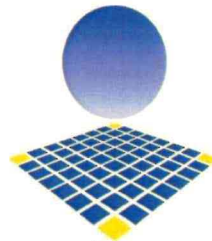


DK542479

BA TH 1495



Cirad-Département Emvt  
Campus de Baillarguet  
TA 30/B  
34 398 MONTPELLIER Cedex 5



UNIVERSITÉ MONTPELLIER II  
Université Montpellier II  
UFR Sciences  
Place Eugène Bataillon  
34 095 MONTPELLIER Cedex 5



Station d'Aquaculture  
Continentele

**MASTER 2<sup>ème</sup> ANNEE**  
**BIOLOGIE GEOSCIENCES AGRORESSOURCES**  
**ET ENVIRONNEMENT SPECIALITE**  
**PRODUCTIONS ANIMALES EN REGIONS CHAUDES**

## **RAPPORT DE STAGE**

**ANALYSE DES CARACTERISTIQUES DE LA**  
**REPRODUCTION ET DES COMPORTEMENTS AU**  
**SEIN D'UNE POPULATION DE PSEUDOFEMELLES**  
**CHEZ LE TILAPIA *Oreochromis aureus***

Présenté par  
**MARTIN Loïc**

Réalisé sous la direction de : Desprez Damien

Organisme et pays : ARDA – Ile de la Réunion (France)

Période du stage : du 05/04/07 au 28/08/07

Date de soutenance : 26/09/07

Année universitaire 2006-2007



\*000096535\*

BA  
TH1495

## **Résumé – Analyse des caractéristiques de la reproduction et des comportements au sein d'une population de pseudofemelles chez le tilapia *Oreochromis aureus*.**

Depuis dix ans, la production de l'aquaculture, réalisée pour l'essentiel en zone tropicale progresse de plus de 10% par an. L'aquaculture tropicale est amenée à produire plus et mieux. Les tilapias constituent le deuxième groupe de poissons produit dans le monde avec plus de 2 millions de tonnes par an. Ainsi, afin de mieux comprendre la biologie des tilapias et d'améliorer leurs conditions d'élevage, les performances de reproduction de trois groupes de pseudofemelles *Oreochromis aureus* ont été étudiées pendant une période de sept mois. Cette étude s'inscrit dans la continuité d'un précédent travail qui a analysé les caractéristiques de la reproduction. Elle a pour but de vérifier si les performances individuelles de reproduction chez le tilapia *O. aureus* sont stables et se répètent de génération en génération. De plus, le profil de pontes des pseudofemelles a été étudié lorsque l'environnement social est modifié : modification du sexe-ratio, ajout de pseudofemelles dites "perturbatrices". Ainsi, il a été montré dans un premier temps, sur une durée de 4 mois, que l'on pouvait distinguer 3 types de pseudofemelles en fonction de leur profil de pontes : des pseudofemelles TRE à taux de reproduction élevé (nombre de pontes  $\geq 3$ ), des pseudofemelles TRF à taux de reproduction faible (1 ou 2 pontes) et des pseudofemelles TRN à taux de reproduction nul. Suite aux changements de l'environnement social, il a été mis en évidence que les pseudofemelles TRE et TRF continuaient à se reproduire alors que les pseudofemelles TRN ne pondaient toujours pas, excepté dans 2 bassins de reproduction où 3 pseudofemelles ont pondu 1 fois. Les résultats obtenus semblent corroborer ceux de la précédente étude.

Dans un deuxième temps, une étude des comportements agonistiques des pseudofemelles a été effectuée dans le but de comprendre si les différences de profils de pontes des pseudofemelles sont dues à un potentiel intrinsèque de la pseudofemelle ou au contraire au comportement. Les résultats préliminaires de cette étude comportementale sont discutés.

**Mots-clés :** tilapia, *Oreochromis aureus*, pseudofemelle, reproduction, comportements agonistiques

**Abstract** – For the last ten years, fish farming activity has been particularly booming in tropical areas with an annual expansion rate of 10%. Tropical fish farming aims to produce more and better. Tilapias are the second group of fish farmed World-wide with more than 2 million tons/year. In this way, in order to better understand the biology of tilapia and to improve their farming conditions, the reproductive performance of three *Oreochromis aureus* pseudofemales groups was studied during a seven months period. This study takes place within the framework of a previous work that analysed the reproduction characteristics of *O. aureus* pseudofemales. The objective was to confirm that the individual reproduction performances in the tilapia *O. aureus* are stable and heritable traits. Moreover, the effects of social environment on the spawning profiles of the pseudofemales were analysed following sex-ratio modification or addition of additional pseudofemales. The study strongly suggests that using a 4 month's experimentation, it is possible to distinguish 3 kinds of pseudofemales according to their spawning profiles : pseudofemales TRE with high spawning rate (number of spawns  $\geq 3$ ), pseudofemales TRF with low spawning rate (1 or 2 spawns) and non-spawning TRN pseudofemales. The reproductive profile does not seem to be affected by social changes : the pseudofemales TRE and TRF continue to reproduce at a very similar rate, whereas most of the TRN pseudofemales do not spawn, except in 2 reproduction groups where 3 pseudofemales have spawned once. These results seem to corroborate with the previous study. In a second part of the study, an agonistic behaviour analysis of the pseudofemales has been made in order to understand if the pseudofemale spawning profile differences relied on an intrinsic potential or on the contrary on the behaviour. The preliminary results of this behavioural study are discussed.

