

Rôle des variations de conductivité de l'eau et d'autres facteurs externes dans la croissance ovarienne d'un poisson tropical, *Brycinus leuciscus* (Characidae)

Vincent Bénéch ⁽¹⁾ et Saïdou Ouattara ⁽²⁾

⁽¹⁾ ORSTOM, B.P. 2528, Bamako, Mali.

⁽²⁾ Laboratoire d'Hydrobiologie, B.P. 91, Mopti, Mali.

Reçu le 22 novembre 1989; accepté le 6 avril 1990.

Role of water conductivity variations and other external factors on the ovarian growth in a tropical fish, *Brycinus leuciscus* (Characidae).

Bénéch V., S. Ouattara. *Aquat. Living Resour.*, 1990, 3, 153-162.

Abstract

In the Niger River Basin, the gametogenesis of *Brycinus leuciscus* begins with the passage of the northward Inter-Tropical Front annual movement which initiates seasonal variations in the Sahelo-Soudanian Region. However, ovarian growth goes on only under conditions of the beginning flood. Comparison of the reproduction cycle of *B. leuciscus* under different natural environments (flood lag), shows a relation between gonado-somatic index fluctuations and those of water conductivity. It might be a coincidence resulting from the rainfall acting directly on water conductivity by diluting dissolved salts and indirectly on fish by generating an abundant allochthonous food. Some *B. leuciscus* were caught in the middle of March in the Niger River and kept in an aquarium with a constant water level and an increasing conductivity; after 10 weeks, these fishes present an earlier ovarian development (1.5 month). This experiment does not demonstrate the existence of a causal relation but it proves that an increasing water level and a lowering of water conductivity are not necessary conditions for the ovarian development in *B. leuciscus* as has been demonstrated in some tropical species (Mormyridae). The ovarian growth in tropical fishes seems however not to result from a general reaction to the same environmental changes initiated by the flood. The influence of an increasing percentage of protein in the food should be investigated.

Keywords : Fish reproduction; tropical zone; environmental factors; *Brycinus leuciscus*, Niger.

Résumé

Dans le bassin du Niger, le début de la gamétogenèse de *Brycinus leuciscus* paraît synchrone de la remontée du Front inter-tropical à l'origine des variations saisonnières du milieu, mais la croissance ovarienne ne se poursuit qu'en présence des conditions de début de crue. La comparaison du cycle de reproduction de *B. leuciscus*, sous des conditions naturelles différentes (crue décalée), met en évidence une relation entre l'évolution du rapport gonado-somatique des femelles et les variations de conductivité de l'eau. Il pourrait s'agir d'une coïncidence résultant d'une action directe de la pluie sur la conductivité de l'eau par dilution des sels dissous et indirecte sur les poissons par l'abondance de l'alimentation allochtone qu'elle engendre. Des *B. leuciscus* capturés mi-mars dans le Niger et mis en élevage dans un aquarium à niveau constant où ils subissent une augmentation artificielle de la conductivité, présentent, au bout de 10 semaines, un développement ovarien en avance d'un mois et demi par rapport à celui des poissons du milieu naturel. Ce résultat expérimental ne démontre pas l'existence d'une relation de cause à effet, mais prouve que l'élévation du niveau d'eau et l'abaissement de la conductivité ne sont pas des conditions indispensables à la maturation ovarienne de *B. leuciscus* comme c'est le cas chez certaines espèces tropicales (Mormyridae). La croissance ovarienne des poissons tropicaux ne paraît donc pas résulter d'une réaction générale aux mêmes changements environnementaux engendrés par la crue. L'influence d'une augmentation du taux de protéines dans la nourriture devrait aussi être testée.

Mots-clés : Poissons; reproduction; facteurs externes; zone tropicale; *Brycinus leuciscus*, Niger.

INTRODUCTION

En zone soudano-sahélienne, un grand nombre d'espèces de poissons à reproduction saisonnière se reproduisent au moment de la crue. La gamétogenèse débute en avril-mai, période correspondant au passage du Front inter-tropical qui progresse vers le nord entraînant l'apparition des pluies qui provoqueront la crue des fleuves. Ces changements saisonniers se traduisent par des modifications physico-chimiques de l'eau (température, pH, conductivité, transparence...) susceptibles d'intervenir pour induire le développement saisonnier des gonades (Bénech et Quensière, 1985).

De nombreux travaux font état de cette liaison de la reproduction des poissons tropicaux avec la saison des pluies et la crue, mais la nature exacte du stimulus perçu reste mal définie (Scott, 1979; Legendre et Jalabert, 1988). Peu d'études concernent le rôle de facteurs externes précis sur l'induction du cycle de reproduction des poissons africains. Pour Daget (1957) la maturation des gonades résulterait de l'élévation de la température de l'eau. Chez *Clarias gariepinus*, pour obtenir une reproduction toute l'année, Richter *et al.* (1987) préconisent un élevage à 25°C avec une nourriture abondante, en présence de mâles, à n'importe quelle photopériode locale. Il semble qu'en zone tropicale la photopériode ne soit pas un facteur inducteur important comme c'est le cas dans les pays tempérés (Lam, 1983; Lam et Munro, 1987). Les travaux expérimentaux de Kirschbaum (1987) paraissent le confirmer puisqu'à photopériode et température constantes, la reproduction de plusieurs espèces de Mormyridae est induite par l'action conjointe d'une imitation de la pluie, de l'élévation du niveau d'eau et de la baisse de conductivité.

Kirschbaum (1987) et Munro (1988) pensent que les cycles de reproduction de beaucoup d'espèces de poissons tropicaux appartenant à d'autres groupes taxinomiques sont contrôlés par les mêmes changements de l'environnement qui imitent les conditions de crue. Nous avons entrepris de le vérifier par une étude de la maturation ovarienne de *Brycinus leuciscus*. Ce petit Characidae, largement répandu dans le bassin du Niger, n'excède pas 100 mm de longueur standard et s'élève facilement en aquarium. Nous avons donc pu étudier l'influence des facteurs externes sur son cycle de reproduction d'abord par une étude comparative dans des conditions naturelles différentes et ensuite en aquarium expérimental.

