

Croissance et ontogénie



La croissance est l'un des processus les plus complexes de l'organisme. Sur le plan métabolique, une partie de l'énergie consommée va être utilisée pour accroître la masse pondérale, mais cette part d'énergie mobilisée pour fabriquer de la matière vivante dépend de l'âge des individus, de leur état physiologique, des conditions de leur environnement, etc.

Les premiers stades du développement

On connaît encore assez peu de chose sur les premiers stades du développement des poissons africains. Une revue de la bibliographie a montré qu'il y avait des informations disponibles pour seulement 18 des 74 familles recensées (CAMBRAY et TEUGELS, 1988).

BALON (1985, 1990) distingue deux grands types de trajectoires ontogéniques. Dans le modèle dit de développement indirect (*altricial*), les œufs sont généralement petits et produits en grand nombre. Ils donnent naissance à des jeunes larves incomplètement développées, de petite taille, avec seulement un faible volume de vitellus qui est insuffisant pour produire le phénotype définitif. Ces jeunes larves doivent donc se nourrir rapidement sur des particules de petite taille pour achever leur développement et sont très vulnérables durant cette période. Le Alestidae *Alestes baremoze* est un bon exemple de ce type de poisson (DURAND et LOUBENS, 1971) (fig. 66), ainsi que *Clarias gariepinus* (BRUTON, 1979 a) et *Heterobranchus longifilis*.

Dans le modèle de développement direct (*precocial*), les poissons produisent au contraire un nombre restreint d'œufs de grande taille avec une grande quantité de vitellus qui permet le développement de l'embryon jusqu'à un stade avancé. La période larvaire est ainsi réduite ou supprimée, et les juvéniles déjà bien formés, et donc moins vulnérables, lorsqu'ils entament leur recherche de nourriture exogène. *Labeotropheus*, un Cichlidae incubateur buccal du lac Malawi, est un bon exemple de ce type de poisson qui libère un juvénile de grande taille (14 % de celle de l'adulte), 31 jours seulement après la fertilisation (BALON, 1977). *Cyphotilapia frontosa* est l'illustration d'un style encore plus avancé car l'alimentation exogène débute chez les embryons, alors qu'ils sont dans la cavité buccale et qu'ils possèdent encore une réserve vitelline (BALON, 1985).

Il y a bien entendu des modes intermédiaires entre les deux styles principaux discutés ci-dessus. Le cas de *Pollimyrus isidori* (tabl. XXIII) en est une illustration.

Estimation de la croissance

La croissance peut être estimée par les changements en taille ou en biomasse dans un intervalle de temps déterminé. Elle correspond à la part d'énergie assimilée par l'organisme qui n'est pas utilisée pour la maintenance du métabolisme.

Il existe une vaste littérature sur les méthodes d'estimation de la croissance et un consensus selon lequel la détermination de l'âge des poissons tropicaux n'est pas un exercice facile. Les marques sur les structures osseuses sont plus difficiles à lire et à interpréter que chez les poissons tempérés (MÉRONA *et al.*, 1988). Néanmoins, un certain nombre de travaux ont montré que des marques de croissance coïncidaient généralement avec une chute de température, celle-ci se produisant le plus souvent en période d'étiage. Dans certains cas, on a constaté également que les marques de croissance pouvaient être associées à la maturation des gonades qui fait suite généralement à une longue période de disette. La formation des marques sur les structures osseuses est donc le résultat de diverses perturbations physiologiques, et il est nécessaire de déterminer quelles sont les perturbations en cause pour chaque espèce étudiée.

La détermination de la croissance et celle de l'âge ont été considérées pendant longtemps comme des éléments indispensables aux modèles de dynamique des stocks exploités. Le résultat est qu'un grand nombre de courbes de croissance a été calculé pour les poissons africains (MÉRONA *et al.*, 1988), sans toutefois essayer de comprendre dans la plupart des cas quelles étaient les relations entre la croissance et d'autres paramètres biologiques. En conséquence, beaucoup de ces résultats sont d'un usage limité pour la connaissance de la biologie des espèces.

ONTOGÉNIE ET PRINCIPALES ÉTAPES DU DÉVELOPPEMENT

L'ontogénie est le processus de différenciation des différents stades de développement au cours de la vie de l'organisme.

On distingue généralement plusieurs périodes dans la vie d'un poisson (BALON, 1981, 1984, 1986) :

- ▶ la période embryonnaire qui commence avec la fertilisation et se caractérise par une nutrition exclusivement endogène à partir du vitellus de l'œuf ;
- ▶ la période larvaire qui débute avec le passage graduel mais rapide d'une alimentation endogène à une alimentation exogène ; cette période se caractérise par la présence d'organes larvaires temporaires ;
- ▶ la période juvénile qui débute lorsque les nageoires sont bien différenciées et que tous les organes temporaires ont été remplacés par des organes définitifs, et se termine avec la maturation des premiers gamètes ; c'est généralement une période de croissance rapide parfois caractérisée par une coloration spécifique ;
- ▶ la période adulte qui débute avec la maturation des premiers gamètes ; elle se caractérise par une diminution du taux de croissance somatique ;
- ▶ enfin, on distingue parfois une période de sénescence.

PREMIERS STADES DE DÉVELOPPEMENT DE *LABEOTROPHEUS* (d'après BALON, 1977)

Labeotropheus est un Cichlidae endémique du lac Malawi. Il pratique l'incubation buccale des œufs et des juvéniles.