**Keywords :** tilapia, *Oreochromis aureus*, pseudofemale, reproduction, agonistic behaviour

## ABREVIATIONS

$\Delta\text{♀}$  : pseudofemelle

TRE : Taux de reproduction élevé

TRF : Taux de reproduction faible

TRN : Taux de reproduction nul

## SOMMAIRE

|  |    |
|--|----|
| RESUME ET MOTS-CLES<br>ABSTRACT AND KEYWORDS   | 2  |
| ABREVIATIONS   | 3  |
| SOMMAIRE   | 4  |
| LISTE DES TABLEAUX ET DES FIGURES  | 7  |
| REMERCIEMENTS  | 9  |
| <b>INTRODUCTION GENERALE</b>   | 10 |
| <b><u>PARTIE 1 : CONTEXTE GENERAL DE L'ETUDE</u></b>   | 12 |
| 1- Description de la structure d'accueil   | 12 |
| 2- Présentation de l'espèce biologique   | 13 |
| 3- La reproduction chez <i>Oreochromis aureus</i>  | 13 |
| 4- Protocole d'obtention des pseudofemelles  | 14 |
| <b><u>PARTIE 2 : ETUDE DE LA BIOLOGIE DE LA REPRODUCTION DE<br/>PSEUDOFEMELLES <i>OREOCHROMIS AUREUS</i></u></b> | 16 |
| <b>INTRODUCTION</b>  | 16 |
| <b>MATERIEL ET METHODES</b>  | 17 |
| A- Expérience 1  | 17 |
| 1- Composition des groupes expérimentaux   | 17 |
| 2- Suivi zootechnique  | 17 |
| a) Conditions d'élevage  | 17 |
| b) Contrôle des géniteurs  | 18 |
| 3- Caractérisation des paramètres de la reproduction   | 18 |

|   |    |
|---|----|
| B- Expérience 2   | 18 |
| 1- Composition des groupes expérimentaux                      | 19 |
| 2- Suivi zootechnique   | 20 |
| a) Conditions d'élevage                                       | 20 |
| b) Contrôle des géniteurs                                     | 20 |
| 3- Caractérisation des paramètres de reproduction             | 20 |
| C- Suivi et sexage des descendances F8                        | 21 |
| D- Analyse statistique  | 21 |
| <b>RESULTATS</b>  | 21 |
| 1- Expérience 1   | 21 |
| a) Taux de reproduction                                       | 21 |
| b) Fécondité absolue et fécondité relative des pseudofemelles | 23 |
| 2- Expérience 2   | 23 |
| 3- Etude du sexe-ratio et taux de survie                      | 24 |
| a) Observation microscopique                                  | 24 |
| b) Sexe-ratio des descendances F8 et taux de survie           | 25 |
| <b>DISCUSSION</b>   | 25 |
| <b><u>PARTIE 3 : ETUDE DES COMPORTEMENTS AGONISTIQUES</u></b> | 28 |
| <b>INTRODUCTION</b>   | 28 |
| <b>MATERIEL ET METHODES</b>                                   | 28 |
| 1- Composition du bassin de stockage                          | 28 |
| 2- Conditions de stockage                                     | 29 |
| 3- Protocole expérimental                                     | 29 |
| a) Sélection de l'échantillon                                 | 29 |
| b) Caractéristiques de l'expérience                           | 30 |

|  |    |
|--|----|
| <b>RESULTATS</b>   | 31 |
| 1- Comportements agonistiques des pseudofemelles sans le mâle          | 31 |
| a) Combats entre pseudofemelles TRE et TRN                             | 31 |
| b) Combats entre pseudofemelles TRE et TRF                             | 31 |
| c) Combats entre pseudofemelles TRF et TRN                             | 32 |
| d) Combats entre pseudofemelles présentant le même profil de pontes    | 32 |
| 2- Comportements agonistiques des pseudofemelles en présence d'un mâle | 33 |
| 3- Analyse du comportement des pseudofemelles lors des confrontations  | 33 |
| <b>DISCUSSION</b>  | 34 |
| <b>CONCLUSION</b>  | 35 |
| <b>BIBLIOGRAPHIE</b>   | 37 |
| <b>ANNEXES</b>   | 40 |

## LISTE DES TABLEAUX ET DES FIGURES

**Figure 1 :** Localisation de la Station d'Aquaculture Continentale sur l'Ile de la Réunion.

**Figure 2 :** Station d'Aquaculture Continentale, localisée sur le complexe marais-étang de la Plaine du Gol à l'Etang-Salé (photo ARDA).

**Figure 3 :** Exemple d'incubation buccale chez le tilapia rouge Red Florida (*Oreochromis sp*) (photo ARDA).

**Figure 4 :** Pseudofemelle (à gauche) et mâle (à droite) *Oreochromis aureus* (photo ARDA).

**Figure 5 :** Evolution du comportement d'incubation buccale chez *Oreochromis aureus* (d'après Baroiller *et al.*, 1997).

**Figure 6 :** Schéma des étapes successives destinées à la production d'une lignée de pseudofemelles chez le tilapia *Oreochromis aureus* (d'après Mélard *et al.*, 1994).

**Figure 7 :** Schéma des bassins de reproduction des pseudofemelles au cours de l'expérience 2.

**Figure 8 :** Bouteilles de Zug.

**Figure 9 :** Profil de reproduction des pseudofemelles dans les bassins A, B et C au cours de l'expérience 1.

**Figure 10 :** Nombre total de pontes en fonction du bassin de reproduction au cours de l'expérience 2.

**Figure 11 :** Observation microscopique (x 100) d'un squash de testicule (à gauche) et d'ovaire (à droite).

**Figure 12 :** Observations sous loupe binoculaire des malformations décelées après l'éclosion des oeufs des descendance F8 de *Oreochromis aureus*.

**Figure 13 :** Représentation schématique de toutes les combinaisons de combats effectuées.

**Figure 14 :** Nombre moyen de comportements agressifs lors de confrontations opposant des pseudofemelles TRE et des pseudofemelles TRN.

---

**Tableau 1 :** Température moyenne et taux d'oxygène moyen en fonction du bassin de reproduction.

**Tableau 2 :** Taux de reproduction et fécondité des pseudofemelles *Oreochromis aureus* dans les trois bassins expérimentaux.

**Tableau 3 :** Fécondité absolue et fécondité relative des pseudofemelles *Oreochromis aureus* dans les trois groupes expérimentaux.

**Tableau 4 :** Nombre total de pontes et pourcentage de pseudofemelles participant à la reproduction en fonction du bassin de reproduction au cours de l'expérience 2.