A l'issue de ses travaux sur l'induction de la reproduction des Mormyridae, Kirschbaum (1982, 1987) souligne l'importance du sens de variation de la conductivité qui conditionne le développement ou la régression des gonades. La coïncidence entre l'augmentation du rapport gonado-somatique de *B. leuciscus* et la baisse de conductivité de l'eau étayait l'hypothèse de Kirschbaum sur une certaine universalité de ce facteur inducteur en milieu tropical. Nous

avons voulu vérifier l'existence d'une relation de cause à effet en faisant varier expérimentalement la conductivité tandis que, pendant la même période, elle demeurait relativement constante dans les conditions naturelles.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Comparaison du cycle reproducteur en milieu naturel dans deux sites distincts

Nous avons choisi deux stations du bassin du Niger situées en zone sahélienne, approximativement à la même latitude : Mopti (14°30'N) et Niamey (13°30'N)

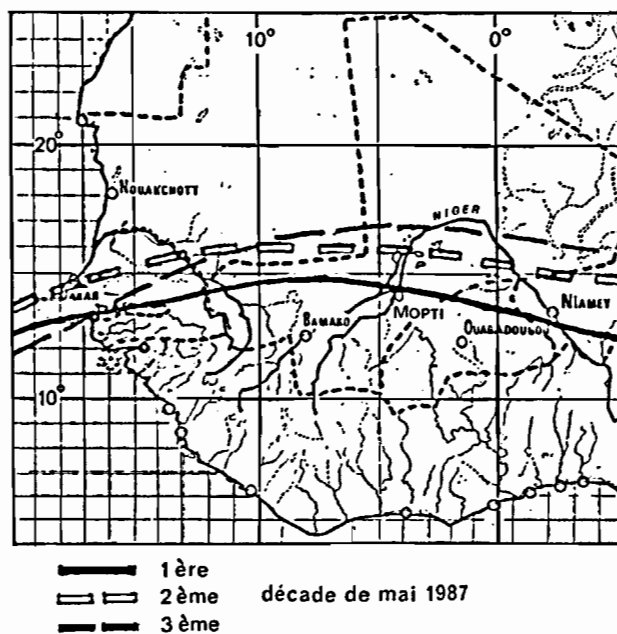


Figure 1. — Situation des stations d'échantillonnage et position du Front inter-tropical en mai 1987 (d'après Agrhymet, 1987).

Map of sampling sites and successive Inter-Tropical Front positions in May 1987 (after Agrhymet, 1987).

(fig. 1). Elles sont donc soumises à la même photopériode et ont une pluviométrie comparable (364 mm et 432 mm en 1987); en revanche, la boucle du Niger entraîne un décalage de la crue qui arrive plus tardivement à Niamey (fig. 2 B).

L'évolution de certains facteurs du milieu est suivie sur tout un cycle annuel parallèlement à celle de la croissance ovarienne appréciée à l'aide du rapport gonado-somatique ($RGS = 100 \times \text{poids des gonades} / \text{poids du corps éviscéré}$). Chaque semaine, une dizaine de femelles sont capturées et différents paramètres de l'environnement sont mesurés à Mopti et Niamey (fig. 2): température, conductivité, niveau d'eau, pluie. La température et la conductivité (ramenée à 25°C) sont mesurées le matin, en surface, à 7 h 30. En eau courante, la température est homogène sur

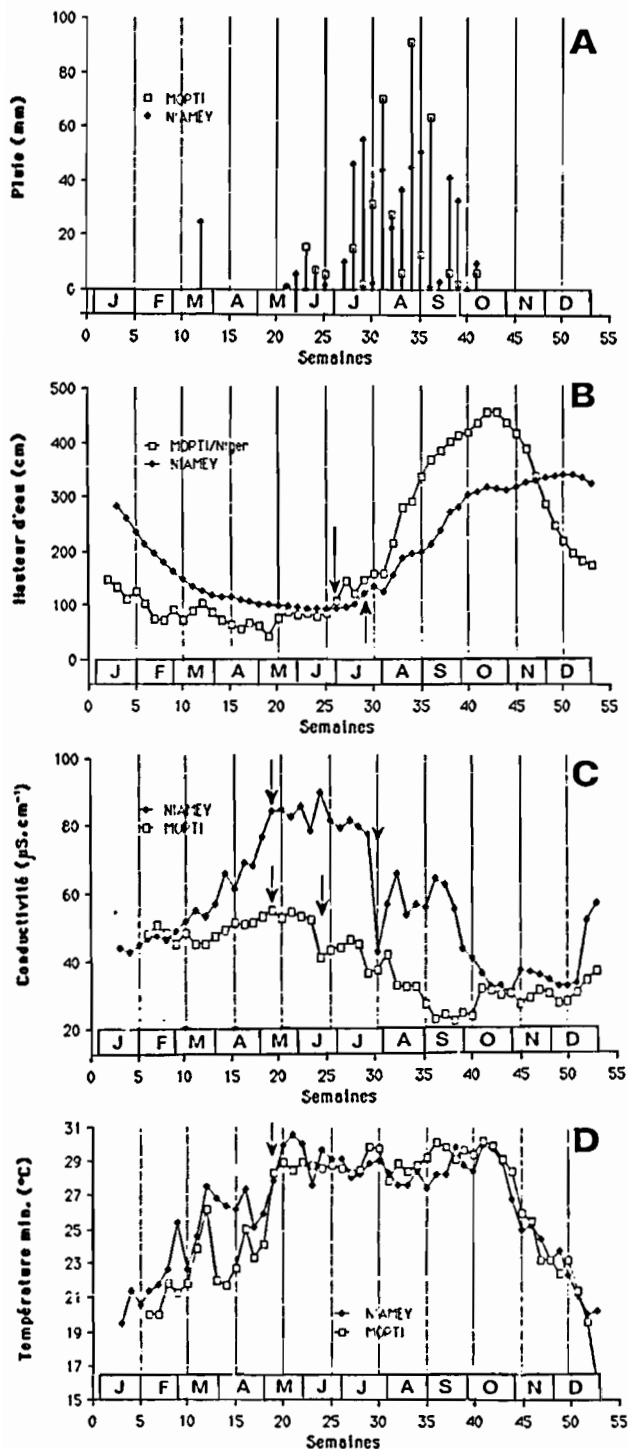


Figure 2. — Comparaison de la pluviométrie et de l'évolution saisonnière de certains facteurs physico-chimiques du fleuve Niger à Mopti et Niamey en 1987. Les flèches indiquent: le début de montée du niveau d'eau (B), le début du palier et de la baisse rapide de la conductivité (C), le début du palier de température (D).

Comparison of the rainfall and of seasonal fluctuations of some physico-chemical factors in the Niger River at Mopti and Niamey in 1987. Arrows indicate: the beginning of the rising water level (B), the beginning of the water conductivity plateau and of the rapid lowering of this factor (C), the beginning of the temperature plateau (D).

toute la couche d'eau. Les mesures (longueur standard en mm; poids au centigramme près) sont toutes effectuées dans les mêmes conditions sur les poissons formolés ramenés au laboratoire, à Bamako.

