

REPRODUCTION ET INCUBATION BUCCALE
CHEZ *TYLOCHROMIS JENTINKI JENTINKI* (CICHLIDAE)

par

Jean-Baptiste AMON-KOTHIAS¹

R E S U M E

Chez *Tylochromis jentinki jentinki* les sexes sont séparés et se distinguent facilement par le nombre d'orifices sur la papille génitale ; ces derniers ayant par conséquent des fonctions différentes.

Le mâle en maturation sexuelle présente des colorations vives et un embonpoint meilleur à celui de la femelle qui demeure uniformément gris-verdâtre dans le même état. La taille des mâles et des femelles à la première maturité sexuelle est environ 160 mm de longueur à la fourche.

La saison de reproduction s'étale d'août à février avec une ponte principale en novembre. Celle-ci est induite par l'élévation du niveau des eaux lagunaires qui atteint son maximum pendant le même mois de novembre.

Chaque femelle de *Tylochromis jentinki jentinki* pond entre 110 et 420 oeufs selon sa taille, soit en moyenne 1100 oeufs par kilogramme de poids de corps. La femelle garde dans la bouche ses oeufs pendant leur développement afin d'assurer à la progéniture une meilleure survie. Cette incubation buccale dure en moyenne 15 jours à la fin desquels les alevins relâchés mesurent encore 12 et 20 mm de longueur à la fourche.

A B S T R A C T

Tylochromis jentinki jentinki has separate sexes. They can easily be distinguished by the number of openings on the genital papilla. These openings have obviously different functions.

The sexually mature male shows bright colorations and is fatter than the female which keeps a grey-green colour at the same stage. The size of males and females at first sexual maturity is about 160 mm, fork length.

The reproduction season ranges from August to February with a main spawning period in November. This spawning peak is caused by the rising of lagoon water level which reaches its maximum during the same month of November.

Each female of *Tylochromis jentinki jentinki* lays between 110 and 420 eggs depending on the size. This represents an average of about 1100 eggs per kilogram of body weight. The female keeps eggs and fry in its mouth during larval development period to protect the offsprings from any danger. This oral incubation reaches an average of 15 days at the end of which the fry released measures from 12 to 20 mm, fork length.

¹ Centre de Recherches Océanographiques - B.P. V 18 ABIDJAN (Côte d'Ivoire)

INTRODUCTION

*Tylochromis jentinki jentinki*¹ (Steindachner, 1895) est une sous-espèce de la famille des Cichlidae (Daget et Iltis, 1965) qui se rencontre dans les eaux saumâtres des lagunes et estuaires des fleuves de l'Afrique de l'Ouest et notamment en Côte d'Ivoire.

En lagune Ebrié où nous l'avons étudiée, la répartition de *Tylochromis jentinki jentinki* est déterminée par la salinité comme le montre la figure 1. Les observations indiquent qu'elle est modérément euryhaline et ne se rencontre pas dans les eaux de salinité supérieure à 15‰. Les abondances les plus importantes ont été observées dans les régions de faible salinité (1 à 5‰) dont les eaux sont caractérisées par leur homogénéité et leur stabilité annuelles (Pagès *et al.*, 1979). Celles-ci fournissent par voie de conséquence l'essentiel des prises annuelles de *Tylochromis jentinki jentinki* (300 tonnes environ) qui - compte tenu de la haute valeur marchande de la sous-espèce - contribuent pour une part appréciable aux captures de la pêche artisanale en lagune Ebrié. Ceci fait de ce poisson, l'une des principales espèces exploitées qui - de ce fait - sont justiciables de programmes de recherches spécifiques afin de mieux gérer leur exploitation ou même d'envisager leur élevage.

L'étude dont les résultats sont exposés dans les pages qui suivent porte sur la reproduction de cette sous-espèce.

¹ Le terme *Tylochromis* utilisé tout seul dans les pages à suivre signifiera *Tylochromis jentinki jentinki*.

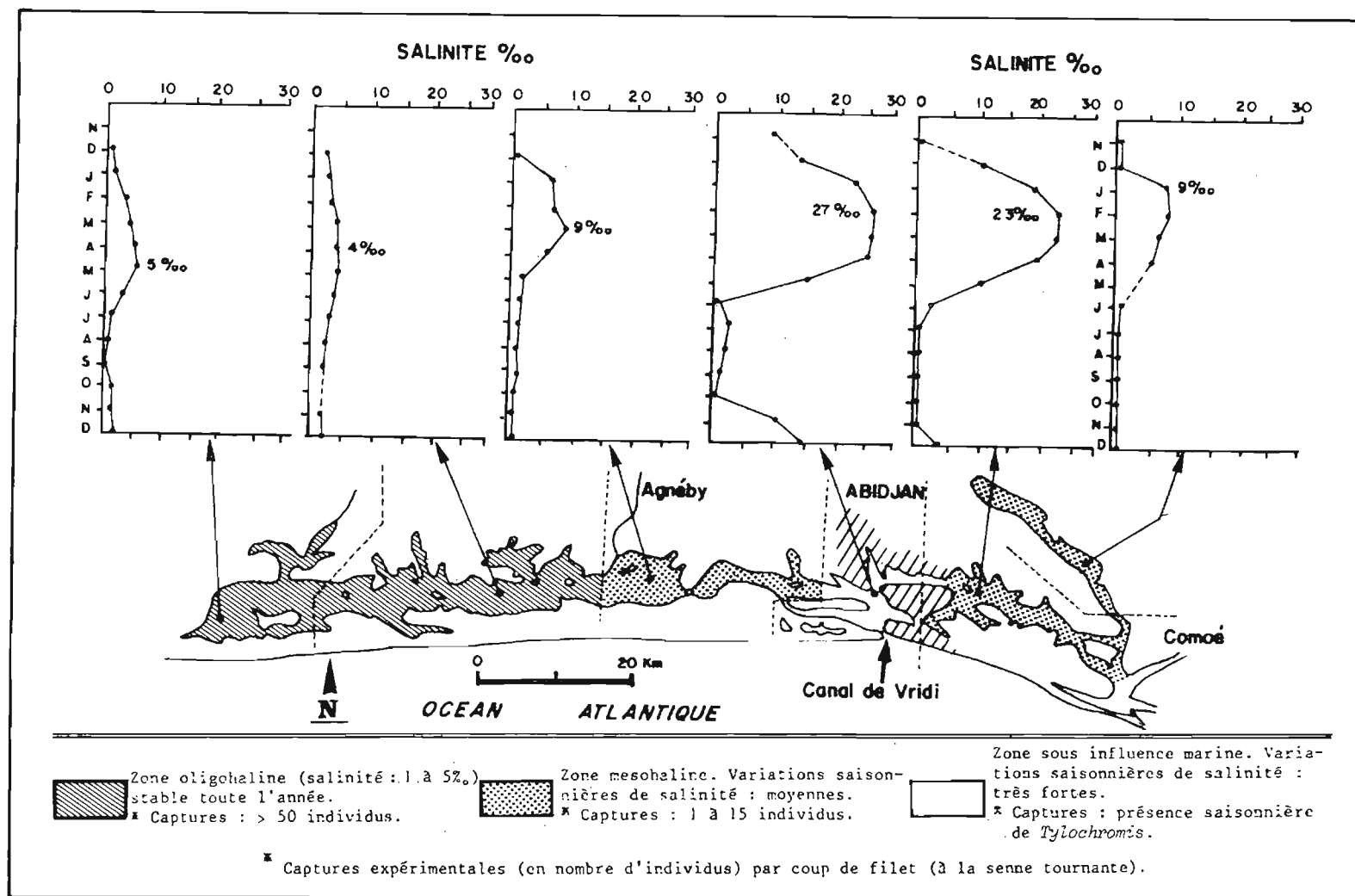


Figure 1 : Abondance de *Tylochromis jentinki jentinki* en fonction de la salinité en lagune Ebrié (Côte d'Ivoire).

1 - SEXUALITE

1.1. DISTINCTION DES SEXES

Chez *Tylochromis jentinki jentinki* les sexes sont séparés. Le mâle et la femelle se distinguent facilement par la différence numérique et fonctionnelle des orifices de la papille génitale située derrière l'anus. A sa pointe, cette papille se termine, chez le mâle, par un petit pore, de la taille d'une tête d'épingle, servant à la fois à l'écoulement des liquides urinaires et séminaux. Chez la femelle, la papille se distingue de celle du mâle tout d'abord par sa forme plus hémisphérique et ensuite parce qu'elle est percée de deux orifices : un petit pore urinaire postérieur au pore servant à l'émission des ovocytes, de taille plus grande (Planche A). La forme ronde ou ovale de l'anus qui lui donne une position verticale ou horizontale sur la planche A, n'est pas un caractère de différenciation. Elle est due au degré de réplétion de chaque abdomen et à une déformation par le froid lors de la conservation au congélateur des spécimens photographiés.

Ce dimorphisme sexuel est apparent à l'oeil nu à partir de la taille de 60 mm de longueur à la fourche. En dessous de cette taille, le pore génital est si minuscule qu'il faut l'observer à la loupe.

Yashouv et Hefetz (1959) ont décrit ce même dimorphisme sexuel chez *Sarotherodon galilaeus* et *Tilapia nilotica*, deux autres espèces de Cichlidés.

Chez les *Tylochromis* adultes, le mâle se distingue principalement de la femelle par sa coloration. Il présente quelques écailles rouges dorées sur une teinte générale jaunâtre. La femelle a une couleur gris-vert sur fond argenté. Cette coloration sera appelée "type F" dans la suite du texte et dans le tableau I. Chez les deux sexes, la dorsale est marquée de lignes sombres formant une sorte de réseau à mailles claires. Mais alors que ce réseau est bien dessiné chez la femelle, il paraît délavé chez le mâle avec deux tâches noires : l'une s'observant à la base des premiers rayons épineux de la dorsale et l'autre, plus importante, marquant la dorsale à son extrémité postérieure. Ces deux tâches sont particulièrement nettes quand l'individu est en maturation sexuelle. Une autre tâche noire ceint la lèvre supérieure du mâle dont la tête est d'ailleurs plus sombre en raison de l'épanouissement de la coloration noire sur cette partie du corps.