**Tableau 5 :** Sexe-ratio et taux de survie des descendance F8 de *Oreochromis aureus*.

**Tableau 6 :** Détail des pseudofemelles présentes dans le bassin de stockage.

**Tableau 7 :** Caractéristiques des pseudofemelles utilisées pour l'analyse des comportements agonistiques.

**Tableau 8 :** Nombre de comportements agressifs entre des pseudofemelles TRE et des pseudofemelles TRF.

**Tableau 9 :** Nombre de comportements agressifs entre des pseudofemelles TRF et des pseudofemelles TRN.

**Tableau 10 :** Nombre de comportements agressifs entre des pseudofemelles présentant le même profil de pontes.



## REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier Monsieur BOSC Pierre de m'avoir accueilli au sein de l'ARDA et d'avoir facilité ma venue sur l'Ile de la Réunion notamment en me logeant sur le lieu du stage.

Je remercie également très chaleureusement DESPREZ Damien de m'avoir apporté son soutien et son attention. Il a mis à ma disposition toutes ses connaissances et les moyens nécessaires pour réaliser ce travail.

Un grand merci à BAROILLER Jean-François qui m'a mis en relation avec l'ARDA et qui par sa disponibilité et ses compétences m'a permis d'élaborer mon rapport dans les meilleures conditions.

Je souhaite également remercier : - Florence et Gervais, techniciens au sein de la station d'aquaculture continentale, ainsi que Charles-Eric, stagiaire de l'ARDA, pour leur aide dans les manipulations

- GRONDIN Henri et ZITTE Yannick pour leur aide dans le domaine multimédia (caméscope, informatique et prise de photos sous microscope)

- l'ensemble des salariés de l'ARDA de l'Etang-Salé ainsi que Nils stagiaire et colocataire avec moi, pour leur bonne humeur, leur gentillesse et tous les bons moments passés tout au long de ce stage.

## INTRODUCTION GENERALE

Les tilapias, poissons de la famille des Cichlidés, sont élevés en grandes quantités dans beaucoup de pays tropicaux, en particulier en Asie, en Amérique du Sud mais aussi en Afrique, continent d'où ils sont originaires. Souvent considérés comme le "poulet de l'aquaculture", ils représentent le deuxième groupe d'espèces aquacoles produites en eaux douces derrière les cyprinidés. La production mondiale, qui représentait 1 099 268 tonnes en 1999 (FAO, 2001), avec plus de 80% assuré par *Oreochromis niloticus*, continue de se développer avec un taux annuel record de plus de 12% et atteint aujourd'hui plus de 2 000 000 tonnes (Fitzsimmons, 2006). Quel que soit son niveau d'intensification, à l'image de l'aquaculture asiatique qui représente aujourd'hui plus de 90% de l'aquaculture mondiale, la pisciculture peut constituer un moyen privilégié de production de protéines animales mais aussi un outil de développement dans son environnement socio-économique. C'est pourquoi la pisciculture du tilapia a d'abord eu comme objectif principal, la production de protéines animales bon marché pour les populations locales des pays du Sud, mais il s'agit maintenant d'un poisson très demandé sur le marché international, en particulier aux USA et en Europe (marché du filet), et même au Japon, pour la fabrication de "sushis". En effet, le tilapia présente de grandes potentialités pour la pisciculture, en partie liées à la qualité de sa chair, à une croissance rapide, l'extrême facilité de son élevage, une reproduction naturelle aisée en captivité mais aussi à sa robustesse qui lui permet d'être élevé dans des milieux difficiles et de résister au manque d'oxygène, aux agents chimiques, aux maladies et aux manipulations fréquentes (Mélard et Philippart, 1981). La grande efficacité de la reproduction des espèces de ce groupe éco-éthologique ainsi que leur maturité précoce représente donc des avantages non négligeables en pisciculture (Philippart et Ruwet, 1982 ; Baroiller et Jalabert, 1989).

La grande efficacité de leur mode de reproduction (ponte mensuelle, comportement parental élaboré) associée à une maturité sexuelle précoce (dès 3-4 mois d'âge chez certaines espèces), a des conséquences paradoxales : d'un côté, cette aptitude qui permet une reproduction facile et rapide dans divers milieux tropicaux et subtropicaux explique en partie l'intérêt aquacole accordé à ce groupe d'espèces en aquaculture ; d'un autre côté, elle est une source de problèmes pour les pisciculteurs car la prolifération des juvéniles, lorsqu'elle n'est pas contrôlée et les compétitions alimentaires en résultant, conduisent à la production de populations de poissons de petite taille et de faible valeur commerciale. L'élevage des tilapias s'est donc très rapidement orienté sur l'utilisation de populations monosexes mâles. En effet, ceci permet à la fois d'empêcher une surpopulation (plusieurs générations d'alevins), due à une reproduction non contrôlée, et un nanisme causé par la compétition alimentaire, d'améliorer les performances de production par une augmentation de la croissance, puisqu'il existe chez les tilapias un dimorphisme sexuel de la croissance en faveur des mâles (Mélard, 1986 ; Toguyeni *et al.*, 1997) et de diminuer les comportements de territorialité.

Une des principales techniques utilisées pour produire des populations monosexes mâles est l'inversion hormonale du sexe qui consiste à incorporer, principalement dans l'alimentation des alevins, des androgènes. Cette technique conduit, en production, à l'obtention de populations avec un fort pourcentage de mâles (>95%) (Vera-Cruz et Mair, 1994 ; Desprez *et al.*, 2003a). De nouvelles techniques ont été développées plus récemment et reposent sur le contrôle du déterminisme génétique du sexe des espèces du genre *Oreochromis* (Jensen et Shelton, 1979 ; Baroiller et Jalabert, 1989 ; Scott *et al.*, 1989 ; Mair *et al.*, 1997 ; Mélard, 1995). Elles s'appuient sur l'alimentation des alevins encore indifférenciés à l'aide d'un aliment dans lequel ont été incorporées des hormones (stéroïdes naturels ou artificiels) qui possèdent un fort potentiel masculinisant.