Juste après la ponte, les œufs de forme ovale (3 mm de diamètre sur 4,4 mm de longueur) et au nombre de 30 à 50 sont immédiatement collectés dans la bouche par les femelles. Ils sont fertilisés dans la cavité buccale de la femelle qui est presque entièrement remplie par la ponte. Les œufs sont incubés pendant 6 jours avant d'éclore. Les alevins qui ont à la naissance un sac vitellin volumineux restent dans la cavité buccale où ils vont se développer et acquérir les principales structures morphologiques (squelette, nageoires, etc.). Le sac vitellin est résorbé 21-22 jours après la fertilisation mais les embryons ne quittent la cavité buccale de la femelle que le trente et unième jour. Ils sont alors bien formés et autonomes, de grande taille (environ 15 mm, soit 14 % de la taille de l'adulte), et ils commencent à rechercher de la nourriture exogène.

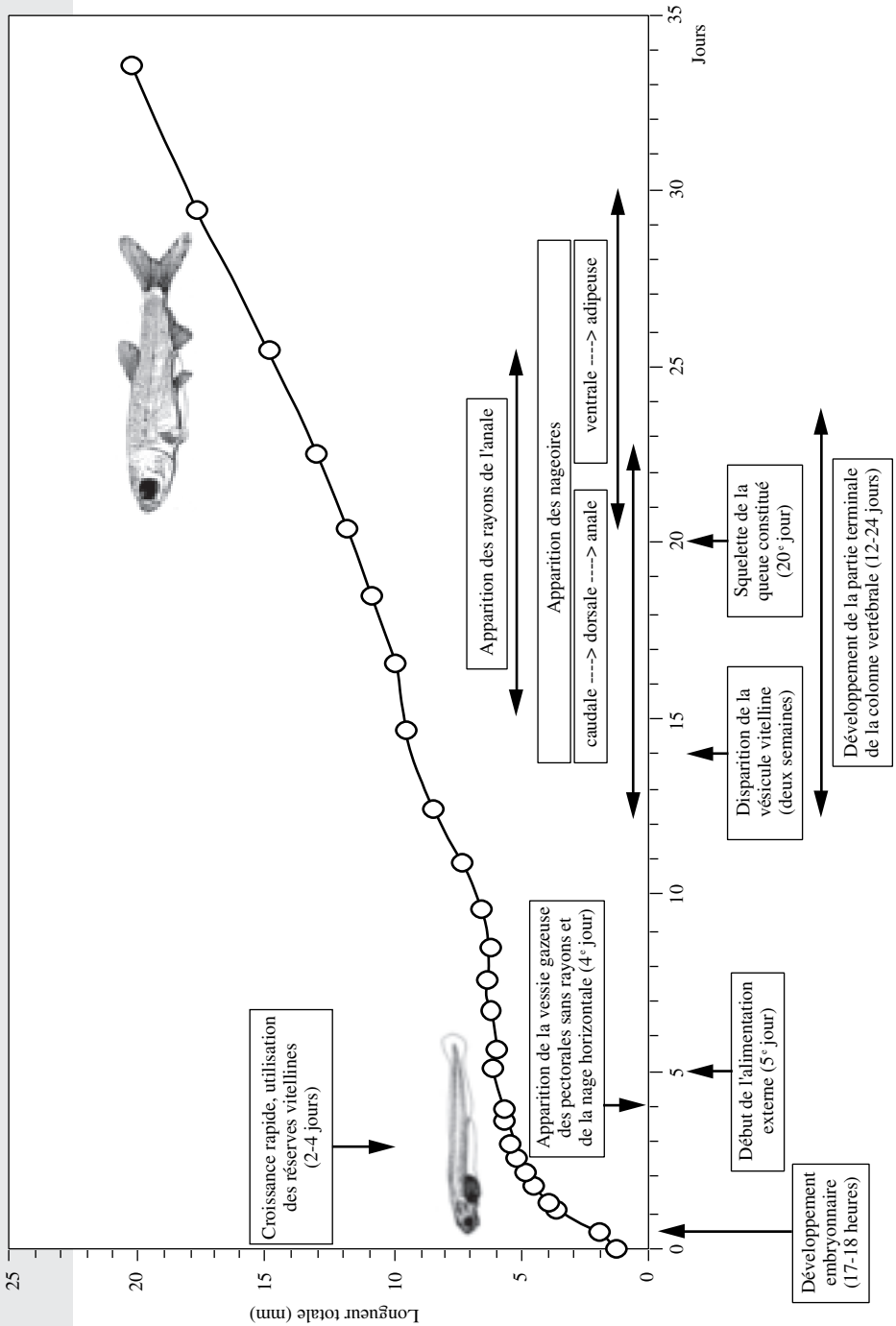


FIGURE 66

Premiers stades de développement d'*Alestes baremoze* du bassin tchadien (d'après DURAND et LOUBENS, 1970).

TABLEAU XXIII

Caractéristiques comparées du développement de quelques espèces de poissons africains.

