

Biologie de la reproduction de *Myleus ternetzi*

Pierre-Yves Le Bail⁽¹⁾, Anne Margeridon⁽¹⁾, Chantal Cauty⁽¹⁾, Paul Planquette⁽³⁾,
Étienne Prévost⁽²⁾ et Maurice Loir⁽¹⁾

⁽¹⁾ INRA, Laboratoire de Physiologie des Poissons, Campus de Beaulieu, 35042 Rennes Cedex, France.

⁽²⁾ INRA, Laboratoire d'Écologie-Hydrobiologie, 65, rue de Saint-Brieuc, 35000 Rennes Cedex, France.

⁽³⁾ INRA, Laboratoire d'Hydrobiologie, Campus agronomique, BP 709, 97387 Kourou, Guyane-France.

Received September 2, 1988; accepted March 17, 1989.

Reproductive biology of *Myleus ternetzi*.

Le Bail P.-Y., A. Margeridon, C. Cauty, P. Planquette, E. Prévost, M. Loir. *Aquat. Living Resour.*, 1989, 2, 175-183.

Abstract The histology of the gonads of 187 males and 149 females of *Myleus ternetzi* collected in Guyanan rivers has been studied. A stereological method was used to analyse the spermatogenetic stages and cycle. Ovogenesis was studied and the ovogenetic stage of every female was determined. Vitellogenesis appears to be discontinuous and at least three spawnings may occur during the breeding season. The mean fecundity is around 10 000 oocytes per kilogram per spawning. *Myleus ternetzi* is able to breed throughout the year but most animals breed just before the major wet season.

Keywords : Fish, South America, reproduction, testis, ovary, stereology, fecundity.

Résumé L'histologie des gonades de 187 mâles et 149 femelles de *Myleus ternetzi* pêchés dans des rivières guyanaises a été étudiée. Les stades et le cycle de la spermatogenèse ont été analysés à l'aide d'une méthode stéréologique. L'ovogenèse a été étudiée et le stade de maturation de chaque femelle déterminé. La vitellogenèse est discontinue et au moins trois pontes pourraient avoir lieu lors de la saison de reproduction. La fécondité relative est d'environ 10 000 ovocytes par kilogramme par ponte. Bien que aptes à se reproduire toute l'année, la plupart des *Myleus ternetzi* se reproduiraient juste avant la grande saison des pluies.

Mots-clés : Poisson, Amérique du Sud, reproduction, testicule, ovaire, stéréologie, fécondité.

INTRODUCTION

Parmi les poissons qui peuplent les eaux douces des Guyanes, les espèces du genre *Myleus* possèdent des qualités aquacoles reconnues (Boujard *et al.*, 1988). C'est le cas d'espèces de grande taille (>2 kg) telles que le Coumarou (*M. rhomboïdalis*) et le Pacu (*M. pacu*). Le Pacoucine (*M. ternetzi*), de dimensions

plus modestes (<1 kg) a un régime alimentaire très particulier qui le rend également intéressant. Il se nourrit principalement des feuilles et des fleurs immergées. Les quelques observations qui ont été faites sur la reproduction d'autres espèces de la famille des Serrasalmidés, appartenant aux genres *Serrasalmus*, *Metynnis* et *Colossoma*, montrent que leurs modalités de reproduction sont très variables et qu'une étude du genre *Myleus* se justifiait pleinement.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Animaux

Les captures des Pacoucines ont été effectuées dans deux fleuves de la Guyane à l'aide de filets trémails monofilament de maillages variant entre 22 et 40 mm. De mai 1981 à mai 1982, des pêches ont été effectuées mensuellement sur le fleuve Sinnamary. Des captures ponctuelles ont eu lieu sur le fleuve Kourou en août 1981, décembre 1984 et 1985, et mars 1986.

L'identification de *Myleus ternetzi* a été effectuée grâce aux critères définis par Géry (1972) et Le Bail *et al.* (1984). Le nombre total d'animaux capturés est de 336 individus avec un sex-ratio de 1,26 mâle pour 1 femelle. Le poids total des individus variait entre 29 et 855 g.

Paramètres morphométriques

Pour chaque poisson pêché, les données suivantes ont été relevées: longueur standard (LS), poids total (PT), poids éviscéré (PE) et poids des gonades (PG), ces deux dernières données permettant de calculer le rapport gonadosomatique ($RGS = PG \times 100/PE$).

Le nombre des captures étant certains mois insuffisant, nous avons regroupé les mois en quatre saisons de même durée en nous basant sur les données de pluviométrie de Boye *et al.* (1978). Ce sont:

- la grande saison des pluies (GSP): mai, juin, juillet;
- la saison sèche (SS): août, septembre, octobre;
- la petite saison des pluies (PSP): novembre, décembre, janvier;
- le petit été de mars (PEM): février, mars, avril.

Prélèvement et histologie des gonades

Dès que possible, les testicules ont été fixés pour la microscopie électronique (pêches de 1984-1985-1986) et pour la microscopie photonique. Dans le cas des femelles, un ovaire a été fixé pour la microscopie photonique, l'autre étant fixé par le formaldéhyde à 10% pour une étude ultérieure de la fécondité.

Pour la microscopie photonique, les échantillons ont été fixés au Bouin Hollande. Les inclusions et les coupes ont été réalisées selon les méthodes usuelles (Gabe, 1968). Les coupes de testicules (4 à 6 μ m) ont été, soit colorées à l'hématoxyline de Regaud, orangé G et bleu d'aniline pour la description des stades, soit à l'acide périodique-schiff-hématoxyline de Groat pour l'analyse stéréologique. Les coupes d'ovaires (7 μ m) ont été colorées par l'azan de Heidenhan.

Les quelques testicules étudiés en microscopie électronique ont été fixés avec 6% de glutaraldéhyde dans du tampon cacodylate 0,09 M pH 7,3 puis post-fixés par l'acide osmique 1% dans le même tampon plus 1% ferricyanure de potassium. Après inclusion dans

l'Epon-Araldite, les coupes ont été contrastées à l'acétate d'uranyl-citrate de plomb et observées sur un microscope Jeol 100 CX.