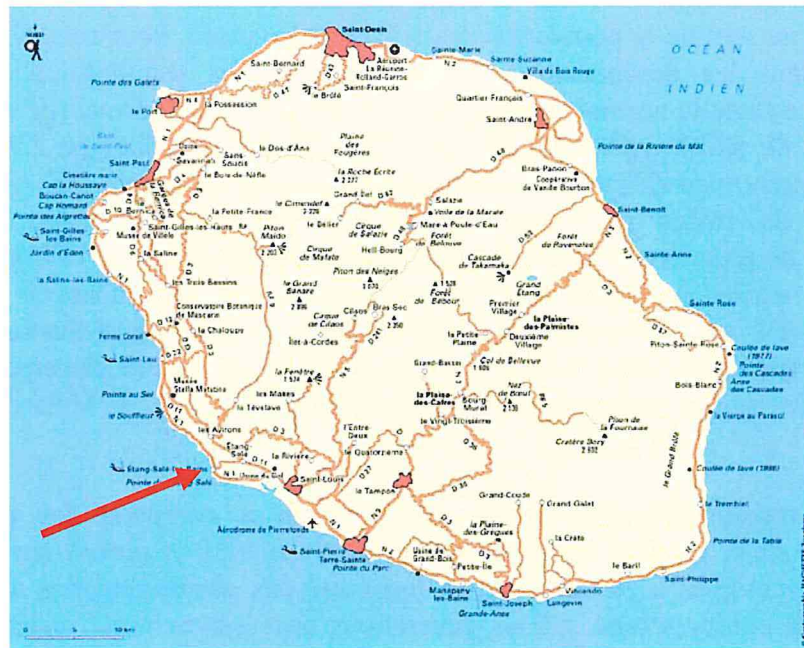
L'espèce *Oreochromis aureus* présente une homogamétie mâle (mâles ZZ et femelles ZW). Ainsi, l'inversion hormonale du sexe d'une descendance, avec une hormone féminisante (17 $\alpha$ -éthynylœstradiol), permet l'obtention de pseudofemelles caractérisées par un phénotype femelle mais un génotype mâle ZZ. L'étape suivante consiste à repérer les femelles et les pseudofemelles au sein de la population sexuellement inversée. Pour cela, il suffit d'analyser le sexe-ratio dans les descendances des femelles et des pseudofemelles. En effet, le croisement d'une femelle normale (génotype ZW) avec un mâle normal (génotype ZZ) donne en théorie 50% de mâles (génotype ZZ) et 50% de femelles (génotype ZW) ; alors qu'une pseudofemelle (génotype ZZ) croisée avec un mâle normal (génotype ZZ) donne toujours en théorie 100% de mâles (génotype ZZ). Cette étape permet donc d'identifier des pseudofemelles de première génération (pseudofemelles F1) (Mélard, 1995). Pour augmenter rapidement les stocks de pseudofemelles, les alevins des descendances 100% mâles de pseudofemelles F1 sont sexuellement inversés avec la 17 $\alpha$ -éthynylœstradiol. Ainsi, des populations de pseudofemelles F2 sont obtenues et sur le même principe, il est possible d'obtenir des générations successives de pseudofemelles (F3, F4...) (Mélard, 1995 ; Desprez *et al.*, 2003b).

Un précédent travail (Desprez *et al.*, 2007) visant à comparer les performances de reproduction de deux groupes de pseudofemelles *Oreochromis aureus* sur trois saisons de reproduction successives a été effectué, la fécondité des pseudofemelles a été contrôlée et l'influence de la consanguinité sur les générations successives a été testée. A la fin de la première année, les deux groupes initiaux ont été divisés en deux nouveaux groupes avec d'un côté les pseudofemelles ayant beaucoup pondu (plus de 3 fois) et de l'autre côté les autres pseudofemelles. Cette étude a mis en évidence que des pseudofemelles à fort taux de reproduction continuaient à pondre lorsqu'elles étaient regroupées dans un même bassin, a contrario parmi les pseudofemelles qui ne pondaient pas, quelques unes d'entre elles se reproduisaient un peu plus au cours de la deuxième saison de reproduction mais aucune ponte n'a été observée lors de la troisième saison de reproduction.

### Objectif de l'étude

Notre travail s'inscrit dans la continuité de l'étude réalisée entre 2002 et 2005 (Desprez *et al.*, 2007) visant à analyser les caractéristiques de la reproduction. L'objectif était de vérifier si les résultats obtenus précédemment, notamment en ce qui concerne les performances individuelles de reproduction, sont stables et se répètent sur de nouveaux individus. De plus, l'étude s'attachera à mettre en évidence le profil de pontes des pseudofemelles lorsque leur environnement social est modifié : modification du sexe-ratio mâles-pseudofemelles, ajout de pseudofemelles perturbatrices plus grosses.

Dans une deuxième partie, suite à l'analyse des premiers résultats, les comportements agonistiques des pseudofemelles feront l'objet d'une étude dans le but de comprendre si la différence entre les profils de pontes des pseudofemelles est due au comportement ou bien a contrario s'il s'agit d'un potentiel intrinsèque de la pseudofemelle.



**Figure 1 :** Localisation de la Station d’Aquaculture Continentale sur l’Ile de la Réunion.



**Figure 2 :** Station d’Aquaculture Continentale, localisée sur le complexe marais-étang de la Plaine du Gol à l’Etang-Salé (photo ARDA).

## **PARTIE 1 : CONTEXTE GENERAL DE L'ETUDE**

### 1- Description de la structure d'accueil

Ce stage s'est déroulé à la Station d'Aquaculture Continentale de l'ARDA (Association Réunionnaise pour le Développement de l'Aquaculture) à l'île de La Réunion, qui est la première ferme pilote de production de tilapias de l'île. L'ARDA est une association de Loi 1901 qui a été créée en 1991 à l'initiative du Conseil Régional de la Réunion dans le but de valoriser le développement des activités aquacoles sur l'île. A l'heure actuelle, de nombreux partenaires sont impliqués dans cette association qui dispose de compétences en Recherche et Développement et s'engage dans des actions de coopération régionale.