Expérimentation en aquarium et comparaison avec le cycle reproducteur dans le lieu d'expérimentation

L'expérimentation se déroule à Bamako de mars à mai 1988. A titre de comparaison, le suivi du RGS des poissons du milieu naturel est assuré par un échantillonnage dans le Niger, tous les 15 jours, et poursuivi après la fin de l'expérimentation jusqu'à l'observation d'une maturation avancée (mi-juillet).

Les poissons sont capturés à l'épervier dans le Niger entre le 8 et le 15 mars 1988. A cette période, la température de l'eau de surface est à 25-26°C, le pH à 6,7 et la conductivité à 45-50 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$. Pendant 2 semaines les poissons s'acclimatent aux conditions d'élevage en aquarium de dimensions 100 × 35 × 40 cm (fig. 3). La salle est éclairée par la lumière du jour. La conductivité s'élève progressivement jusqu'à 130 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$. Le pH varie entre 6 et 7. La température est de 27-28°C, sauf les 8, 9 et 10^e jours au cours desquels une panne de climatisation provoque une élévation brutale de la température (31°C). Le niveau d'eau est maintenu constant. L'eau, filtrée en permanence, retourne à l'aquarium par une rampe d'arrosage de la surface; ce dispositif maintient la transparence et permet d'oxygéner l'eau tout en fournissant une imitation de la pluie. La nourriture à base de son de mil est progressivement remplacée par de la nourriture pour poisson d'aquarium (marque « Best ») à raison de 3% de la biomasse par jour. L'analyse de cet aliment donne: 7% d'eau; 46,6% de protéines; 2,2% de lipides; 30,8% de glucides; 13,4% de cendres.

Le 23 mars, après 8 à 15 jours d'acclimatation, deux lots de 25 poissons sont constitués et soumis respectivement à deux évolutions inverses de la conductivité. Afin d'obtenir des lots comparables, les poissons sont rassemblés dans un même bac de stockage, puis repris individuellement et affectés alternativement à l'un des deux aquariums expérimentaux, soit (fig. 3):

— aquarium 1 : lot soumis à une baisse progressive de conductivité puis maintenu au niveau de celle du Niger par remplacement quotidien d'un certain volume par le même volume d'eau distillée;

— aquarium 2 : lot pour lequel la conductivité de l'eau continue de monter jusqu'à 250 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ environ; nous l'avons maintenue autour de cette valeur par addition régulière d'eau du robinet.

Le pH qui n'a pu être maintenu constant, subit une baisse prononcée du 15^e au 30^e jour. Ensuite, l'acidification est compensée par les changements d'eau importants dans l'aquarium 1 et par addition de chaux éteinte dans l'aquarium 2 (environ 1 g tous les deux jours).

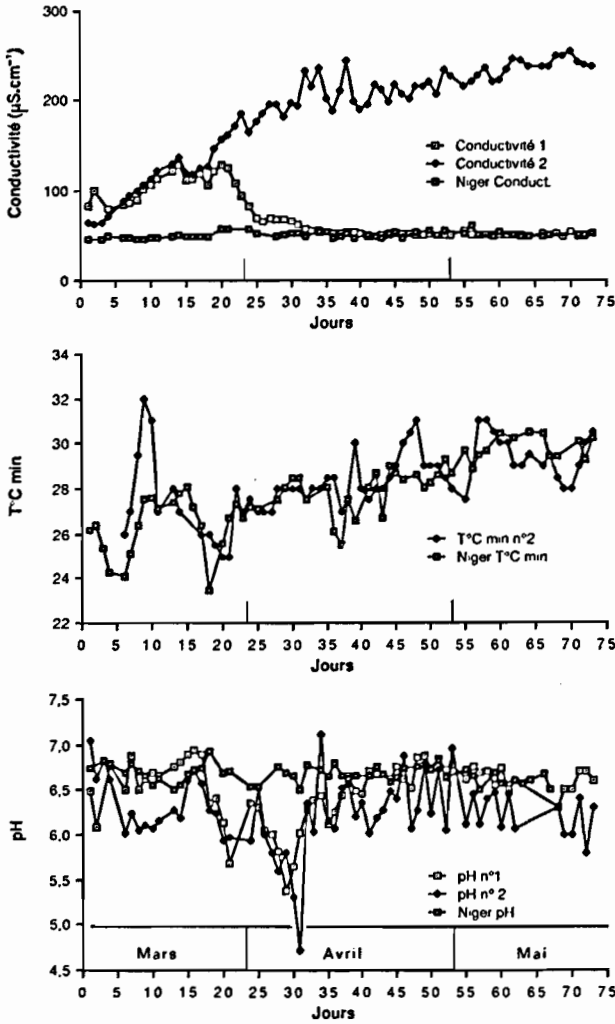


Figure 3. — Conditions d'élevage de *B. leuciscus* en aquarium 1 et 2. Comparaison aux conditions naturelles dans le Niger à Bamako.

Rearing conditions of B. leuciscus in aquarium 1 and 2. Comparison with natural conditions in the Niger River at Bamako.

Le 21 mai, au bout de 10 semaines d'élevage, les poissons sont sacrifiés puis disséqués. Les RGS des deux lots sont comparés entre eux et avec ceux des poissons du milieu naturel. Les ovaires sont formolés pour examiner les ovocytes (fréquence des tailles).

Les sex-ratio sont comparables dans les deux aquariums : 18 femelles pour 6 mâles dans le 1 et 17 femelles pour 7 mâles dans le 2.

RÉSULTATS

Croissance ovarienne de *B. leuciscus* dans des conditions naturelles différentes

En 1987, la croissance ovarienne de *B. leuciscus* débute mi-mai/début juin à Mopti et Niamey, respectivement les 20^e et 22^e semaines (fig. 4). Cette période