Analyse de la spermatogénèse

Une observation préliminaire des coupes histologiques a révélé un asynchronisme très marqué du développement de la gamétogénèse au sein d'un même testicule. Ce fait rendant difficile la détermination du stade de maturation de chaque animal, nous avons réalisé une analyse semi-quantitative de la spermatogénèse pour chaque testicule. Ceux contenant seulement des spermatogonies n'ont pas été analysés par cette méthode. Pour les autres contenant des cellules germinales en proportions différentes selon l'avancement de la gamétogénèse, nous avons estimé les volumes relatifs occupés par les différents types cellulaires en mesurant par stéréologie les surfaces qu'elles occupaient (Principe de Delesse). La spermatogénèse n'étant pas au même stade d'avancement dans tout le testicule, nous avons choisi, *a priori*, d'analyser pour chaque animal la zone la plus avancée, dans laquelle trois photos ont été prises à un grossissement final de 333. Elles ont été étudiées ensuite sur un analyseur d'image ASM Leitz, les surfaces occupées par chaque type cellulaire étant estimées à l'aide d'un réseau de droites parallèles (Solari, 1975).

Par ailleurs, une étude de la distribution longitudinale et radiale de la proportion relative de chacun des quatre types de cellules germinales a été réalisée sur trois animaux.

Analyse de l'ovogénèse

Trois types d'ovocytes ont été triés à la loupe binoculaire en fonction de leur couleur, mesurés au microscope oculaire et pesés, afin de réaliser des histogrammes de fréquence. Nous n'avons pris en compte que les ovocytes d'un diamètre supérieur à 0,2 mm. Les trois types d'ovocytes ont ensuite été inclus et identifiés en histologie. Ils se relient aux stades connus (Zohar, 1982) comme suit:

- ovocytes blancs: ovocytes en vitellogénèse I (VGI; vitellogénèse dite endogène);
- ovocytes crèmes: ovocytes en début de vitellogénèse II (VGII a; vitellogénèse dite exogène);
- ovocytes jaunes: ovocytes en vitellogénèse II avancée (VGII b).

Par ailleurs, les diamètres minimal et maximal des trois types d'ovocytes ont été mesurés sur coupes (coupes sagittales). Pour chaque ovaire, le diamètre moyen des dix plus gros ovocytes (coupes sagittales) a été mesuré.

La fécondité instantanée a été estimée en dénombrant les ovocytes de couleur jaune contenus dans un fragment d'ovaire des animaux ayant un fort RGS. Ce nombre a été ramené ensuite au poids total des ovaires.

Analyse mathématique

Les comparaisons des pourcentages ont été faites à l'aide d'un test de χ^2 , celles des moyennes à l'aide d'une analyse de variance unifactorielle.

L'interprétation des données provenant de l'analyse stéréologique de la spermatogénèse a été faite grâce à une analyse en composantes principales (ACP; Foucart, 1985) suivie d'une analyse des correspondances multiples (ACM) effectuées sur Mini 6 à l'aide des logiciels AMANCE et SPAD.

RÉSULTATS

Dimorphisme sexuel

L'histogramme de fréquence des poids (PT) (donnée non illustrée) ne montre pas de différences notables entre les sexes. Il apparaît toutefois une tendance des mâles à atteindre des tailles maximales plus élevées que celles des femelles.

La relation taille-poids total pour l'ensemble de la population s'énonce ainsi: $PT = 0,053.LS^{3,03} - 2,015$. Il n'y a pas de différence significative entre les sexes.

Myleus ternetzi présente un dimorphisme sexuel au niveau de la nageoire anale. Trois formes sont observées: falciforme chez le jeune immature, triangulaire chez la femelle, bilobée chez le mâle (fig. 1). En outre, il faut noter que 3 mâles sur un total de 187 avaient une robe différente de celle des autres. Alors que la plupart des mâles (comme les femelles) sont d'un gris-bleu argenté, ces trois mâles étaient de couleur sombre, d'un bleu noir avec des zones à reflets rougeâtres.

Histologie des gonades

Mâle

Une coupe de testicule montre une organisation semblable à celle observée chez les Salmonidés. Cependant, l'interstitielle est caractérisée par la présence de nombreuses cellules de Leydig.

Une analyse semi-quantitative réalisée sur trois mâles a montré l'existence, dans les testicules en cours de maturation, de deux gradients. L'un est centro-périphérique: la gamétogénèse débute de manière synchrone puis le centre du testicule devient mature plus rapidement que la périphérie. L'autre est antéro-postérieur, la partie postérieure du testicule devenant mature plus tôt.

Femelle

Globalement, l'histologie des différents stades ovocytaires chez *Myleus ternetzi* est très comparable à celle observée chez la truite. Une coupe d'ovaire montre les ovocytes organisés en lamelles ovigères, surtout visibles au stade prévitellogénèse (PV). A ce stade le diamètre des ovocytes varie entre 0,1 et 0,34 mm.

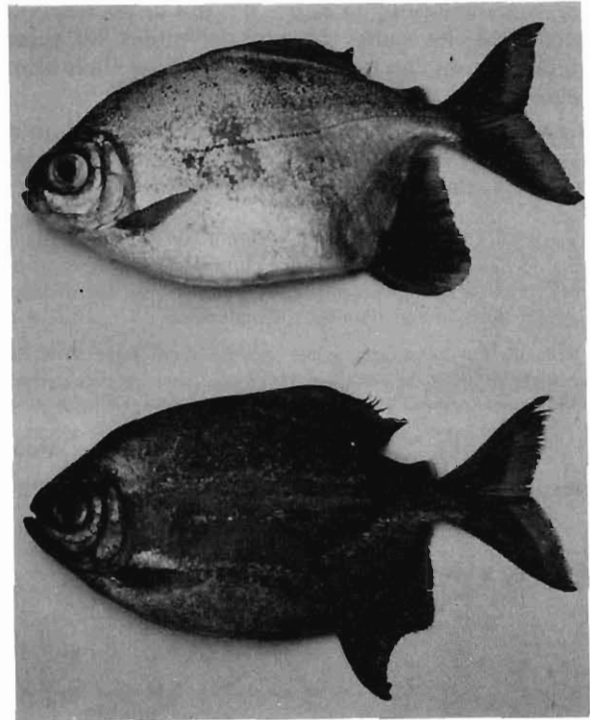


Figure 1. — Une femelle (en haut) et un mâle (mature, à robe sombre; en bas) de *Myleus ternetzi*. Noter le dimorphisme sexuel de la nageoire anale.