	Développement indirect			Développement intermédiaire		Développement direct	
	<i>Alestes baremoze</i> DUR. et LOUB., 1971	<i>Barbus trevely.</i> CAMBRAY, 1985	<i>Clarias gariepi.</i> BRUTON, 1979 a	<i>Heterobr. longifilis</i>	<i>Pollimyrus isidori</i> KIRSHBAUM, 1987	<i>Labeotropheus trewavasae</i> BALON, 1977	<i>Cyphotilapia frontosa</i> BALON, 1985
Taille des œufs (mm)	1-1,3	1,5	1,6-1,9	1,5-1,8	2	3 x 4,3	5,6 x 4,0
Nombre d'œufs	x 10 000		x 10 000	x 100 000	120	30-50	
RGS	9 %		7-10 %	20-23 %			
Protection parentale	Non	Non		Non	Nid protégé (mâle)	Incub. bucc. (fem.)	Incub. bucc. (fem.)
Dvpt embryonnaire	< 1 jour	2,8 jours	1 jour	1 jour	3 à 4 jours	6 jours	5 jours
Nourriture exogène	5 jours	?	3-4 jours	3 jours	15 jours	25-30 jours	14 jours
Taille (mm)	6 mm	7 mm	6,2 mm	10 mm LT	8 mm	15 mm	15 mm
Résorption vés. vitel.	12 jours	11,5	3 jours	3-4 jours	14 jours	21 jours	
Taille (mm)	7 à 8	7,1	6,2		8	13-14	
Fin période larvaire	30 jours	50-60	14 jours ?		40 jours		Alimentation
Taille	17,5 mm	20 mm	12,1 mm		15 mm		cavité buccale
Libération juvénile						31 jours	54 jours
Taille						15 mm	23 mm LT

Modèles de croissance

La croissance annuelle peut être décrite par une courbe asymptotique, et le modèle le plus utilisé est celui de VON BERTALANFFY (1938). Il est fondé sur les principes bioénergétiques, avec l'hypothèse que le taux de croissance est égal à la différence entre le taux d'anabolisme et le taux de catabolisme. Le modèle de von Bertalanffy s'exprime par la relation :

$$L_t = L_\infty \{ 1 - e^{-K(t-t_0)} \}$$

où L_∞ est la taille asymptotique, L_t la taille du poisson à l'âge t , K une constante qui décrit le taux de changement en taille et t_0 le temps hypothétique auquel la taille est nulle.

De manière similaire, le poids d'un poisson au temps t est donné par la relation :

$$W_t = W_\infty \{ 1 - e^{-K(t-t_0)} \}.$$

Si le modèle de von Bertalanffy nous fournit une courbe bien lissée de la croissance annuelle, la croissance n'est pas cependant un processus continu. Il y a parfois de longues périodes de l'année durant lesquelles la croissance cesse ou est fortement réduite. En d'autres termes, la croissance peut avoir lieu durant des périodes assez courtes. Ainsi, 75 % de la croissance des jeunes *Oreochromis andersoni* et *O. macrochir* dans la rivière Kafue intervient durant les six semaines du maximum de crue (DUDLEY, 1972). Pendant la saison sèche, la croissance est très ralentie mais ne cesse pas (KAPETSKY, 1974).

WELCOMME et HAGBORG (1977) ont proposé un modèle de croissance pour les poissons fréquentant les zones d'inondation, qui prend en compte une croissance initiale rapide en longueur suivie par une période de croissance ralentie. Dans la formule $L_{t+t'} = L_t + G(e^{t'})$, les valeurs de L_t pour les années successives sont les mêmes que celles fournies par le modèle de von Bertalanffy, mais la croissance au cours de l'année est calculée pour chaque semaine. On obtient ainsi une courbe de croissance qui correspond mieux à la réalité biologique.

Croissance en longueur et croissance en poids ne sont pas toujours corrélées. La croissance en poids inclut en effet la constitution de réserves lipidiques, par exemple, ou la croissance des gonades, phénomènes qui ne se traduisent pas nécessairement par une augmentation de taille (tabl. XXIV).

Relations longueur-poids et coefficient de condition

La relation entre la longueur et le poids des poissons est de la forme :

$$\log P = \log a + b \log L$$

où P est le poids, L la longueur, a et b des constantes.

Quand la croissance est isométrique, c'est-à-dire quand la forme du poisson ne change pas avec la croissance, b est égal à 3. Une valeur inférieure à 3 signifie que la croissance en poids est inférieure à la croissance en taille, et inversement si b est supérieur à 3 (tabl. XXV).

TABLEAU XXIV

Quelques données sur la croissance des poissons africains extraites de MÉRONA *et al.* (1988).

S: sexe (m: mâle, f: femelle, t: sexes confondus);

L: longueur (LS: longueur standard; LF: longueur à la fourche); M: taille à la première maturation;

A: longévité moyenne (ans); TMM: taille maximale moyenne; TMO: taille maximale observée;

L_{∞} , K et t_0 : paramètres de l'équation de von Bertalanffy.

Espèces	Sexe	Localité	L	M	A	TMM	TMO	L_{∞}	K	t_0
<i>Mormyrus rume</i>	t	Niger-Benoué	LT	425	6,0	785		2 048	0,071	- 0,483
<i>Petrocephalus bovei</i>	t	Côte d'Ivoire	LS	65	2,5	95	110	99	1,104	- 0,203
<i>Hepsetus odoe</i>	m	Lac Liambezi	LF	200		305	370	307	1,712	- 0,237
<i>Hepsetus odoe</i>	f	Lac Liambezi	LF	250	5,0	413	470			
<i>Hydrocynus vittatus</i>	m	Lac Bangwéolo	LF	390	8,0	605		796	0,266	- 0,337
<i>Hydrocynus vittatus</i>	f	Lac Bangwéolo	LF	390	11,0	689		740	0,229	- 0,145
<i>Alestes baremoze</i>	m	Tchad	LS	180	5,0	231	285	252	0,696	- 0,243
<i>Alestes baremoze</i>	f	Tchad	LS	205	6,0	263	326	292	0,518	- 0,318
<i>Bagrus meridionalis</i>	m	Lac Malawi	LT	340	11,0	607	890	1 048	0,092	+ 0,017
<i>Bagrus meridionalis</i>	f	Lac Malawi	LT	360	17,0	832	970	1 092	0,091	+ 0,017
<i>Oreochromis niloticus</i>	t	Lac Mariut	LT		5,0	376		426	0,460	+ 0,541
<i>Tilapia zillii</i>	m	Niger	LT	200	6,0	300	320	310	0,531	+ 0,226
<i>Tilapia zillii</i>	f	Niger	LT		6,0	269		274	0,603	+ 0,252
<i>Lates niloticus</i>	f	Tchad	LS	24				953	0,191	- 0,749