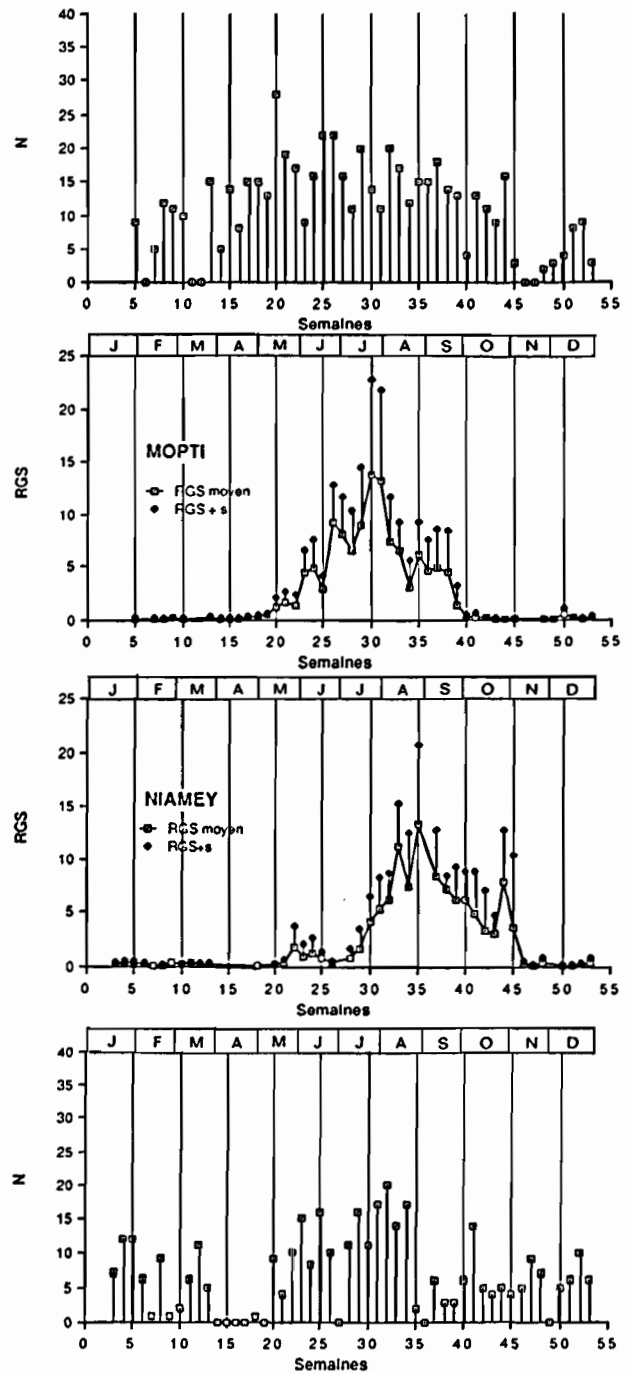


Figure 4. — Comparaison de l'évolution saisonnière du rapport gonado-somatique (RGS) des *Brycinus leuciscus* femelles à Mopti et Niamey en 1987. RGS = 100 × poids des gonades/poids du corps éviscéré; le nombre de poissons (N) et l'écart-type (s) de chaque échantillon sont indiqués graphiquement.

Gonado-somatic index (RGS) fluctuations of B. leuciscus female at Mopti and Niamey in 1987. RGS = 100 × gonad weight/eviscerated body weight; fish number (N) and standard deviation (s) are indicated on the figure for each sample.

correspond à des changements environnementaux (fig. 2) de tout début de saison des pluies en relation avec la remontée du Front inter-tropical vers le nord. D'après les cartes établies par Agrhymet (1987), le FIT atteint Mopti au cours de la première décennie de mai 1987 (19^e semaine) et se situe alors légèrement au-dessous de Niamey (fig. 1). Au cours de la deuxième décennie de mai, il franchit le 15^e parallèle et se situe donc au nord des deux stations d'échantillonnage. Les premières pluies sont enregistrées la 21^e semaine (fig. 2). La conductivité de l'eau cesse de monter à partir de la 19^e semaine également dans les deux stations. Les évolutions de la température de l'eau sont similaires; le niveau du palier qui avoisine 29°C, est atteint à partir de la 19^e semaine.

À Mopti le développement des ovaires se poursuit régulièrement jusqu'à la 30^e semaine. Le RGS passe alors par un maximum (fig. 4), c'est le moment à partir duquel on peut penser que s'effectuent la majeure partie des pontes. À Niamey, au contraire, le développement ovarien paraît bloqué à un stade précoce et ne reprendra que 1 mois et demi à 2 mois plus tard (30^e semaine; 20-26 juillet) pour atteindre son maximum la 35^e semaine. Dans les deux stations, cette période de développement ovarien rapide coïncide avec une baisse de la conductivité de l'eau, signe précurseur de la crue. La saison de reproduction s'achève avant la fin de la montée des eaux, lorsque la conductivité est minimale, respectivement les 39^e semaine (fin septembre) et 45^e semaine (début novembre) à Mopti et Niamey.

La croissance ovarienne débute donc à la suite d'un arrêt de l'élévation de la conductivité de l'eau et de son réchauffement. Elle apparaît dans les deux stations 1 à 3 semaines après ce changement qui se situe au cours de la 19^e semaine en 1987. Le démarrage de la croissance ovarienne est donc à peu près synchrone (fig. 4), bien qu'un peu plus précoce à Mopti, station atteinte un peu plus tôt par le Front inter-tropical. Ensuite, le RGS s'élève beaucoup plus rapidement à Mopti, entraînant une saison de ponte nettement plus en avance dans cette station.

Effet des variations expérimentales de la conductivité sur la croissance ovarienne de *B. leuciscus*

Malgré le soin pris pour avoir deux lots homogènes, on constate en fin d'expérience que les poissons de l'aquarium 2 sont en moyenne plus gros que ceux de l'aquarium 1 (tableau 1). Il est probable que cette différence significative (pour les femelles: $N_1=18$; $N_2=17$; $U=85$; $p=0,012$) provient d'une croissance corporelle plus importante des poissons de l'aquarium 2 plus voraces et certainement moins stressés du fait de l'absence de changement d'eau quotidien imposé à l'autre lot.

Les poissons des deux lots présentent un état de maturation avancé (fig. 5A). Ceux de l'aquarium 2

ont un RGS moyen élevé de 9,84 % — dans les conditions naturelles, le RGS moyen culmine vers 14 % environ (fig. 4). Dans l'aquarium 1 le développement ovarien est moins homogène (coefficient de variation de $1=95,8$; $c.v. 2=39,1$) et le RGS trois fois moins élevé ($RGS_1=3,3\%$; $RGS_2=9,8\%$). La comparaison des ovocytes des deux lots indique également un état de maturation plus avancé du lot 2 dont la taille des ovocytes est égale à celle des stades de maturation la plus avancée observée dans les conditions naturelles (fig. 6).

À titre de référence, la croissance ovarienne de *B. leuciscus* a été suivie de mi-mars à mi-juillet 1988 dans les conditions naturelles du Niger à Bamako (fig. 5A et fig. 7). Pendant toute la durée de l'expérience (fig. 5A), il n'y a pas d'accroissement des gonades. Le RGS reste stable et peu élevé (0,2 % environ). Le développement ovarien démarre après l'arrêt de l'élévation de la température, au moment où l'amplitude thermique inter-journalière augmente et où l'on observe une variation importante de la conductivité de l'eau (fig. 7) comme cela fut constaté en 1987 dans les stations de Mopti et Niamey. La variation de conductivité résulte de l'apport d'eau pluviales et on remarque une corrélation du développement ovarien avec les pluies cumulées. Une légère augmentation du RGS apparaît mi-juin (0,4 à 0,5 %) puis le développement s'accélère pour atteindre 5 % mi-juillet.