A female (above) and a male (mature; below) of *Myleus ternetzi*. Note the sexual dimorphism of the anal fin.

Celui des ovocytes en VGI atteint 0,75 mm, et celui des ovocytes en VGII 2,8 mm.

L'ovaire est entouré d'une fine paroi ovarienne dont l'épaisseur, la richesse en conjonctif et en vaisseaux sanguins augmentent au cours de la gamétogénèse. Lors de la première reproduction, l'épaisseur de la paroi est d'environ 10 μ m au stade PV, de 15 à 21 μ m au stade VGI et de 30 μ m et plus au stade VGII. Il semble qu'après la ponte l'épaisseur de cette paroi régresse peu.

Stades et déroulement de la gamétogénèse

Mâle

Pour chaque animal, ont été mesurés et calculés par analyse stéréologique, les pourcentages des surfaces occupées par les spermatogonies, spermatocytes, spermatides et spermatozoïdes par rapport à la surface occupée par l'ensemble de ces cellules. Le traitement mathématique de ces données a permis de:

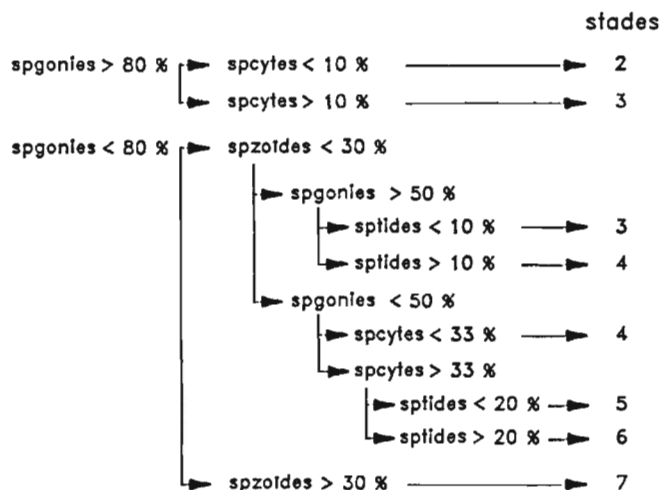
— distinguer six stades, de 2 à 7, le stade 2 étant celui des testicules ne contenant comme cellules germinales que des spermatogonies; alors que les stades 3, 5, 6, 7 sont caractérisés par une évolution régulière des pourcentages des quatre types de cellules germinales, cohérente avec la progression de la spermatogénèse, la composition cellulaire du stade 4 ne s'intègre pas

dans cette évolution; en outre, d'après la microscopie électronique, les lames basales délimitant les tubes séminifères sont excessivement plissées à ce stade alors qu'elles le sont peu ou pas aux stades 2 et 7;

— attribuer un stade de spermatogenèse à chaque poisson; cette attribution a été validée par une réobservation attentive de toutes les lames histologiques;

Tableau 1. — Clé dichotomique de détermination des stades de la spermatogenèse en fonction des pourcentages des quatre types de cellules germinales (*spgonies*: spermatogonies; *spcytes*: spermatoctes; *sptides*: spermatides; *spzoides*: spermatozoïdes).

Dichotomous key to determine the spermatogenic stage from the percentages of the four germ cell types (spgonies: spermatogonia; spcytes: spermatoctes; sptides: spermatids; spzoides: spermatozoa).



— établir une clef dichotomique (*tableau 1*) pouvant permettre ultérieurement la détermination du stade des mâles sans réutiliser l'ordinateur. Si l'on applique les deux méthodes à un même lot de poissons, 92% des stades attribués coïncident.

La majorité des mâles au stade 2 ont un poids (PT) compris entre 26 et 200 g (*fig. 2*) et 30% d'entre eux, de poids inférieur à 150 g, ont une nageoire anale indifférenciée. Le poids de la quasi-totalité des mâles au stade 3 est compris entre 100 et 325 g. Par contre, le poids des animaux aux stades 4, 5, 6 et 7 varie de 100 à 700 g. Les trois poissons à robe sombre mentionnés précédemment étaient des animaux au stade 7.

Nous avons tenté d'établir une corrélation entre le RGS et le stade de maturation des mâles. A poids total équivalent, le RGS varie peu en fonction des stades. Par contre, pour les stades 4 à 7, il augmente avec le poids des animaux. Excepté pour les trois mâles au stade 7 et à robe sombre dont les RGS étaient de 0,30, 0,63 et 0,80%, le RGS reste inférieur à 0,20%. Le RGS ne peut donc pas donner d'information sur l'état de maturité des mâles.

Femelle

Il a été attribué à chaque femelle un stade d'ovogenèse correspondant au stade des ovocytes les plus

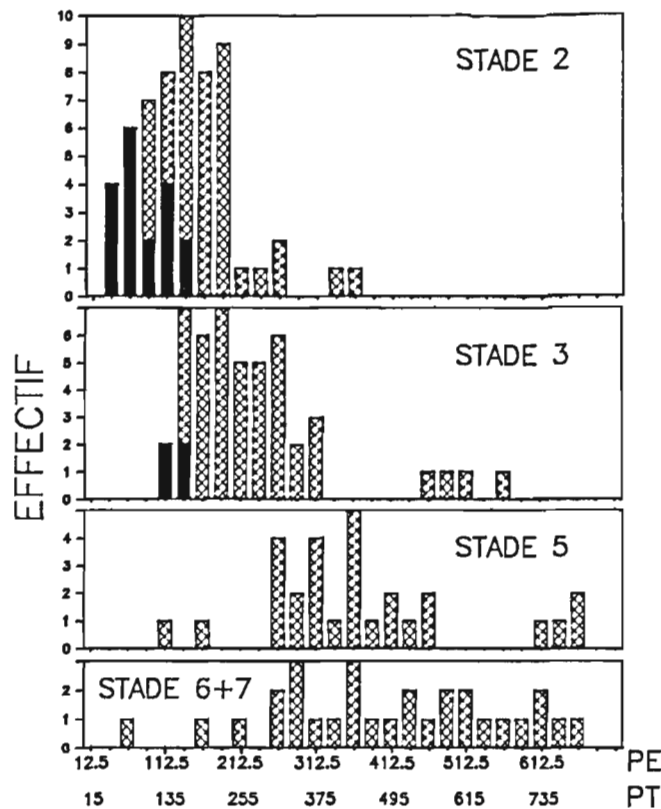


Figure 2. — Distribution en fonction du poids total (PT, g) et du poids éviscéré (PE, g) des mâles à différents stades de maturation. En noir: mâles avec une nageoire anale de type immature.