TABLEAU XXV

Relations entre longueur et poids chez quelques espèces de poissons africains.

Valeurs des constantes a et b.

Familles Espèces	log a	b	Intervalle de taille (mm)	Géographie	Sources
Polypetridae					
<i>Polypterus senegalus</i>	4,556	2,760	375	Nil	HICKLEY et BAILEY, 1986
Mormyridae					
<i>Hyperopisus bebe</i>	5,972	3,370	400	Nil	HICKLEY et BAILEY, 1986
<i>Marcusenius furcidens</i>	4,459	2,785	75-225	Côte d'Ivoire	Non publié
<i>Marcusenius senegalensis</i>	4,951	3,040	75-205	Côte d'Ivoire	Non publié
<i>Marcusenius ussheri</i>	4,342	2,746	20-235	Côte d'Ivoire	Non publié
<i>Mormyrus cashive</i>	5,074	3,010	585	Nil	HICKLEY et BAILEY, 1986
<i>Mormyrus rume</i>	4,389	2,706	20-430	Côte d'Ivoire	Non publié
<i>Petrocephalus bovei</i>	4,533	2,907	30-120	Côte d'Ivoire	Non publié
Osteoglossidae					
<i>Heterotis niloticus</i>	4,973	3,030	880	Nil	HICKLEY et BAILEY, 1986
Hepsetidae					
<i>Hepsetus odoe</i>	5,460	3,258	90-290	Côte d'Ivoire	Non publié
Alestidae					
<i>Hydrocynus forskalii</i>	4,714	2,943	75-275	Côte d'Ivoire	Non publié
<i>Hydrocynus forskalii</i>	4,781	2,930	470	Nil	HICKLEY et BAILEY, 1986
<i>Alestes baremoze</i>	4,875	2,987	30-250	Côte d'Ivoire	Non publié
<i>Alestes dentex</i>	4,485	2,790	360	Nil	HICKLEY et BAILEY, 1986
<i>Brycinus nurse</i>	4,492	2,935	30-210	Côte d'Ivoire	Non publié
<i>Brycinus nurse</i>	4,464	2,900	155	Nil	HICKLEY et BAILEY, 1986
<i>Brycinus imberi</i>	4,616	3,031	28-153	Côte d'Ivoire	Non publié
<i>Brycinus macrolepidotus</i>	4,554	2,940	23-308	Côte d'Ivoire	Non publié
<i>Brycinus macrolepidotus</i>	4,513	2,880	315	Nil	HICKLEY et BAILEY, 1986
<i>Brycinus longipinnis</i>	4,792	3,115	42-104	Côte d'Ivoire	Non publié
<i>Micralestes acutidens</i>	4,628	2,960	48	Nil	HICKLEY et BAILEY, 1986
Citharinidae					
<i>Citharinus citharus</i>	4,357	2,910	310	Nil	HICKLEY et BAILEY, 1986
<i>Citharinus latus</i>	4,369	2,950	430	Nil	HICKLEY et BAILEY, 1986
<i>Ichthyborus besse</i>	5,993	3,133	185	Tchad	DURAND <i>et al.</i> , 1973
<i>Ichthyborus besse</i>	5,486	3,270	185	Nil	HICKLEY et BAILEY, 1986
<i>Nannocharax fasciatus</i>	4,786	2,994	30-52	Côte d'Ivoire	Non publié
Distichodontidae					
<i>Distichodus rostratus</i>	4,576	2,950	670	Nil	HICKLEY et BAILEY, 1986
Cyprinidae					
<i>Barbus trispilos</i>	4,238	2,766	27-72	Côte d'Ivoire	Non publié
<i>Labeo coubie</i>	4,178	2,825	60-305	Côte d'Ivoire	Non publié
<i>Labeo niloticus</i>	4,448	2,890	390	Nil	HICKLEY et BAILEY, 1986
<i>Labeo parvus</i>	4,311	2,888	40-205	Côte d'Ivoire	Non publié
<i>Labeo senegalensis</i>	4,471	2,934	35-275	Côte d'Ivoire	Non publié
<i>Raiamas senegalensis</i>	4,791	2,995	40-150	Côte d'Ivoire	Non publié
Bagridae/Claroteidae					
<i>Bagrus bajad</i>	4,696	2,890	530	Nil	HICKLEY et BAILEY, 1986
<i>Chrysichthys maurus</i>	4,391	2,862	30-205	Côte d'Ivoire	Non publié
<i>Clarotes laticeps</i>	4,561	2,940	400	Nil	HICKLEY et BAILEY, 1986
<i>Auchenoglanis biscutatus</i>	4,573	2,990	375	Nil	HICKLEY et BAILEY, 1986
Clariidae					
<i>Clarias gariepinus</i>	4,432	2,750	78	Nil	HICKLEY et BAILEY, 1986
Schilbeidae					
<i>Schilbe mandibularis</i> (m)	4,535	2,804	30-230	Côte d'Ivoire	Non publié
<i>Schilbe mandibularis</i> (f)	4,648	2,869	30-230	Côte d'Ivoire	Non publié
<i>Schilbe intermedium</i>	5,541	3,312	26-305	Côte d'Ivoire	Non publié
<i>Schilbe mystus</i>	5,323	3,150	350	Nil	HICKLEY et BAILEY, 1986