Les poissons mis en aquarium mi-mars et sacrifiés le 21 mai présentent donc une maturation en avance d'au moins 7 semaines par rapport à ceux du Niger (fig. 5A). En admettant, d'après les profils du RGS dans les autres stations (fig. 4), qu'il faille encore au moins 3 semaines pour passer d'un RGS de 5 % (RGS des poissons du Niger le 13 juillet) à 10 % (RGS des poissons de l'aquarium 2), on peut en déduire, pour l'aquarium 2, une avance d'une dizaine de semaines sur les conditions naturelles.

DISCUSSION

Le décalage observé dans le cycle de reproduction de *B. leuciscus* entre Mopti et Niamey (fig. 4) doit être interprété d'une part pour le début du développement ovarien, d'autre part pour la phase de croissance rapide du RGS. La croissance ovarienne débute après la fin de l'élévation de la température et de la conductivité de l'eau (fig. 2) qui survient lors du passage du FIT (fig. 1). Elle ne se poursuit qu'en présence des conditions de début de crue. À Mopti, elle s'accroît la 23^e semaine, soit 3 semaines avant l'élévation du niveau d'eau. La maturation pourrait être accélérée non par la variation du niveau d'eau, mais par un phénomène précurseur de la crue tel qu'une baisse de la conductivité après une période de relative stabilité. Cet événement présente en effet un décalage de 6 semaines entre les deux stations (fig. 2), décalage

Tableau 1. — Caractéristiques des *B. leuciscus* femelles élevées en aquarium et de celles du Niger à Bamako au cours de la période mars-juillet 1988.

Characteristics of the B. leuciscus females reared in aquarium and of those from the Niger River at Bamako from March to July 1988.

Femelles		Niger 14 mars	Niger 23 mai	Aquarium 1 21 mai	Aquarium 2 21 mai	Niger 8 juin	Niger 20 juin	Niger 13 juillet
Longueur (mm)	N	12	15	18	17	13	12	10
	Moyenne	68,50	69,53	67,83	70,47	72,54	75,75	76,80
	Écart-type	4,72	4,53	5,92	4,72	5,20	3,02	3,80
Poids total (g)	N	12	15	18	17	13	12	10
	Moyenne	9,28	9,65	9,79	11,31	11,45	14,32	14,30
	Écart-type	1,99	2,19	2,65	2,26	2,29	2,01	2,19

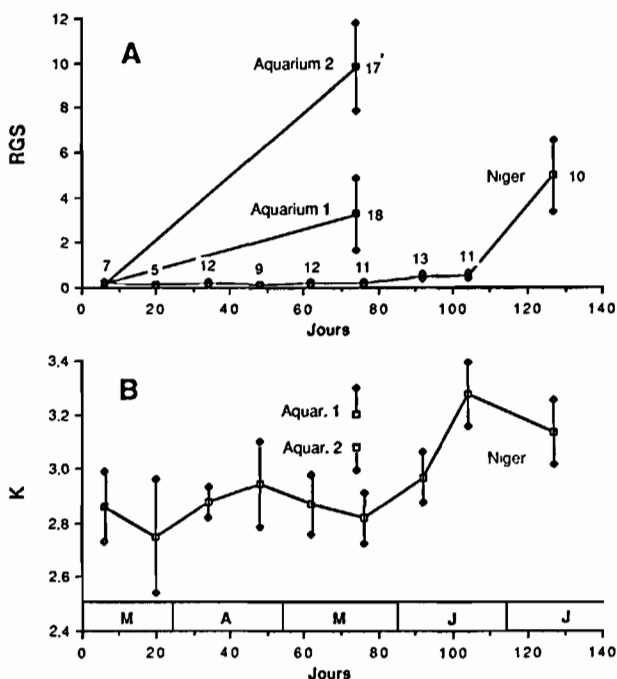


Figure 5. — (A) Évolution du rapport gonado-somatique (RGS) des *B. leuciscus* femelles dans les conditions naturelles du Niger et en aquariums, à Bamako, de mars à juillet 1988; (B) Évolution du coefficient de condition ($K = 10^5 \text{ poids}/\text{longueur standard}^3$) de *B. leuciscus* femelles dans le Niger à Bamako, de mars à juillet 1988; le nombre de poissons par échantillon est indiqué en A (intervalle de confiance de la moyenne au seuil de 5%).

(A) Gonado-somatic index fluctuations (RGS) in *B. leuciscus* females under the Niger River conditions and in aquarium at Bamako, from March to July 1988; (B) Fluctuations of the coefficient of condition ($K = 10^5 \text{ body weight}/\text{standard length}^3$) in *B. leuciscus* from the Niger River at Bamako (March to July 1988); fish number for each sample is indicated in A (the 95% confidence limits of the mean are given).

comparable à celui du développement ovarien (fig. 4). Puisqu'il s'agit d'apprécier le caractère général de l'influence de certains facteurs externes sur le cycle reproducteur des espèces tropicales, cette coïncidence entre croissance ovarienne et variation de conductivité est d'autant plus intéressante qu'elle se retrouve chez deux populations géographiquement très éloignées qui

ont pu se différencier en races écophysiologiques différentes.

Nous avons réalisé une expérience en aquarium en vue de vérifier l'existence d'une relation de cause à effet entre variation de conductivité et croissance ovarienne. Du fait de certaines difficultés pratiques, des facteurs autres que la conductivité diffèrent entre les deux aquariums. Il s'agit notamment du niveau de Ca^{++} et de l'alimentation différente quantitativement entre les deux lots puisque le stress lié au renouvellement de l'eau dans un aquarium peut y avoir entraîné une baisse de la prise alimentaire attestée par une croissance moindre constatée en fin d'expérience. Toutefois, les deux lots ont subi pendant 8 à 15 jours les mêmes conditions d'acclimatation et les différences précisées ci-dessus sont moins importantes que celles qui existent entre l'élevage et le milieu naturel.

Par rapport aux conditions de vie dans le Niger, l'élevage en aquarium se caractérise par :

- le confinement;
- une augmentation de la température;
- une baisse du pH;
- l'imitation de la pluie;
- une forte augmentation de la conductivité;
- une nourriture artificielle riche;

Tous ces facteurs ont pu avoir une action inductrice sur la croissance ovarienne constatée en fin d'expérience (fig. 5 A).

