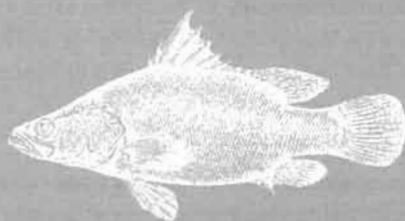


L *a reproduction*.....



Le cycle de reproduction d'une espèce implique un ensemble de processus physiologiques et comportementaux, en rapport avec divers facteurs de l'environnement abiotique et biotique. On distingue classiquement la gamétogenèse et la ponte. La gamétogenèse est le processus physiologique qui est à l'origine du développement des gonades et conduit à la formation de gamètes (ovocytes et spermatozoïdes). Dans les régions tropicales, la gamétogenèse est sous le contrôle de changements subtils dans les facteurs de l'environnement, et sa durée varie selon les espèces (MUNRO, 1990). La ponte est le moment critique du cycle reproducteur, qui comprend la séquence d'événements aboutissant à la libération des gamètes (maturation des ovocytes, ovulation, spermiogenèse), sous l'influence de stimuli spécifiques (BILLARD et BRETON, 1978).

La gamétogenèse est le processus le plus long et dure en général plusieurs mois. Mais le succès de la reproduction dépend pour une grande part de la mise en œuvre d'un ensemble d'activités comportementales comme la recherche de partenaires, la pratique de soins parentaux avant et après la ponte, la nécessité ou non d'entreprendre des migrations pour rechercher les sites favorables aux œufs et aux larves, la synchronisation des pontes avec les changements des facteurs de l'environnement, la synchronisation de l'émission des produits génitaux, etc. En liaison avec ces activités, il peut y avoir un ensemble d'adaptations phénologiques, comme le développement de caractères sexuels secondaires sur le plan de la morphologie ou de la coloration.

L'étude du cycle de reproduction d'un poisson nécessite donc, en principe, une approche multidisciplinaire qui implique des écologistes, des physiologistes, des éthologistes et des généticiens. La coordination de toutes ces disciplines n'est pas toujours aisée, ce qui explique que l'on dispose le plus souvent d'informations fragmentaires. On aurait pourtant besoin d'études intégrant ces différentes compétences pour essayer de comprendre quelles sont les relations de cause à effet entre les facteurs de l'environnement, les processus physiologiques et le comportement reproducteur des espèces.

Développement des gonades et fécondité

L'effort de reproduction est la fraction de l'énergie assimilée qu'un organisme alloue à ses activités de reproduction. On peut mesurer en partie cet investissement par la quantité de matériel ou d'énergie stockée dans les gonades, sachant qu'il faut y ajouter également toute l'énergie qui est dépensée pour les soins prodigués aux œufs et aux larves, ou pour les parades sexuelles.

LE RAPPORT GONADO-SOMATIQUE

Pour décrire la croissance relative des gonades par rapport à la masse du corps, on utilise fréquemment le *rapport gonado-somatique* (RGS) qui est le rapport du poids des gonades sur le poids du corps, gonades non comprises :

$$\text{RGS} = \frac{\text{PG}}{\text{PT} - \text{PG}}$$

où PG représente le poids des gonades et PT le poids total.

La croissance des ovaires durant le cycle de maturation des gonades traduit la croissance des ovocytes par accumulation de vitellus. Le RGS des femelles matures varie beaucoup d'une espèce à l'autre. Il peut atteindre 20 à 30 % avant la ponte chez certaines espèces alors que pour d'autres, il n'est que de quelques % (tabl. XIX et XX). Chez beaucoup d'espèces tropicales, les testicules se développent nettement moins que les ovaires et, pour les espèces africaines, le RGS des mâles matures ne dépasse qu'exceptionnellement 2 % (tabl. XIX). On ignore les raisons de cette différence dans l'investissement gonadique, mais les mâles atteignent généralement la maturité avant les femelles et restent matures plus longtemps.

Le rapport gonado-somatique permet une estimation de l'activité sexuelle qui a l'avantage d'être simple, mais reste néanmoins grossière. Une évaluation plus précise du développement

des gonades demande une étude histologique, comme par exemple une distribution de fréquence de la taille des ovocytes, à condition que l'on ait au préalable établi la relation entre la taille de ces ovocytes et l'état physiologique des gonades.

Les échelles de maturation permettent de caractériser rapidement les différents états présentés par les ovaires et les testicules au cours de leur évolution. Elles tiennent compte en particulier de l'aspect

Espèces	Femelles	Mâles
<i>Polypterus bichir</i>	23,4	0,2
<i>Hyperopisus bebe</i>	6,3	0,2
<i>Mormyrus rume</i>	11,8	0,3
<i>Marcusenius senegalensis</i>	18,7	0,5
<i>Petrocephalus bovei</i>	7,3	0,4
<i>Hydrocynus forskalii</i>	9,4	2,1
<i>Alestes baremoze</i>	13,4	1,3
<i>Brycinus nurse</i>	26,1	2,0
<i>Brycinus leuciscus</i>	17,0	1,2
<i>Brycinus macrolepidotus</i>	19,8	6,7
<i>Labeo senegalensis</i>	17,3	2,0
<i>Labeo coubie</i>	12,0	0,8
<i>Schilbe mystus</i>	23,4	2,1
<i>Chrysichthys auratus</i>	27,5	0,7
<i>Synodontis schall</i>	16,7	2,1
<i>Synodontis ocellifer</i>	26,3	1,5

TABLEAU XIX

Rapports gonado-somatiques maximaux des individus matures de plusieurs espèces de poissons du haut Sénégal (d'après PAUGY, non publié).

LE RAPPORT GONADO-SOMATIQUE (RGS)

En zone intertropicale africaine, les testicules pèsent toujours moins lourd que les ovaires (tabl. XIX). Cela est, la plupart du temps, généralisable en zone tempérée. Ainsi, chez *Gasterosteus aculeatus* (Gasterosteidae), alors que le RGS de la femelle atteint, voire dépasse, 20 %, celui du mâle, à pleine maturité, est inférieur à 2 % (WOOTTON, 1984). Toutefois, chez certaines espèces d'eau saumâtre, des valeurs plus élevées peuvent être observées. C'est ainsi que, dans des conditions très favorables, le RGS des mâles de *Fundulus heteroclitus* (Cyprinodontidae) peut atteindre 4,7 % (TAYLOR, 1990). Mais des valeurs beaucoup plus élevées peuvent être enregistrées pour certaines espèces marines. Ainsi, le mâle de la morue arctique, *Boreogadus saida* (Gadidae), peut posséder des testicules qui pèsent 10 à 27 % du poids du corps (CRAIG *et al.*, 1982). La théorie voudrait que la taille, et donc le poids, des testicules soit liée au mode de fertilisation adopté par les espèces. Ainsi, en cas d'« accouplement » des partenaires, la quantité de sperme nécessaire est moindre qu'en cas de dissémination dans le milieu sans réelle rencontre des géniteurs,

comme cela est le cas chez nombre d'espèces marines. Dans ce dernier cas, le facteur hasard de rencontre est accru si la quantité de spermatozoïdes libérés est très importante.

D'autres « solutions » peuvent être trouvées, comme par exemple la variation du sex ratio. Ainsi, lorsqu'une espèce pond tous ses œufs en une seule fois et les abandonne au fond, où ils se fixent sur les supports immergés, les spermatozoïdes doivent être très nombreux pour augmenter les chances de fécondation. Conséquence, pour cette espèce, les testicules sont aussi développés que les ovaires et les mâles doivent être au moins aussi nombreux que les femelles (sex ratio élevé). Dans d'autres cas, au contraire, la ponte est échelonnée et les œufs sont flottants. Les spermatozoïdes entraînés par les mêmes eaux peuvent donc être moins nombreux. Conséquence, les testicules sont moins développés que les ovaires et les mâles peuvent être moins nombreux que les femelles (sex ratio faible). Le comportement de reproduction des espèces tropicales est encore trop peu connu pour vérifier si une telle stratégie est adoptée dans cette zone. Quoi qu'il en soit, l'allocation d'énergie attribuée à la constitution des produits génitaux paraît de toute façon moins importante pour les mâles que pour les femelles.

macroscopique des gonades (forme, couleur, vascularisation, transparence) et du RGS. Des échelles ont ainsi été établies pour *Alestes baremoze* (DURAND et LOUBENS, 1970), pour *Schilbe mystus* et *S. uranoscopus* (Mok, 1975).

FÉCONDITÉ

On peut observer dans les ovaires des ovocytes de différentes tailles correspondant à différents stades de développement. Une distribution unimodale suggère une ponte simple, alors que des structures plurimodales laissent penser que l'on a affaire à des espèces qui ont une reproduction fractionnée (ALBARET, 1982) (fig. 52). Dans tous les cas, néanmoins, la fécondité absolue (F) correspond au nombre d'ovocytes mûrs présents dans l'ovaire immédiatement avant la ponte. Pour les espèces ayant une seule ponte annuelle, F équivaut à la fécondité totale annuelle. Pour les espèces ayant une ponte fractionnée, F correspond au nombre d'ovocytes qui vont être pondus lors de l'acte de ponte suivant (ce sont les ovocytes correspondant au mode de taille le plus élevé), et la fécondité annuelle sera alors la somme des ovocytes émis durant un an au cours des actes de ponte successifs.

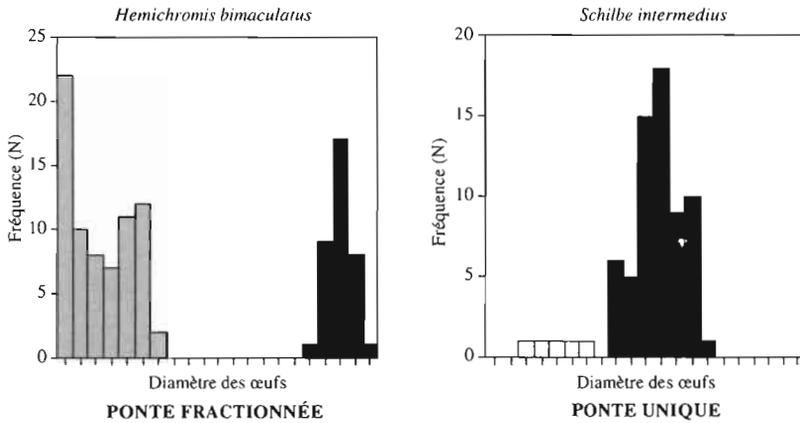


FIGURE 52
Fréquence
de distribution
de diamètres
des ovocytes
chez deux espèces
de Côte-d'Ivoire
(d'après ALBARET,
1982).