Distribution of the males at various maturation stages as a function of the total weight (PT, g) and of the eviscerated weight (PE, g). Closed squares: males with an anal fin of the immature type.

avancés présents dans leur ovaire: PV, VGI et VGII. Nous avons observé que certaines femelles avaient une paroi ovarienne en général plus épaisse que celle d'animaux plus petits de même stade. Le poids total de telles femelles était supérieur à 380 g. Certaines de ces femelles présentaient également des follicules post-ovulatoires. Sur ces critères, nous avons considéré que les animaux avec une paroi ovarienne épaisse étaient au moins en seconde reproduction (femelles notées n).

Nous avons pu relier les différents stades des femelles à des valeurs de RGS. Nous avons ainsi calculé une valeur moyenne de RGS pour les stades PV et VGI et observé une différence significative au seuil de 1% entre les RGS d'animaux en première et en n-ième reproduction pour un même stade:

- 0,29 + 0,07 pour 1^{re} prévitellogenèse;
- 0,47 ± 0,08 pour 1^{re} vitellogenèse I;
- 0,58 ± 0,19 pour n-ième prévitellogenèse;
- 0,68 ± 0,15 pour n-ième vitellogenèse I.

Toutes les femelles (99%) ayant un RGS supérieur ou égal à 0,80% étaient en VGII.

Biologie de la reproduction

Taille à la puberté (fig. 3)

Nous avons considéré que les femelles ayant atteint ou dépassé le stade 1^{re} VGI étaient pubères. 50% des femelles étaient pubères vers 250 g (PT).

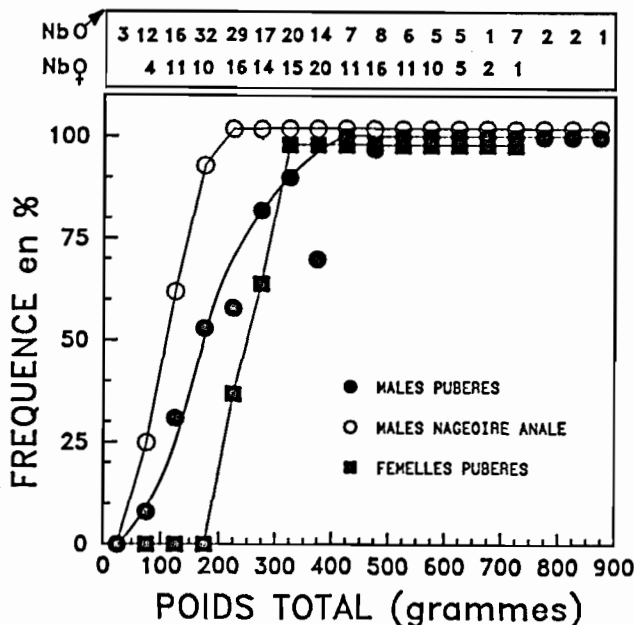


Figure 3. — Évolution en fonction du poids total du pourcentage de mâles et de femelles pubères ainsi que du pourcentage de mâles ayant une nageoire anale de type «mâle» (Nb: nombre d'animaux pris en compte pour le calcul de chaque point).

Distribution as a function of the total weight of the percentages of pubescent males and females and of the percentage of males with an anal fin of the "male type" (Nb: number of animals).

Nous avons considéré que les mâles ayant atteint ou dépassé le stade 3 étaient pubères. La classe de poids pour laquelle 50% d'entre eux sont pubères est de 150 à 200 g (PT). 50% des mâles de 100 à 150 g (PT) ont une nageoire anale de type mâle. La différenciation de la nageoire a donc lieu plus précocement que le démarrage de la spermatogénèse. Ceci est confirmé par le fait qu'au stade 2, 70% des mâles ont une nageoire anale bilobée (phénotype mâle) (fig. 2).

Structure de la population ovocytaire (fig. 4)

La structure de la population ovocytaire de l'ovaire est représentée sous forme d'histogrammes de fréquence des diamètres ovocytaires, en tenant compte des trois populations d'ovocytes (VGI, VGII a, VGII b).

Ainsi, nous observons pour l'animal 2 (RGS=0,96%) une petite population ovocytaire en début de VGII se détachant de la vague d'ovocytes en VGI.

Pour l'animal 3 plus mature (RGS=9,27%) il est possible de distinguer deux vagues d'ovocytes en VGII. Chacune des trois vagues observées (VGI,