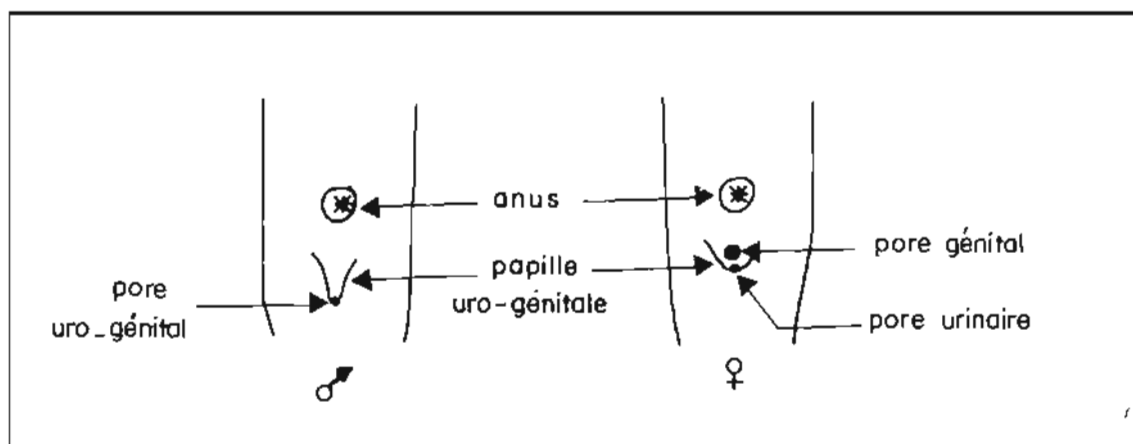
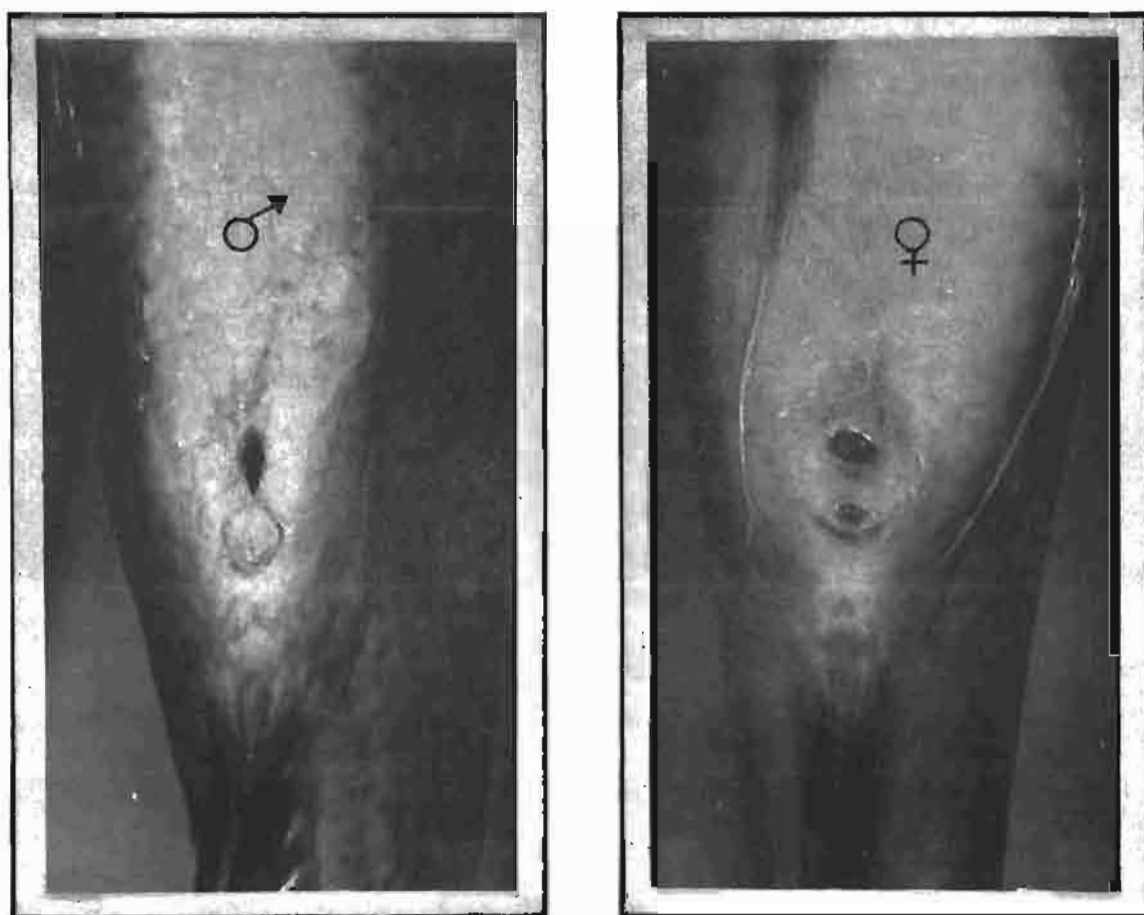


Planche A : Dimorphisme sexuel : différences entre les orifices génitaux du mâle (♂) et de la femelle (♀) chez *Tylochromis jentinki*.

Chez la femelle, la nageoire caudale est uniformément grise : elle est jaunâtre avec un réseau marron-noir chez le mâle.

Les diverses couleurs du mâle sont en fait l'expression extérieure de sa maturité sexuelle. C'est en effet ce que nous pouvons déduire du tableau I qui donne, pour chaque stade sexuel, les colorations observées et les pourcentages des individus correspondants. Quatre types de coloration ont été retenus dont les descriptions sont données en dessous du même tableau I duquel nous tirons les observations suivantes :

- stade 1 : 94% des individus observés ont la coloration dite "type F". Ce sont des immatures. Ils ressemblent aux femelles en ce qui concerne la coloration. Ceux en début de maturation (6%) ont atteint précocement la coloration moyenne.
- stade 2 : la majorité des mâles de ce stade (76%) sont moyennement colorés. Les autres sont encore à la coloration "type F" (17%) ou déjà parés de couleurs vives (7%).
- stade 3 : à ce stade de maturation sexuelle, la presque totalité des mâles (97%) ont des couleurs vives caractéristiques de leur état. Les 3% restants, s'ils ne sont pas classés dans cette catégorie, ont tout au moins la coloration moyenne.
- stade 4 : les mâles qui ont émis leurs produits génitaux depuis quelque temps présentent une teinte délavée (73%). Ceux, dans les états de transition (27%), ont des couleurs qui peuvent être plus ou moins facilement qualifiées de vives.

Ainsi, nous constatons qu'à chacun des stades sexuels définis (point 2.1. et tableau III), correspond un type de coloration pour une large majorité des individus observés.

La coloration du mâle est donc un caractère sexuel secondaire qui se manifeste plus ou moins intensément selon l'état de maturité sexuelle de celui-ci.

Coloration* (intervalle de longueur en mm)	Stade sexuel			
	1	2	3	4
Type F (110 à 230)	93.53	16.79		
Moyenne (140 à 260)	6.47	75.91	3.38	
Vive (150 à 280)		7.30	96.62	27.34
Délavée (160 à 270)				72.66
Effectif	201	137	266	139

* Description des colorations :

Type F : corps gris-vert ; caudale uniformément grise.

Moyenne : flanc avec quelques écailles à tâche rouge ; lèvre supérieure noire ; caudale plus ou moins jaunâtre.

Vive : flanc comportant beaucoup d'écailles à tâche rouge régulièrement répartie ; teint de fond jaunâtre ; lèvre noire ; caudale à réseau marron-noir sur fond jaune doré ; dorsale avec deux tâches noires.

Délavée : réseau de la caudale et tâches de la dorsale délavés ; parfois, la caudale est simplement jaunâtre ; plages de rouge sur le corps et la dorsale.

Tableau I - Répartition (en pourcentage) des effectifs mâles selon le stade de maturation des testicules.

Dans la pratique, ceci nous a permis - pour les individus de plus de 130 mm - de séparer à vue les mâles des femelles et même de prévoir le stade de maturité sexuelle des premiers selon la coloration attribuée à chacun. Dans cette autre procédure, les stades sexuels des mâles regroupés d'après un type de coloration se répartissent dans des proportions presque semblables à celles

données dans le tableau I. A chacun des quatre types de coloration décrits, correspond la proportion majoritaire d'un des quatre stades sexuels comme observé précédemment. On observe toutefois une petite différence due à la difficulté à distinguer la teinte délavée de la coloration moyenne, surtout lorsque cette dernière apparaît sur les individus reprenant une nouvelle maturation et que ceux-ci n'ont pas perdu - dans sa totalité - la première teinte acquise au cours de la maturation antérieure. Une appréciation erronée de ces deux types de coloration a été inévitablement induite dans certains cas entraînant, par voie de conséquence, la présence du stade 4 parmi les mâles supposés moyennement colorés ou des stades 2 et 3 parmi ceux regroupés sous l'étiquette "délavés". La fréquence de ces confusions est de l'ordre de 10% en moyenne (23% dans le cas le plus défavorable observé) mais n'influencent en aucun cas les tendances dominantes des quatre couples stade sexuel - type de coloration qui ont été décrits plus haut.

1.2. TAILLE ET AGE DE PREMIERE MATURITE

1.2.1. Définition.

La taille de première maturité sexuelle est la longueur à laquelle le poisson est susceptible de se reproduire pour la première fois.

Pour certains, cette taille correspond alors à la longueur à laquelle apparaissent les premiers individus matures. Mais cette méthode n'ayant pas de valeur statistique, n'est pas souvent utilisée. D'autres assimilent la taille de maturité sexuelle au point L_{50} qui correspond à la longueur pour laquelle la moitié des individus est mature. Pour d'autres encore, elle représente la longueur (L_{100}) à laquelle tous les individus sont matures. Le choix de l'une ou l'autre définition dépend de ce que l'on veut étudier. Nous avons, dans notre cas, pris le point L_{50} , conventionnellement utilisé.

Il existe, d'autre part, dans la définition même de la maturité sexuelle, différentes interprétations suivant les auteurs. Ainsi, un poisson pourra être considéré comme mature, soit au stade "début de maturation", soit au stade "préponde", soit au stade "ponde". Pour notre part, nous avons considéré comme individus matures toutes les femelles dans les ovaires desquels les ovocytes ont - au moins - atteint le stade 3 et tous les mâles à partir du stade 2 des échelles décrites plus loin.

1.2.2. Résultats.

Nous avons représenté sur la figure 2 les pourcentages des individus matures de chaque classe de taille (intervalle de 10 mm) récoltés pendant la période de reproduction allant d'août à novembre de chaque année. Pour les femelles, les résultats rassemblent les données de 1978, 1979 et 1980. Pour les mâles, les données sont seulement de 1980. Les effectifs ayant servi aux calculs dans chaque classe sont mentionnés au bas du graphique.

Pour les deux sexes, nous avons obtenu des courbes de forme sigmoïde assez régulières et même identiques dans leur dernière phase ; soit après L_{50} pour laquelle elles fournissent approximativement la même valeur : 158 mm. Cette similitude des tailles de maturité sexuelle déterminées pour les mâles et les femelles de *Tylochromis jentinki jentinki* confirme la similitude de croissance et de développement des individus des deux sexes chez cette espèce durant leurs premières années d'existence (Amon-Kothias, 1981). Les plus petits individus des deux sexes rencontrés avec des gonades mûres ont des tailles également semblables soit M : 143 mm et F : 147 mm.

A la taille de maturité sexuelle déterminée, les individus sont âgés de 20 à 21 mois, soit grossièrement 2 ans. Chez *Tylochromis bangwelensis* Griffith (1977) a trouvé que les individus des deux sexes sont matures à partir de 2 ans mais leur taille de maturité sexuelle est plus faible, 110-120 mm, en relation avec la taille plus petite de cette espèce. La taille de maturité sexuelle déterminée par Marshall (1979) pour *Sarotherodon macrochir* est de 170-180 mm pour les deux sexes. L'âge suggéré par l'auteur pour les individus à cette taille est 18-24 mois, soit environ 2 ans comme chez *Tylochromis jentinki jentinki*.

C'est un an plus tard, à 3 ans que la quasi totalité des *Tylochromis jentinki jentinki* se reproduisent, soit à la taille $L_{100} = 200-210$ mm.

Si l'on fait le rapport de la taille de première maturité sexuelle déterminée ($L_{50} = 158$ mm) sur la valeur asymptotique de la longueur ($LF_{\infty} = 314$ mm), l'on trouve qu'il est à peine supérieur à 1/2. Ceci interdit l'application de la méthode d'estimation de L_{50} suggérée par Beverton et Holt (1959). Ces derniers auteurs ont en effet montré que pour un certain nombre d'espèces, la valeur de ce rapport étant voisine de 2/3, le point d'inflexion de la courbe de croissance pondérale correspond à l'âge de la première maturité sexuelle.

Quand le coefficient d'allométrie $b \approx 3$, la connaissance de L_{∞} permettrait d'avoir une estimation de L_{50} et inversement. Cette méthode a été toutefois critiquée sur le point suivant : si L_{50} est un paramètre biologique mesurable, L_{∞} doit être considérée comme un paramètre mathématique pouvant n'avoir aucun rapport avec la longueur maximale réelle de l'espèce. C'est une des raisons pour lesquelles la variabilité des résultats de Beverton est assez importante comme le fait remarquer Fontana (1979). Chez *Tylochromis jentinki jentinki*, L_{∞} a été estimée à 314 mm alors que les grandes tailles observées se situent entre 320 et 339 mm ; le plus gros individu rencontré mesurant même 390 mm.