BROSSET (1982) a calculé la fécondité annuelle de trois espèces de Cyprinodontidae vivant dans la rivière Ivindo (Gabon). Le nombre d'œufs pondus annuellement par une femelle est le même, c'est-à-dire 200 à 300, quelle que soit la stratégie adoptée durant la saison de reproduction : 1 œuf par jour chez *Diapteron* sp., 8 à 15 œufs tous les 8-10 jours chez *Aphyosemion hertzogi*, 30 à 75 œufs chaque mois pour *Aphyosemion camerounense* et *A. punctatum*.

Chez le Cyprinodontidae *Nothobranchius guentheri*, une femelle mature de 1 g produit 20 œufs par jour, ce qui représente un effort reproducteur équivalent à 27 % de son poids en un mois. Dans ce cas, la production cumulée en œufs peut être équivalente au poids de la femelle sur une période de 4-5 mois, ce qui est largement supérieur à l'investissement énergétique habituellement consenti par les espèces à ponte simple (tabl. XX).

Pour comparer la fécondité de poissons de différentes tailles, ou provenant de divers milieux, on calcule souvent la fécondité relative qui est le nombre d'œufs par unité de poids corporel, exprimé en grammes ou en kilogrammes.

Il existe une relation inverse entre le nombre d'œufs émis à chaque ponte et la taille des ovocytes. Les espèces très prolifiques, émettant des petits œufs, appartiennent en majorité aux familles des Cyprinidae, des Characidae et des Schilbeidae. Ce sont pour la plupart des espèces pélagiques, souvent migratrices.

Les espèces émettant des gros œufs peu nombreux appartiennent notamment aux familles des Bagridae, des Mormyridae (qui ne possèdent que la gonade gauche) et des Cichlidae. Pour ces derniers, les pondéurs sur substrat (*H. bimaculatus*, *H. fasciatus*, *T. zillii*) ont des œufs plus petits et plus nombreux que les espèces pratiquant l'incubation buccale (*S. galilaeus*, *O. niloticus*).

En ce qui concerne les incubateurs buccaux, les œufs sont en général grands et peu nombreux, comme le montrent les résultats obtenus pour diverses espèces de Cichlidae des grands lacs africains (tabl. XX).

Les poissons des eaux continentales africaines

TABEAU XX

Taille à la première maturité sexuelle, diamètre moyen des ovocytes mûrs, fécondité relative moyenne (F/kg) et RGS moyen de quelques espèces d'Afrique.

Familles Espèces	Pays Bassins	Taille (mm) 1 ^{re} matur.	Diamètre des œufs	Fécondité relative	RGS %	TMO (mm)	Source
Polypteridae							
<i>Polypterus bichir</i>	Mali/Sénégal				23,4		PAUGY (non publié)
<i>Polypterus endlicheri</i>	Côte-d'Ivoire	320	2,45	15 000	9,2	750	ALBARET, 1982
<i>Polypterus senegalus</i>	Côte-d'Ivoire	185	1,75	50 000	15	505	ALBARET, 1982
Clupeidae							
<i>Pellonula afzeluizi</i>	L. Kainji	30	0,3-0,5		10,5	75	OTOBO, 1978 a
<i>Sierrathrissa leonensis</i>	L. Kainji	19	0,1-0,3		12,5		OTOBO, 1978 a
Notopteridae							
<i>Papyrocranus afer</i>	Côte-d'Ivoire	431	3,6	531	2	590	ALBARET, 1982
Mormyridae							
<i>Brienomyrus niger</i>	Tchad	110	1,3-1,5	80 000			LEK, 1979
<i>Gnathonemus longibarbis</i>	Lac Ihema				15		PUSNIER <i>et al.</i> , 1988
<i>Hyperopisus bebe</i>	Mali	320	1,8	50 000	9	510	BÉNECH et DANSOKO, 1994
<i>Hyperopisus bebe</i>	Nil	300	1,72				NAWAR, 1960
<i>Hyperopisus bebe</i>	Mali/Sénégal		1,64		8		PAUGY (non publié)
<i>Hippopotamyrus psittacus</i>	Ogun	166	1,48	15 010		240	ADEBISI, 1987
<i>Mormyrops anguilloides</i>	Ogun	397	2,4	15 550			ADEBISI, 1987
<i>Mormyrops anguilloides</i>	Côte-d'Ivoire	210	2,65	11 300	11	1 500	ALBARET, 1982
<i>Marcusenius furcidents</i>	Côte-d'Ivoire	228	1,8	39 250	14,4	286	ALBARET, 1982
<i>Mormyrus hasselquistii</i>	Côte-d'Ivoire	190	1,85	24 300	12	480	ALBARET, 1982
<i>Mormyrus kannume</i>	Lac Victoria	183	2,14			1 000	OKEDI, 1970
<i>Mormyrus rume</i>	Ogun	350	2,16	15 820			ADEBISI, 1987
<i>Mormyrus rume</i>	Mali	330	2,2	20 000	8	870	BÉNECH et DANSOKO, 1994
<i>Mormyrus rume</i>	Mali/Sénégal		1,57		11,8		PAUGY (non publié)
<i>Marcusenius senegalensis</i>	Ogun	190	1,35	14 670		321	ADEBISI, 1987
<i>Marcusenius senegalensis</i>	Mali/Sénégal		1,31		18,7		PAUGY (non publié)
<i>Marcusenius ussheri</i>	Côte-d'Ivoire	130	1,75	51 800	15,3	305	ALBARET, 1982
<i>Petrocephalus bane</i>	Tchad	110	1,0-1,2	46 000			LEK, 1979
<i>Petrocephalus bovei</i>	Côte-d'Ivoire	67	1,55	91 230	20,4	100	ALBARET, 1982
<i>Petrocephalus bovei</i>	Tchad	70	1,0-1,1	133 000			LEK, 1979
<i>Petrocephalus bovei</i>	Côte-d'Ivoire	65		105 900		100	MÉRONA, 1980
<i>Petrocephalus soudanensis</i>	Côte-d'Ivoire	83	1,6	76 440	16,3		ALBARET, 1982
<i>Pollimyrus isidori</i>	Tchad	65	1,2	141 000			LEK, 1979
Hepsetidae							
<i>Hepsetus odoe</i>	Côte-d'Ivoire	140	2,3	18 250	8,4	700	ALBARET, 1982
<i>Hepsetus odoe</i>	Okavango	150	2,7	12 100		279	MERRON <i>et al.</i> , 1990
Characidae							
<i>Alestes baremoze</i>	Côte-d'Ivoire	175	1,1	224 100	11,5	284	ALBARET, 1982
<i>Alestes baremoze</i>	Tchad	205		231 000		326	DURAND, 1978
<i>Alestes baremoze</i>	Côte-d'Ivoire	170	1,1	236 000		284	PAUGY, 1978
<i>Brycinus imberi</i>	Côte-d'Ivoire	65	1	251 000	14,6		ALBARET, 1982
<i>Brycinus imberi</i>	Zambèze	120		284 000		189	MARSH. et V. d. HEIDEN, 1977
<i>Brycinus imberi</i>	Côte-d'Ivoire	65	0,89	191 000			PAUGY, 1980 a
<i>Brycinus leuciscus</i>	Mali	30	0,8	250 000	16		BÉNECH et DANSOKO, 1994
<i>Brycinus leuciscus</i>	Mali/Sénégal	65	0,9		18,9		PAUGY (non publié)
<i>Brycinus longipinnis</i>	Côte-d'Ivoire	46	1,95	166 000	13,5		ALBARET, 1982
<i>Brycinus longipinnis</i>	Bandama	74		156 000	12,35		PAUGY, 1982 b
<i>Brycinus longipinnis</i>	Cavally	68		97 000	11,6		PAUGY, 1982 b
<i>Brycinus macrolepidotus</i>	Ogun	269	1,26	148 650			ADEBISI, 1987
<i>Brycinus macrolepidotus</i>	Côte-d'Ivoire	180	1,2	182 400	13,8		ALBARET, 1982
<i>Brycinus macrolepidotus</i>	Côte-d'Ivoire	180	1,33	180 000		330	PAUGY, 1982 a

La reproduction
DIDIER PAUGY ET CHRISTIAN LÉVÊQUE

TABEAU XX (suite).