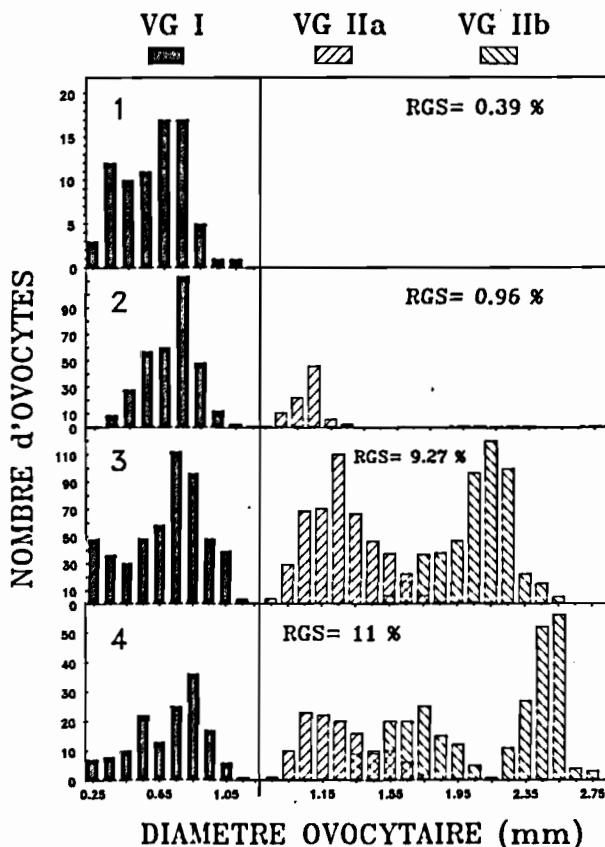


Figure 4. — Histogramme de fréquence des diamètres ovocytaires en vitellogénèse I et II pour quatre femelles ayant des RGS différents.

Frequency histogram of the diameters of vitellogenic I and II oocytes in the ovaries of four females having a different gonadosomatic index.

VGII a et VGII b) sont équivalentes en nombre d'ovocytes.

L'animal 4, très mature (RGS=11%), montre trois vagues. La seconde vague (diamètres de 0,85 à 2,15 mm), présente une double modalité (VGII a et VGII b). Le nombre d'ovocytes de cette vague double est équivalent à celui de chaque autre vague. Cette bimodalité témoigne d'une certaine discontinuité dans la dynamique de la VGII.

Les diamètres des trois types d'ovocytes recourent les valeurs trouvées en histologie: ovocytes en VGI: 0,4-1,2 mm, ovocytes en début VGII: 0,8-1,8 mm, ovocytes en pleine VGII: 1,5-2,8 mm.

Fécondité

Nous avons calculé la fécondité à partir du nombre d'ovocytes de la vague la plus avancée au stade VGII b. Les relations entre la fécondité absolue (F_{abs}) et la longueur standard (LS, en cm) ou le poids total (PT, en g) s'expriment par les relations suivantes:

$$F_{abs} = 0,239 \times LS^{3,232} \text{ (coeff. de corrélation} = 0,36);$$

$$F_{abs} = 2,57 \times PT^{1,212} \text{ (coeff. de corrélation} = 0,73).$$

La fécondité relative (fécondité absolue ramenée au poids de l'animal) est pour *Myleus ternetzi* de: 9 776 ovocytes/kg \pm 2 105 (SE; $n=18$) pour une ponte, avec des valeurs extrêmes de 6 942 à 14 490 ovocytes/kg.

Saison de reproduction

Pour les femelles, nous avons exprimé, en fonction des quatre saisons guyanaises, la proportion d'animaux respectivement immatures mais déjà pubères (PV n), au stade VGI (1^{ère} VGI + VGI n) ou au stade VGII (1^{ère} VGII + VGII n) par rapport à l'ensemble des femelles pubères

(PV n + 1^{ère} VGI + VGI n + 1^{ère} VGII + VGII n).

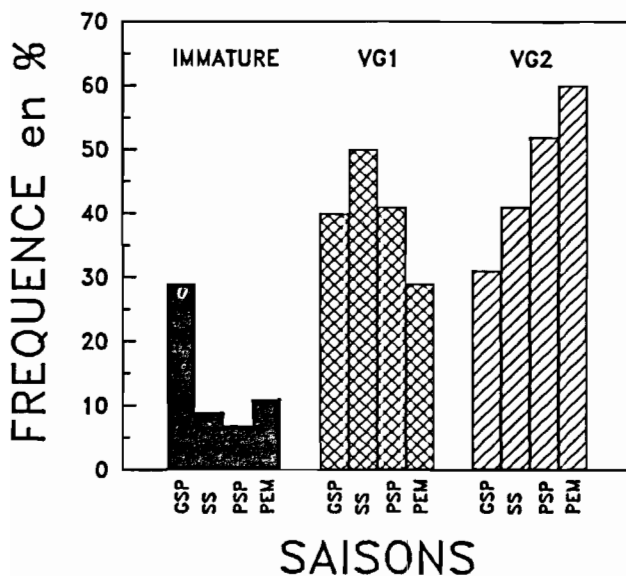


Figure 5. — Variation du pourcentage de femelles pubères à différents stades de l'ovogenèse, en fonction de la saison. GSP: grande saison des pluies ($n=15$); SS: saison sèche ($n=34$); PSP: petite saison des pluies ($n=21$); PEM: petit été de mars ($n=33$). n : nombre de femelles pubères.

Variations in the percentage of pubescent females at different stages of oogenesis as a function of the season. GSP May-July ($n=15$); SS: Aug.-Oct. ($n=34$); PSP: Nov.-Jan. ($n=21$); PEM: Feb.-Apr ($n=33$). n : number of pubescent females.

La figure 5 montre que les femelles ne sont pas synchrones et que leur période de reproduction est étalée sur toute l'année. Toutefois, la proportion de femelles en VGI présente un maximum durant la saison sèche et un minimum durant le petit été de mars. La proportion de femelles en VGII augmente régulièrement depuis la grande saison des pluies (32%) jusqu'au petit été de mars (60%). Ces variations sont (faiblement) significatives (χ^2 , seuil de 10%).