Les poissons des eaux continentales africaines

TABLEAU XXV (fin)

Familles Espèces	log a	b	Intervalle de taille (mm)	Géographie	Sources
Mochokidae					
<i>Synodontis schall</i> (jeunes)	3,793	2,562	35-105	Côte d'Ivoire	Non publié
<i>Synodontis schall</i> (adultes)	4,969	3,149	105-200	Côte d'Ivoire	Non publié
<i>Synodontis schall</i>	5,021	3,200	330	Nil	HICKLEY et BAILEY, 1986
<i>Synodontis bastiani</i>	4,362	2,837	30-205	Côte d'Ivoire	Non publié
<i>Synodontis clarias</i>	5,501	2,420	290	Nil	HICKLEY et BAILEY, 1986
<i>Synodontis frontosus</i>	4,543	3,000	285	Nil	HICKLEY et BAILEY, 1986
Amphiliidae					
<i>Amphilius atesuensis</i>	4,242	2,703	20-54	Côte d'Ivoire	Non publié
Cyprinodontidae					
<i>Epiplatys marnoi</i>	3,987	2,420	36	Nil	HICKLEY et BAILEY, 1986
Centropomidae					
<i>Lates niloticus</i>	4,669	3,018	100-799	Lac Tchad	LOUBENS, 1974
<i>Lates niloticus</i>	4,479	2,945	100-799	Chari	LOUBENS, 1974
<i>Lates niloticus</i>	4,474	2,930	1 280	Nil	HICKLEY et BAILEY, 1986
Cichlidae					
<i>Hemichromis bimaculatus</i>	4,217	2,885	16-93	Côte d'Ivoire	Non publié
<i>Hemichromis fasciatus</i>	4,601	3,061	32-150	Côte d'Ivoire	Non publié
<i>Hemichromis fasciatus</i>	4,281	2,900	145	Nil	HICKLEY et BAILEY, 1986
<i>Hemichromis letoureauxi</i>	4,388	2,960	63	Nil	HICKLEY et BAILEY, 1986
<i>Oreochromis niloticus</i>	4,463	3,040	400	Nil	HICKLEY et BAILEY, 1986
<i>Oreochromis niloticus</i>	1,055	2,990	Long. totale	Lac Turkana	HARBOTT et OGARI, 1982
<i>Chromidotilapia guntheri</i>	4,366	2,971	29-125	Côte d'Ivoire	Non publié
<i>Sarotherodon galilaeus</i>	4,158	2,906	25-180	Côte d'Ivoire	Non publié
<i>Sarotherodon galilaeus</i>	4,216	2,950	255	Nil	HICKLEY et BAILEY, 1986
<i>Sarotherodon galilaeus</i>	1,055	3,010	Long. totale	Lac Turkana	HARBOTT et OGARI, 1982
<i>Thoracochromis loati</i>	4,295	2,870	70	Nil	HICKLEY et BAILEY, 1986
<i>Tilapia zillii</i>	4,205	2,924	20-170	Côte d'Ivoire	Non publié
<i>Tilapia zillii</i>	4,405	3,020	210	Nil	HICKLEY et BAILEY, 1986
Mastacembelidae					
<i>Aethiom. nigromarginatus</i>	5,111	2,775	55-175	Côte d'Ivoire	Non publié

On peut calculer un index K, encore appelé coefficient de condition, qui est le rapport entre le poids du corps (P en g) et la longueur (L en cm) :

$$K = \frac{P}{L^3}$$

Ce coefficient ne change pas avec la longueur si la croissance est isométrique, ce qui est rarement le cas dans la réalité.

Chez beaucoup d'espèces, cependant, il peut y avoir modification de la forme du corps ou variation du poids au cours de la croissance, en fonction par exemple du cycle de reproduction ou de la disponibilité en nourriture. Le coefficient de condition permet alors de suivre l'évolution de l'état d'embonpoint du poisson. On considère que c'est un bon instrument pour comparer l'état physiologique global de populations au cours d'un cycle saisonnier ou entre bassins présentant des conditions écologiques différentes.

Longévité, taille et croissance

Une caractéristique importante des poissons est que la croissance ne cesse jamais au cours de l'existence, mais ralentit seulement avec l'âge ou la taille, à l'inverse de la croissance des mammifères et des oiseaux. On ne peut donc associer une taille moyenne absolue à une espèce, et on parle le plus souvent de taille maximale observée (TMO). Une autre caractéristique est la grande variabilité de la croissance tant sur le plan individuel qu'à l'échelle de populations habitant des milieux aux caractéristiques écologiques différentes (nourriture, espace, température, compétition, etc.).

