccal des mâles de petite taille est en effet très limité et permet à peine d'accueillir la totalité des oeufs produits par les plus petites femelles. Du fait de la contrainte physique que représente le volume buccal, l'efficacité de l'incubation est fortement améliorée lorsqu'une femelle s'accouple avec un mâle de taille supérieure. La mortalité des oeufs puis des alevins apparaît très réduite pendant la phase d'incubation. En pratique, pour la constitution des familles de géniteurs, il est recommandé de ne pas utiliser de mâles de poids inférieur à 150 g et de toujours choisir des mâles plus gros que les femelles.

En captivité, l'intervalle de temps séparant deux pontes successives se situe aux alentours de deux semaines chez *S. melanotheron*. Le sexe ratio le plus favorable à la constitution des familles de géniteurs pour la production d'oeufs et d'alevins en pisciculture est de une femelle pour un mâle. Les productions d'oeufs observées sur une longue période avec des couples isolés, indiquent que la relation entre l'effectif incubé et le poids des mâles peut être utilisée pour prévoir et planifier la production d'alevins dans le cadre d'une exploitation piscicole.

Littérature citée

- Aronson, L.R. 1945. Influence of the stimuli provided by the male cichlid fish, *Tilapia macrocephala*, on the spawning frequency of the female. *Physiol. Zool.* 18:403-415.
- Aronson, L.R. 1949. An analysis of reproductive behavior in the mouthbreeding cichlid fish, *Tilapia macrocephala* (Bleeker). *Zoologica* 34:133-158.
- Baroiller, J.F. et B. Jalabert. 1989. Contribution of research in reproductive physiology to the

- culture of tilapias. *Aquat. Living Resour.* 2:105-116.
- Drenner, R.W. 1972. The feeding mechanics of the gizzard shad (*Dorosoma cepedianum*). University of Kansas, 91 p. Thèse de doctorat.
- Hugues, D.G. et L.L. Berhends. 1983. Mass production of *Tilapia nilotica* seed in suspended net enclosures, p. 394-401. In L. Fishelson and Z. Yaron (comps.) Proceedings of the First International Symposium on Tilapia in Aquaculture, 8-13 mai 1983, Tel Aviv, Israël.
- Legendre, M. et J.M. Ecoutin. 1989. Suitability of brackish water tilapia species from the Ivory Coast for lagoon aquaculture. I- Reproduction. *Aquat. Living Resour.* 2: 71-79.
- Lowe-McConnell, R.H. 1955. The fecundity of *Tilapia* species. *E. Afr. Agric. J.* 11:45-52.
- Marshall, B.E. 1979. Observations on the breeding biology of *Sarotherodon macrochir* (Boulenger) in Lake Mcllwaine, Rhodesia. *J. Fish Biol.* 14:419-424.
- Mires, D. 1982. A study of the problems of the mass production of hybrid tilapia fry, p. 317-329. In R.S.V. Pullin and R.H. Lowe-McConnell (éds.) The biology and culture of tilapias. ICLARM Conf. Proc. 7, 432 p.
- Shaw, E.S. 1956. Two weeks in father's mouth. *Nat. Hist.* 65:152-153.
- Shaw, E.S. et L.R. Aronson. 1954. Oral incubation in *Tilapia macrocephala*. 1-E.S. Shaw, Embryological studies. 2-E.S. Shaw and L.R. Aronson, Experimental studies. *Am. Mus. Nat. Hist.* 103:380-415.
- Smith, C.J. et S.R. Haley. 1988. Steroid profiles of the female tilapia *Oreochromis mossambicus*, and correlation with oocyte growth and mouthbrooding behavior. *Gen. Comp. Endocrinol.* 69:88-98.
- Verdegem, M.C. et A.S. McGinty. 1987. Effects of frequency of egg and fry removal on spawning by *Tilapia nilotica* in hapas. *Prog. Fish-Cult.* 49:129-131.
- Welcomme, R.L. 1967. The relationship between fecundity and fertility in the mouthbrooding cichlid fish *Tilapia leucosticta*. *J. Zool. Lond.* 151:453-468.