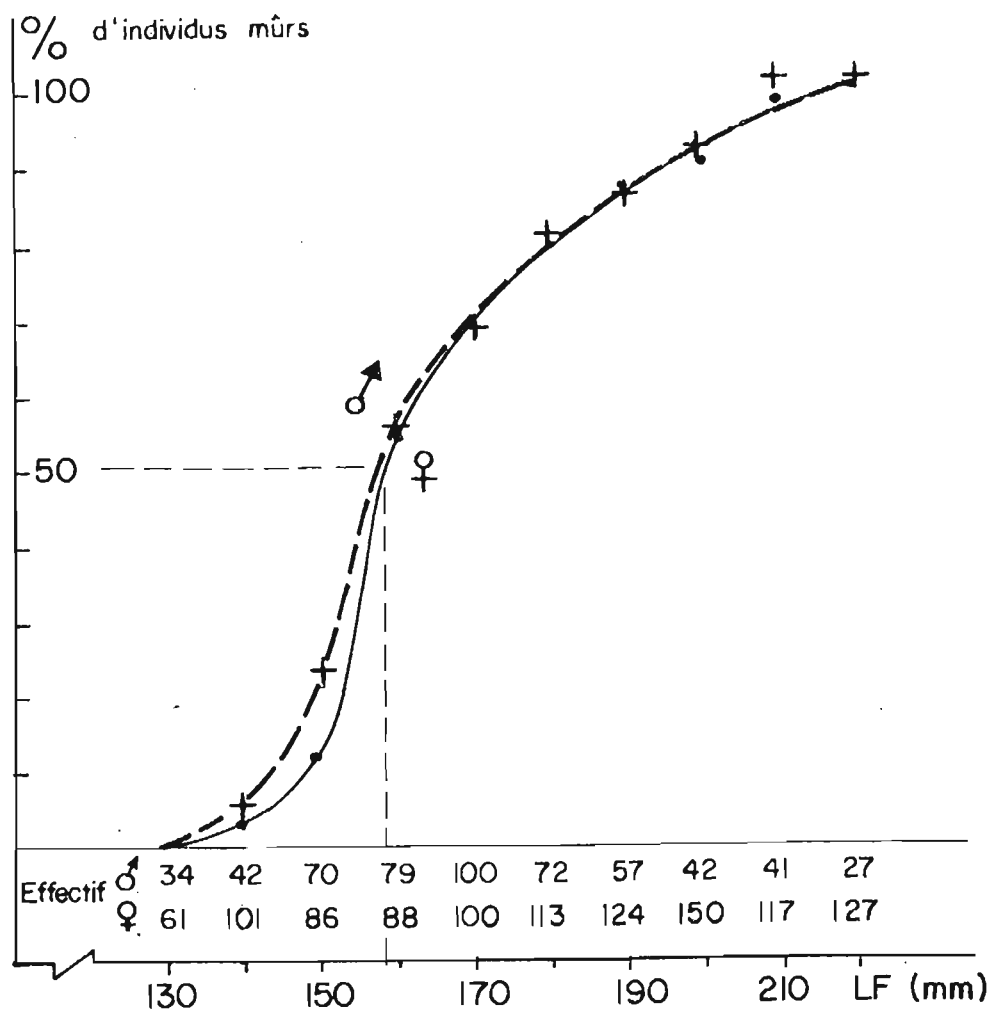


Figure 2 - Détermination de la taille de première maturité sexuelle. (♂ : mâle ; ♀ femelle).

1.3. SEX-RATIO

Le rapport des effectifs de chaque sexe dans la population - principalement dans la zone occidentale (à faible salinité) de la lagune (Fig.1) - est relativement équilibré entre mâles et femelles.

Dans une première détermination de ce rapport opérée sur 720 individus (de tailles comprises entre 80 et 210 mm) collectés, au cours de trois sorties, sur les prises effectuées par les pêcheurs (à la senne de plage), la valeur trouvée est 49,44%, exprimée en pourcentage de femelles.

Pour déterminer le sex-ratio sur l'ensemble de la zone occidentale, nous avons utilisé 3244 poissons, total des effectifs d'une quinzaine d'échantillons prélevés à des endroits différents et à des dates différentes. Mais les dates n'étant pas régulièrement réparties sur l'année, nous n'avons pas pu nous rendre compte d'une éventuelle variation saisonnière du sex-ratio dont la valeur globale, 51,94% est légèrement favorable aux femelles.

Dans le tableau II, sont consignés les pourcentages des femelles comptées par classe de longueur de 10 mm d'intervalle et dont la représentation graphique est donnée par la figure 3. Celle-ci nous montre qu'en dessous de la taille de 220 mm, les fluctuations du sex-ratio de part et d'autre de la droite représentant la valeur 50% n'ont pas de tendance préférentielle. Par contre au dessus de cette taille les femelles dominent de façon persistante dans les effectifs qu'elles constituent presque en majorité, sinon à 100% pour les grandes longueurs correspondant aux individus les plus âgés.

Cette prédominance d'un des sexes (ici femelle) chez les individus âgés est un phénomène relativement fréquent dans le règne animal puisqu'il a été décrit chez de très nombreuses espèces. Dans le cas des poissons notamment, les hypothèses émises pour tenter d'expliquer cette particularité sont de plusieurs ordres. Pour le cas présent, l'hypothèse vraisemblable que nous retenons est la croissance différentielle. En effet, comme nous le verrons dans une autre publication sur la croissance de la sous-espèce (Amon-Kothias, 1981), les femelles de plus de 4 ans ont une croissance relativement plus rapide que les mâles. A cet âge, la courbe de croissance estimée donne 228 mm de longueur à la fourche qui curieusement correspond en pratique à la classe à partir de laquelle la proportion des femelles augmente. Fontana (1979) a également fait ressortir

la coïncidence de ces deux tailles chez deux espèces de *Pseudotolithus* à partir de leurs courbes de croissance par sexe données par Troadec (1971) pour *Pseudotolithus senegalensis* et par Poinsard (1973) pour *Pseudotolithus typus*. Chez *Sarotherodon macrochir* (Boulenger), une autre espèce incubatrice de la famille des Cichlidés, les observations notées par Marshall (1979) sont similaires : égalité approximative des proportions de chaque sexe dans chaque classe de taille jusqu'à 240 mm ; puis dominance rapidement accentuée d'un sexe dans les effectifs : ici ce sont les mâles qui peuvent ainsi constituer environ 90% des poissons de 300-320 mm de longueur standard. Ceux-ci atteignent des tailles nettement plus importantes que les femelles. Ceci serait une conséquence du rôle dévolu au mâle de construction du nid et de défense du territoire. Quant à *Tilapia leucosticta*, le déséquilibre du sex-ratio en faveur des mâles est généralisé à toutes les tailles, les petites comprises (Siddiqui, 1977).

Classe (mm)	Effectif +	%	Classe (mm)	Effectif +	%
60	2	50.00	210	160	46.88
70	19	47.37	220	144	54.87
80	14	50.00	230	127	70.08
90	34	47.06	240	114	58.77
100	67	62.69	250	95	57.89
110	106	58.49	260	61	55.74
120	198	53.03	270	39	64.10
130	321	52.02	280	23	65.22
140	338	50.89	290	6	66.67
150	290	43.10	300	3	66.67
160	253	45.06	310	5	80.00
170	247	43.72	320	3	100.00
180	221	47.96			
190	176	50.57			
200	183	62.30			
			Total	3244	51.94

Tableau II - Pourcentages par classe de taille des femelles par rapport à l'effectif des deux sexes de ladite classe.

En dépouillant les données de mensuration, nous nous sommes également aperçu que les femelles dominaient dans les 5 échantillons récoltés en septembre et octobre 1978 et provenant des rives herbeuses (à roseaux). Le sex-ratio moyen est de 63,06% pour un effectif global de 506 individus. L'observation étant incomplète, nous n'émettons seulement que l'hypothèse d'une dominance liée à un éventuel comportement génésique : les femelles incubatrices rechercheraient les endroits protégés où elles lâcheraient leur "cuvée" momentanément pour se nourrir ou pour permettre aux alevins, livrés à eux mêmes, de trouver facilement un abri.

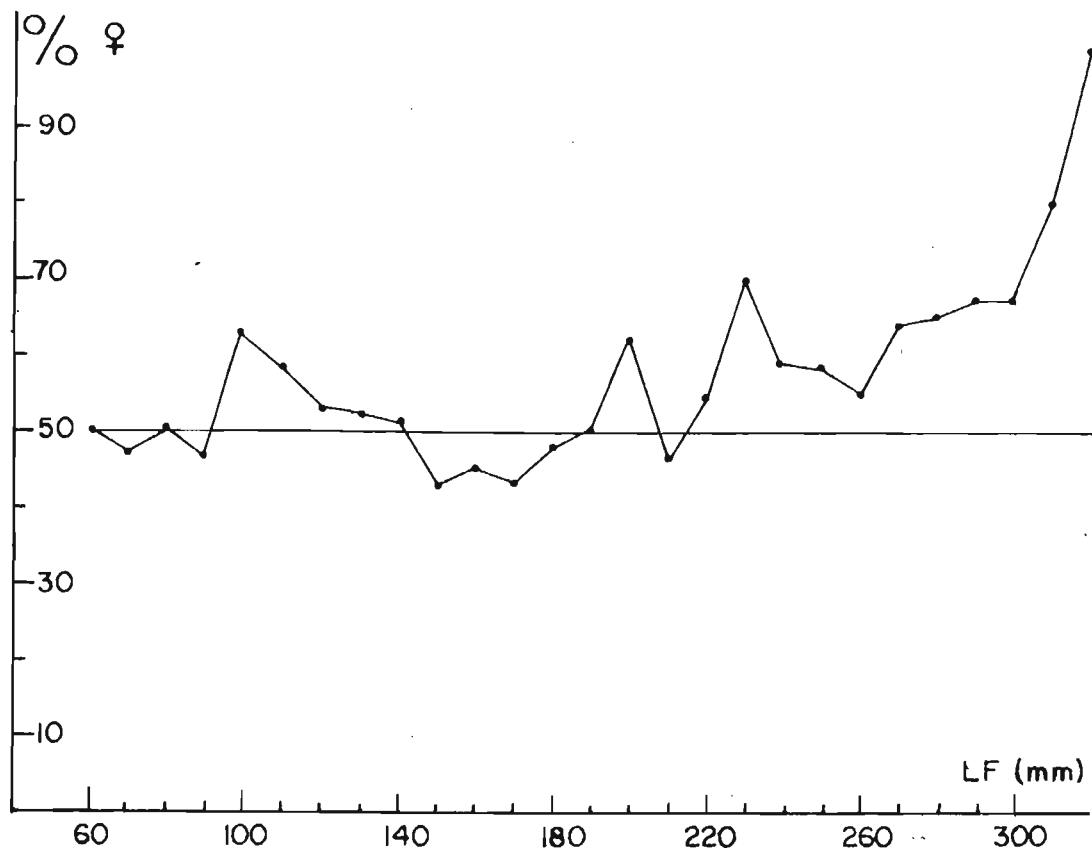


Figure 3 - Variation du sex-ratio (en pourcentage des femelles) en fonction de la taille.

2 - REPRODUCTION

2.1. ECHELLE DE MATURITE SEXUELLE

Les stades sexuels ou degrés de maturité des gonades ont été caractérisés d'après leur aspect macroscopique (forme, couleur, vascularisation). Les renseignements sur l'aspect et la taille des éléments (obtenus après détachement) et sur le rapport gonado-somatique (RGS) ont été apportés pour en étoffer la description.

Les échelles de maturité définies comprennent sept stades pour la femelle et quatre pour le mâle (Tab.III).

Au stade 1, il est difficile de différencier les ovaires des testicules à l'oeil nu tant leur aspect est semblable. Toutefois, cette difficulté ne constitue pas un handicap à la distinction des sexes des individus jeunes ; celle-ci se faisant aisément par le nombre et la position des orifices sur la papille génitale.

2.2. CYCLE SEXUEL. PERIODE DE PONTE

Les changements cycliques annuels des gonades se traduisent par des variations dans leur poids, leur forme et leur structure histologique. Nos observations ont porté sur les deux premiers types de variation dans l'établissement de l'échelle de maturité et sur l'utilisation des stades sexuels et du rapport gonado-somatique (RGS) dans la détermination de la période de ponte.

Le rapport gonado-somatique (RGS) est défini comme le pourcentage du poids des gonades par rapport au poids du corps. Les variations du RGS au cours de l'année correspondent aux étapes du cycle de reproduction.

Chez les Cichlidés qui pratiquent l'incubation buccale, Fryer et Iles (1972) ont remarqué que les valeurs du RGS représentent un faible pourcentage du poids du corps, variant généralement entre 3 et 4%. La valeur moyenne des RGS observés chez les femelles mûres de *Tylochromis* est du même ordre.