Elle comprend deux pôles d'activité : le pôle "Recherche et Développement" en aquaculture et le pôle "Etudes et Valorisation" des systèmes aquatiques continentaux avec le Centre des Eaux Douces qui est à la fois un outil de recherche et d'études sur les milieux aquatiques d'eau douce et un outil d'éducation et de sensibilisation sur la protection des écosystèmes aquatiques continentaux de la Réunion

Le pôle aquacole dispose de deux stations de Recherche et Développement :

- une station d'aquaculture marine, située dans la ville du Port (nord-ouest de l'île), comprenant une écloserie marine polyvalente et une ferme pilote d'élevage en cage en mer
- une station d'aquaculture continentale située à Etang-Salé (sud-ouest de l'île) où a été réalisé notre travail (Figure 1).

Ces deux structures assurent également l'approvisionnement des éleveurs privés en alevins et juvéniles.

La Station d'Aquaculture Continentale (Figure 2), localisée sur le complexe marais-étang de la Plaine du Gol, dispose de deux types d'infrastructures qui lui permettent d'effectuer ses différentes missions :

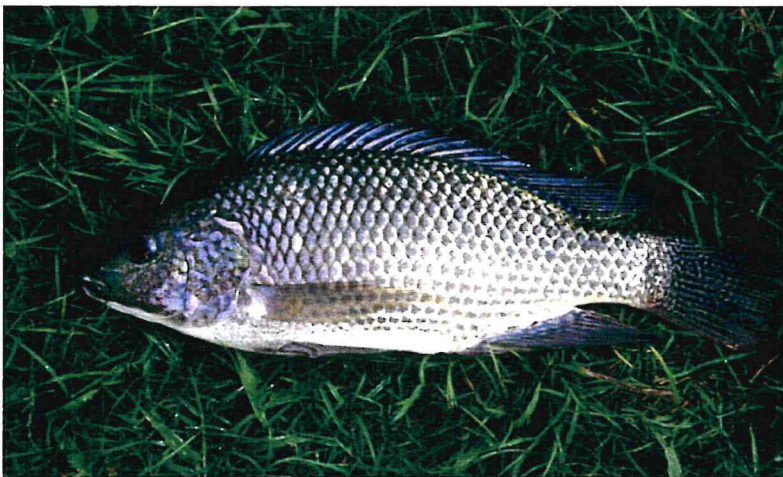
- une unité pilote de production avec des bassins de reproduction, une écloserie, des bassins d'élevage et 9 étangs de production (8000m<sup>2</sup>)
- une unité de Recherche et Développement composée d'un système de reproduction/élevage larvaire, de circuits fermés pour l'expérimentation, d'une salle de conservation des souches et d'un laboratoire équipé.

Les actions de la station se basent sur trois axes principaux :

- Recherche et Développement : avec la mise au point de nouveaux modèles d'élevage (micro-projets en diversification, élevage associé ou mono-spécifique) et des programmes de recherche appliquée sur la biologie de la reproduction, le monosexage chez le tilapia et les relations "espèce/croissance" et "souche/croissance" chez le tilapia.
- Validation et optimisation des filières de production : avec l'optimisation des process d'élevage en production (élevage larvaire, pré-grossissement, production en étang, en bassin ou en cage), l'approvisionnement des producteurs privés en alevins et en juvéniles et la gestion des stocks de géniteurs.
- Encadrement technique et vulgarisation : assistance technique auprès des producteurs, formation des producteurs et diffusion des techniques aquacoles



**Figure 3 :** Exemple d'incubation buccale chez le tilapia rouge Red Florida (*Oreochromis sp*) (photo ARDA).



**Figure 4 :** Pseudofemelle (à gauche) et mâle (à droite) *Oreochromis aureus* (photo ARDA).

auprès des agents de développement, maîtrise d'œuvre de projets de développement et établissement de référentiels techniques et économiques.

## 2- Présentation de l'espèce biologique

Notre étude porte sur le tilapia *Oreochromis aureus* (Steindachner, 1864) et la souche utilisée est originaire du lac Manzala situé en Egypte. Ce tilapia est également appelé "ti doré" sur l'île de la Réunion. Les tilapias appartiennent à l'ordre des Perciformes, à la famille des Cichlidae et à la sous-famille des Tilapiinae. Cette sous-famille est composée de plus de 70 espèces issues de 10 genres (Trewavas, 1983), parmi lesquels on distingue 3 genres principaux caractérisés essentiellement par leur comportement parental : le genre *Tilapia* qui regroupe les pondeurs sur substrat associés à une garde parentale et les genres *Oreochromis* et *Sarotherodon* qui sont respectivement des incubateurs buccaux (Figure 3) strictement femelles ou au contraire mâles ou biparentaux.

Les tilapias sont des poissons d'eau douce originaires d'Afrique (sauf les îles des Mascareignes : Madagascar, Réunion et Maurice) et du Moyen-Orient, mais introduit à des fins commerciales dans de nombreuses régions d'Asie, d'Amérique du Sud et également d'Europe où ils sont élevés dans des circuits fermés ou grâce aux rejets d'eau chaude de centrale thermique. Ils vivent dans les lacs, les rivières et les rizières des régions tropicales d'Afrique et d'Asie, dans des eaux dont la température est généralement comprise entre 20 et 25°C.

*Oreochromis aureus* est une espèce présente à l'origine en Afrique (fleuve Sénégal, le moyen Niger, les affluents du fleuve Bénin, le lac Tchad et le bas Shari, le fleuve Logone, du Caire au Delta du Nil) et en Palestine (notamment dans le fleuve Jourdan, les lacs Tibéria et Huleth et les bords de la mer Morte) (Trewavas, 1983). L'espèce a ensuite été disséminée dans plus de 100 pays à travers les différents continents pour les besoins de la pisciculture essentiellement (Philippart et Ruwet, 1982).