Familles Espèces	Pays Bassins	Taille (mm) 1 ^{re} matur.	Diamètre des œufs	Fécondité relative	RGS %	TMO (mm)	Source
<i>Brycinus macrolepidotus</i>	Côte-d'Ivoire	180	1,33	180 000		330	PAUGY, 1982 a
<i>Brycinus nurse</i>	Côte-d'Ivoire	80	1,05	339 000	19,5	218	ALBARET, 1982
<i>Brycinus nurse</i>	Côte-d'Ivoire	80		368 000		218	PAUGY, 1980 b
<i>Hydrocynus forskalii</i>	Côte-d'Ivoire	150	1,05	127 300	6,9	780	ALBARET, 1982
<i>Micralestes acutidens</i>	Tchad	35	0,6	183 000			LEK et LEK, 1977
Distichodontidae							
<i>Ichthyborus besse</i>	Tchad	183	0,85	111 500		208	LEK et LEK, 1978
Cyprinidae							
<i>Barbus spurelli</i>	Côte-d'Ivoire	47	0,85	320 000	11,8	87	ALBARET, 1982
<i>Barbus sublineatus</i>	Côte-d'Ivoire	55	0,85	677 000	21,6	100	ALBARET, 1982
<i>Barbus trispilos</i>	Côte-d'Ivoire	50	0,9	449 000	20,2	95	ALBARET, 1982
<i>Labeo capensis</i>	Vaal river	310		303 000		500	MULDER, 1973
<i>Labeo coubie</i>	Côte-d'Ivoire	200	1,25	122 000	8,6		ALBARET, 1982
<i>Labeo ogunensis</i>	Ogun	185	1,04	233 940		120 ?	ADEBISI, 1987
<i>Labeo parvus</i>	Côte-d'Ivoire	100	0,95	347 000	19	350	ALBARET, 1982
<i>Labeo senegalensis</i>	Côte-d'Ivoire	175	1	181 500	14,3	550	ALBARET, 1982
<i>Labeo umbratus</i>	Vaal river	300		410 000		420	MULDER, 1973
<i>Raiamas senegalensis</i>	Côte-d'Ivoire	100	1,35	47 700	8,3		ALBARET, 1982
Bagridae							
<i>Auchenoglanis occidentalis</i>	Côte-d'Ivoire		2,6	4 150	4		ALBARET, 1982
<i>Auchenoglanis occidentalis</i>	Mali	100	2	3 000	2,1	480	BÉNECH et DANSOKO, 1994
<i>Bagrus bayad</i>	Mali	330	1,1	30 000	2,5	720	BÉNECH et DANSOKO, 1994
<i>Bagrus docmac</i>	Nil	200	1,2	36 000		1 110	EL SEDFY et EL BOL., 1987
<i>Chrysichthys auratus</i>	Côte-d'Ivoire	140	2,2	11 980	13,2	250	ALBARET, 1982
<i>Chrysichthys auratus</i>	Mali/Sénégal	70	2,3	19 000	27,5		PAUGY (non publié)
<i>Chrysichthys maurus</i>	Côte-d'Ivoire	140	2,55	19 700	16,7		ALBARET, 1982
<i>Chrysichthys maurus</i>	Lekki Lagoon	100	2,2	19 100		510	IKUSEMIJU, 1976
<i>Chrysichthys nigrodigitatus</i>	Côte-d'Ivoire	195	2,9	16 990	19,5	650	ALBARET, 1982
<i>Chrysichthys nigrodigitatus</i>	Côte-d'Ivoire			24 000			KOUASSI, 1973
Schilbeidae							
<i>Schilbe mandibularis</i>	Bandama	154	0,95	217 000	9,6	450	ALBARET, 1982
<i>Schilbe mandibularis</i>	Bandama	175		175 800		389	LÉVÊQUE et HERBINET, 1982
<i>Schilbe mystus</i>	Ogun	246	0,87	437 190			ADEBISI, 1987
<i>Schilbe mystus</i>	Côte-d'Ivoire	100	0,85	253 700	8		ALBARET, 1982
<i>Schilbe mystus</i>	Côte-d'Ivoire	110		228 200		267	LÉVÊQUE et HERBINET, 1980
<i>Schilbe mystus</i>	Tchad	120		207 000		330	MOK, 1975
<i>Schilbe mystus</i>	Nil			255 000		340	NAWAR et YOAKIM, 1964
<i>Schilbe niloticus</i>	Mali/Sénégal				16,2		PAUGY (non publié)
<i>Schilbe uranoscopius</i>	Tchad	180		207 000		360	MOK, 1975
Amphiliidae							
<i>Aamphilius atesuensis</i>	Côte-d'Ivoire	38	1,7	41 400	11,2	63	ALBARET, 1982
Clariidae							
<i>Clarias anguillaris</i>	Côte-d'Ivoire	235	1,3	62 000	9,6		ALBARET, 1982
<i>Clarias anguillaris</i>	Mali	150	1,4	180 000	16	1 500	BÉNECH et DANSOKO, 1994
<i>Clarias gariepinus</i>	Lake Sibaya	280		36 400		1 500	BRUTON, 1979 a
<i>Clarias gariepinus</i>	Lac Ihema				17		PLISNIER <i>et al.</i> , 1988
<i>Heterobranchius isopetrus</i>	Côte-d'Ivoire	255	1,5	122 000	13,8	900	ALBARET, 1982
Mochokidae							
<i>Hemisynod. membranaceus</i>	Mali	210	1,1	150 000	10,5	460	BÉNECH et DANSOKO, 1994
<i>Synodontis afrofisheri</i>	Lac Ihema				26		PLISNIER <i>et al.</i> , 1988
<i>Synodontis eupterus</i>	Volta Lake			28 000		160	OFORI-DANSON, 1992

Les poissons des eaux continentales africaines

TABEAU XX (fin)

Familles Espèces	Pays Bassins	Taille (mm) 1 ^{re} matur.	Diamètre des œufs	Fécondité relative	RGS %	TMO (mm)	Source
<i>Synodontis ocellifer</i>	Volta Lake			126 000		200	OFORI-DANSON, 1992
<i>Synodontis ocellifer</i>	Mali/Sénégal		0,81		26,3		PAUGY (non publié)
<i>Synodontis schall</i>	Ogun	291	1,12	96 880			ADEBISI, 1987
<i>Synodontis schall</i>	Côte-d'Ivoire	150	1,2	156 600	13,6	380	ALBARET, 1982
<i>Synodontis schall</i>	Volta Lake	200	1,1	179 000		400	OFORI-DANSON, 1992
<i>Synodontis velifer</i>	Volta L. (Ghana)			70 300		290	OFORI-DANSON, 1992
Channidae							
<i>Parachanna obscura</i>	Ogun	245	1,33	19 460		400	ADEBISI, 1987
Centropomidae							
<i>Lates niloticus</i>	Tchad	520	0,7	86 000	4,5		LOUBENS, 1974
Cichlidae							
<i>Chromidotilapia guntheri</i>	Côte-d'Ivoire	60	2,25	8 100	3,4		ALBARET, 1982
<i>Hemichromis binaculatus</i>	Côte-d'Ivoire	45	1,2	111 700	7,1	92	ALBARET, 1982
<i>Hemichromis fasciatus</i>	Ogun	104	1,26	28 740		204	ADEBISI, 1987
<i>Hemichromis fasciatus</i>	Côte-d'Ivoire	80	1,65	30 000	4,5	204	ALBARET, 1982
<i>Oreochromis alcalicus</i>	Lac Magadi	59	2,8				COE, 1969
<i>Oreochromis niloticus</i>	Côte-d'Ivoire	160	2,55	3 720	2,6		ALBARET, 1982
<i>Oreochromis niloticus</i>	Mali	135	2,8	4 000	2,8		BÉNECH et DANSOKO, 1994
<i>Oreochromis niloticus</i>	Lac Ihema	187	2		5,2	530	PLISNIER <i>et al.</i> , 1988
<i>Sarotherodon galilaeus</i>	Ogun	284	2,01	3 740			ADEBISI, 1987
<i>Sarotherodon galilaeus</i>	Côte-d'Ivoire	145	2,3	3 940	2,1		ALBARET, 1982
<i>Sarotherodon galilaeus</i>	Mali	140	2,6	4 000	4,2	410	BÉNECH et DANSOKO, 1994
<i>Sarotherodon melanothoron</i>	Lagune Ébrié			1 700	8		LEGENDRIE et ÉCOUTIN, 1989
<i>Tilapia guineensis</i>	Lagune Ébrié			20 600	11		LEGENDRIE et ÉCOUTIN, 1989
<i>Tilapia macrochir</i>	Lac Ihema	185	2		4	402	PLISNIER <i>et al.</i> , 1988
<i>Tilapia mariae</i>	Ogun	116	1,41	9 270			ADEBISI, 1987
<i>Tilapia nigra</i>	Afrique Est	75	2,4	10 400			CRIDLAND, 1961
<i>Tilapia rendalli</i>	Lac Ihema				6		PLISNIER <i>et al.</i> , 1988
<i>Tilapia tholloni</i>				85 000	14		PETERS, 1963
<i>Tilapia zillii</i>	Côte-d'Ivoire	70	1,65	38 600	4		ALBARET, 1982
<i>Tilapia zillii</i>	Mali	100	1,5	100 000	6,5	285	BÉNECH et DANSOKO, 1994
<i>Tilapia zillii</i>	Afrique Est	110	1,5	65 500		250	CRIDLAND, 1961
<i>Astatoreochromis alluaudi</i>	Lac Victoria	98	2,9				GOLDSCH. et GOUDSW., 1989
<i>Haplochromis «argens»</i>	Lac Victoria	61	3,4	3 850	4,4	78	GOLDSCHMIDT et WITTE, 1990
<i>Haplochromis «reginus»</i>	Lac Victoria			6 500		72	GOLDSCHMIDT et WITTE, 1990
<i>Haplochromis astatodon</i>	Lac Kivu	68	3,5	3 400			LOSSEAU-HOEBEKE, 1992
<i>Haplochromis heusinkveldi</i>	Lac Victoria	63	3,6	3 490	5,1	80	GOLDSCHMIDT et WITTE, 1990
<i>Haplochromis laparogramma</i>	Lac Victoria	55	3,4	3 230	3,9	79	GOLDSCHMIDT et WITTE, 1990
<i>Haplochromis olivaceus</i>	Lac Kivu	67	3,7	3 100			LOSSEAU-HOEBEKE, 1992
<i>Haplochromis paucidens</i>	Lac Kivu	70	3,6	2 500			LOSSEAU-HOEBEKE, 1992
<i>Haplochromis piceatus</i>	Lac Victoria	62	3,2	7 210	5,7	74	GOLDSCHMIDT et WITTE, 1990
<i>Haplochromis pyrrocephalus</i>	Lac Victoria	59	3,1	5 290	4,4	76	GOLDSCHMIDT et WITTE, 1990
<i>Labeotropheus fuelleborni</i>	Lac Malawi	74	5	1 900			MARSH <i>et al.</i> , 1986
<i>Melanochromis auratus</i>	Lac Malawi	62	4	3 900			MARSH <i>et al.</i> , 1986
<i>Petrochromis polyodon</i>	Lac Tanganyika	134	7,1				KUWAMURA, 1986
<i>Protomelas taeniolatus</i>	Lac Malawi	72	3,9	3 000			MARSH <i>et al.</i> , 1986
<i>Pseudotropheus zebra</i>	Lac Malawi	72	4,2	2 600			MARSH <i>et al.</i> , 1986
<i>Simochromis diagramma</i>	Lac Tanganyika	75	5,2		5,5		KUWAMURA, 1986
<i>Tilapia moorei</i>	Lac Tanganyika	70	5,7		4,6		KUWAMURA, 1986
<i>Xenotilapia longispinnis</i>	Lac Tanganyika	69	3,2				KUWAMURA, 1986
Anabantidae							
<i>Ctenopoma kingsleyae</i>	Côte-d'Ivoire	115	1,05	103 000	8,7	215	ALBARET, 1982
Mastacembelidae							
<i>Aethiomastac. nigromarginatus</i>	Côte-d'Ivoire	150	2,35	19 800	12,5	340	ALBARET, 1982

RELATIONS ENTRE LA FÉCONDITÉ ET LA LONGUEUR OU LE POIDS DES FEMELLES

La fécondité d'une espèce est le plus souvent fonction de la taille des femelles. Plus celles-ci sont de grande taille et plus le nombre d'œufs pondus est important. Il est d'usage de déterminer la relation entre fécondité et taille des femelles, exprimée soit par la longueur (standard le plus souvent), soit par le poids (tabl. XXI).