Stade	F E M E L L E	Stade	F E M E L L E	Stade	M A L E
1	<u>Immature</u> Ovaires formant deux bandelettes minces et translucides sans ovocytes visibles ; caractérisent les jeunes femelles n'ayant jamais pondu. RCS à valeur nettement inférieure à 0.1.		<u>Ponte</u> Ovaires mûrs prêts à pondre ou déjà partiellement vides : volumineux avec également deux sortes d'ovocytes comme au stade précédent : les petits n'ont pas changé de caractéristiques alors que les gros paraissent plus dorés ; la valeur moyenne de leurs grands axes est passée à 4,90 mm ; les RCS tout en demeurant dispersés ont leur moyenne qui a augmenté d'une unité au moins et est devenue : 3,85 ($\sigma = 0,75$; $N = 173$) ; il y a pénétration d'eau dans les ovocytes. Les gros ovocytes sont libres à l'intérieur de l'ovaire et sont expulsés à la moindre pression sur l'abdomen.	1	<u>Immature</u> Testicules formant deux filaments minces translucides. RCS a valeur très faible.
2	<u>Début de maturation</u> Ovaires plus développés mais sans vascularisation ; nombreux petits ovocytes jaunes avec interstices translucides donnant un ensemble hétérogène. Le grand axe des ovocytes est inférieur à 1,5mm. RCS moyen : 0.30 ($\sigma = 0.03$; $N = 313$).	5		2	<u>Début de maturation</u> Testicules plus épais de couleur blanc-laiteux à rose-blanchâtre. RCS moyen : 0.14 ($\sigma = 0.07$; $N = 58$).
3	<u>Maturation</u> Ovaires développés et entièrement remplis d'ovocytes relativement gros, de couleur jaune-ivoire, entre lesquels on observe de plus petits ovocytes blanchâtres qui ne participeront pas à la prochaine ponte. Le RCS moyen a triplé de valeur : 0.94 ($\sigma = 0.27$; $N = 502$).	6	<u>Post-ponte</u> Les gros ovocytes sont pondus ; les ovaires flasques et sanguinolents, de volume réduit, contiennent les petits ovocytes qui n'ont pas participé à la ponte et occasionnellement quelques gros ovocytes résiduels en état de résorption. La cavité ovarienne comporte beaucoup de lacunes. La taille moyenne des petits ovocytes est semblable à celle de ceux du stade 2 mais le RCS est quelque peu plus élevé : 0.42 ($\sigma = 0.02$; $N = 497$) en raison de la présence des ovocytes résiduels et des vaisseaux sanguins.	3	<u>Activité sexuelle</u> Nous avons dû regrouper dans ce stade les mâles en maturation, mâles ou émettant leur sperm, par la distinction de ces différents états est très difficile à l'œil nu. Les testicules acquièrent une couleur marron-noir scintillante par endroits qui persiste jusqu'à leur développement complet. Leur volume plus important tranche des autres stades ; ce qui fournit un RCS moyen : 0.14 ($\sigma = 0.16$; $N = 125$), valeur deux fois au moins plus grande, que celles des autres stades.
4	<u>Préponte</u> Ovaires volumineux gonflés de gros ovocytes dont la couleur varie - selon les individus - de jaune-ivoire à jaune-moutarde (le grand axe mesure en moyenne 4,30 mm). Entre ceux-ci demeurent les petits ovocytes blanchâtres signalés au stade précédent (le grand axe de ceux-ci est inférieur à 1,50 mm). Ce stade englobe tous les états intermédiaires entre la maturation jusqu'au développement presque complet des ovocytes. Les valeurs du grand axe des ovocytes et celles du RCS sont conséquemment très dispersées. RCS moyen : 2.75 ($\sigma = 0.96$; $N = 485$).	7	<u>Repos</u> Les ovaires quoique flasques sont très peu sanguinolents. Les petits ovocytes jaune-blanchâtre sont répartis de façon régulière dans la cavité ovarienne qui ne présente plus de lacunes. La taille moyenne des petits ovocytes n'a pas varié de façon sensible. Par contre, la valeur du RCS a diminué : 0.32 ($\sigma = 0.03$; $N = 915$) et est semblable à celle calculée pour le stade 2.	4	<u>Fin maturation et repos</u> Quand les testicules sont encore relativement gros, leur couleur est déjà d'un marron-noir caractéristique de ce stade. De façon générale, leur taille est petite, semblable à celle du stade 2 et leur couleur, variant du marron-noir à noir, scintille de nombreux points dorés. RCS du même ordre qu'au stade 2 : 0.13 ($\sigma = 0.09$; $N = 62$).

(Après chaque RCS moyen, nous donnons entre parenthèses, l'écart-type et l'effectif respectivement notés σ et N).

Tableau III - Description des différents stades sexuels.

Ce sont les femelles qui ont fourni les meilleures données pour cette étude car les stades de maturation des testicules sont peu diversifiés et les RGS des mâles très peu élevés (Tab.III). A partir de ces données qui couvrent trois années (1977, 1978 et 1979), nous avons calculé les moyennes mensuelles des RGS des femelles réparties en trois classes (Tab.IVa) ou prises toutes ensemble (Tab.IVb). Dans ce dernier cas, nous avons calculé la proportion (exprimée en pourcentage) des femelles dont le RGS est supérieur à 1% du poids du corps.

Ces différentes valeurs calculées sont représentées sur la figure 4. Les RGS moyens, pris par classe de taille ou globalement, montrent la même tendance d'une année à l'autre : ils augmentent de façon régulière à partir de juillet jusqu'en octobre (novembre pour 1977), puis chutent brutalement en novembre (décembre 1977), les valeurs moyennes demeurant toutefois modérément basses ; elles subissent une légère remontée en janvier-février avant de descendre aux pourcentages les plus bas en mars-mai.

La saison de reproduction, comme nous le constatons, s'étale largement d'août à février avec deux pontes d'importance inégale :

- la plus importante intervient en novembre-décembre provoquant une chute brutale des RGS. Elle nous a amené à fixer la date de naissance moyenne de l'ensemble des individus de la population au 1^{er} novembre
- la baisse qui suit la légère remontée des RGS en janvier-février, correspond à l'autre ponte.

Néanmoins, chaque femelle semble effectuer plus de deux pontes au cours de cette longue période de reproduction et même en dehors de celle-ci. En effet, nous n'avons jamais observé d'ovaires en repos sexuel véritable, pas même chez les femelles incubatrices. Il existe toujours dans les ovaires des femelles ayant pondu, une deuxième génération d'ovocytes plus ou moins développés (stade 2 ou 3).

Cela signifie tout simplement qu'il existe dans la population et durant toute l'année, une proportion de femelles en maturation plus ou moins avancée susceptibles de pondre. C'est ce qu'indique la courbe des proportions des femelles à RGS supérieur à 1%⁽¹⁾ qui présente les mêmes variations que les courbes précédentes. Son allure est en particulier comparable à celle des deux

(1) La valeur 1% du RGS correspond à la moyenne calculée pour les femelles en "maturation", ayant donc atteint au moins le stade 3 de l'échelle de maturité sexuelle (Tab.III). Les proportions de femelles à RGS supérieur à 1% sont ainsi constituées de femelles de stades sexuels 3, 4 et 5, toutes susceptibles de se reproduire.

M O I S	FEMELLES DE 160 A 200 mm						FEMELLES DE 210 A 250 mm						FEMELLES DE 260 A 300 mm					
	1977		1978		1979		1977		1978		1979		1977		1978		1979	
	N	RGS	N	RGS	N	RGS	N	RGS	N	RGS	N	RGS	N	RGS	N	RGS	N	RGS
Janvier	17	.56	69	.82	22	1.48	11	1.17	59	.84	67	1.30	1	.51	15	1.69	39	1.16
Février	26	.62	59	1.10	52	.92	22	1.64	50	.94	68	.95	2	.30	6	.35	27	1.07
Mars	37	.38	15	1.05	96	.95	18	.61	36	.74	87	.87	4	.20	5	.44	19	.97
Avril	10	.49	18	.97	35	.35	25	.60	58	.76	45	.57	1		7	.54	14	.48
Mai	14	.26	15	.60	28	.49	21	.57	30	.56	47	1.06	6	.25	13	.61	19	1.41
Juin	4	.25	20	.43	61	.39	9	.47	53	.63	91	.42	2	.67	6	.36	16	.53
Juillet	3	.70	42	.57	-	-	4	.60	66	1.07	-	-	4	.78	9	.74	-	-
Août	9	1.67	94	.97	74	.33	9	.98	47	1.34	93	.74	4	2.24	9	1.46	35	.94
Septembre	13	.66	47	1.54	-	-	36	1.65	75	1.46	-	-	6	1.93	29	1.51	-	-
Octobre	32	1.28	58	1.48	57	1.84	47	1.60	37	1.95	132	1.47	16	1.59	3	1.91	31	.85
Novembre	19	1.32	41	.93	38	1.14	33	1.71	87	1.26	52	1.30	-	1.96	16	1.08	11	.88
Décembre	11	.65	93	1.20	37	.94	56	.91	119	1.15	69	1.34	28	1.59	14	1.25	13	.71

Tableau IVa - Moyennes mensuelles du rapport gonado-somatique (RGS) par classe de taille.

N : nombre de femelles observées.

M O I S	FEMELLES DE 160 A 300 MILLIMETRES											
	1977				1978				1979			
	N	RGS	σ	%	N	RGS	σ	%	N	RGS	σ	%
Janvier	29	.79	.90	24	143	.92	1.15	21	128	1.29	1.36	34
Février	50	1.06	1.48	26	115	.99	1.15	26	147	.96	1.13	20
Mars	59	.44	.53	6	56	.78	1.12	24	202	.93	1.20	21
Avril	36	.57	.72	11	83	.78	1.21	13	94	.47	.73	7
Mai	41	.42	.71	5	58	.58	.87	10	94	.96	1.11	31
Juin	15	.44	.38	14	79	.52		9	168	.42	.58	9
Juillet	11	.69	.45	27	117	.84	1.01	19	-	-	-	-
Août	22	1.49	1.25	55	150	1.12	1.15	34	202	.65	.93	17
Septembre	55	1.45	1.44	41	151	1.50	1.31	46	-	-	-	-
Octobre	95	1.50	1.42	46	98	1.67	1.47	52	220	1.48	1.48	45
Novembre	52	1.57	1.45	51	144	1.12	1.33	30	101	1.20	1.16	41
Décembre	95	1.08	1.13	27	226	1.18	1.34	30	119	1.15	1.09	37

Tableau IVb - Moyennes mensuelles du rapport gonado-somatique (RGS) et proportion des femelles à RGS supérieur à 1.0 (en %) pour toutes les tailles (de 160 à 300 mm).

N = nombre de femelles observées ; σ = écart-type.

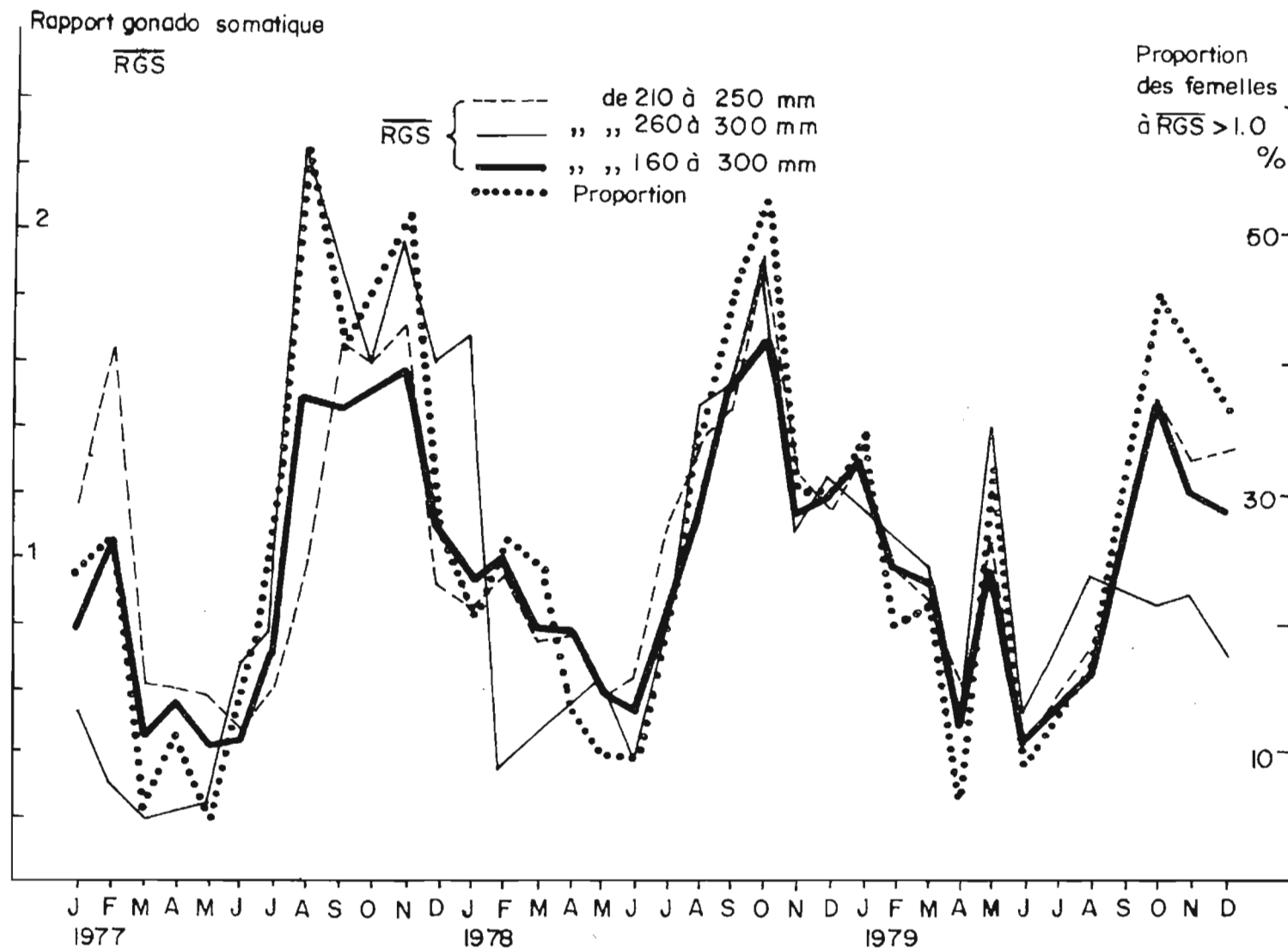


Figure 4 - Evolution mensuelle du rapport gonado-somatique moyen ($\overline{RGS}$) et de la proportion des femelles à RGS supérieur à 1%.