La figure 6 représente l'évolution du pourcentage des mâles matures ou proches de la maturité (stade 6+7) par rapport à l'ensemble des mâles en cours de maturation ou susceptibles de l'être (stades 3 à 7), en fonction des saisons. La reproduction des mâles peut avoir lieu toute l'année avec toutefois une période

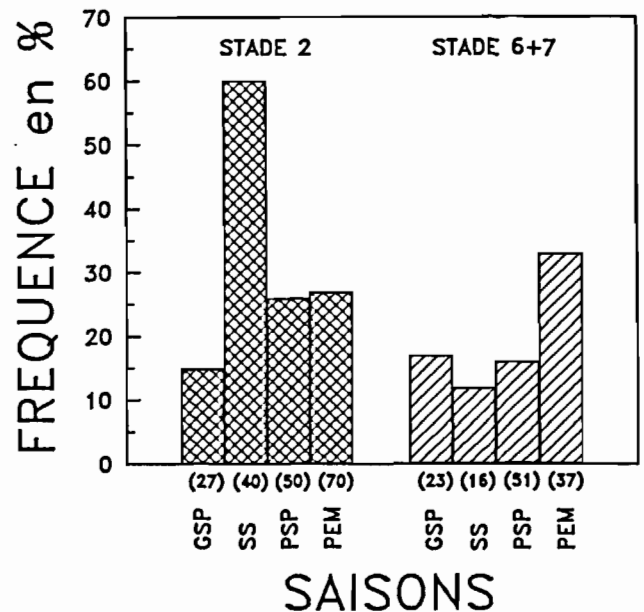


Figure 6. — Variation des pourcentages de mâles impubères (stage 2) par rapport au nombre total de mâles (entre parenthèses) et de mâles matures (stades 6-7) par rapport au nombre de mâles pubères (entre parenthèses) en fonction de la saison. Abréviations: cf. figure 5.

Variation as a function of the four seasons, of the percentages of unpubescent males (stage 2) as referred to the total number of males (in brackets) and of mature males (stages 6-7) as referred to the number of pubescent males (in brackets). Abreiations: see figure 5.

préférentielle entre les mois de février et d'avril (χ^2 , significatif au seuil de 1%). Le pourcentage de mâles immatures (stade 2) par rapport à la totalité des mâles culmine en saison sèche.

DISCUSSION

Nous avons mené l'étude de la biologie de la reproduction de *Myleus ternetzi* sur un total de 336 animaux qui paraît *a priori* un nombre raisonnable pour une telle étude. Cependant, l'échantillonnage mensuel pour chaque sexe s'est révélé très insuffisant chez cette espèce asynchrone. Ce fait nous a conduit à regrouper les échantillons des différentes années et à traiter les données par saison. D'autre part, l'absence de capture de juvéniles et le faible nombre d'animaux proches de la période de reproduction a été dû vraisemblablement au maillage des filets utilisés et aux lieux de capture peut-être inadéquats pour ces stades. Malgré ces biais, notre échantillon nous a permis d'obtenir des informations intéressantes sur le cycle reproducteur du Pacoucine.

Myleus ternetzi présente un dimorphisme sexuel bien marqué au niveau de la nageoire anale qui peut être utilisée en pratique pour identifier le sexe des

animaux. En effet, à partir d'un poids total de 200 g, tous les mâles ont une nageoire anale bilobée. Les mâles peuvent également présenter, mais de façon moins constante, une nageoire dorsale filamenteuse. Nous avons également observé ces dimorphismes sexuels chez *Myleus rhomboidalis* et chez les autres *Myleus* présents en Guyane, comme d'ailleurs d'autres auteurs (Géry, 1972; Goulding, 1980).

Nous n'avons pas pêché de *Myleus ternetzi* au stade 1 (indifférencié), mais chez un *Myleus rhomboidalis* de 9 g que nous avons capturé, la gonade était déjà différenciée (stade 2). Il est vraisemblable que les *Myleus ternetzi* au stade 1 ont une taille encore inférieure. Au stade 2, la gonade est mâle et la nageoire anale se différencie. A ce stade, la gonade renferme des spermatogonies souches mais aussi déjà quelques cystes isolés contenant des cellules germinales allant jusqu'au stade spermatozoïde. La gamétogenèse débute véritablement au stade 3: les spermatoctes I sont présents dans tout le testicule. Le poisson passe ensuite au stade 5 puis 6 et 7, ce dernier étant le stade auquel l'animal est préspermiant ou spermiant. Après la spermiation, lorsque le cycle est achevé, le testicule régresse et passerait alors au stade 4 (fig. 7). Le plissement extrême des lames basales, observé à ce stade, résulte très vraisemblablement de la disparition des spermatozoïdes antérieurement présents en grand nombre dans la lumière des tubules. En outre, les cellules de Leydig sont tout à fait comparables au stade 4 à celles présentes chez l'immature (stade 2) (Loir *et al.*, 1989). Un testicule ayant déjà mûri une fois ne contient donc jamais uniquement des spermatogonies, comme cela a été observé après spermiation chez la truite en conditions naturelles (Billard, 1979), et chez *Arius proops* (Le Bail *et al.*, 1984). Chez *Myleus ternetzi*, c'est lors de cette période de repos sexuel relatif que s'effectueraient les multiplications goniales précédant une nouvelle spermatogenèse, qui en seconde reproduction passerait directement au stade 5 (fig. 7).

Chez la femelle, hormis les ovocytes du stade prévitellogenèse qui n'ont pu être dénombrés, les autres populations ovocytaires sont à peu près équivalentes en nombre, avec cependant des variations pouvant être dues à des phénomènes d'atrésie ovocytaires, à la difficulté d'identifier des ovocytes à des stades intermédiaires et au fait que des populations sont en cours d'évolution.

L'évolution de chaque vague d'ovocytes ne se ferait pas de façon continuë, mais subirait des périodes d'accélération comme le suggère l'existence de vagues bimodales. L'hétérogénéité des diamètres ovocytaires à l'intérieur d'une même vague se réduit en approchant de l'ovulation. Les femelles ayant un RGS supérieur à 11% en seraient très proches, cette valeur étant tout à fait comparable à celle trouvée chez le piranha (*Serrasalmus spilopleurs*; Rodrigues *et al.*, 1978). Les ovocytes auraient un diamètre compris entre 2,5 et 3 mm au moment de la ponte. Avant que l'ovulation de cette population ait eu lieu, une autre

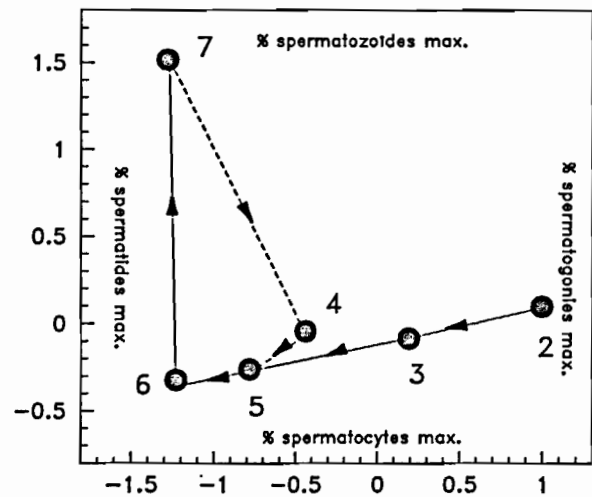


Figure 7. — Localisation dans le plan principal (axes 1 et 2) des centres de gravité des sous-ensembles de points (1 point par animal) correspondant aux stades 2 à 7 de la spermatogenèse. Les coordonnées de ces centres, définies par les pourcentages moyens des quatre types de cellules germinales caractérisant chaque stade, ont été déterminés par l'analyse mathématique des données stéréologiques.