Les réactions des poissons au confinement sont diverses et, suivant les auteurs, le « confinement » est considéré à des échelles différentes et peut refléter une influence intersexes. La cohabitation avec des mâles s'est avérée inductrice chez les *Clarias* (Richter *et al.*, 1987). Hem (1986) note une reprise de maturation chez une femelle de *Chrysichthys nigrodigitatus* maintenue avec un mâle mûr. En revanche, certains auteurs signalent une influence négative du confinement. L'ovogenèse du mullet (*Mugil cephalus*) s'effectue normalement dans les lacs mais elle ne se déroule pas en étang d'eau douce probablement à cause du confinement (Abraham et Blanc, 1966; *in* Billard et Gillet, 1984). Le transfert de *Phoxinus* femelles d'un environnement naturel dans un aquarium provoque

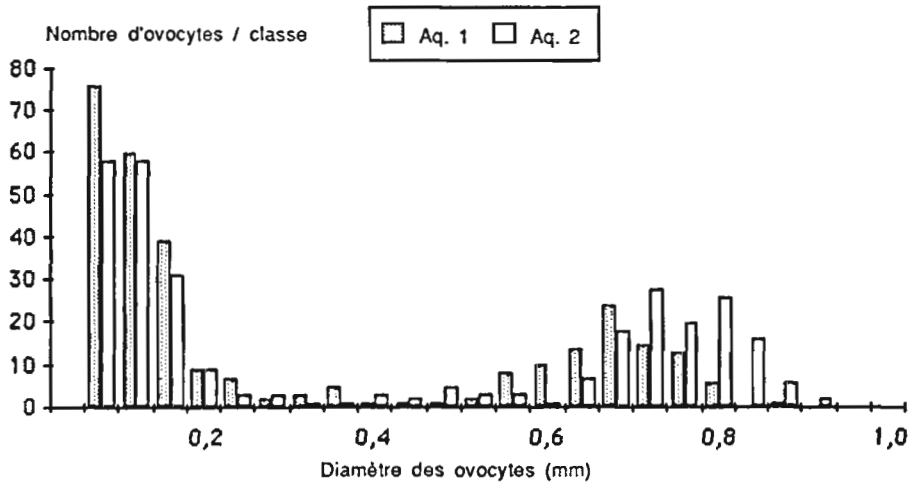


Figure 6. — Fréquences des tailles des ovocytes de *B. leuciscus* élevés dans les aquariums 1 et 2.

Oocytes diameter frequencies in the B. leuciscus respectively reared in aquarium 1 and 2.

en quelques jours une atresie massive des ovocytes en vitellogenèse (Scott, 1969; in Billard et Gillet, 1984). Dans nos aquariums, le maintien en cohabitation des deux sexes a pu avoir un effet favorable sur la maturation, mais identique dans les deux aquariums puisque les sex-ratio et les densités étaient semblables. L'influence de la densité pourrait être testée.

En début d'expérience, les 8-9 et 10^e jours (arrêt de la climatisation de la salle d'élevage), la température des aquariums est plus élevée que celle du Niger (fig. 3); ensuite, les profils de l'évolution thermique sont comparables. La différence de température paraît un peu trop limitée dans le temps pour avoir une influence importante, mais l'effet d'un choc thermique n'est toutefois pas à écarter complètement.

Moreau *et al.* (1974) considèrent que la baisse du pH a un effet inducteur sur la maturation d'*Heterotis niloticus*. Tay (1983 in Lam, 1983) montre que le développement des gonades du Tétrâ-Néon est amélioré lorsque les poissons sont maintenus à 25°C (par rapport à 20 et 30°C) à un pH et une conductivité faibles et à une faible intensité lumineuse. Par contre, Kirschbaum (1979, 1982) montre que le pH n'est pas un facteur inducteur pour les poissons à faibles décharges électriques tels que *Eigenmannia virescens* et *Pollimyrus isidori*. Le pH de nos aquariums est effectivement plus acide que celui du Niger, notamment jusqu'au 30^e jour (fig. 3); cependant, on obtient des profils d'évolution du pH tout à fait différents à Mopti et Niamey. Si l'accroissement du RGS est corrélé avec une baisse du pH à Niamey, à Mopti il se déroule dans une période de relative stabilité du pH. Ces situations très différentes nous conduisent à penser que le pH n'a pas d'action inductrice sur la maturation ovarienne de *B. leuciscus*. Il faudrait toutefois le vérifier expérimentalement.

Nous avons déjà cité le rôle de la pluie artificielle comme condition indispensable à l'induction expérimentale de la reproduction des Mormyridae (Kirschbaum, 1982, 1987) conjointement à l'élévation du niveau d'eau et de la baisse de conductivité. Kirschbaum (1987) pense que le son de la pluie pourrait être le facteur actif. L'imitation de la pluie a été réalisée en continu dans nos aquariums, toutefois, dans les conditions naturelles, l'action mécanique de la pluie doit être assez limitée car la maturation débute à une période où les pluies sont encore peu fréquentes.

En aquarium, le maintien d'une conductivité élevée n'empêche pas le développement des gonades. On constate une contradiction apparente entre les données expérimentales (fig. 3 et 5 A) et les observations du milieu naturel (fig. 2 C et 4) concernant la relation éventuelle entre la variation de conductivité de l'eau et le développement de gonades. Il n'est donc pas possible de conclure de façon claire sur l'action de la conductivité. L'absence d'une relation de cause à effet n'est pas à exclure, la coïncidence des variations constatées dans le milieu naturel résulteraient alors d'une réponse directe ou indirecte de la conductivité et de la croissance ovarienne à un facteur commun. Dans le cas contraire, on peut penser que, chez *B. leuciscus*, un changement brusque de conductivité — quel qu'en soit le sens — pourrait être inducteur. La variation de conductivité subie au cours de la période d'acclimatation (passage en 15 jours de 45 à 130 $\mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1}$) est ici supérieure à celle qu'on observe dans le milieu naturel au cours d'un cycle annuel (30 à 50 $\mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1}$ à Bamako; 22 à 54 $\mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1}$ à Mopti; 30 à 90 $\mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1}$ à Niamey). La variation de conductivité résulte des variations de différentes concentrations ioniques de l'eau. L'élément actif