Cette relation est généralement du type $F = a L^b$.

Stratégies de reproduction

Chaque individu possède un ensemble de caractéristiques biologiques, liées à la reproduction, qui sont l'héritage de l'évolution et de la phylogénie. La stratégie de reproduction d'une espèce de poisson, dans un environnement donné, est en effet un ensemble de traits biologiques comme l'âge et la taille à la première reproduction, la fécondité, le développement des gonades et la taille des gamètes, le comportement reproducteur y compris l'existence de soins parentaux, la saison de reproduction, etc.

Mais un individu peut également développer des tactiques, qui sont en réalité des variations par rapport au schéma de reproduction type de l'espèce, de manière à répondre avec succès à des modifications des facteurs de l'environnement. Il s'agit alors d'un comportement adaptatif à des conditions écologiques particulières, qui a pour objectif d'assurer la survie de l'espèce, comme nous l'avons vu précédemment.

PRINCIPAUX MODES DE REPRODUCTION

La plupart des poissons sont ovipares : les ovocytes et le sperme sont expulsés dans l'eau où la fécondation intervient immédiatement. Cependant, suivant les stratégies démographiques mises en œuvre par les poissons et les adaptations écologiques à certains types de milieux, on distingue différents modes ou styles de reproduction, et la classification générale proposée par BALON (1975, 1990), basée sur le degré de soins parentaux (éthologie) et les sites de reproduction (écologie), est généralement acceptée. Cet auteur retient trois grands ensembles à l'intérieur desquels on distingue des sous-ensembles étho-écologiques, éthologiques, quelle que soit l'origine phylétique des espèces (tabl. XXII) :

- ▶ les poissons qui ne s'occupent pas de leurs œufs une fois qu'ils ont été pondus, parmi lesquels on peut distinguer ceux qui les déposent simplement sur des substrats ouverts ou ceux qui assurent un minimum de protection en les cachant ; ce sont généralement des poissons qui ont une forte fécondité et un développement de type indirect ;
- ▶ les poissons qui gardent leurs œufs soit dans des nids, soit sur des substrats préalablement sélectionnés ou aménagés ; ces espèces ont généralement des œufs peu nombreux mais assez gros, auxquels elles apportent divers soins parentaux ;

Les poissons des eaux continentales africaines

TABLEAU XXI

Relation entre la fécondité (F) et la longueur (L en mm) ou le poids (P en g) chez quelques espèces africaines.

Familles/Espèces	Féc. - Long. Stand.	Féc. - Poids	Sources
Mormyridae			
<i>Marcusenius ussheri</i>	F = 80 LS - 9 742	F = 45 P + 592	ALBARET, 1982
<i>Petrocephalus bovei</i>	F = 55 LS - 3 335	F = 105 P - 180	ALBARET, 1982
Hepsetidae			
<i>Hepsetus odoe</i>	F = 59 P - 14 250	F = 172 LS - 41 581	ALBARET, 1982
<i>Hepsetus odoe</i>	F = 10,8 LS - 803,0		MERRON <i>et al.</i> , 1990
Characidae			
<i>Alestes baremoze</i>	F = 657,4 LS - 117 813,5	F = 323 P - 19 122	DURAND, 1978
<i>Alestes baremoze</i>		F = 288 P - 7 078	PAUGY, 1978
<i>Alestes baremoze</i>	F = 391 LS - 51 456	F = 253 P - 1 884	ALBARET, 1982
<i>Brycinus imberi</i>	F = 6 994,6 LS - 73 028,3		MARSHALL et V. d. HEIDEN, 1977
<i>Brycinus imberi</i>	F = 176,7 LS - 11 768,6	F = 186 P + 140	PAUGY, 1980 a
<i>Brycinus imberi</i>	F = 328 LS - 24 686	F = 356 P - 2 800	ALBARET, 1982
<i>Brycinus longipinnis</i>	F = 119 LS - 6 633	F = 224 P - 540	ALBARET, 1982
<i>Brycinus longipinnis</i> (Bandama)	F = 124,3 LS - 6 834,6	F = 323 P - 1 295	PAUGY, 1982 b
<i>Brycinus longipinnis</i> (Cavally)	F = 70 LS - 3 818,9	F = 108 P - 151	PAUGY, 1982 b
<i>Brycinus macrolepidotus</i>	F = 814 LS - 137 900	F = 195 P - 1 980	ALBARET, 1982
<i>Brycinus macrolepidotus</i>	F = 812,8 LS - 138 120	F = 187 P - 1 460	PAUGY, 1982 a
<i>Brycinus nurse</i>	F = 448,6 LS - 34 638	F = 423 P - 2 406	PAUGY, 1980 b
<i>Brycinus nurse</i>	F = 491 LS - 39 871	F = 450 P - 3 967	ALBARET, 1982
<i>Hydrocynus forskalii</i>	F = 1 325 LS - 319 084	F = 187 P - 25 065	ALBARET, 1982
<i>Micrallestes acutidens</i>	F = 19,93 LS - 539	F = 0,23 P - 70,3	LEK et LEK, 1977
Cyprinidae			
<i>Barbus ablabe</i>	F = 122 LS - 5 266	F = 258 P + 413	ALBARET, 1982
<i>Barbus kimberleyensis</i>	F = 0,222 LS ³ - 495,2		GAJGHER, 1976
<i>Barbus sublineatus</i>	F = 534 LS - 27 819	F = 958 P - 1 849	ALBARET, 1982
<i>Barbus trispilos</i>	F = 150 LS - 6 325	F = 439 P + 87	ALBARET, 1982
<i>Labeo capensis</i>	F = 1 220 LS - 367 774	F = 518 P - 214 717	MULDER, 1973
<i>Labeo parvus</i>	F = 721 LS - 69 461	F = 424 P - 5 933	ALBARET, 1982
<i>Labeo umbratus</i>	F = 1 324 LS - 381 914	F = 625 P - 215 164	MULDER, 1973
Bagridae			
<i>Bagrus docmac</i>	F = 617 LS - 278 389	F = 43 P - 16 827	EL SEDFY et EL BOLOCK, 1987
<i>Chrysichthys maurus</i>	F = 45 LS - 5 265	F = 18 P + 138	ALBARET, 1982
Schilbeidae			
<i>Schilbe mandibularis</i>	F = 353 LS - 44 425	F = 157 P + 5 970	ALBARET, 1982
<i>Schilbe mystus</i>	F = 1,5 LS - 185,1	F = 207 P - 1 292	LÉVÊQUE et HERBINET, 1980
<i>Schilbe uranoscopus</i>	F = 528 LS - 98 770	F = 250 P - 7 475	MOK, 1975
Amphiliidae			
<i>Amphilius atesuensis</i>	F = 3,8 LS - 104	F = 40 P + 2	ALBARET, 1982
Mochokidae			
<i>Synodontis schall</i>		F = 201 P - 7 841	ALBARET, 1982
<i>Synodontis schall</i>		F = 174,9 P + 5 784	OFORI-DANSON, 1992
Cichlidae			
<i>Chromidotilapia guntheri</i>	F = 2,6 LS - 64	F = 3,4 P + 25	ALBARET, 1982
<i>Tilapia zillii</i>	F = 49 LS - 2 987	F = 28 P + 610	ALBARET, 1982
Mastacembilidae			
<i>Aethiomastac.</i> <i>nigromarginatus</i>	F = 8,4 LS - 1 468	F = 187 P + 67	ALBARET, 1982

► Les poissons qui transportent leurs œufs durant au moins une partie de la période embryonnaire ; chez les porteurs externes, les œufs sont portés à la surface du corps ou dans la bouche, ou encore dans des structures s'ouvrant sur l'extérieur ; chez les porteurs internes, les œufs sont fécondés et transportés à l'intérieur du corps.

TABLEAU XXII

Principales guildes de reproduction (d'après BALON, 1975).

PAS DE PROTECTION DES ŒUFS	• Ponte en milieu ouvert	
	Pondeurs pélagiques :	<i>Stolothrissa, Limnothrissa</i> <i>Lates, Ctenopoma muriei</i> <i>Opsaridium microlepis</i>
	Pondeurs sur graviers ou rochers :	
	• Ponte cachée	
	Poissons annuels :	<i>Nothobranchius</i>
GARDIENS	• Espèces utilisant ou aménageant des substrats	
	Pondeurs sur plantes :	<i>Polypterus</i>
	• Espèces construisant des nids	
	Nid en écume :	<i>Hepsetus odoe</i> <i>Ctenopoma ansorgei</i>
	Nid dans des trous :	Nombreux Cichlidae Quelques Mormyridae
	Nid sur le sable :	<i>Tilapia zillii</i>
	Nid de végétation :	<i>Gymnarchus niloticus</i> <i>Heterotis niloticus</i>
PORTEURS	• Porteurs externes	
	Incubateurs buccaux :	<i>Oreochromis</i> spp. <i>Sarotherodon</i> spp Haplochrominae
	Incubation dans une poche :	<i>Syngnathus</i>
	• Porteurs internes	

Chaque section étho-écologique comprend différentes guildes de reproduction dont nous ne donnerons ici que quelques exemples (tabl. XXII). Ces guildes sont basées sur la combinaison de critères morphologiques, comportementaux et écologiques.

Une estimation de la proportion des différentes guildes éco-éthologiques dans les eaux continentales africaines met en évidence un nombre beaucoup plus important de gardiens et de porteurs dans les grands lacs d'Afrique de l'Est, qui sont caractérisés par des régimes physico-chimiques relativement prévisibles. Au contraire, on trouve un grand pourcentage d'espèces qui ne s'occupent pas de leurs œufs dans les rivières et les zones humides ayant des régimes moins prévisibles (BRUTON et MERRON, 1990).