Positions in the main factorial plane (1 and 2) of the barycentres of the groups of points (every point describing a male) corresponding to the spermatogenic stages 2 to 7. The coordinates of these centres, defined by the mean percentages of the four germ cell types characterizing every stage, were determined by the statistical analysis of the stereological data.

vague d'ovocytes commencerait sa vitellogenèse II. La population d'ovocytes en vitellogenèse I étant apparemment toujours alimentée par les ovocytes en prévitellogenèse, ce phénomène pourrait se produire au minimum trois fois au cours d'une saison de reproduction.

Après chaque ponte, subsistent les enveloppes ovocytaires sous forme de follicules post-ovulatoires. Leur durée de vie varie selon les espèces. Chez la perche (*Perca fluviatilis* L.), ils sont totalement résorbés 4 semaines après la ponte (Lang, 1981). Chez le gobie (*Gobius niger*), à 20°C et 5 jours après une ponte induite, tous les follicules post-ovulatoires ont disparu (Lemenn, communication personnelle). Chez *Myleus ternetzi*, ils étaient rares et souvent dégradés. Ceci nous conduit à penser que les follicules post-ovulatoires ont une durée de vie brève. Toutefois, il se peut que les femelles se reproduisent ailleurs que sur les lieux de pêche, ce qui expliquerait la rareté et l'aspect dégradé des follicules post-ovulatoires, mais leur conférerait une durée de vie plus longue. Ce mode d'ovogenèse par vagues d'ovocytes synchrones est semblable à celui décrit par Wallace et Selman (1981), comme le plus courant chez les téléostéens. Après la dernière ponte de la saison de reproduction, la gonade femelle de *Myleus ternetzi* régresse jusqu'au stade prévitellogenèse. A ce stade, la paroi ovarienne, dont l'épaisseur a augmenté tout au long du cycle précédent, ne régresse que fort peu après la ponte. Elle permet donc de distinguer les animaux impubères

de ceux pubères. De fait, ces femelles ont un poids toujours supérieur à 300g.

Chacune des trois populations ovocytaires présentes simultanément dans l'ovaire donne vraisemblablement lieu à une ponte. Le dénombrement de la population des ovocytes en prévitellogenèse ayant été impossible du fait de leur très petite taille, nous ignorons son importance. Nous ne savons donc pas combien de fois la formation de ces vagues se produit, c'est-à-dire le nombre total de pontes lors d'une saison de reproduction. Des observations faites en aquarium ont montré que certains *Serrasalmus* peuvent pondre une dizaine de fois au cours d'une même saison de reproduction (Ledecy, 1986; Bebronne, 1982). Nous nous sommes donc limités à estimer la fécondité instantanée du Pacoucine, à partir de la totalité des ovocytes VGIIb présents dans un fragment d'ovaire. Ces ovocytes jaunes peuvent quelquefois provenir de la vague suivante en formation, ce qui induit un écart-type important et vraisemblablement une légère surestimation de la fécondité. L'ordre de grandeur de la fécondité relative instantanée est de 10 000 ovocytes/kg, ce qui est très inférieur à celle du genre *Colossoma* (100 000 ovocytes/kg) qui ne pond cependant qu'une seule fois au cours de l'année (Guerrin et Le Bail, 1985). De toute façon, la fécondité du *Myleus ternetzi* reste très intéressante d'un point de vue aquacole puisque les salmonidés, qui représentent l'essentiel de la production dulçaquicole mondiale de poisson, n'ont une fécondité que de 2 000 ovocytes/kg.

Tous les individus supérieurs à 300 g sont pubères. Ce poids correspond au tiers du poids maximum atteint par cette espèce. La taille des femelles à la puberté est supérieure à celle des mâles; ce phénomène est très fréquent chez les téléostéens (Le Bail, 1988).

Tout au long de l'année, nous avons capturé des mâles au stade 6 ou 7 et des femelles en vitellogenèse II, donc des animaux aptes à se reproduire. Il en est de même des femelles présentant des follicules post-ovulatoires. Une telle stratégie de reproduction est compatible avec les conditions guyanaises. En effet, la température (25 à 27°C) et la photopériode varient peu. D'autre part, les conditions alimentaires paraissent favorables tout au long de l'année puisque l'état de déplétion des individus n'a pas semblé varier

au cours des différents prélèvements (donnée non publiée). Toutefois, nous avons observé une saison de reproduction préférentielle lors du petit été de mars, période précédant juste la grande saison des pluies qui augmenterait la disponibilité alimentaire pour les jeunes par l'inondation de la forêt riveraine (Lowe-McConnell, 1979; Goulding, 1980). Ce type de reproduction s'apparenterait à celle du Guppy (*Poecilia reticulata*) (Billard et Breton, 1981), alors que des espèces présentes dans la même région géographique telles que les genres *Colossoma* (Guerrin et Le Bail, 1985), *Serrasalmus* (Rodrigues et al., 1978) ou *Arius* (Le Bail et al., 1984) ont une reproduction saisonnière plus marquée.