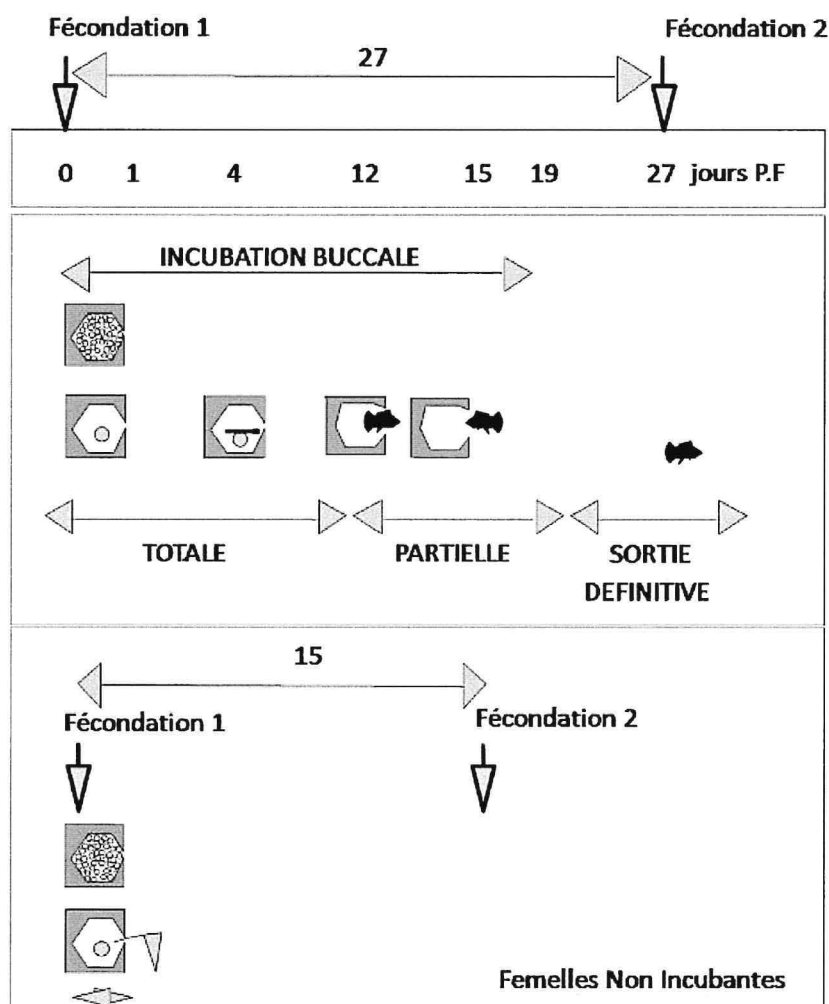
Il s'agit d'une espèce caractéristique des écosystèmes d'eau douce mais également d'eau saumâtre, comme par exemple dans le Delta du Nil ; elle présente une bonne résistance aux écarts de température (de 8°C à 42°C, Philippart et Ruwet, 1982). C'est une espèce euryhaline, c'est-à-dire qu'elle supporte des variations de salinité importante dans le milieu aquatique dans lequel elle vit. Plusieurs espèces de tilapia comme *Sarotherodon melanotheron*, *Oreochromis mossambicus*, *Tilapia guineensis* sont capables de se maintenir dans des milieux où la salinité peut aller jusqu'à 94‰. Néanmoins, *Oreochromis aureus* tolère des salinités proches de 30‰.

Il existe un dimorphisme sexuel de la croissance en faveur du mâle (Figure 4).

## 3- La reproduction chez *Oreochromis aureus*

Le genre *Oreochromis*, auquel appartient l'espèce *O. aureus*, est caractérisé par une incubation maternelle des progénitures. Dans le milieu naturel, le mâle, en reproduction, se cantonne sur un espace de terrain restreint, dont il défend l'accès aux congénères de même sexe, en exprimant un comportement agressif caractérisé par des combats de bouches ou des attaques latérales (Fishelson, 1967 ; Trewavas, 1983). Tout en défendant son territoire contre la venue d'intrus, le mâle se consacre à l'édification du nid dans des zones peu profondes (40 cm à 1 m). Une fois la construction du nid terminée, la parade nuptiale avec la femelle peut avoir lieu et aboutit, après plusieurs heures ou quelques jours, au dépôt des œufs dans le nid du mâle qui les féconde. Les œufs sont ensuite récupérés par la femelle qui les dispose dans sa

bouche pour les incuber. Elle quitte ensuite le nid pour rejoindre des eaux plus profondes ou abritées et le mâle peut se reproduire avec une autre femelle (Trewavas, 1983). L'éclosion des œufs a lieu dans la bouche de la femelle 4 à 5 jours post-fécondation à une température de 27-28°C. Lorsque les poissons sont âgés de 10 à 12 jours post-fécondation, âge qui correspond à la fin de la résorption de la vésicule vitelline et au moment à partir duquel débute la différenciation sexuelle des gonades, les alevins sont capables de prendre de la nourriture exogène et s'affranchissent progressivement de la protection maternelle. Tout comme chez *O. niloticus*, la femelle assure une garde des alevins (en cas de danger et toutes les nuits, les alevins regagnent la bouche maternelle) de 7-14 jours après la résorption de la vésicule.