courbes fournies respectivement par les femelles de 210 à 250 mm de LF qui constituent la véritable classe des reproductrices et par les effectifs globaux. Elle indique en effet que même pendant la saison hors reproduction - de février à juillet - il existe 5 à 10% de femelles à RGS supérieur à 1% du poids du corps, donc en maturation sexuelle avancée, susceptibles de pondre à la suite de certaines fluctuations des éléments climatologiques.

En mai 1979, nous notons même un pic exceptionnel de la valeur moyenne des RGS. Ce pic est d'autant plus curieux que sa manifestation intervient au moment où les RGS ont atteint les valeurs les plus basses et se limite au seul mois indiqué. En répartissant, selon leurs stades sexuels, les 97 femelles échantillonnées durant ce mois, nous avons constaté que le pourcentage de celles aux stades 3, 4 et 5 a augmenté d'environ 20% par rapport aux valeurs des années précédentes. A chacun de ces trois stades, le RGS moyen est 30 à 40% plus fort que celui déterminé pour le stade correspondant au tableau III. En particulier, les femelles de stade 3, ont toutes leur RGS supérieur à la moyenne 0,99 du dit tableau. Autrement dit, il semble avoir eu un grossissement irrégulièrement important des gonades de la fraction des femelles concernées. Ainsi donc l'importance du pic ne signifie pas la généralisation du phénomène. En conséquence, il y a eu probablement ponte mais nous pensons qu'elle s'est limitée à une fraction faible de la population. Ceci a également été noté chez *Tilapia leucosticta* par Hyder (1970) qui a insisté sur le fait que la maturité sporadique des gonades de certains mâles et femelles à certains moments de l'année n'implique pas une activité générale de reproduction.

Nous pouvons noter que la ponte principale est déclenchée après que la crue lagunaire ait atteint son maximum en octobre-novembre coïncidant avec les valeurs maximales des RGS. C'est également la période durant laquelle se forme l'annulus principal de l'écaille et la marque qui borde la bandelette claire de l'opercule (Amon-Kothias, 1981).

Nous faisons remarquer la concomitance de ces phénomènes durant la même période, la grande crue lagunaire dont l'influence sur la biologie de *Tylochromis jentinki jentinki* est - pour ainsi dire - indéniable. L'élévation du niveau des eaux lagunaires intervient à l'arrivée des eaux de la crue annuelle du Comoé provoquée par les précipitations sur la partie septentrionale du cours du fleuve qui coïncide elle-même avec la petite saison des pluies sur la zone littorale. L'influence des facteurs climatologiques est par voie de

conséquence déterminante dans la biologie de ce poisson. Chez la sous-espèce *Tylochromis jentinki sudanensis* du bassin du Niger, Daget (1954) a noté que la reproduction s'effectue également aux hautes eaux.

Des constatations similaires ont été faites sur *Sarotherodon galilaeus* par Ben-Tuvia (1959) dans le lac Tibériade et Lauzanne (1978) dans le lac Tchad. Ces auteurs ont également observé la principale période de reproduction au moment où les niveaux des lacs cités atteignaient leur maximum.

2.3. FECONDITE

2.3.1. Définition.

Comme nous l'avons noté précédemment, la ponte chez *Tylochromis jentinki jentinki* n'est pas fractionnée mais s'effectue totalement en une seule fois. Ainsi, la fécondité, F, correspond au nombre des ovocytes de la génération destinées à la ponte (Tab.III).

2.3.2. Traitement des ovocytes.

Les ovocytes de la génération destinée à la prochaine ponte se différencient nettement de ceux en début de maturation par leur grande taille. Ce caractère a été utilisé pour leur dénombrement dès le stade 3 à partir duquel leur maturation est uniforme.

En pratique, nous n'avons utilisé que les ovaires aux stades 4 et 5. Les ovaires du stade 5 sont éliminés quand un signe quelconque fait penser à la ponte. Ils sont pesés et conservés dans du formol à 4-5%. Les ovocytes sont détachés à l'aide de pinces fines et comptés. La mesure du diamètre de leur grand axe est effectuée sur l'image projetée (au grossissement G x 10) par le "profile projector, Nikon, model 6C".

2.3.3. Résultats.

Les fécondités individuelles déterminées pour 168 femelles sont représentées, en fonction des longueurs à la fourche de celles-ci, sur la figure 5 (courbe F). Malgré les importantes variations des fécondités individuelles à l'intérieur de chaque intervalle de longueur, nous constatons que la fécondité de la femelle est d'autant plus forte que sa taille est grande. Le nuage de points obtenu suggère une relation de type puissance (Juillet, 1968). La formule qui s'ajuste le mieux aux données est la suivante :

$$F = BA^{LF}$$

qui est une fonction exponentielle de base A. Cette forme est celle dont la transformée logarithmique, $\text{Log}F = LF \text{ Log}A + \text{Log}B$, linéarise le mieux les couples de points longueur à la fourche (LF) et fécondité (F) en fournissant le meilleur coefficient de corrélation ($r = 0,85$). La régression linéaire a permis de déterminer les paramètres : $A = 1,0078$ et $B = 38,4674$.

La forme puissance $F = B(LF)^A$, systématiquement utilisée par la plupart des auteurs fournit, pour les grandes tailles, des valeurs théoriques de la fécondité nettement plus élevées que les valeurs observées. En effet, à partir d'une certaine taille, les accroissements de la fécondité deviennent insignifiants et peuvent même être négatifs par rapport à un optimum comme le montrent les données de Babiker et Ibrahim (1979) sur la fécondité de *Tilapia nilotica* (L.). Pour *Tylochromis* on se rend mieux compte du phénomène en exprimant la fécondité en pourcentage du poids de la femelle : la moyenne trouvée qui est de 195% pour la classe 150-159 mm, décroît régulièrement comme le montre la courbe $\frac{F}{W}$ de la figure 5 et sa valeur pour la plus grande taille de reproduction (310-319 mm) n'est plus que de 75%. L'équilibre (100%) est réalisé pour la classe 230-239 mm.

Comme le montre le nuage de points de la courbe F (Fig.5), les valeurs les plus fréquentes de la fécondité chez *Tylochromis* se situent entre 110 et 420 ovocytes, ce qui classe l'espèce parmi les Cichlidés incubateurs buccaux à fécondité moyenne. Ces valeurs sont notamment du même ordre que celles observées par Lowe (1955) pour *Tilapia karomo*, dont les ovocytes mûrs ont une taille similaire à ceux de *Tylochromis*. La valeur la plus faible de la fécondité (113 ovocytes) a été déterminée chez une femelle de 158 mm de LF.

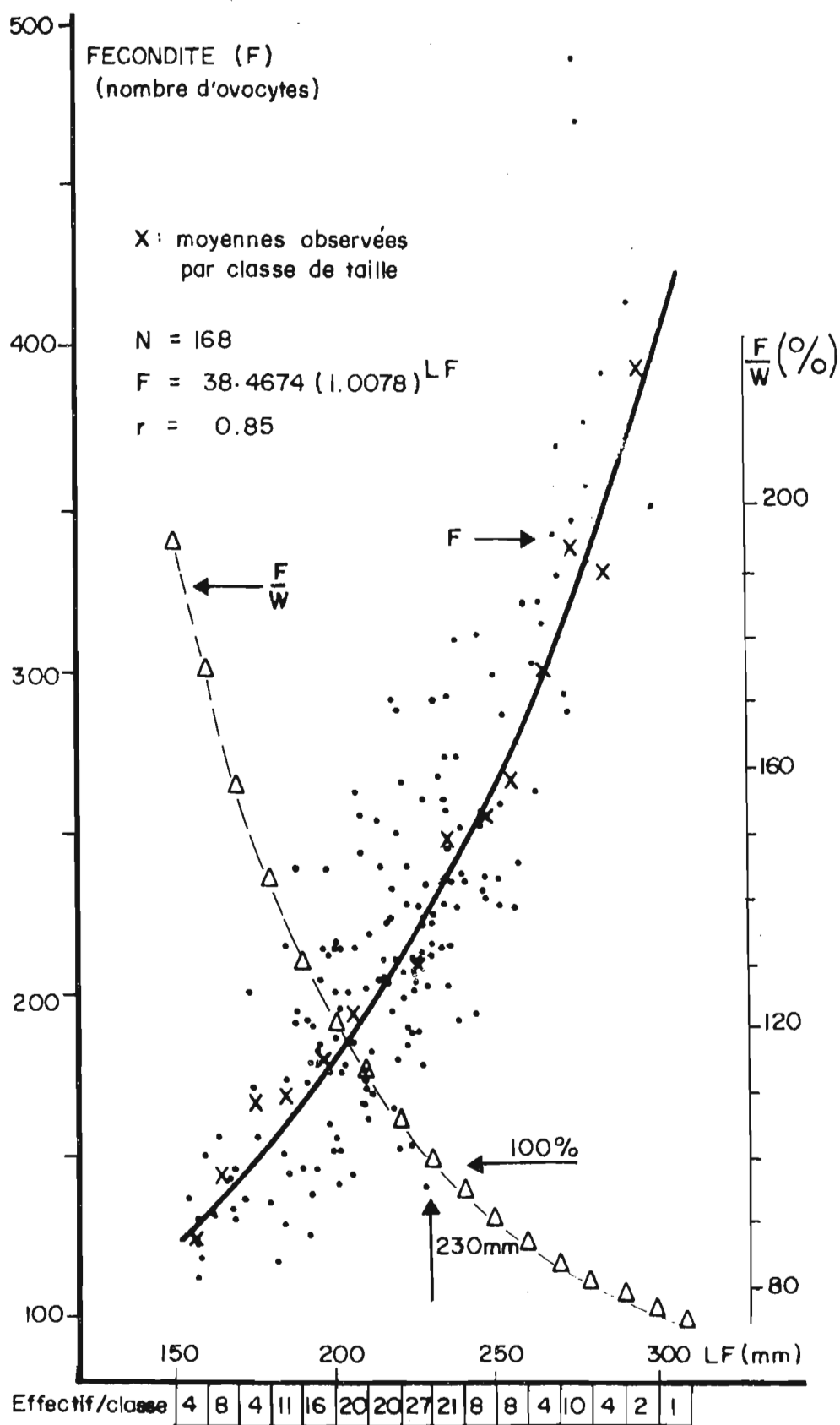


Figure 5 - Relation entre la fécondité (F et $\frac{F}{W}$ avec W = poids de la femelle en gramme) et la longueur à la fourche (LF) des femelles.