Pour compléter les guildes de reproduction, il convient de prendre en compte également la fréquence des pontes et la (ou les) période(s) durant laquelle la ponte a lieu. Celle-ci intervient généralement au moment où les conditions environnementales sont en principe les plus favorables à la survie des œufs et des larves, et beaucoup d'espèces ont un cycle saisonnier de reproduction. Il est possible cependant de distinguer plusieurs options dans le comportement de ponte (tabl. XXIII).

Un comportement très peu répandu est celui du « big bang » (LOWE-McCONNELL, 1987) qui consiste, comme les anguilles, à se reproduire une seule fois dans sa vie puis à mourir.

Plusieurs espèces, en revanche, ont une seule et courte période de reproduction chaque année. C'est le cas pour beaucoup d'espèces fluviales qui effectuent des migrations de reproduction et pondent au début ou pendant la crue, lorsque les conditions sont optimales pour les juvéniles qui peuvent alors

Les poissons des eaux continentales africaines

TABEAU XXIII

Principaux types de comportement reproducteur des poissons africains (adapté de LOWE-McCONNELL, 1987).

Type de fécondité	Saisonnalité	Exemples	Comportement migratoire Soins parentaux
« Big-bang »	Une seule fois dans la vie	<i>Anguilla</i>	Très longue migration, pas de soins aux jeunes
Ponte unique	En général au moment de la crue	<i>Alestes</i> <i>Labeo</i> <i>Schilbe</i> Certains <i>Brycinus</i>	Migration anadrome, ponte en pleine eau, pas de soins aux jeunes
	Saison étalée	Certains <i>Brycinus</i> <i>Lates</i>	Mouvements locaux, œufs pélagiques, pas de soins aux jeunes
Pontes fractionnées		Certains <i>Cyprinidae</i> <i>Clarias</i> <i>Protopterus</i> <i>Heterotis</i>	Nids sur le fond, garde des œufs
	Durant la crue	<i>Gymnarchus</i> <i>Hepsetus</i> Anabantidae	Nid flottant de végétation Nid flottant d'écume
Pontes multiples	Parfois toute l'année	<i>Tilapia</i>	Nids et comportements parentaux
	Parfois aux hautes eaux	<i>Sarotherodon</i>	Incubateurs buccaux
	Pendant la mise en eau des mares	<i>Nothobranchius</i>	Espèce annuelle, œufs avec diapause

trouver abri et nourriture dans les plaines inondées. Cette stratégie de type périodique présente cependant des risques liés à la variabilité climatique et à celle des crues qui rendent difficile une bonne prévision de la période optimale de reproduction. Mais les espèces impliquées pondent le plus souvent un très grand nombre d'œufs et ont une longévité suffisante pour se reproduire plusieurs années de suite, ce qui atténue les conséquences des aléas climatiques sur le recrutement.

Pour d'autres espèces, la saison de reproduction est plus étalée dans l'année, que les individus d'une même espèce n'arrivent pas à maturité au même moment, ou que les œufs soient pondus par lots à intervalles plus ou moins réguliers. Cette stratégie tend à réduire les risques d'une ponte unique qui interviendrait durant une période peu favorable, et favorise plutôt les espèces à vie courte.

D'autres espèces enfin pondent pratiquement toute l'année. Ces espèces à pontes multiples pratiquent, pour la plupart, des soins parentaux comme les Cichlidae. Si un cycle complet de reproduction ne peut se faire en 24 heures, certaines phases suivent en revanche un cycle journalier. La ponte en particulier peut avoir lieu à certaines heures, ainsi qu'on a pu l'observer chez de nombreux poissons, comme *B. macrolepidotus* qui semble se reproduire à la nuit tombante (PAUGY, 1982 a).

Les Cichlidae appartenant aux genres *Tropheus* et *Simochromis*, qui vivent dans les mêmes habitats du lac Tanganyika (entre les rochers à quelques mètres de profondeur) et se nourrissent des Aufwuchs, ne pondent pas à la

FRÉQUENCES DE PONTES CHEZ LES CICHLIDAE

Dans les lagunes de Côte-d'Ivoire, où les deux espèces se reproduisent sans interruption toute l'année, l'intervalle entre deux pontes est d'environ deux semaines chez *Sarotherodon melanotheron*, et d'environ trois semaines chez *Tilapia guineensis*. Toutefois, la fréquence de ponte semble être parfois moins régulière chez *T. guineensis* qui peut rester près de quatre mois sans pondre. En ce qui concerne ces deux espèces, les fréquences données sont des moyennes qu'il convient de moduler, car la fréquence relative varie selon les saisons, comme le montre la figure 53, où l'on voit bien qu'un minimum est atteint, chez les deux espèces, durant la saison des pluies, c'est-à-dire en juin-juillet. (D'après LEGENDRE et ÉCOUTIN, 1989)

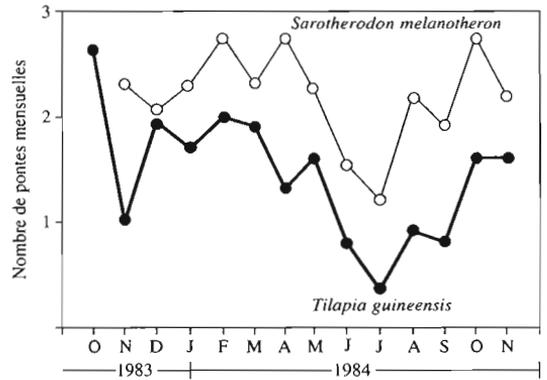


FIGURE 53

Fréquences de ponte : changements saisonniers chez *Sarotherodon melanotheron* et chez *Tilapia guineensis* (redessiné d'après LEGENDRE et ÉCOUTIN, 1989).

même heure de la journée. Les premiers pondent tôt le matin, alors que les seconds pondent durant la période d'éclaircissement (NELISSEN, 1977). Des différences dans les rythmes de l'activité de ponte peuvent contribuer à limiter la compétition interspécifique.

Chez le Cyprinodontidae *Nothobranchius guentheri*, le comportement reproducteur suit un cycle journalier (HAAS, 1976 b). L'activité reproductrice est faible très tôt le matin mais s'accroît 2,5 heures après l'aube et atteint un maximum 6 heures après l'aube pour décroître ensuite.

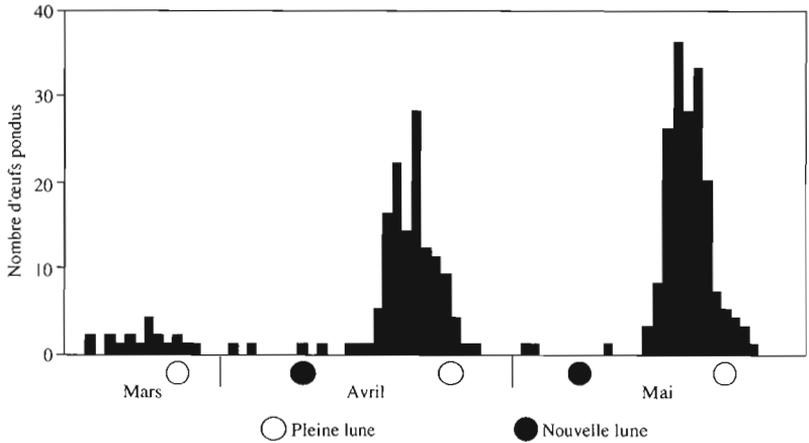
On a également mis en évidence l'existence de cycles lunaires dans le comportement reproducteur de certaines espèces de poissons. La proportion de femelles prêtes à pondre est plus importante chez les *Oreochromis niloticus* du lac Victoria durant la pleine lune que durant la nouvelle lune (OKORIE, 1973). Dans la rivière Ethiop au Nigeria, dont les eaux sont particulièrement claires, il y a une nette synchronisation des pontes de *Tilapia mariae* avec le cycle lunaire puisque 85 % des pontes ont lieu durant le dernier quartier du cycle lunaire, c'est-à-dire entre 0 et 6 jours avant chaque pleine lune (fig. 54). La ponte avant la pleine lune pourrait contribuer à améliorer la survie des larves du fait d'une meilleure efficacité de la garde des parents durant les nuits de pleine lune (SCHWANCK, 1987).

SYNCHRONISATION ENTRE LA REPRODUCTION ET LES CHANGEMENTS DE L'ENVIRONNEMENT

La reproduction chez les poissons est un phénomène cyclique, synchronisé pour beaucoup d'espèces avec les fluctuations saisonnières de l'environnement qui ont un impact sur la physiologie des poissons, dans la mesure où elles stimulent ou inhibent certains stades de la gamétogenèse ou de la ponte. Celles-ci sont contrôlées par des processus endocriniens qui dépendent de

FIGURE 54

Nombre de pontes journalières en fonction des changements de lune chez *Tilapia mariae* (d'après SCHWANCK, 1987).



facteurs du milieu tels que la température, la photopériode, les pluies, etc. Chaque espèce ou groupe d'espèces peut réagir de manière différente aux facteurs de l'environnement qui affectent ses rythmes physiologiques.

Cette synchronisation entre le cycle reproducteur et les changements prévisibles de l'environnement est un processus adaptatif : au cours de leur évolution, les poissons ont adapté leur cycle sexuel de manière à se reproduire durant les périodes les plus favorables à la survie des œufs. Comment les poissons font-ils pour programmer leur cycle de reproduction ? Quels sont les facteurs responsables de la maturation des gonades, de telle sorte que les espèces soient prêtes à pondre lorsque les conditions sont favorables à la survie des œufs et des larves, ce qui leur confère un avantage sélectif ? On est encore loin de connaître les réponses à ces questions, même si l'on soupçonne certains facteurs écologiques de jouer un rôle important, car la reproduction est un phénomène complexe dans lequel plusieurs facteurs abiotiques sont concernés. Il est probable que la chronologie du cycle de reproduction soit en réalité un compromis entre des stimuli de différentes origines. Ainsi, le cycle de la gamétogenèse doit démarrer plusieurs mois avant la saison de ponte, quand les conditions ne sont pas encore favorables à la survie des jeunes. Quoi qu'il en soit, la synchronisation du cycle de reproduction avec les changements de l'environnement confère aux espèces un avantage adaptatif.

Espèces à ponte unique

Divers travaux ont essayé de préciser quels facteurs du milieu étaient impliqués dans le déclenchement de la maturation ainsi que dans le déclenchement de la ponte.