Les mâles au stade 7, que nous considérons comme aptes à se reproduire, ne représentent qu'une petite partie de la population mâle (10 mâles sur 187). En outre, sur ces dix mâles, trois seulement portaient une coloration sombre. Une coloration brun-rouge a également été observée chez un *Myleus rhomboidalis* spermiant. Un changement de livrée en période de reproduction a été mentionné chez les *Myleus* d'Amazonie (Goulding, 1980) et les genres *Serrasalmus* (Ledecy, 1966; Bebronne, 1982) et *Metynnis* (Azuma, 1982). Les RGS de ces Pacoucines mâles étaient nettement plus élevés que la moyenne (au moins 0,3%). Nous supposons que ces animaux étaient en reproduction. Or, le fait d'en avoir capturé un si petit nombre peut résulter soit de la brièveté de cette période, soit du fait que la reproduction se passe ailleurs que sur les lieux de pêche. Ces poissons ont d'ailleurs été capturés, non pas au bord dans les zones calmes, mais dans le courant à l'entrée de petits affluents. Des migrations de reproduction ont été mentionnées chez d'autres Serrasalmidés (Géry, 1972; Goulding, 1980). Il est possible que *Myleus ternetzi* migre vers l'amont dans les petits affluents pour s'y reproduire. Une campagne de pêche dans ces affluents qui n'ont pas jusqu'à présent été échantillonnés, devrait nous apporter des compléments d'information.

En conclusion, les modalités de reproduction de *Myleus ternetzi* — période de ponte étalée liée à une fécondité élevée, reconnaissance aisée des sexes et des géniteurs matures — apparaissent favorables à sa mise en élevage.

Remerciements

Nous remercions MM. A. Solari, J. C. Mariana (INRA), et MM. Crespeau et Parodi (ENV, Maisons-Alfort) pour leurs conseils avisés et pour avoir mis à notre disposition le matériel nécessaire à l'analyse stéréologique. Nous remercions également MM. J. Y. Lefeuvre, R. Rojas et D. Torvic pour leur aide technique ainsi que M. Verderosa pour avoir mis son carbet de Petit Saut à notre disposition.

Ce travail a été financé par l'AIP-INRA, « Biologie et Écologie des Poissons guyanais d'intérêt aquacole ».

RÉFÉRENCES

- Azuma H., 1982. Spawning Silver. *Trop. fish hobb.*, **30**, 70-73.
- Bebronne E., 1982. Maintenance et reproduction des Piranhas. *Aquarama*, **63**, 69-72, 87 et **64**, 68-70.
- Billard R., B. Breton, 1981. Le cycle reproducteur chez les poissons téléostéens. *Cah. lab. Montereau*, **12**, 43-56.
- Billard R., 1979. La gamétogenèse, le cycle sexuel et le contrôle de la reproduction chez les poissons téléostéens. *Bull. Fr. Piscic.*, **273**, 117-135.
- Boujard T., P.-Y. Le Bail, P. Planquette, 1988. Données biologiques sur quelques espèces continentales de Guyane Française d'intérêt piscicole. *Aquat. Living Resour.*, **1**, 107-113.
- Boye M., G. Cabaussel, Y. Perrot, 1978. La climatologie, pl. 7-8. In: Atlas des départements français d'Outre-Mer, **4**, La Guyane, ORSTOM.
- Foucart T., 1985. Analyse factorielle. Programmation sur micro-ordinateurs. Masson, Paris, 234 p.
- Gabe M., 1968. Techniques histologiques. Masson, Paris, 1 113 p.
- Géry J., 1972. Poissons characoides des Guyanes. I, Généralités. II, Famille des Serrasalmidés. *Zool. verh.*, **122**, 1-250.
- Goulding M., 1980. The fishes and the forest; Explorations in amazonian natural history. University of California Press. Berkeley, Los Angeles, London, 280 p.
- Guerrin F., P.-Y. Le Bail, 1985. L'aquaculture continentale au Brésil. *Bull. sci. tech., Hydrobiologie*, INRA, **18**, 1-71.
- Lang I., 1981. Electron microscopie and histochemical study of the postovulatory follicles of *Perca fluviatilis* L. (Teleostei). *Gen. Comp. Endocrinol.*, **45**, 219-233.
- Le Bail P.-Y., 1988. Growth-reproduction interaction in Salmonids. In: Reproduction in fish. Basic and applied aspects in endocrinology and genetics. Tel-Aviv, Israel, Nov. 1986. *Coll. INRA*, **44**, 91-108.
- Le Bail P.-Y., C. Cauty, R. Billard, P. Planquette, D. Torvic, 1984a. Contribution à la connaissance de la biologie de la reproduction des Ariidae de Guyane. Rapp. contrat CORDET, 20 p.
- Le Bail P.-Y., P. Planquette, J. Géry, 1984b. Clé de détermination des poissons côtiers et continentaux de Guyane. IV. Clé simplifiée des espèces généralement inféodées au milieu dulçaquicole. *Bull. liaison groupe rech. Guyane*, **9**, 1-97.
- Ledecky E., 1966. Spawning Piranhas. *Trop. fish. hobb.*, **14**, 5-14.
- Loir M., A. Margeridon, C. Cauty, 1989. Leydig cells in *Myleus ternetzi* testes. *Aquat. Living. Resour.*, **2**, 57-61.
- Lowe-McConnell R. H., 1979. Ecological aspects of seasonality in fishes of tropical waters. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, **44**, 219-241.
- Rodrigues J. D., A. Mota, M. N. Moraes (de), A. E. Ferreira, 1976. Curvas de maturacao gonadal e crescimento de Femeas de Pirambeba, *Serrasalmus spilopleura* Kncr 1959 (Pisces, Cypriniformes). *Bull. Inst. Pesca*, **5**, 51-63.
- Solari A., 1975. Étude quantitative d'organes ou de tissus. II. Méthodes de mesure des surfaces de structures cellulaires. *Ann. Biol. anim. Biochem. Biophys.*, **15**, 589-605.
- Wallace R. A., K. Selman, 1981. Cellular and dynamic aspects of the oocyte growth in teleosts. *Am. Zool.*, **21**, 325-343.
- Zohar Y., 1982. La dynamique nyctémérale de la sécrétion gonadotrope chez la truite arc-en-ciel femelle au cours du cycle annuel: analyse descriptive et analyse expérimentale de sa fonction dans la régulation ovarienne. Thèse dr. État, Univ. Paris-VI, 273 p.