La plus petite femelle qui a servi dans cette étude mesurait 155 mm et comptait 137 ovocytes dans ses ovaires. Cinq points qui n'apparaissent pas tous sur la figure 5, ont été portés au-delà de $F = 420$ ovocytes. Ce sont, avec entre parenthèses les tailles (en mm) correspondantes des femelles concernées : 463 (278), 487 (275), 488 (277), 527 (304) et 717 (314), cette dernière valeur correspondant à la femelle de plus grande taille de l'échantillon.

Les femelles de plus de 320 mm de longueur que nous avons observées présentaient des ovaires consistants, de couleur blanc opaque. A la section, ils ne présentent aucune structure visible ; ils ont un aspect apparenté à une couche de graisse. Ce sont, sans aucun doute, des ovaires en "repos permanent", ne subissant plus d'activité ovogénétique. La fécondité est évidemment nulle pour ces femelles qui ne font plus partie de la population des reproducteurs. Chez *Tilapia mossambica* (Peters), Riedel (1965) a également observé que la production d'oeufs est nulle à partir d'une certaine taille.

Les valeurs les plus élevées de la fécondité observées chez les Cichlidés incubateurs buccaux sont 5010, 4300 et 3706 comptées respectivement chez des grands spécimens de *Sarotherodon galilaeus* (taille > 32 cm ; Ben-Tuvia, 1959), de *Tilapia aurea* (taille : 25 cm ; Ben-Tuvia, 1959) et de *Tilapia nilotica* (taille : 57 cm ; Lowe, 1955). Chez ces espèces, les fécondités moyennes varient de 1000 à 3000 oeufs, se différenciant nettement de celles des espèces à faible fécondité dont certaines pondent moins d'une vingtaine d'oeufs comme *Pseudotropheus zebra* : 17 et *Labeotropheus trewavasae* : 10 (Fryer, 1959), *Tropheus moorii* : 5-7 et *Tropheus duboisi* : 10 (Chlupaty, 1961 a et b) et *Chromidotilapia guntheri* : 5-10 (Hanon, 1975).

3 - COMPORTEMENT - INCUBATION BUCCALE

3.1. COMPORTEMENT - MODE D'INCUBATION

Chez *Tylochromis*, nous n'avons pas observé de propension à la construction de nid ou de regroupement sur des aires préférentielles au moment de la reproduction. De ce fait, nous n'avons pas pu observer l'accouplement et décrire le mode de fécondation des oeufs. Toutefois, si l'on réfère aux belles couleurs du mâle en maturité sexuelle, l'on imagine que la reproduction donne lieu à une

parade nuptiale qui conduit à la formation de couple comme cela s'observe chez la plupart des Cichlidés. Mais, parmi ces derniers, il est connu que chez les incubateurs buccaux, le couple formé n'est pas stable, la femelle quittant le mâle dès la reproduction terminée et assurant généralement seule la protection des oeufs et des jeunes qu'elle conserve dans sa cavité buccale (Lowe, 1959) ; Fryer et Iles, 1972 et Hanon, 1975)⁽¹⁾. D'ailleurs, c'est dans la bouche même de la femelle qu'a lieu la fécondation selon le schéma suivant : la femelle récupère dans la bouche les ovocytes aussitôt qu'ils sont pondus ; puis, selon le groupe systématique auquel elle appartient, elle va ingérer la laitance, soit en effectuant des happements au niveau des tâches colorées ("oeufs postiches") situées sur la nageoire anale du mâle (chez les *Haplochromis*, soit en stimulant la papille génitale du mâle (Wickler, 1962 ; Riedel, 1965 et Hanon, 1975). Le dimorphisme sexuel décrit chez *Tylochromis* paraît bien adapté pour ce dernier mode de fécondation.

Chez la plupart des Cichlidés pratiquant l'incubation buccale, c'est en général la femelle qui assure seule la protection de la progéniture. Ce rôle est dévolu au mâle seul chez très peu d'espèces tel *Tilapia macrocephala*. En considérant ces deux cas comme les plus spécialisés de la prise en charge parentale, Fryer et Iles (1972) pensent plutôt que c'est le modèle réalisé par la femelle qui est le plus efficace ; l'évidence de cette constatation étant l'adoption du dit modèle par la majorité des espèces. Les mêmes auteurs indiquent que le type de base de l'incubation buccale est celui pratiqué par *Sarotherodon galilaeus* chez qui ce rôle incombe aux deux parents à la fois. Une variante de ce schéma est affichée par *Chromidotilapia guntheri* chez qui les oeufs sont d'abord incubés par le mâle seul mais les alevins le sont par les deux partenaires.

(1) Chez les espèces gardiennes, les oeufs sont déposés sur un substrat et protégés par les deux partenaires qui forment un couple durable ; ce couple persiste durant la garde des jeunes et même parfois durant plusieurs périodes de reproduction successives.

3.1.1. Caractéristiques des oeufs.

Parmi les incubateurs buccaux, la taille des oeufs varie considérablement d'une espèce à l'autre comme le montrent les exemples suivants :

. <i>Chromidotilapia guntheri</i>	2.1 mm
. <i>Tilapia nilotica</i>	2.8 mm
. <i>Tilapia melanotheron</i>	3.5 mm
. <i>Tilapia variabilis</i>	4.5 mm
. <i>Tilapia karomo</i>	5.2 mm
. <i>Tilapia moorii</i>	7.0 mm

Les oeufs de *Tylochromis* mesurent en moyenne 5.0 mm à la ponte (maximum observé : 6.7 mm) et comptent donc parmi les plus gros du groupe. Il est à noter que les espèces à gros oeufs sont considérées comme les plus spécialisées dans l'incubation buccale (Hanon, 1975) qui est pratiquée exclusivement par la femelle. Chez ces espèces, l'efficacité accrue de la protection des oeufs et des jeunes assure un meilleur taux de survie des alevins et par là nécessite au départ un nombre d'oeufs nettement moins élevé mais de taille relativement importante. Elles possèdent par voie de conséquence les fécondités les plus faibles. Ainsi *Tropheus moorii* qui possède les plus gros oeufs jamais observés (longueur : 7.0 mm) ne peut en pondre que 5 à 7 tandis que *Sarotherodon galilaeus* qui compte parmi les espèces à petits oeufs (longueur : 2.5 mm) pond en moyenne 3000 oeufs (maximum : 5010).

Chez certaines espèces, de plus, la grosseur des oeufs peut également être fonction de la taille de la femelle ou du rapprochement plus ou moins important entre deux pontes successives. Hanon (1975) citant Dambach (1963) rapporte que la longueur des oeufs de *Tilapia melanotheron* peut varier de 1.9 à 4.5 mm et celle des oeufs de *Tilapia nilotica* de 2.3 à 3 mm. Chez *Tylochromis*, nous avons certes noté une variabilité des valeurs individuelles du grand axe des oeufs mais celles-ci n'a pas révélé de relations particulières avec la taille des femelles. Indiquons par ailleurs qu'il ne semble pas avoir de relations entre la taille maximum d'une espèce et la grosseur des oeufs pondus comme l'illustre l'exemple de *Tropheus moorii* qui possède les plus gros oeufs mais ne mesure que 7 à 8 cm de longueur.

Les oeufs des incubateurs buccaux sont toujours colorés. Leur coloration varie du jaune à l'orange. Seule exception : *Sarotherodon galilaeus* qui possède de petits oeufs de couleur grise. D'ailleurs cette espèce et *Chromidotilapia guntheri* sont généralement considérées, sur la base de leur comportement, comme des intermédiaires entre les espèces gardiennes et les incubateurs buccaux (Fishelson et Heinrich, 1963).

3.1.2. Développement des oeufs et des alevins.

Les oeufs sont gardés dans la bouche des parents jusqu'au développement complet des alevins capables de nager et de se nourrir.

Etudiant les modalités de l'incubation buccale chez *Tilapia macrocephala*, Shaw et Aronson (1954) ont noté que le facteur essentiel à sa réussite est le brassage continu des oeufs et alevins. Car ceux-ci, compte tenu des propriétés et de la nature de leur vitellus, ne peuvent se développer que s'ils sont régulièrement retournés ; autrement, une sédimentation du vitellus s'opère en quelques heures et provoque l'arrêt du développement (Fishelson, 1966). Les mouvements respiratoires des parents, en même temps qu'ils assurent une oxygénation permanente aux oeufs et larves contenus dans la cavité buccale, réalisent leur brassage continu. Quant au flux d'eau filtrée, tout en contribuant au nettoyage régulier des oeufs et larves, diminue les risques d'infections diverses consécutives à leur mode de prise en charge : entassement et confinement dans la cavité buccale. Dans ce rôle de protection des éléments en incubation, Shaw et Aronson (1954) ont montré que le facteur le plus efficace est l'agent bactéricide sécrété par les glandes pharyngiennes.

Les différents stades de développement des oeufs (jusqu'à l'éclosion) ont été décrits en détail par Shaw et Aronson (1954) chez *Tilapia macrocephala*. En incubation artificielle, Welcomme (1967) a observé et décrit le développement complet des oeufs et alevins de *Tilapia leucosticta*. Chez *Tylochromis*, les observations que nous avons effectuées sur les éléments en incubation chez différentes femelles nous ont permis de retrouver les mêmes stades de développement ; trois d'entre eux sont illustrés par les photos de la planche B. Nous ne reprendrons pas ici les descriptions détaillées des auteurs mais nous retiendrons,

comme l'ont observé Fryer et Iles (1972) - qui en ont fait la synthèse - et Hanon (1975), que chez les incubateurs buccaux, le schéma de développement des oeufs et alevins est fondamentalement comparable d'une espèce à l'autre et que le principal facteur qui influence la vitesse de son développement est la température. Chez *Tilapia macrocephala*, Shaw et Aronson (1954) ont en effet montré qu'à 25°C, l'éclosion des oeufs a lieu 10 jours après la fécondation alors qu'à 33°C, celle-ci intervient dès le 6^e jour. Selon les mêmes auteurs, la durée de l'incubation chez cette espèce varie de 6 à 22 jours. Chez *Sarotherodon galilaeus*, Fishelson et Heinrich (1963) ont observé une moyenne de 15 jours à 25-26°C ; le développement le plus court s'étant opéré en 10 jours à la température de 29°C environ. Pour *Sarotherodon mossambicus*, Baerends et Baerends-Van Roon (1950) et Riedel (1965) donnent 10 à 15 jours ; ce délai est passé à 20-22 jours quand les femelles ont été confinées dans un aquarium (Bruton et Boltt, 1975).

Chez les incubateurs buccaux, on remarque, de plus, que la durée du développement larvaire est proportionnelle à la grosseur des oeufs. Ainsi chez *Tropheus moorii* et *Tropheus duboisi*, les deux espèces possédant les plus gros oeufs, Fryer et Iles (1972) citant Chlupaty (1961 a et b) rapportent que les alevins ne sont lâchés, pour la première fois, que 42 jours après le début de l'incubation ; celle-ci étant prolongée de 8 à 12 jours après ce lâcher.

Afin de comparer les alevins, Hanon (1975) a précisé deux stades de développement caractéristiques qu'il est facile de retrouver d'une espèce à l'autre :

- l'éclosion qui a lieu au minimum 4 à 5 jours après la fécondation. Notons ici que la taille des alevins, au moment de l'éclosion, présente des variations de plus faible amplitude que ce que les variations de la grosseur des oeufs de départ pourraient laisser supposer ;

- le début de la nage intervenant entre le 9^e et le 11^e jours ; les mouvements des alevins sont toutefois limités par le gros sac vitellin qu'ils portent encore (cf. Planche B : photo b).