Ainsi, BÉNECH et OUATTARA (1990) ont étudié dans le bassin du Niger le rôle de divers facteurs du milieu dans la croissance ovarienne de *Brycinus leuciscus* en comparant le cycle de reproduction sous des conditions naturelles différentes (crue décalée) entre les sites de Mopti et de Niamey. À Mopti, la gamétogenèse débute au cours de la vingtième semaine en même temps que les

changements climatiques induits par les déplacements du front intertropical. La même chose se produit à Niamey au cours de la vingt-deuxième semaine. Dans les deux stations, le début du développement des gonades intervient après que la température de l'eau a atteint un maximum (29 °C) au cours de la dix-neuvième semaine et que la conductivité des eaux a cessé d'augmenter en raison de l'apparition des premières pluies. L'indice gonado-somatique atteint un maximum au cours de la trentième semaine à Mopti, et la ponte intervient alors pour se poursuivre jusqu'à la trente-neuvième semaine. À Niamey, en revanche, la croissance ovarienne paraît interrompue dès la vingt-deuxième semaine, puis reprend six à neuf semaines plus tard pour atteindre un maximum durant la trente-cinquième semaine et la ponte s'étend ensuite jusqu'à la quarante-cinquième semaine. Dans les deux stations, le développement des gonades coïncide avec la diminution de la conductivité après une période de réchauffement des eaux et le début de la crue. La ponte intervient lors de la montée des eaux, quelques semaines avant le maximum de crue. Il est cependant difficile d'établir avec précision quel est le facteur responsable du déclenchement des divers processus de la reproduction.

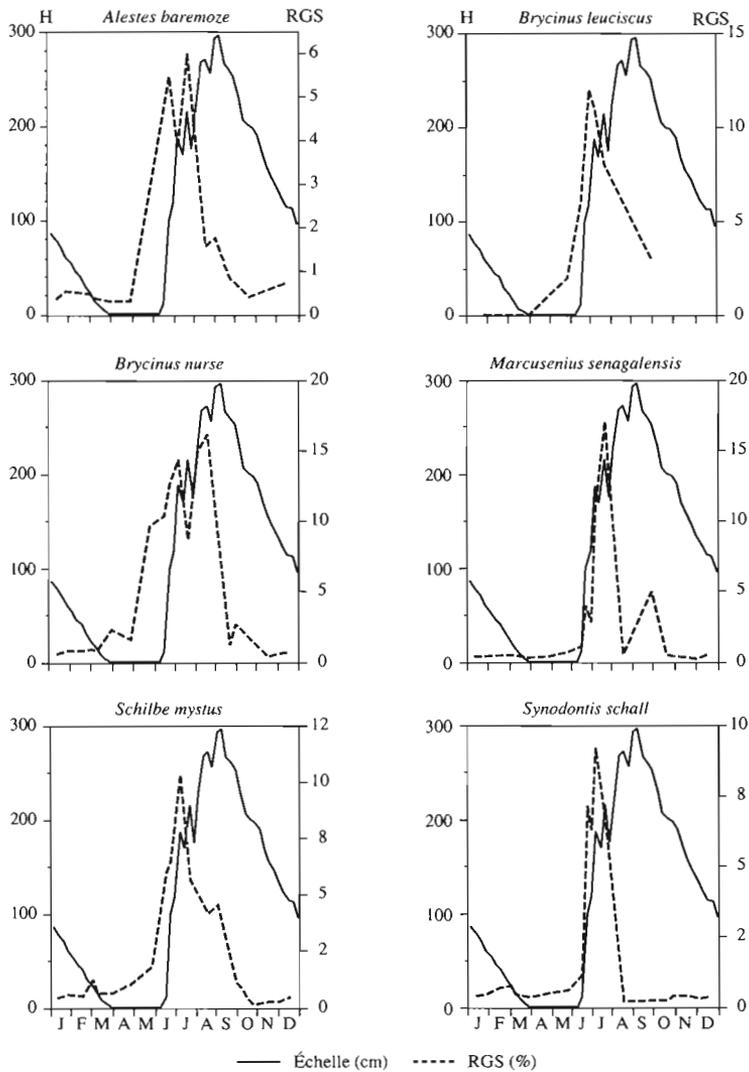
En aquarium, KIRSHBAUM (1984) a provoqué la maturation des gonades de Mormyridae en diminuant la conductivité de l'eau, en simulant la pluie, et en faisant monter le niveau de l'eau, autant de facteurs identiques à ceux qui semblent en cause pour *B. leuciscus*.

Quels sont les stimuli qui provoquent la ponte ? Dans les grands fleuves tropicaux, le régime hydrologique (ou plus exactement l'ensemble des conditions climatiques qui prévalent au début de la crue) paraît constituer le principal régulateur de la reproduction. Pour beaucoup d'espèces, la ponte coïncide avec la crue et peut avoir lieu du début de la crue jusqu'à son maximum, mais plus rarement durant la décrue. Ainsi, la plupart des espèces présentes dans le Baoulé (cours supérieur du Sénégal) se reproduisent avant la crue (fig. 55), ce phénomène ayant été mis en évidence pour de nombreuses espèces dans divers milieux (BÉNECH et QUENSIÈRE, 1985 ; MUNRO, 1990).

Cependant, il n'y a pas toujours synchronisation de la reproduction avec la crue, ce qui laisse parfois planer un doute sur le rôle réel de ce facteur. Ainsi, dans le delta de l'Okavango, la crue se produit en saison sèche durant les mois d'hiver, car l'onde de crue met un certain temps à se propager depuis le sud de l'Angola via la rivière Okavango. Dans ces conditions, *Hepsetus odoe* pond en été, avec un maximum d'activité quand les eaux sont basses (MERRON *et al.*, 1990), ce qui paraît indiquer que la crue n'est pas le stimulus le plus important pour déclencher la ponte chez cette espèce. Une situation comparable existe dans le lac Tchad où la crue du lac n'intervient qu'en hiver (décembre-janvier), plusieurs mois après le maximum de crue du Chari (septembre). Pourtant, la reproduction de beaucoup d'espèces a lieu pendant la saison des pluies (juillet-août) qui fait immédiatement suite à la saison chaude (BÉNECH et QUENSIÈRE, 1985). Des exceptions à cette tendance existent cependant, comme chez les *Brycinus macrolepidotus* et les *Hydrocynus forskalii* des bassins « sahélo-soudaniens » situés sous les mêmes latitudes. Elle est par ailleurs toujours de rigueur chez de nombreuses espèces équatoriales qui présentent individuellement une ponte annuelle unique, mais qui n'ont pas de période

FIGURE 55

Période de reproduction de quelques espèces du haut Sénégal (Baoulé au Mali) déterminée d'après l'évolution du rapport gonado-somatique (d'après PAUGY, non publié).



précise de frai lorsque l'on considère l'ensemble de la population. *Brycinus imberi* (fig. 56) et *B. longipinnis* des bassins de Côte-d'Ivoire montrent un tel mode (PAUGY, 1980 a, 1982 b).

Espèces à pontes multiples

Pour les espèces qui ont une période de reproduction étalée dans le temps (ponte fractionnée ou ponte toute l'année), il est assez difficile de déterminer quels sont les facteurs influant sur le cycle reproducteur (JALABERT et ZOHAR, 1982). C'est le cas en particulier pour les Cichlidae qui ont théoriquement la capacité de se reproduire sans interruption dans les régions équatoriales, avec cependant une tendance à la saisonnalité en fonction de la latitude. Dans la lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire), les tilapias lagunaires (*Sarotherodon melanotheron* et *Tilapia guineen-*

sis) se reproduisent toute l'année sans qu'il soit possible de mettre en évidence une variation saisonnière dans l'intensité de l'activité sexuelle (LEGENDRE et ÉCOUTIN, 1989). Une forte proportion de poissons en maturation est observée toute l'année. Cependant, dans les populations maintenues en enclos dans la lagune, l'activité sexuelle de *S. melanotheron* diminue significativement durant la saison des pluies, de juin à septembre (voir encadré « Fréquences de ponte chez les Cichlidae »). Il semble qu'un certain nombre d'observations montrent l'existence d'une saisonnalité de la reproduction en liaison avec l'abondance de la nourriture disponible. Chez la plupart des haplochromines zooplanctophages du lac Victoria, on trouve une petite proportion de femelles matures toute l'année, mais il existe un pic de l'activité reproductrice durant la saison sèche (juin-octobre), alors que la production planctonique est maximale en raison du mélange des eaux (GOLDSCHMIDT et WITTE, 1990). Cette situation est comparable à celle du lac Malawi où les zooplanctophages « uataka » pondent entre mars et juillet quand les eaux se mélangent (ILES, 1960).

On a pu mettre en évidence également, chez les Clupeidae pélagiques du lac Tanganyika, *Limnothrissa miodon* et *Stolothrissa tanganicae*, qui se reproduisent toute l'année, que la principale période de production de juvéniles coïncidait avec la période de développement maximal du plancton (COULTER, 1970). Il semble que la période de ponte maximale varie selon les régions du lac, en liaison avec la production de zooplancton (CHAPMAN et WELL, 1978).

Dans le lac Malawi, MARSH *et al.* (1986) ont constaté que dix espèces de Cichlidae, fréquentant les milieux rocheux et sexuellement actifs toute l'année, avaient un pic d'activité reproductrice au printemps (août-octobre) et un second au début de l'automne (février-mars), mais étaient moins actifs en période froide (mai-juin). Le pic du printemps coïncide avec un important développement algal, alors que celui de l'automne correspond à une grande biomasse d'algues épilithes.

Dans d'autres cas, il est difficile de donner une interprétation fondée sur la disponibilité de la nourriture. Ainsi, pour les trois tilapias endémiques du lac Malawi qui ont une période de reproduction bien définie (LOWE-McCONNELL, 1987), *Oreochromis saka* et *O. lidole* pondent dans les eaux peu profondes avant les pluies (octobre-novembre), à la période la plus chaude de l'année. En revanche, *O. squamipinnis* pond durant la saison des pluies (décembre-février) dans des eaux plus profondes.