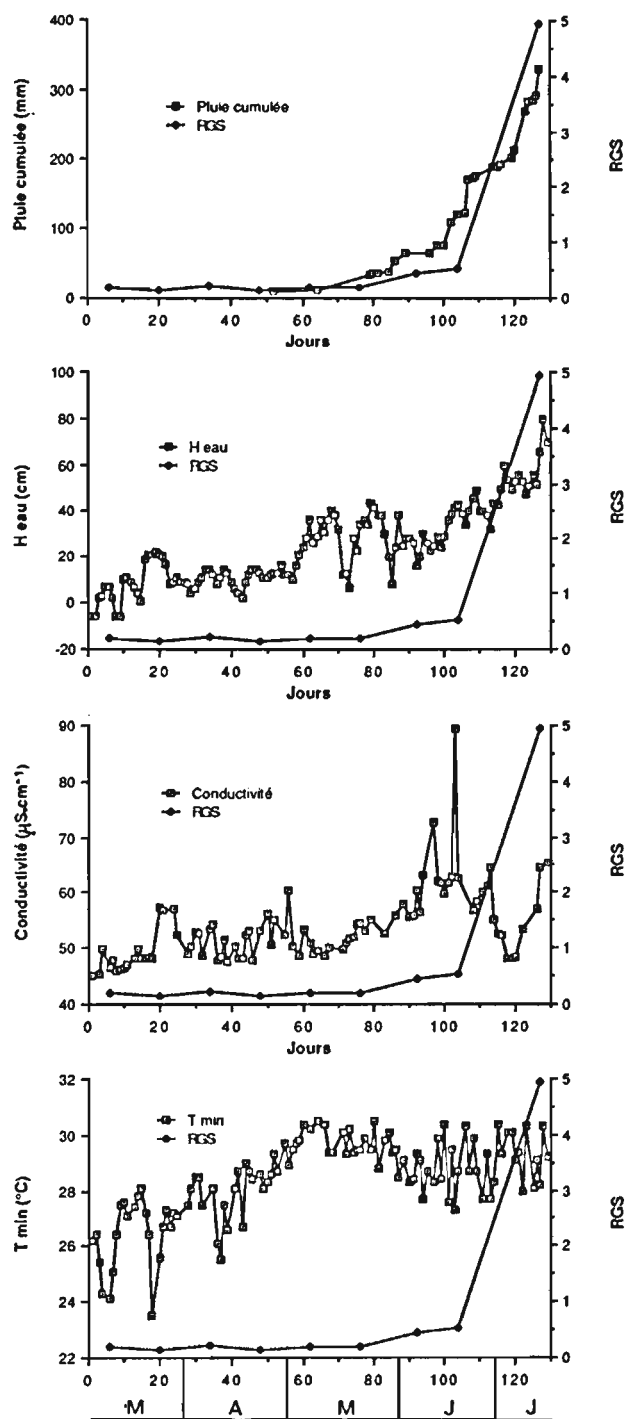


Figure 7. — Évolution du RGS des *B. leuciscus* femelles du Niger à Bamako et de certains facteurs environnementaux, de mars à juillet 1988.

Variations in some physico-chemical factors and gonado-somatic index fluctuations in *B. leuciscus* females from the Niger River at Bamako from March to July 1988.

pourrait donc être une concentration ionique particulière. Kirschbaum (1982) a montré qu'il n'en était pas

ainsi chez *Pollimyrus isidori*. Cependant, Lam (1988) précise que la vitellogenèse du « Tétrà-Néon » (*Paracheirodon innesi*; Characidae d'eau douce) n'apparaît qu'à de faibles concentrations, notamment en calcium. Dans notre expérience, les additions de chaux ont au contraire élevé la concentration en calcium dans l'aquarium 2 où la maturation est la plus avancée. Dans les conditions naturelles, les analyses chimiques de l'eau du Niger à Niamey, effectuées d'août 1984 à février 1986 par Camail *et al.* (1987), mettent en évidence des variations de concentrations ioniques importantes et brusques au cours de la période fin d'étiage-début de crue qui correspond au démarrage du développement ovarien. Ces auteurs qualifient cette période d'état instable : la majorité des paramètres mesurés croît brusquement puis décroît de même. Il ne semble donc pas y avoir de règle générale quant à l'effet du sens de variation de la conductivité ni sur celui d'une concentration ionique particulière. L'influence primordiale de ce facteur est explicable dans le cas des Mormyridae dont la communication électrique dépend de la conductivité de l'eau (Squire et Moller, 1982). En revanche, cette explication n'est pas valable pour des espèces dépourvues de « sens électrique » comme les Characidae (*B. leuciscus* et le Tétrà-Néon). On pourrait donc penser que le raffinement de la perception électrique des Mormyridae les rend sensibles au sens de variation de la conductivité alors que les Characidae qui ne possèdent pas de telles qualités sensorielles, ne réagiraient qu'à une variation brusque de conductivité, quel qu'en soit le sens.

Une nourriture abondante peut avoir un effet inducteur (Richter *et al.*, 1987) surtout si elle contient des stéroïdes comme c'est le cas pour certaines nourritures artificielles (Sower et Iwamoto, 1985). Les *B. leuciscus* élevés en aquarium ont bénéficié d'une nourriture riche en protéines (46,6 %), mais nous ignorons si elle contenait des stéroïdes. Les poissons de l'aquarium 2 dont la croissance montre qu'ils ont bénéficié d'une alimentation quantitativement plus importante, présentent un développement ovarien plus élevé que l'autre lot. Dans la nature, d'après Daget (1957), les poissons subissent une période de disette pendant l'étiage du fleuve et leur croissance est arrêtée. Dans le Niger à Bamako, nous constatons effectivement une certaine stabilité de la longueur, du poids (tableau 1) et du coefficient de condition (K; fig. 5 B) jusqu'en mai 1988. K augmente nettement en juin et atteint un maximum au cours de la 2^e quinzaine, moment où débute la croissance ovarienne (fig. 5 A et B). L'intensification des pluies dès la fin mai (fig. 7) engendre peut-être une augmentation de l'abondance des proies pour *B. leuciscus* expliquant l'amélioration de sa condition. Une alimentation naturelle plus riche pourrait alors fournir les matières nutritives nécessaires au développement ovarien. En mai-juin 1989, nous avons effectivement observé un changement dans la ration alimentaire de *B. leuciscus* : dès les premières pluies, ces poissons

absorbent une quantité plus importante de nourriture allochtone, notamment des termites. Pour revenir à la comparaison Mopti/Niamey, une nourriture abondante, disponible plus tôt, pourrait expliquer la croissance ovarienne plus précoce des poissons de Mopti (fig. 4). Les pluies de juin 1987 sont en effet plus importantes à Mopti qu'à Niamey (fig. 2A); cependant, l'évolution des coefficients de condition ne montre pas de tendance nette renforçant cette hypothèse. Ces considérations sur l'influence de la pluie suggèrent que celle-ci pourrait être le facteur qui, par une action directe sur la physico-chimie de l'eau (dilution des sels dissous) et indirecte sur les poissons (via l'abondance de la nourriture allochtone), est à l'origine des relations constatées entre la conductivité et la croissance ovarienne dans le milieu naturel.