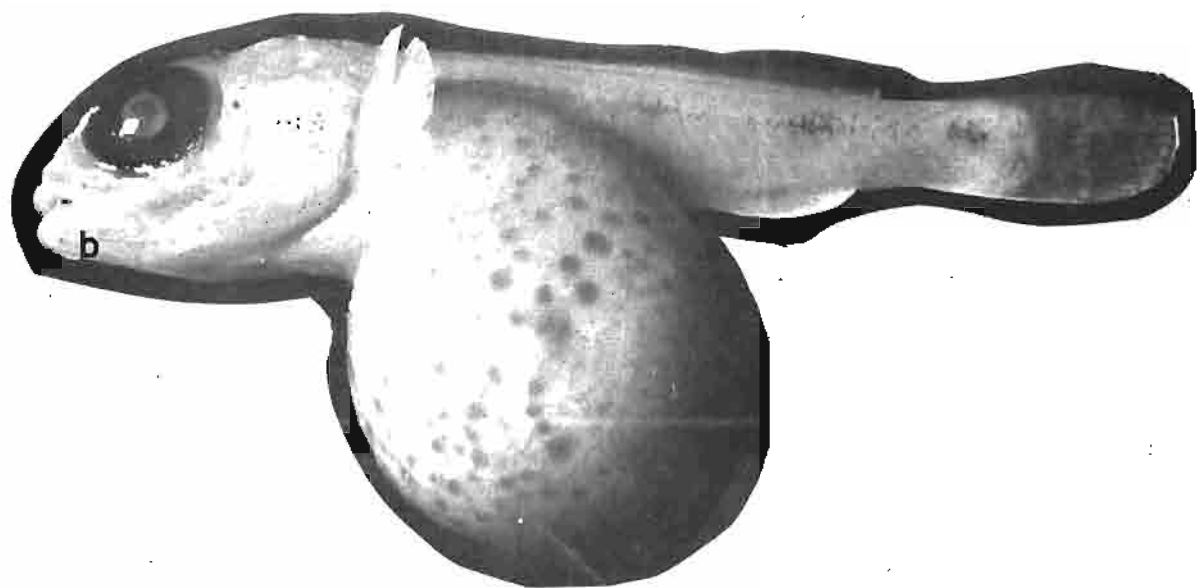
Planche B

Trois stades du développement de Tylochromis en incubation buccale.



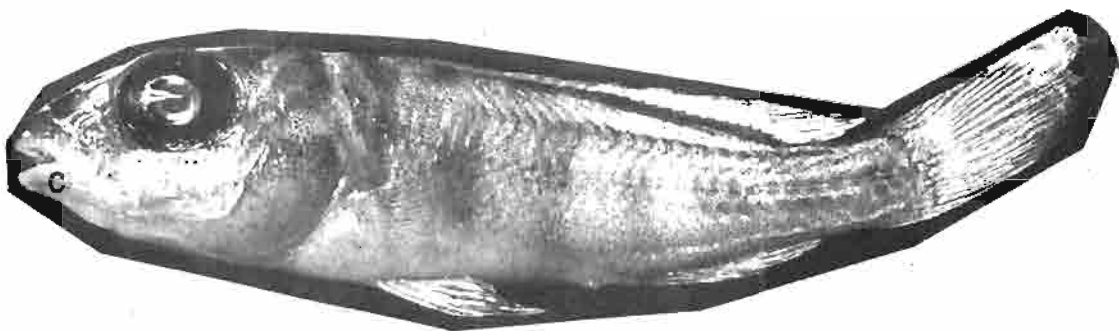
a

a : Tête et yeux distincts. Battements du cœur sensibles. Apparition des fentes branchiales. 3 jours.



b

b : Ensemble du corps détaché du vitellus. Bouche ouverte. Opercule et nageoires formés. Début de la nage : 9-11 jours.



c

c : Développement complet : résorption entière du vitellus. Alevin capable de nager et de se nourrir. Plus de 14 jours.

Ces deux stades restent cependant invisibles dans les conditions normales, puisqu'ils ont lieu dans la bouche parentale. Les jeunes sont seulement visibles pour la première fois au moment du premier lâcher qui a lieu ordinairement 4 à 5 jours après le début de la nage ; le sac vitellin est alors entièrement résorbé. Chez *Tylochromis*, les alevins mesurent entre 12 et 20 mm de longueur à la fourche (cf. Planche B : photo c). Nous avons cependant observé chez une femelle des alevins qui avaient entre 23 et 25 mm de LF. Chez une même femelle, le développement paraît bien synchrone pour tous les éléments en incubation qui présentent - à chaque stade d'observation - quasiment la même taille.

Lorsqu'ils ont atteint leur développement complet - généralement 10 à 15 jours après la fécondation - les alevins sont libérés ; mais chez les espèces dont la femelle pratique seule l'incubation, ils sont périodiquement repris dans la bouche maternelle. Chez *Tropheus moorii* et *Tropheus duboisi*, nous avons noté plus haut que les soins maternels sont prolongés de 8 à 12 jours en plus de la longue période de développement qui a nécessité 42 jours. Welcomme (1967) a observé que les alevins de *Tilapia leucosticta* sont libérés pour la première fois à la taille de 8 mm environ, soit à l'âge de 11 à 15 jours mais ils ne sont relâchés définitivement qu'à la taille de 9 à 11.5 mm, soit approximativement à 18-20 jours d'âge. Fishelson et Heinrich (1963) ont remarqué que les alevins libérés restent groupés autour de la "mère" et ne prennent refuge dans sa bouche qu'en cas de danger.

Certains auteurs dont Fryer et Iles (1972) rapportent que, d'ordinaire, la femelle jeûne pendant la période de l'incubation sinon, tout au moins durant les premiers stades de développement des oeufs. Ils mentionnent néanmoins, en citant Coe (1966) et Chlupaty (1961 a et b), que des aliments ont été trouvés dans les estomacs de femelles incubatrices de *T. grahami* et qu'en toute évidence les *Tropheus spp.* se nourrissent plus ou moins pendant la période d'incubation. Chez *Tylochromis*, certains des estomacs de femelles incubatrices que nous avons examinés à cette intention, contenaient des aliments à des degrés divers de digestion. Ces mêmes auteurs ont également noté que les alevins commencent à s'alimenter avant même que le vitellus soit complètement résorbé. Leurs premiers aliments seraient d'abord des particules en suspension dans l'eau telles des diatomées et autres algues monocellulaires ; la différenciation des régimes alimentaires n'interviendrait qu'un peu plus tard. Chez *Tilapia nilotica* et *Haplochromis polli*, Hanon (1975) a observé que la nutrition orale

début à partir du 12^e jour de l'incubation. Chez l'espèce étudiée nous ne possédons pas d'observations mais il est vraisemblable que les alevins de celle-ci aient le même comportement alimentaire.

3.2. FERTILITE

La fertilité, f , est le nombre d'oeufs, ou d'alevins contenus dans une cavité buccale. Elle est obtenue par simple comptage des éléments en incubation.

Les éléments en incubation buccale étant constitués soit d'oeufs fraîchement fécondés, soit de l'un quelconque des stades de développement larvaire et embryonnaire ou d'alevins, les valeurs de la fertilité ont été classées en trois catégories - par ordre décroissant - selon le schéma suivant :

oeufs →	éclosion : embryons → à queues et têtes libres	alevins sans sac vitellin →
$f : 280 \text{ à } 100$	$130 \text{ à } 50$	$60 \text{ à } 30$
nombre de femelles : 87	41	8

Dans chacune des trois catégories, les valeurs de la fertilité (f) couvrent un intervalle assez étendu. Parmi les causes possibles de cette grande variabilité des valeurs de f , il faut tout d'abord noter le fait que les femelles lâchent des fractions plus ou moins importantes des oeufs, larves et alevins qu'elles ont dans la bouche pendant l'opération de pêche : la manœuvre de la senne de plage est assez longue et peut durer 4 à 6 heures (Durand *et al.*, 1978). Toutefois, il semble que les pertes les plus importantes ont seulement lieu après que les femelles soient sorties de l'eau. Ceci signale d'ailleurs la saison de ponte qui se caractérise alors par la présence massive d'oeufs et d'alevins de *Tylochromis* dans les pirogues ayant capturé l'espèce.

Pour les deux dernières catégories, il est également probable qu'au moment où les femelles sont "dérangées dans leur quiétude" par le filet, elles n'aient pas dans la bouche la totalité des éléments en incubation, surtout quand ceux-ci sont constitués d'alevins ayant notamment atteint l'âge de nager :

tout ou une partie de ces alevins - qui sont de surcroît capables de se nourrir - sortent de la bouche maternelle et ne tentent de la réintégrer seulement qu'en cas de danger. Ce comportement, comme nous l'avons déjà mentionné plus haut, caractérise ceux des incubateurs buccaux chez qui la femelle assure seule la protection de la progéniture, ce qui est le cas de l'espèce étudiée.

En comparant les valeurs de f déterminées chez quelques femelles de la première catégorie aux fécondités moyennes (F) correspondant aux classes de longueur auxquelles elles appartiennent, nous nous sommes aperçu que la fertilité (f) représente 50 à 70% de la fécondité (F). Ceci est appréciable car si l'on tient compte des pertes éventuelles au cours de la capture des femelles, l'on peut dire que chez *Tylochromis* l'incubation porte sur la plus grande partie des ovocytes pondus. Chez *Sarotherodon galilaeus*, Riedel (1965) a noté que le nombre d'oeufs incubés représente seulement 30% de celui compté dans les ovaires. Il s'avère donc qu'à l'intérieur de la première catégorie, la variabilité des valeurs de f est due, beaucoup plus, aux différences de taille des femelles utilisées. La figure 6 : a représente la relation qui existe entre la fertilité et la longueur à la fourche des femelles. C'est une relation directe malgré la forte dispersion des valeurs observées autour de la droite théorique. Elle a été obtenue avec 24 femelles incubant des oeufs fraîchement fécondés et qui, dès leur capture, ont été placées dans des sachets individuels afin de recueillir les oeufs qu'elles relâchaient. Chez une espèce voisine, *Sarotherodon macrochir* (Boulenger), Marshall (1979) a défini deux droites de pentes différentes selon l'âge des individus. Dans notre étude, quoique notre échantillon ne comporte pas des femelles de 150 à 200 mm de LF, l'allure globale des points s'ajuste mieux à une droite unique. Comme cet auteur, nous avons repris ici le calcul des pourcentages d'efficacité de l'incubation qui est le rapport de la fertilité sur la fécondité. Les résultats obtenus pour chaque classe de taille ont été calculés avec les valeurs fournies par les courbes ajustées. Ils indiquent que l'efficacité de l'incubation augmente de la première maturité de la femelle (48%) à une valeur optimale de 67% correspondant à la longueur à la fourche 230 mm (Fig. 6 : b). Puis l'efficacité de l'incubation diminue progressivement chez les plus grandes femelles. Et à la taille limite (310 mm) de reproduction, les femelles n'incubent leurs oeufs qu'à 58%.

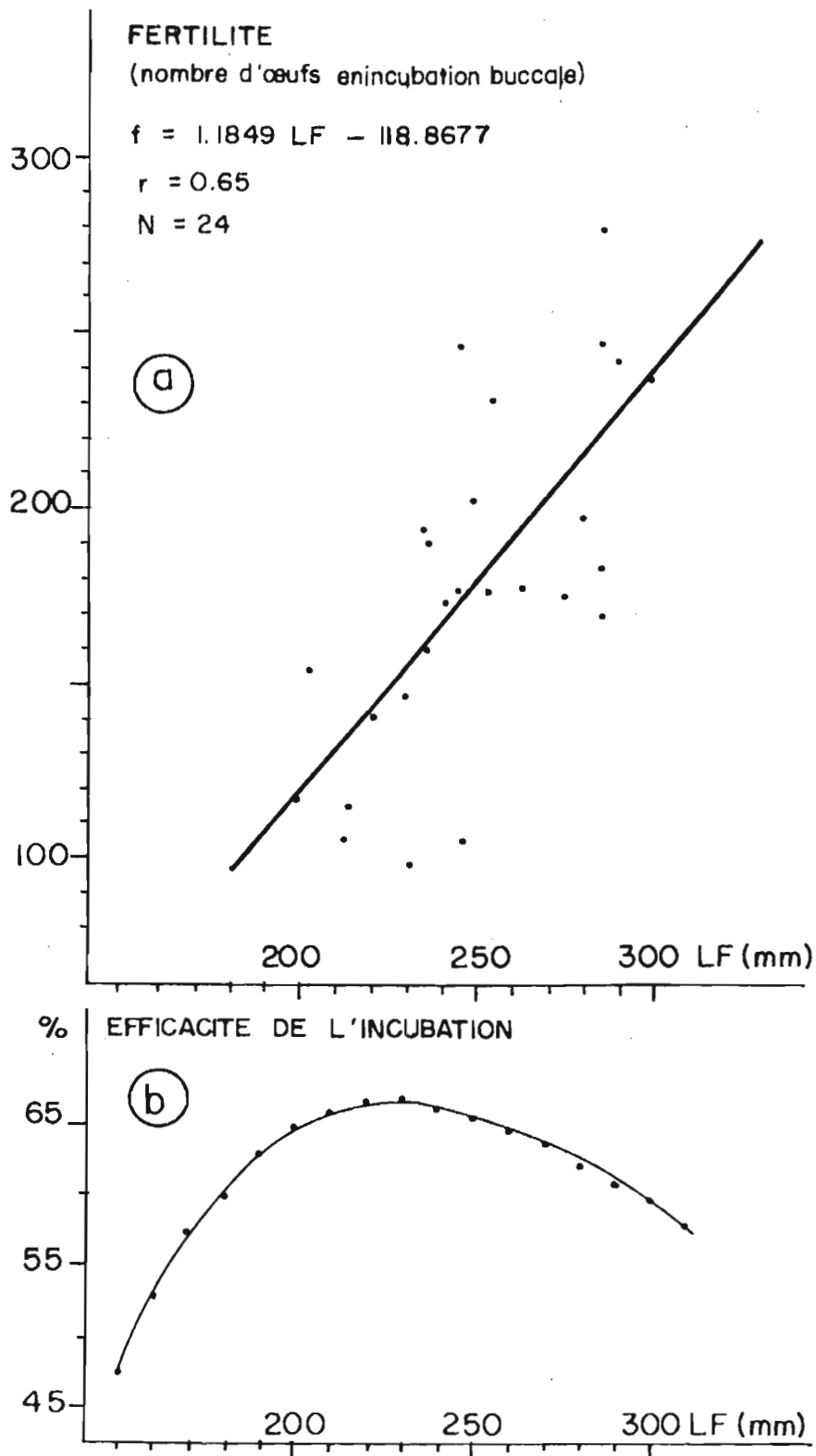


Figure 6 - Fertilité (a) et efficacité de l'incubation (b) en fonction de la taille de la femelle.