Flexibilité de la saison de ponte

La saison de ponte d'une espèce peut changer si les conditions de milieu changent elles aussi. C'est le cas par exemple lorsqu'on construit un barrage sur une

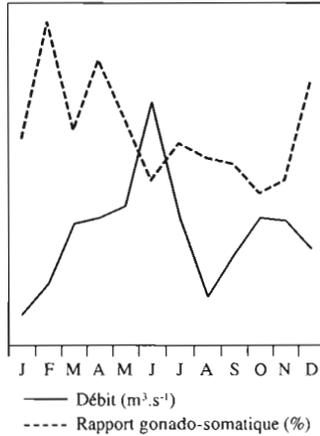


FIGURE 56

Reproduction continue des populations de *Brycinus imberi* de Côte-d'Ivoire déterminée d'après l'évolution du rapport gonado-somatique (d'après PAUGY, 1980 a).

NATURE DES SOINS PARENTAUX

Les soins parentaux pratiqués par les poissons

sont nombreux et de nature différente :

▶ la garde des œufs et des larves en chassant les congénères ou les autres espèces prédatrices ;

▶ la construction d'un nid et son entretien ;

▶ l'incubation des œufs

et des larves dans la bouche ou la cavité branchiale ;

▶ le transport des œufs d'un endroit à un autre, généralement avec la bouche ;

▶ le nettoyage des sites de ponte ;

▶ la ventilation des œufs à l'aide des nageoires pour assurer une meilleure oxygénation et ôter le sédiment qui se dépose.

rivière. Ainsi, le Clupeidae *Pellonula afzeluisi*, qui se reproduit en saison sèche dans la rivière Volta, pond toute l'année dans le lac Volta. De même, le Schilbeidae *Physailia pel-lucida*, qui pond après la saison des pluies dans les rivières, se reproduit également toute l'année dans le lac (REYNOLDS, 1974).

D'autres espèces présentent également des stratégies différentes selon les régions géographiques et donc en fonction des zones clima-

tiques. Ainsi, toutes les populations de *Brycinus imber* (Characidae) se reproduisent de façon synchrone durant la crue dans le Zambèze (régime tropical) (MARSHAL et VAN DER HEIDEN, 1977), alors que les communautés de Côte-d'Ivoire (régime équatorial ou subtropical) se reproduisent toute l'année sans concordance particulière avec le régime des crues (PAUGY, 1982 b). Qui plus est, les fécondités potentielles sont significativement différentes.

On note ainsi que les individus ivoiriens susceptibles de trouver au cours de l'année davantage de conditions favorables présentent individuellement une fécondité plus faible que les spécimens du Zambèze. Il existe donc une stratégie de reproduction adaptée aux conditions locales du milieu.

Stratégies adaptatives

Chez certaines espèces, on a pu constater que la taille des œufs était fonction de la taille des parents. Pour *Sarotherodon melanotheron*, par exemple, le poids moyen des œufs est de moins de 5 mg pour les femelles pesant 50 g, alors qu'il atteint 20 mg pour des femelles de 200 g (PETERS, 1963). Une relation significative entre taille des femelles et taille des œufs a également été observée chez des haplochromines du lac Victoria (GOLDSCHMIDT et WITTE, 1990).

Chez une même espèce, et pour des individus de taille identique, le nombre et la taille des ovocytes peuvent également varier. PETERS (1963) a montré par exemple, en laboratoire, qu'une femelle de *S. melanotheron* peut produire un grand nombre de petits œufs ou un petit nombre de grands œufs. Dans les lagunes de Côte-d'Ivoire, on a également constaté, pour des femelles de 180-220 mm, que le poids moyen des ovocytes était de 28 mg en lagune ($F = 329$ œufs par ponte et par femelle), de 15 à 18 mg dans des acadjas enclos ($F =$ environ 500 œufs), et seulement de 12 g dans des enclos en élevage intensif ($F = 726$ œufs) (LEGENDRE et ÉCOUTIN, 1989). Cependant, quelle que soit la tactique de ponte, le poids relatif du matériel gonadique par rapport au poids du corps reste le même, ce qui suggère que la quantité de matériel élaborée au cours du cycle de reproduction est une constante spécifique.

La remarquable plasticité de la reproduction de *S. melanotheron* en fonction des conditions de l'environnement est une illustration des stratégies adapta-

INCUBATION CHEZ LES CICHLIDAE

Pondeurs sur substrat

Les œufs adhésifs sont déposés sur une surface dure, fertilisés, et éclosent après quelques jours durant lesquels les deux parents assurent en général une garde vigilante. Les œufs sont plus petits mais relativement plus nombreux que chez les incubateurs buccaux.

Les jeunes larves après l'éclosion sont cachées dans un trou ou dans la végétation. Lorsque ces larves peuvent nager librement, elles restent en groupe près du substrat, sous la surveillance des parents.

Incubateurs buccaux

On distingue trois grandes catégories. L'incubation maternelle est le système le plus fréquent. La ponte a lieu sur un substrat souvent préparé par le mâle, et les œufs non adhésifs, pondus seuls ou par petits groupes, sont pris rapidement en bouche par la femelle. Le mâle dépose son sperme quand la femelle ramasse les œufs ou les fertilise dans la bouche. La femelle va ensuite incuber les œufs jusqu'à ce qu'ils soient entièrement indépendants. Dans certains cas, la femelle les abandonne périodiquement pour se nourrir puis les reprend dans la bouche. Ce type de comportement a été observé chez de nombreux

Cichlidae des lacs d'Afrique de l'Est.

L'incubation paternelle est pratiquée par quelques espèces seulement. C'est le cas pour *Sarotherodon melanotheron*.

L'incubation biparentale, c'est-à-dire l'incubation orale par les deux parents de la ponte jusqu'à l'indépendance des jeunes, est également un cas rare chez les Cichlidae. Elle a été observée chez *Sarotherodon galilaeus*.

Il existe bien entendu de nombreuses variantes pour chacun de ces types d'incubation buccale.

Le nombre d'œufs qui peut être incubé dépend de la taille de la cavité buccale.

Pour *S. melanotheron*, incubateur paternel, le nombre d'œufs qui peut être incubé par rapport au nombre d'œufs pondus dépend de la taille du mâle par rapport à celle de la femelle.

On a montré en effet que le volume de la cavité buccale du mâle augmentait plus vite avec la taille du mâle que la taille de la ponte avec celle de la femelle (LEGENDRE et L., 1996).

Par conséquent, les petits mâles ne peuvent pas incuber tous les œufs pondus par une femelle de même taille car ils occuperaient 90 % de la cavité buccale. Le succès de l'incubation est donc plus efficace quand les femelles s'apparient avec des mâles qui sont plus grands qu'elles.

tives qui peuvent être développées par les Cichlidae, mais on ignore pour l'instant quels sont les facteurs en cause.

Soins parentaux

On appelle soins parentaux toute aide qui est apportée par les parents et qui a pour but d'assurer une meilleure survie de l'œuf après sa fécondation. Cette aide peut aller de la construction de nids jusqu'à la garde des œufs et des alevins, y compris la ventilation des œufs pour assurer leur oxygénation ou enlever les limons.

On rencontre une forme ou une autre de soins parentaux chez seulement 22 % des familles de Téléostéens (BLUMER, 1982), et surtout chez les familles représentées en eau douce. Les soins sont plus souvent apportés par le mâle (11 % des familles de Téléostéens) que par les femelles (7 % des familles), alors que les soins biparentaux sont observés dans 4 % des familles (SARGENT et GROSS, 1986). On a suggéré que l'exercice de soins parentaux s'est développé chez les poissons occupant des milieux caractérisés par leur imprédictibilité spatiale et temporelle (WOOTTON, 1990), dans la mesure où ces pratiques contribuent à réduire les dangers résultant de l'imprédictibilité, mais cette théorie mériterait d'être vérifiée par des observations. La fonction prin-

REPRODUCTION D'UN INCUBATEUR BUCCAL BIPARENTAL

Xenotilapia spiloptera est un Cichlidae endémique du lac Tanganyika qui pratique l'incubation buccale biparentale (KÖNINGS, 1992). L'espèce forme des bancs mais, à l'approche de la saison de reproduction, chaque banc se sépare en plusieurs couples qui gagnent un habitat rocheux. Le couple s'établit par une cour répétée du mâle et de la femelle, et s'installe sur un petit territoire d'environ 30 cm de diamètre qu'il défend contre les congénères. Quelques jours avant la ponte, on peut observer une augmentation notable d'une cour mutuelle et un léger changement dans le patron de coloration. Au moment de la ponte, la femelle nettoie le site et dépose quelques œufs. Le mâle, qui attend habituellement derrière elle à 3 cm au-dessus du substrat, vient alors se mettre sur les œufs et les fertilise. La femelle attend que le mâle s'en aille puis prend les œufs fertilisés en bouche. Après une courte pause durant laquelle le mâle chasse les intrus

du territoire, la femelle descend de nouveau vers le substrat, attend que le mâle prenne position derrière elle et pond une nouvelle série d'œufs. La ponte peut comporter 40 œufs, mais il semble que la quantité dépende de la capacité buccale de la femelle. Les neuf ou douze premiers jours après la ponte, la femelle incube les embryons et s'abstient de manger. Après cette période, les larves sont transférées dans la bouche du mâle qui procède à l'incubation durant dix autres jours. Lorsque l'incubation arrive à terme, le mâle relâche le frai dans le territoire défendu par les deux parents. Les premiers jours, les alevins peuvent trouver refuge dans la bouche du mâle, mais ils restent généralement sur le substrat et se promènent à l'intérieur du territoire. Les alevins mesurent environ 1,5 cm au moment où ils sont relâchés et il faudra deux ans pour qu'ils parviennent à la taille adulte de 10 cm.

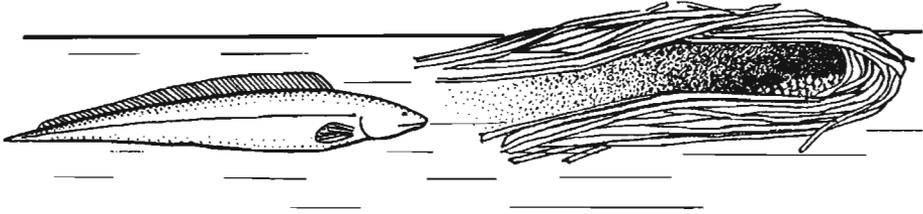
La principale des soins parentaux est de protéger les jeunes des prédateurs, et une grande variété de comportements existe actuellement chez les pondeurs sur substrat et les incubateurs buccaux.