Cette discussion nous conduit à envisager une deuxième expérimentation susceptible de tester ces différentes hypothèses sur l'influence éventuelle de la température, de la pluie et de la nourriture sur l'induction du développement des gonades de *B. leusciscus*. Toutefois, nos conditions d'élevage ayant eu un effet inducteur sur la maturation des gonades de cette espèce, on peut en conclure que l'augmentation de conductivité n'a pas ici l'effet inhibiteur observé par Kirschbaum chez les Mormyridae. De même, notre expérience s'étant déroulée dans des aquariums à niveau constant, l'élévation du niveau d'eau ne paraît pas être un facteur indispensable pour le développement ovarien. Il semble donc qu'il n'y ait pas de réaction universelle des différentes espèces de poissons tropicaux aux changements de l'environnement qui surviennent en période de crue.

Remerciement

Cette étude a été menée dans le cadre du Programme « Poissons d'eau douce d'Afrique de l'Ouest » (PEDALO), financé par l'ORSTOM et le PIREN (CNRS). Nous sommes reconnaissants envers les personnes qui nous ont prêté leur concours : M. Hamza du Centre ORSTOM de Niamey et M. Sangaré du Laboratoire d'Hydrobiologie de Mopti pour les mesures physico-chimiques et la collecte des échantillons de poissons; M. Yaméogo du Programme de Lutte contre l'Onchocercose (OMS) à Ouagadougou pour l'acheminement des échantillons de Niamey à Bamako; M. Delpeuch du Laboratoire de Nutrition tropicale de l'ORSTOM pour l'analyse des aliments et enfin MM. Diarra et Togola pour leur participation aux dissections. Nous tenons à remercier le Dr Jalabert pour ses remarques constructives sur le manuscrit.

RÉFÉRENCES

- Abraham M., N. Blanc, 1966. Oogenesis in five species of grey mullets (Teleostei, Mugilidae), from natural and land locked habitats. *Israel J. Zool.*, **15**, 155-172.
- AGHRYMET, 1987. Annexe au *Bulletin Agro-Hydro-Météorologique décadaire régional pour les Pays du CILSS*, 1 et 2.
- Billard R., C. Gillet, 1984. Influence de quelques facteurs de l'environnement sur la fonction de reproduction chez les poissons. *Cah. Lab. Montereau*, **15**, 45-54.
- Bénech V., J. Quensièrre, 1985. Stratégies de reproduction des poissons du Tchad en période de « Tchad Normal », (1966-1971). *Rev. Hydrobiol. Trop.*, **18**, 227-244.
- Camaïl M., M. Mahamane, B. Pucci, J. P. Rigaud, 1987. Analyses chimiques des eaux du Niger à Niamey. Premiers résultats d'une campagne annuelle de mesures. *Hydrol. continent.*, **2**, 87-99.
- Daget J., 1952. Mémoire sur la biologie des poissons du Niger Moyen. I- Biologie et croissance des espèces du genre *Alestes*. *Bull. IFAN*, **14**, 191-225.
- Daget J., 1957. Données récentes sur la biologie des poissons du Delta Central du Niger. *Hydrobiologia*, **4**, 321-347.
- Hem S., 1986. Premiers résultats sur la reproduction contrôlée de *Chrysichthys nigrodigitatus* en milieu d'élevage. In: *Aquaculture research in Africa region, Proceeding of the African Seminar on Aquaculture, FIS, 7-11 October 1985*. PUDOC, Wageningen (Holland), 189-205.
- Kirschbaum F., 1979. Reproduction of the weakly electric fish *Eigenmannia virescens* (Rhamphichthyidae, Teleostei) in captivity. I-Control of gonadal recrudescence and regression by environmental factor. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **4**, 331-355.
- Kirschbaum F., 1982. Reproduction of the Mormyrid *Pollimyrus isidori* in captivity. 4th Congress of European Ichthyologists, Hamburg, Abstract 149.
- Kirschbaum F., 1984. Reproduction of weakly electric teleosts: just another example of convergent development? *Env. Biol. Fish.*, **10**, 3-14.
- Kirschbaum F., 1987. Reproduction and development of a weakly electric fish, *Pollimyrus isidori* (Mormyridae, Teleostei) in captivity. *Env. Biol. Fish.*, **20**, 11-31.
- Lam T. J., 1983. Environmental influences on gonadal activities in fish. In: *Fish Physiology*, W. S. Hoar, D. J. Randall, E. M. Donaldson eds., **9**, part. B, New York, London, Academic Press, 65-101.
- Lam T. J., A. D. Munro, 1987. Environmental control of reproduction in teleosts: an overview. Symposium on the reproductive physiology of fish, St John's, Newfoundland, 1987, 279-288.
- Legendre M., B. Albaret, 1988. Physiologie de la reproduction. In: *Biologie et écologie des poissons d'eau douce africains*, C. Lévêque, M. N. Bruton, G. W. Ssentongo eds., Editions de l'ORSTOM, Paris, Travaux et Documents, **216**, 153-187.

- Moreau J., T. A. Capko, I. Moreau, 1974. Premières observations écologiques sur la reproduction d'*Heterotis niloticus* (Osteoglossidae). *Ann. Hydrobiol.*, **5**, 1-13.
- Munro A. D., 1988. Tropical freshwater fishes. In: Reproduction in teleost fishes: Environment and control, A. D. Munro, A. P. Scott, T. J. Lam eds., CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Richter C. J. J., W. J. A. R. Viveen, E. H. Eding, M. Sukkel, A. J. Rothuis, M. F. P. M. Van Hoof, F. G. J. Van Den Berg, P. G. W. J. Van Oordt, 1987. The significance of photoperiodicity, water temperature and an inherent endogenous rythm for the production of viable eggs by african catfish, *Clarias gariepinus*, kept in subtropical ponds in Israël and under Israëlï and Dutch hatchery conditions. *Aquaculture*, **63**, 169-185.
- Scott D. B. C., 1979. Environmental timing and the control of reproduction in teleost fish. In: Fish Phenology, P. J. Miller ed., *Symp. Zool Soc. Lond.*, **44**, 105-132.
- Squire A., P. Moller, 1982. Effects of water conductivity on electrocommunication in the weak electric fish *Brienomyrus niger* (Mormyriiformes). *Anim. Behav.*, **30**, 375-382.
- Sower S., R. N. Iwamoto, 1985. The identification of the sex steroid, testosterone, in various commercial salmon diets, *Aquaculture*, **49**, 11-17.