Si nous avions pu disposer de nombres moins incertains d'alevins pour calculer le paramètre "efficacité de l'incubation" dans la troisième catégorie, celui-ci aurait donné une indication sur les chances de survie des ovocytes pondus. Les observations réalisées au laboratoire par Cridland (1961) ont montré que le taux moyen de survie fluctue beaucoup mais demeure appréciable de façon générale quand l'incubation est assurée par la femelle. Par contre lorsque le rôle d'incubation est dévolu au mâle, les pertes sont énormes comme l'ont remarqué Shaw et Aronson (1954) chez *Tilapia macrocephala*.

4 - CONCLUSION

Chez *Tylochromis jentinki jentinki*, le mâle et la femelle présentent un dimorphisme sexuel qui se traduit, chez les adultes en maturation sexuelle par une coloration à dominance rouge du mâle. Celle-ci avait d'ailleurs conduit les premiers enquêteurs à le confondre avec *Lutjanus goreensis* qui a une teinte rouge vermillon tandis qu'ils prenaient la femelle pour *Lutjanus dentatus* à cause de sa teinte gris verdâtre plus ou moins foncée. Le mâle en maturation est très apprécié des riverains pêcheurs pour "sa graisse". Celui-ci présente en effet un embonpoint supérieur à celui de la femelle : la spermatogenèse mobilise nettement moins de réserves nutritives chez le mâle ($\overline{\text{RGS}} < 0.35\%$ du poids du corps) que l'ovogenèse chez la femelle ($\overline{\text{RGS}} > 2.50\%$ du poids du corps).

La taille de première maturité sexuelle déterminée pour les deux sexes est 158 mm LF. Elle s'explique par la croissance similaire des mâles et femelles durant leurs premières années d'existence (Amon-Kothias, 1981). Au point de vue de la gestion du stock, la senne de plage qui réalise 79% des prises de *Tylochromis*, du fait qu'elle capture les individus dès la taille de 60 mm LF, détruit ainsi une trop forte proportion d'immatures.

Comme chez la plupart des Cichlidés, la période de reproduction est très étalée de août à février et les femelles sont susceptibles de pondre plus d'une fois au cours de celle-ci. Toutefois la génération d'ovocytes destinée à une ponte est bien distincte de la suivante et est émise totalement en une fois. Elle correspond à la fécondité dont la valeur est donnée par le simple

comptage de ces ovocytes, opération facilitée par la grande taille des éléments (la valeur du grand axe des ovocytes varie de 4 à 6 mm) et par leur nombre restreint : 110 à 420 ovocytes par femelle. Mais si cette fécondité paraît relativement faible à première vue, elle n'est que la conséquence du mode de protection de la progéniture adopté par l'espèce : l'incubation buccale qui est pratiquée par la femelle. Celle-ci semble être très efficace et assure à la progéniture le maximum de survie ; les alevins ne sont relâchés qu'après leur développement complet ; ils sont relativement robustes et assez agiles pour échapper aux prédateurs. En élevage cela devrait éliminer les grandes difficultés que pose la phase larvaire dans la production des alevins, étape indispensable à la survie et à la rentabilité de l'opération.

La ponte de novembre dont le déclenchement semble être dû aux hautes eaux lagunaires et qui provoque la chute brutale de la valeur moyenne des RGS, nous a amenés à fixer la date de naissance de l'ensemble des individus de la population au début du dit mois. Il est alors intéressant de noter que cette date coïncide avec la période de formation de l'annulus sur les pièces osseuses, en l'occurrence l'écaille sur laquelle il est bien marqué. Ceci nous a permis (Amon-Kothias, 1981) de donner un âge relativement précis à chaque individu - sauf à ceux âgés de moins d'un an - et de déterminer donc des courbes de croissance. Celles-ci sont difficiles à obtenir par la méthode des filiations modales en raison de l'étalement de la période de reproduction et la forte variabilité de croissance des individus non seulement les modes des fréquences de longueur ne sont pas bien distincts pour les jeunes cohortes mais encore se fondent très vite aux précédents parce que la croissance des juvéniles est très rapide.

BIBLIOGRAPHIE

- AMON KOTHIAS, J.B., 1981 - Croissance de *Tylochromis jentinki jentinki* (Cichlidae) en lagune Ebrié (Côte d'Ivoire).
Doc. Sci. Centre Rech. Océanogr. Abidjan (sous presse).
- BABIKER, M.M. et H. IBRAHIM, 1979 - Studies on the biology of reproduction in the cichlid *Tilapia nilotica* (L.) : gonadal maturation and fecundity.
J. Fish Biol., 14 : 437-448.
- BAERENDS, G.P. et J.M. BAERENDS-VAN ROON, 1950 - An introduction to the study of the ethology of cichlid fishes.
Behaviour Suppl., 1 : 1-242.
- BEN-TUVIA, A., 1959 - The biology of the cichlid fishes of lakes Tiberias and Huleh.
Bull. Res. Conc. Isr., 8B, 4 : 153-188
- BRUTON, M.N. et R.E. BOLTT, 1975 - Aspects of biology of *Tilapia mossambica* Peters (Pisces : Cichlidae) in a natural freshwater lake (Lake Sibaya, South Africa).
J. Fish Biol., 7 : 423-445.
- CHLUPATY, P., 1961a - Pflege und Zucht des *Tropheus duboisi*.
Aquar.-u.Terrar.-Z., 14 : 5-6.
- CHLUPATY, P., 1961b - Pflege und Zucht des *Tropheus moorii*.
Aquar.-u.Terrar.-Z., 18 : 328-330.
- COE, M.J., 1966 - The biology of *Tilapia grahami* Boulenger in Lake Magadi, Kenya.
Acta trop., 23 : 146-177.
- CRIDLAND, C.C., 1961 - Breeding studies on *Tilapia zillii* and *Tilapia nigra*.
East Afr. Fresh Fish. Res. Org., Ann. Rep., 1961 : 29-32.
- DAGET, J., 1954 - Les poissons du Niger supérieur.
Mém. I.F.A.N., Dakar, 36, 391 p.
- DAMBACH, M., 1963 - Vergleichende Untersuchungen über das Schwarmverhalten von *Tilapia* - Jungfischen (Cichlidae, Teleostei).
Z. Tierpsychol., 20 : 267-296.
- DURAND, J.R., J.B. AMON KOTHIAS, J.M. ECOUTIN, F. GERLOTTO, J.P. HIE DARE et R. LAE, 1978 - Statistiques de pêche en lagune Ebrié (Côte d'Ivoire) : 1976-1977.
Doc. Sci. Centre Rech. Océanogr. Abidjan, IX (2) : 67-114.
- FISHELSON, L., 1966 - Cichlidae of the genus *Tilapia* in Israel.
Bramidger, 18 : 67-80.

- FISHELSON, L. et W. HEINRICH, 1963 - Some observations on the mouthbreeding *Tilapia galilea* L. (Pisces : Cichlidae).
Ann. mag. nat. hist., ser.13, 6 : 507-508.
- FONTANA, A., 1979 - Etude du stock démersal côtier congolais. Biologie et dynamique des principales espèces exploitées. Propositions d'aménagement de la pêche. Thèse Univ. Pierre et Marie CURRIE - Paris VI, 300 p.
- FRYER, G., 1959 - The trophic interrelationships and ecology of some littoral communities of lake Nyasa with especial reference to the fishes, and a discussion of the evolution of a group of rock-frequenting Cichlidae. Proc. Zool. Soc. Lond., 132 : 153-281.
- FRYER, G. et T.D. ILES, 1972 - The Cichlid fishes of the Great Lakes of Africa ; their biology and evolution. Oliver and Boyd, Edinburgh, 641 p.
- GRIFFITH, J.S., 1977 - Growth of the cichlid fish *Tylochromis bangwelensis* in Lake Bangweulu, Zambia. Trans. Am. Fish. Soc., 106 (2) : 146-150.
- HANON, L., 1975 - Adaptations morphologiques et comportementales à l'incubation buccale chez les poissons cichlides : oeufs et alev ins. Ann. Soc. Roy. Zool. Belg., 105 (1-2) : 169-192.
- HYDER, M., 1970 - Gonadal and reproductive patterns in *Tilapia leucosticta* (Teleostei : Cichlidae) in an equatorial lake, Lake Naivasha (Kenya). J. Zool., Lond., 162 : 179-195.
- JUILLET, J., 1968 - Biométrie. Eléments de mathématiques modernes. Lidec. Montréal, Livre 21, 134 p.
- LAUZANNE, L., 1978 - Croissance de *Sarotherodon galilaeus* (Pisces, Cichlidae) dans le lac Tchad. Cybium, 3è sér., 3 : 5-14.
- LOWE, H.R., 1955 - The fecundity of *Tilapia* species. East. Afr. Agric. J., 21 (1) : 45-52.
- LOWE, H.R., 1959 - Breeding behaviour patterns and ecological differences between *Tilapia* species and their significance for evolution within the genus *Tilapia* (Pisces : Cichlidae). Proc. Zool. Soc. Lond., 132 : 1-30.
- MARSHALL, B.E., 1979 - Observations on the breeding biology of *Sarotherodon macrochir* (Boulenger) in Lake Mc. Illwaine, Rhodesia. J. Fish Biol., 14 : 419-424.
- POINSARD, F., 1973 - Croissance des *Pseudotolithus typus* Blkr dans la région de Pointe Noire. Centre ORSTOM, Pointe Noire, n°29 N.S., 11 p.

- RIEDEL, D., 1965 - Some remarks on the fecundity of *Tilapia* (*T. mossambica* Peters) and its introduction into Middle Central America (Nicaragua) together with a first contribution towards the limnology of Nicaragua.
Hydrobiologia, 25 : 357-388.
- SHAW, E.S. et L.R. ARONSON, 1954 - Oral incubation in *Tilapia macrocephala*.
Bull. Amer. Museum. Nat. Hist., 103 : 379-415.
- SIDDIQUI, A.Q., 1977 - Reproductive biology, length-weight relationship and relative condition of *Tilapia leucosticta* (Trewavas) in Lake Naivasha, Kenya.
J. Fish Biol., 10 : 251-260.
- TROADEC, J.P., 1971 - Biologie et dynamique d'un Sciaenidae ouest africain *Pseudotolithus senegalensis* (V.).
Doc. Sci. Centre Rech. Océanogr. Abidjan, 2 (3) : 1-225.
- WELCOMME, R.L., 1967 - The relationship between fecundity and fertility in the mouthbrooding cichlid fish *Tilapia leucosticta*.
J. Zool. Lond., 151 : 453-468.
- WICKLER, W., 1962 - "Egg dummies" as natural releasers in mouth breeding cichlids.
Nature, Lond., 194 : 1092-1093.
- YASHOUV, A. et A. HEFETZ, 1959 - A key of the *Tilapia* species found in pond areas.
Bamidgeh, 11 (2) : 36-42.

+++++++
++++++
++