On peut faire l'hypothèse que plus un poisson sera grand et plus il sera vieux. Si tel est le cas, il devrait y avoir une relation entre des paramètres caractéristiques de la croissance et un paramètre exprimant la taille ou l'âge maximal. C'est effectivement le cas et il existe une relation significative entre la taille maximale observée (TMO) dans les populations sauvages et les longueurs estimées à 1 an (L1) et 2 ans (L2) (LEGENDRE et ALBARET, 1991 ; fig. 67). Les relations étaient respectivement $L1 = 0,205 \text{ TMO} + 45,57$ et $L2 = 0,333 \text{ TMO} + 63,86$, pour 58 couples de valeurs. Ces modèles ont été validés expérimentalement avec 6 espèces élevées en pisciculture.

Ces résultats montrent l'existence d'une forte relation positive entre la TMO et les tailles L1 et L2, ce qui indique que les poissons qui ont une grande TMO ont un taux de croissance plus important que les poissons dont la TMO est plus petite.

Les rapports L1/TMO et L2/TMO indiquent que les poissons africains atteignent environ un tiers et la moitié de leur taille maximale à la fin respectivement de la première et de la deuxième année (LEGENDRE et ALBARET, 1991). Ces observations sont en accord avec les résultats obtenus par de MÉRONA (1983), qui a mis en évidence une relation similaire entre la taille asymptotique, L_{∞} , et le coefficient K de l'équation de von Bertalanffy : $\log K = 2,186 - 1,048 \log L_{\infty}$, qui peut être simplifiée en $K = 153/L_{\infty}$. De manière à pouvoir appliquer cette relation aux données de terrain, de MÉRONA (1983) a également établi une relation empirique entre L_{∞} et la taille moyenne maximale (TMM) de la population qui est la valeur moyenne (ou le mode) du groupe d'individus les plus grands

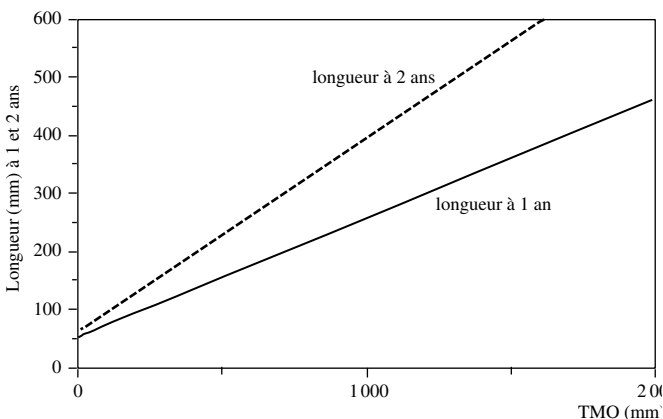


FIGURE 67

Relation entre la taille maximale observée (TMO) et la longueur à 1 et 2 ans pour diverses espèces de poissons africains (données d'après LEGENDRE et ALBARET, 1991).

observés dans la population : $L_{\infty} = 1,248$ TMM. La combinaison de ces deux relations permet une estimation grossière de la courbe de croissance des poissons africains (de MÉRONA *et al.*, 1988), qui est en quelque sorte un modèle d'estimation rapide de la croissance. Les données disponibles pour les poissons africains semblent montrer que les poissons des régions tropicales ne croissent pas plus vite que les poissons des zones tempérées, contrairement à une idée reçue, mais ce point mériterait des recherches plus approfondies.

Si les résultats ci-dessus mettent en évidence des tendances générales, il ne faut cependant pas oublier qu'il existe une forte variabilité interspécifique, ainsi que de grandes différences entre populations de la même espèce habitant divers bassins hydrographiques. Néanmoins, l'utilisation de la TMO est un outil pratique pour une évaluation rapide des taux de croissance en l'absence d'autres données.

Taille et âge à la première maturation

La puberté est un événement important dans la vie d'un animal, qui s'accompagne d'une diminution de la croissance somatique. La maturation sexuelle est un processus coûteux sur le plan énergétique, qui mobilise les réserves accumulées jusque-là pour le développement des gonades, la production de gamètes, le développement de caractères sexuels secondaires, etc.

Il y a par conséquent des conflits potentiels dans l'utilisation de l'énergie entre :

- ▶ la poursuite de la croissance de l'individu concerné qui pourra ainsi produire plus d'œufs ;
- ▶ la production immédiate de descendants qui correspond à un autre type de stratégie démographique.

L'âge auquel le poisson atteint sa maturité sexuelle a donc une signification sur le plan de l'évolution. Dans les populations stables, on pense que l'âge à la première reproduction a évolué de manière à maximiser le succès reproducteur sur toute la durée de la vie du poisson. On parle souvent de la taille moyenne à la première reproduction, définie comme la classe de taille pour laquelle au moins 50 % des individus appartenant à cette classe sont matures. Cette taille moyenne peut varier selon les types de milieu et n'est pas toujours la même selon les sexes (voir tabl. XXIV).

Est-ce que les poissons atteignent leur maturité sexuelle à une taille donnée ou à un âge donné ? Cette question a suscité de nombreuses discussions, mais ne serait finalement pas très pertinente puisque les poissons deviennent matures dans une gamme d'âge ou de taille qui serait définie par l'influence combinée des gènes et de l'environnement. Ainsi, pour quelques espèces de Cichlidae habitant des milieux différents, la croissance et l'âge ou la taille à la première reproduction, ainsi d'ailleurs que la TMO, peuvent être également très différents (NOAKES et BALON, 1982). Pour *O. niloticus*, la taille à la première maturation peut varier de 140 à 390 mm en milieu naturel, et pour *T. zillii* et *O. mossambicus* cette taille va respectivement de 70 et 45 mm en aquarium à 135 et 300 mm dans un lac ou un réservoir (tabl. XXVI).