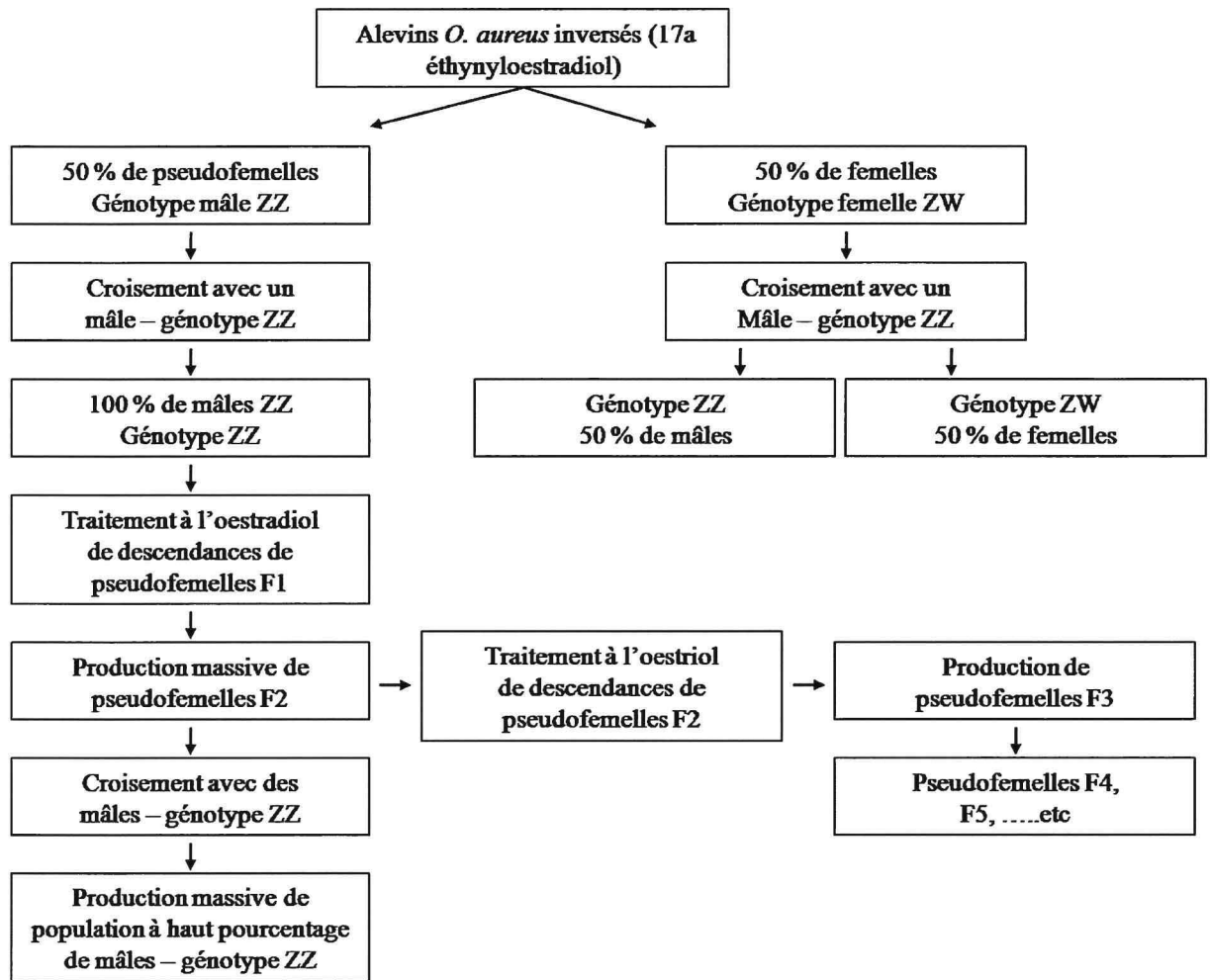


**Figure 5 :** Evolution du comportement d'incubation buccale chez *Oreochromis aureus* (d'après Baroiller *et al.*, 1997).

#### 4- Protocole d'obtention des pseudofemelles

L'espèce *Oreochromis aureus*, comme *O. hornorum* (Baroiller et Toguyeni, 2004) présente une homogamétie mâle (mâles ZZ et femelles ZW comme les oiseaux) ; au contraire chez d'autres espèces comme *Oreochromis niloticus*, *O. mossambicus* (Baroiller et Toguyeni,





**Figure 6 :** Schéma des étapes successives destinées à la production d'une lignée de pseudofemelles chez le tilapia *Oreochromis aureus* (d'après Mélard *et al.*, 1994).

2004) ou *Sarotherodon melanotheron* (Baroiller et Clota, comm. personnelle), les femelles sont homogamétiques (femelles XX et mâles XY comme les mammifères).

L'inversion hormonale du sexe, par le biais de la 17 $\alpha$ -éthynylœstradiol (œstrogène), d'une descendance classique d'*Oreochromis aureus*, permet d'obtenir des individus appelés pseudofemelles, qui sont caractérisés par un phénotype femelle et un génotype mâle ZZ.

La technique menant à la production de pseudofemelles se déroule en 3 étapes : la production de progénitures monosexes femelles, la détection des pseudofemelles et l'amplification des générations (Figure 6). Tout d'abord, les alevins d'une descendance normale d'*O. aureus*, composée théoriquement par 50% d'individus femelles (génotype ZW) et 50% d'individus mâles (génotype ZZ), sont traités avec un aliment hormoné dès la fin de la résorption de la vésicule vitelline et pendant une durée de 40 jours. Pour cela, l'hormone est préalablement dissoute dans de l'éthanol absolu (95% ; 800 ml.kg<sup>-1</sup> d'aliment) puis mélangée à l'aliment. L'aliment étant maintenu à l'air ambiant jusqu'à l'évaporation complète de l'éthanol. A l'issue de ce traitement, on obtient 50% de femelles ZW et 50% de pseudofemelles ZZ qu'il est impossible de différencier. L'étape suivante consiste à repérer les pseudofemelles au sein de la population sexuellement inversée ; pour cela, on effectue un croisement individuel avec un mâle. Le croisement d'une vraie femelle (génotype ZW) avec un mâle (génotype ZZ) donne en théorie 50% de femelles (génotype ZW) et 50% de mâles (génotype ZZ) alors qu'avec une pseudofemelle (génotype ZZ), on obtient toujours en théorie 100% de mâles à génotype ZZ (Jensen et Shelton, 1979). Une fois que les alevins sont arrivés à un stade permettant l'identification sexuelle (3,5g environ), via la configuration générale de la gonade et aux diverses structures cellulaires observables au microscope (ovocytes et spermatozoïdes), ils sont sexés et le sexe-ratio obtenu permet de déterminer le génotype de la mère (femelle ZW ou pseudofemelle ZZ).