On distingue en effet les pondeurs sur substrat, qui maintiennent leur ponte sur ou près d'un substrat et assurent la garde des jeunes jusqu'à ce qu'ils deviennent indépendants, et les incubateurs buccaux qui transportent leurs jeunes dans la bouche depuis la ponte jusqu'à ce qu'ils deviennent eux aussi indépendants. Il y a des incubateurs paternels, maternels, ou biparentaux.

Le nombre d'œufs qui peuvent être incubés dans la bouche est variable selon les espèces et la taille des individus. Chez *Oreochromis macrochir*, les femelles de 300-350 mm LS incubent jusqu'à 800 œufs (MARSHALL, 1979). Des valeurs similaires ont été observées chez *S. melanotheron*, incubateur paternel (LEGENDRE et ÉCOUTIN, 1989).

La pratique de soins parentaux est assez répandue chez les poissons africains (BLUMER, 1982) et notamment dans la famille des Cichlidae (KEENLEYSIDE, 1991 b). Beaucoup d'espèces de Cichlidae incubateurs sur substrat ont une grande distribution dans le nord et l'ouest de l'Afrique, et plusieurs espèces sont également présentes dans le lac Tanganyika, alors que la majorité des espèces de Cichlidae incubateurs buccaux (plus de 70 % des Cichlidae) est limitée aux grands lacs d'Afrique de l'Est.

Il y a quelques exceptions comme *Oreochromis* et *Sarotherodon*. L'incubateur buccal paternel *S. melanotheron* est une espèce commune dans toutes les eaux saumâtres de la côte ouest africaine, alors que l'incubateur buccal biparental *S. galilaeus* est largement distribué dans le nord de l'Afrique tropicale (voir l'encadré « Les poissons "coucou" » p. 218).

GYMNARCHUS NILOTICUS FAIT SON NID

G*ymnarchus niloticus* ne se rencontre que dans la zone nilo-soudanienne. Il peut atteindre 1,60 m de longueur et ses œufs sphériques et jaune pâle sont très gros (9 à 10 mm de diamètre).

Dans la plaine d'inondation du Niger, au moment de la crue, le gymnarque construit son nid dans les prairies flottantes de graminées, le bourgou (*Echinochloa stagnina*), immergé sous 1,5 à 2 m de fond. Le nid est formé de tiges de bourgou de 2 à 3 m de long, sectionnées à la base et repliées les unes sur les autres, délimitant une cavité d'environ 50 cm de long sur 20 cm de large.

L'ensemble est en quelque sorte un sac flottant

qui mesure environ 150 cm sur 80 cm et flotte à la surface de l'eau.

Les géniteurs accèdent au nid par un tunnel pour y déposer environ un millier d'œufs.

L'éclosion aurait lieu au bout de 5 jours et les jeunes quittent le nid au bout de 18 jours lorsque le sac vitellin est complètement résorbé.

À la sortie de l'œuf, les alevins ont des filaments branchiaux qui dépassent à l'extérieur de la cavité branchiale, mais ils se résorbent assez vite.

Les parents ne s'éloignent jamais beaucoup du nid afin de le protéger contre les autres poissons, notamment les polyptères qui semblent apprécier les œufs de gymnarque (DAGET, 1952).

LES POISSONS FONT LEUR NID

Une forme de protection des œufs et des larves consiste à les placer dans un nid qui peut être gardé ou non par les parents, et il existe une grande variété de nids chez les poissons. Certains sont des dépressions aménagées (cas d'*Heterotis niloticus*), ou se présentent sous forme de terriers comme le nid de *Protopterus annectens*; les nids flottants sont une forme assez répandue dans les milieux où existent des risques d'anoxie. C'est le cas pour les nids de *Gymnarchus niloticus* fabriqués à partir de plantes et des nids de Mormyridae construits également en utilisant du matériel végétal. Chez *Pollimyrus petricolus*, espèce endémique du Niger, les mâles gardent activement le nid fabriqué avec des tiges et des racines en décomposition d'*Echinochloa stagnina*, qui permettent le développement de micro-invertébrés servant de nourriture aux jeunes. Des nids flottants en écume sont également construits par *Hepsetus odoe*.

**ORIGINE ET ÉVOLUTION
DU COMPORTEMENT PARENTAL**

Les poissons qui n'apportent pas de soins parentaux pondent un grand nombre de petits œufs qui sont dispersés dans le milieu pélagique. C'est le cas pour de nombreuses espèces appartenant aux familles des Clupeidae, des Characidae, des Cypriniformes, etc. Dans les eaux courantes, ces œufs dérivent vers l'aval et les larves colonisent les annexes fluviales où elles trouvent

LE NID D'*HETEROTIS NILOTICUS*

Les nids d'*Heterotis niloticus* sont construits dans la végétation herbacée. Ils sont comparables à de petites cuvettes mesurant environ 1,2 m de diamètre, le centre légèrement excavé étant situé à environ 30 cm de profondeur. Le fond est nu et généralement bien aplati. Les bords compacts ont 20 cm d'épaisseur au sommet et dépassent légèrement de l'eau. Ils sont construits avec les tiges des plantes qui ont été ôtées du centre du nid. Les parents restent à proximité du nid lorsque les œufs sont pondus.

Les œufs sont assez petits (2,5 mm de diamètre) et de couleur orange. Ils éclosent environ deux jours après la ponte. Les alevins ont de longs filaments branchiaux, de couleur rouge foncé, qui se prolongent à l'extérieur de l'opercule. Ils forment rapidement un essaim d'environ 30 cm de diamètre occupant le centre du nid. Le cinquième ou le sixième jour, les alevins quittent le nid, toujours en essaim dense, et sous la protection des parents (SVENSSON, 1933).

abri et nourriture. Il y a peu de chances que les œufs pélagiques subissent des conditions anoxiques, mais ils sont soumis à une forte prédation. Ce mode de reproduction pourrait représenter les conditions ancestrales : en favorisant la dispersion, on augmente les chances de survie dans un environnement instable.

Le mode de reproduction par dispersion ne favorise pas l'apparition de soins parentaux, et il est possible qu'au cours de l'évolution certaines espèces aient trouvé avantage à reconnaître et à sélectionner des sites favorables pour la ponte. Cela est particulièrement vrai pour les habitats d'eau douce qui présentent une forte hétérogénéité spatiale et temporelle et dont tous les biotopes ne sont pas également favorables au développement des œufs. En réalité, beaucoup d'espèces qui ne pratiquent pas les soins parentaux ne déposent pas leurs œufs au hasard, mais parmi les plantes, dans les graviers, dans des trous, etc.

Une fois l'habitat favorable identifié et régulièrement utilisé, il peut y avoir eu un avantage adaptatif à y séjourner, ce qui est l'étape déterminante vers l'apparition d'un comportement territorial et d'un comportement de préparation et de défense des sites afin de monopoliser ceux qui sont les plus favorables à la reproduction.

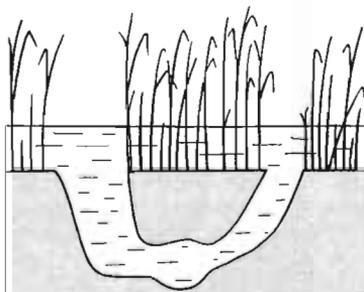
L'incubation sur substrat, que l'on rencontre parmi les espèces fluviales et lacustres, est considérée comme un comportement ancestral chez les Cichlidae. Leurs œufs très adhésifs, en comparaison avec les incubateurs buccaux, tendent à conforter l'hypothèse d'une origine plus ancienne sur le plan phylogénétique.

L'incubation buccale, en revanche, est plus spécialisée et d'origine plus récente. Elle dérive probablement d'un comportement ancestral d'incubateur sur substrat chez lequel la prise des œufs dans la bouche, pour les transporter par exemple d'un site à un autre, serait devenue une composante permanente du comportement reproducteur. L'avantage adaptatif est de mettre les embryons à l'abri des prédateurs et de limiter la compétition pour les sites de reproduction. On peut y voir également un moyen de se libérer de la dépendance d'un substrat pour se reproduire, quand l'espace benthique disponible est très recherché (BALON, 1978).

LE NID DE *PROTOPTERUS ANNECTENS*

Le protoptère creuse un nid dans le sol pour se reproduire. Les nids sont en général construits dans des zones peu profondes, couvertes de végétation herbacée. Le type le plus fréquent a la forme d'un tube en « U » avec deux entrées, dont l'une mesure 20 à 30 cm de diamètre et l'autre 10 à 15 cm seulement. Le nid a environ 40 cm de profondeur et le diamètre intérieur est identique à celui de l'ouverture la plus petite. Il comporte une chambre un peu plus large (20-30 cm de diamètre) qui contient les œufs et les larves. On note une certaine variabilité dans la forme des nids. Certains peuvent avoir trois ouvertures, alors que d'autres peuvent être creusés dans la berge et ne comporter qu'une seule ouverture. Le mâle assure la garde du nid jusqu'à ce que les alevins le quittent.

Il assure la ventilation de l'eau à l'intérieur du nid. On a observé qu'il pouvait y avoir des œufs de différentes tailles à l'intérieur du nid. Il est donc possible que le nid serve à plus d'une femelle ou, si ce n'est pas le cas, que la femelle ait une ponte fractionnée.



À l'origine, chez les incubateurs sur substrat, les soins parentaux étaient probablement apportés par les deux parents. L'incubation buccale a évolué de manière indépendante dans des groupes éloignés sur le plan phylogénique, comme les Ariidae, divers Anabantidae, des Osteoglossidae, des Cichlidae. Pour la grande majorité des Téléostéens, c'est le mâle qui le plus souvent pratique l'incubation buccale (BLUMER, 1982). Chez les Cichlidae, en revanche, c'est la femelle qui assume les soins, et cet investissement maternel paraît être une innovation de cette famille (STIASSNY et GERSTNER, 1992). La longue période de soins parentaux accordée aux jeunes après la ponte, telle qu'elle a été observée chez les Cichlidae, est aussi un phénomène inhabituel chez les poissons Téléostéens.

Un cas particulier est celui des espèces dont les parents placent les œufs dans des nids flottants faits de végétation ou de bulles (par exemple *Hepsetus odoe*). Ce comportement peut être interprété comme une adaptation au développement dans des eaux anoxiques (les œufs étant ainsi placés à l'interface eau/air mieux oxygénée) mais peut également être considéré comme une adaptation à un environnement fluctuant.