Taille et âge à la maturation sont donc influencés par les conditions de l'environnement dans lequel évolue le poisson. Ainsi, la plupart des tilapias sont connus pour leur capacité à se reproduire à une taille plus petite quand ils sont

TABLEAU XXVI

Comparaison de la taille à la maturité sexuelle, de la taille maximale observée et de la longévité pour différents stocks de Cichlidae.

Données d'après NOAKES et BALON (1982) pour *T. zillii* et *O. mossambicus*, d'après TREWAVAS (1983) pour *O. niloticus*.

Espèces	Localité	Taille à la maturation (mm)	Taille maximale (mm)	Longévité (années)
<i>Tilapia zillii</i>	Lac Kinnereth	135	270	7
	Égypte, mares	130	250	
	Lac Naivasha	90		
	Aquarium	70		
<i>Oreochromis mossambicus</i>	Lac Kariba	300	390	8
	Afrique du Sud		390	11
	Sri Lanka	150	340	
	Égypte		300	7
	Hong-Kong	165	310	4
	Aquarium	45		
<i>Oreochromis niloticus</i>	Lac Turkana	390	640	
	Lac George	280	400	
	Lac Albert	280	420	
	Lac Edward	250	360	
	Lac Baringo	180	360	
	Égypte	200	330	9
	Buhuku lagoon	140	260	

dans un environnement qui ne leur convient pas complètement. Pour quatre populations sauvages d'*O. mossambicus* habitant de petites collections d'eau avec divers niveaux de caractéristiques environnementales, l'âge à la première maturité varie de 1 à 3 ans, et la taille à la première maturité est comprise entre 118 et 236 mm pour les femelles (JAMES et BRUTON, 1992) (tabl. XXVII). Pour les Cichlidae, les changements dans la taille à la première maturation (TPM) sont également influencés par la pression de pêche. Dans le lac George, par exemple, on attribue à la pêche intense le fait que la TPM d'*Oreochromis niloticus*, qui était de 27,5 cm LT en 1960, ne soit plus que de 20 cm en 1972 (GWAHABA, 1973). Il en est de même pour le lac Turkana où la TPM d'*O. niloticus* est passée de 39 cm dans les années 1950 à seulement 29,6 cm dans les années 1970 (HARBOTT et OGARI, 1982).

Il y a de nombreux autres exemples de variations de l'âge ou de la taille à la première maturation pour une même espèce. Mais les raisons du passage d'une tactique démographique favorisant la croissance à une autre tactique favorisant la reproduction précoce n'ont pas fait l'objet jusqu'ici d'explications convaincantes.

Des facteurs liés à l'alimentation sont souvent invoqués. En fait, les données de terrain ont montré que les tilapias en mauvaise condition physiologique ont une nette tendance à se reproduire à une taille plus petite que ceux qui sont en meilleure condition. Un tel phénomène a été observé pour *Oreochromis niloticus* dans différents lacs africains (LOWE, 1958) et pour *Sarotherodon melanotheron* dans les lagunes de Côte d'Ivoire (LEGENDRE et ÉCOUTIN, 1996) (fig. 68).

Les poissons des eaux continentales africaines

TABLEAU XXVII

Caractéristiques biologiques de quatre populations d'*O. mossambicus* en Afrique du Sud, dans divers types d'habitat (d'après JAMES et BRUTON, 1992).

Habitat	LS 50 % maturité (mm)	LS max (mm)	Poids (g) à LS 50 %	Âge (années)	Taille moy. des pontes (nombre d'œufs)	Long. moy. des œufs	Nombre moy. d'œufs/g ⁻¹
Lagune Kowie							
Mâles	223	289	410	3+			
Femelles	212	262	345	3+	2 662	2,9	4,27
Mare Rufanes							
Mâles	110	281	40	1+			
Femelles	118	250	49		376	2,4	6,92
Lac Bradshaw							
Mâles	168	266	170	2+			
Femelles	186	246	239	2+	1 374	2,8	2,63
Lac Mill Farm							
Mâles	265	356	842	2+			
Femelles	263	359	820	2-3+	3 113	3,5	3,32

FIGURE 68

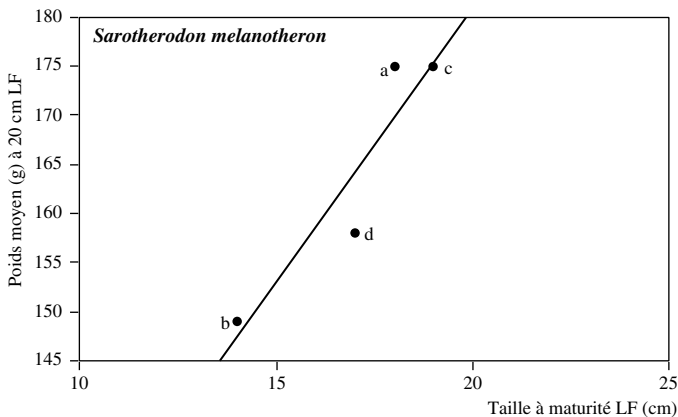
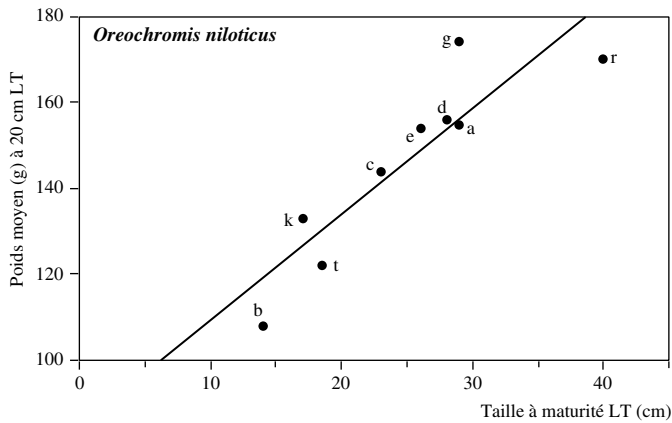
Relations entre le poids moyen d'un individu à 20 cm LT et la taille à la première maturation (d'après LEGENDRE et ÉCOUTIN, 1996).

Populations d'*Oreochromis niloticus* provenant de divers milieux aquatiques africains.

a: lac Mobutu (Albert);
b: Buhuku lagoon du lac Mobutu (Albert);
c: lac Chanagwora;
d: lac Katinda;
e: lac Édouard;
g: lac George;
k: lac Kijanebatola;
r: lac Turkana;
t: Tonya lagoon du lac Mobutu (Albert) (données de LOWE, 1958).

Sarotherodon melanotheron en Côte d'Ivoire:
a: lagune Ébrié;
b: enclos; c: Acadja 1;
d: Acadja 2.

LT: longueur totale;
LF: longueur à la fourche.



Populations naines

L'existence de populations naines qui se reproduisent à une taille beaucoup plus faible que celle habituellement observée n'a pas été mise en évidence seulement chez les Cichlidae.

Dans le lac Tchad, *Brycinus nurse dageti* est une population naine de *Brycinus nurse nurse* et les deux espèces coexistent dans le milieu lacustre (BÉNECH et QUENSIÈRE, 1985). De même, dans le lac Turkana, *Brycinus nurse nana* est une population naine de *B. nurse* (PAUGY, 1986). On connaît également des populations naines de *Schilbe mystus* dans le lac Tchad (BÉNECH et QUENSIÈRE, 1985) et d'*Ethmalosa fimbriata* dans certaines baies de la lagune Ébrié en Côte d'Ivoire (ALBARET et CHARLES-DOMINIQUE, 1982). Ces phénomènes ne sont pas encore bien expliqués actuellement. Le cline mis en évidence chez *Schilbe mandibularis* (LÉVÊQUE et HERBINET, 1982), qui aboutit au Liberia à des populations naines, reste également inexpliqué.

Un aspect particulier du nanisme est celui de populations « rabougries » : les poissons ne sont pas petits pour leur âge mais vieux pour leur taille (NOAKES et BALON, 1982). Ces populations ont une ontogénie accélérée qui se traduit par une maturation sexuelle très précoce. Ainsi, *Tilapia zillii* qui atteint normalement la maturité sexuelle vers 2 à 3 ans, à une taille de 200-300 mm, peut devenir mature en quelques mois à une taille de moins de 100 mm lorsqu'on l'introduit dans des petits étangs (FRYER et ILES, 1972). Dans une source chaude, HECHT et ZWAY (1984) ont observé une population d'*O. mossambicus* dont le plus grand individu était un mâle de 105 mm LS, et dont la plus petite femelle mûre mesurait 35 mm LS à l'âge d'un an. Le phénomène de « rabougrissement » a été observé en milieu naturel lors de l'assèchement de lacs peu profonds ou lors de l'isolement de petites mares de la masse d'eau principale. Dans le lac Turkana, où *O. niloticus* est mature à une taille moyenne de 280 mm LT, on a observé que les populations vivant dans des sources isolées du lac se reproduisaient à 80 mm LT (HARBOTT et OGARI, 1982). Ici également, on ignore quels sont les mécanismes réellement en cause.

Conditions environnementales et caractéristiques du développement

La plupart des espèces ont développé un type de stratégie démographique qui correspond à un type d'habitat qui leur est en principe favorable puisqu'elles y vivent et s'y sont adaptées. Certaines espèces, cependant, lorsqu'elles se trouvent dans des conditions plus difficiles que celles qu'elles rencontrent habituellement, peuvent modifier leur comportement reproducteur dans des limites parfois importantes.

La plasticité phénotypique d'*Oreochromis mossambicus* qui peuple une grande variété d'habitats est bien connue. Le degré d'investissement de cette espèce dans la protection des œufs et des jeunes est variable selon les conditions du milieu. Ainsi, en étudiant quatre populations habitant des milieux très différents sur le plan des caractéristiques abiotiques et biotiques, JAMES et BRUTON (1992) ont montré que l'espèce est capable d'évoluer d'un mode de développement direct, qui est son mode habituel, vers un mode de développement indirect

lorsque les conditions d'habitat deviennent plus drastiques. Les populations de la lagune Kowie et du lac Mill Farm deviennent matures à une longueur qui est d'environ 70 % de leur taille maximale, ce qui est typique des Cichlidae habitant des milieux stables et qui ont un mode de développement indirect. Celle de la mare Rufanes a en revanche une maturation précoce, des œufs plus petits, caractéristiques typiques d'un mode de développement indirect. Les populations de la mare Rufanes et du lac Bradshaw, habitats aux conditions plus difficiles, sont nettement plus fécondes que les autres. De manière générale, compte tenu de l'ensemble des caractéristiques biologiques, il y a évolution d'un style de développement de type direct dans le lac Mill Farm vers un style de type indirect dans la mare Rufanes.