Afin de multiplier rapidement les stocks de pseudofemelles, les alevins constituant la descendance 100% mâle de géniteurs pseudofemelles F1 sont inversés au moyen de la 17 $\alpha$ -éthynylœstradiol. Cette opération d'inversion sexuelle ne s'effectue que sur des descendances de pseudofemelles F1 qui donnent systématiquement 100% de mâles dans leurs descendances. Lors d'une telle manipulation, chaque ponte est toujours divisée en un lot témoin, qui permet une ultime vérification de la proportion de mâles, et un lot traité permettant de produire des pseudofemelles de deuxième génération (F2). Seuls les alevins inversés issus de pontes présentant 100% de mâles dans le lot témoin sont conservés (Mélard, 1995). Des pseudofemelles de générations F3, F4, F5... peuvent être obtenues en utilisant la même technique (Desprez *et al.*, 2003b).

## PARTIE 2 : ETUDE DE LA BIOLOGIE DE LA REPRODUCTION DE PSEUDOFEMELLES *OREOCHROMIS AUREUS*

### INTRODUCTION

Chez le tilapia, la production d'œufs et d'alevins peut être influencée par plusieurs facteurs environnementaux comme la température, la durée d'éclairement, la densité, le sexe-ratio dans les bassins de reproduction, le poids des géniteurs, la qualité de l'alimentation, le stress, la qualité de l'eau (T°, salinité, pH...) mais aussi de la capacité de ponte d'un groupe (Mires, 1982 ; Baroiller *et al.*, 1997). La capacité de ponte dépend de femelles se reproduisant plus que d'autres (Mires, 1982 ; Desprez et Mélard, 1998), suggérant l'influence de facteurs sociaux et d'interactions comportementales dans une population de géniteurs (Baroiller et Jalabert, 1989). La hiérarchie sociale, caractérisée par la présence de quelques femelles se reproduisant fréquemment, n'est pas affectée par les contrôles fréquents destinés à collecter les œufs et les alevins dans la bouche des femelles chez les tilapias *O. aureus*, *O. niloticus* et chez le tilapia Red Florida (Baroiller *et al.*, 1997 ; Desprez et Mélard, 1998). Même après une période de séparation (8jours), la hiérarchie initiale est restaurée dans un groupe de géniteurs (Fishelson, 1983).

L'expérience réalisée par Desprez *et al.* (2007) sur des pseudofemelles F6 avait pour objectif d'étudier l'influence de la séparation des pseudofemelles qui se reproduisent fréquemment de celles qui se reproduisent peu ou pas. Cette expérience s'est déroulée sur trois années consécutives. La première année a permis d'identifier dans deux groupes de pseudofemelles *O. aureus*, les pseudofemelles qui se reproduisaient fréquemment (nombre de pontes > 3) et les pseudofemelles qui se reproduisaient peu ou pas (nombre de pontes compris entre 0 et 3). A la fin de la première année, les pseudofemelles des deux groupes initiaux se reproduisant fréquemment ont été placées dans le même bassin. Il en a été de même pour les pseudofemelles qui se reproduisaient peu ou pas, qui ont été regroupées dans un second bassin. Le suivi des performances de reproduction (nombre de pontes et fécondité) de ces deux nouveaux groupes a mis en évidence que les pseudofemelles qui se reproduisaient fréquemment continuaient de le faire même en présence de nouvelles pseudofemelles. Le taux de reproduction est ainsi passé de 7,1 pontes/pseudofemelle la première année à 12,1 la seconde année puis à 7,4 la troisième année. Chez les pseudofemelles qui pondaient peu ou pas, le nombre de pontes a augmenté lors de la seconde année de suivi. En revanche, ces pseudofemelles n'ont pas pondu lors de la troisième année. La séparation n'a en revanche eu aucun effet sur les pseudofemelles qui n'avaient pas pondu lors de la première saison (14 pseudofemelles), puisqu'une seule d'entre elles a pondu une fois lors de la deuxième saison. Cette étude montrait en conclusion que les 14 pseudofemelles se reproduisant fréquemment avaient produit 88,2% des pontes et 90,3% des œufs et des alevins récoltés lors des 3 années consécutives de suivi. De plus, un pourcentage élevé de pseudofemelles (36,4%) n'a jamais pondu au cours de la période de suivi.

Dans le cadre de notre étude, nous allons essayer de montrer si les résultats précédemment décrits se répètent sur une nouvelle population de pseudofemelles. De plus, il sera intéressant d'analyser les profils de pontes des pseudofemelles lorsque leur environnement social est modifié : soit en changeant le sexe-ratio mâles-pseudofemelles, soit en plaçant dans les bassins de reproduction des pseudofemelles dites perturbatrices.

## MATERIEL ET METHODES

L'étude s'est basée sur des pseudofemelles *Oreochromis aureus* de 7<sup>ème</sup> génération (F7) d'une lignée dite égyptienne (Desprez *et al.*, 2003b). En effet, les parents à l'origine de cette lignée proviennent d'un stock prélevé dans le lac Manzala (Egypte).

Les pseudofemelles F7 utilisées pour nos expériences ont été produites à la Station d'Aquaculture Continentale de l'ARDA à partir du stock de pseudofemelles F6. Il est important de préciser que toutes les pseudofemelles F7 ont comme origine parentale des pseudofemelles F6 qui pondaient beaucoup. En effet, les pseudofemelles F7 proviennent de pseudofemelles F6 qui ont été étudiées lors des premiers travaux sur la reproduction individuelle (Desprez *et al.*, 2007). Les pseudofemelles F7 sélectionnées pour l'expérience étaient pour la première fois en condition de reproduction et étaient âgées de 24 mois au début de l'expérience.

Au cours de ce stage, deux expériences sont mises en place :

### A- Expérience 1

#### 1- Composition des groupes expérimentaux

Au début de l'expérience, le 8 février 2007, trois groupes expérimentaux (A, B et C) de géniteurs sont constitués comprenant chacun 4 mâles et 20 pseudofemelles. L'origine parentale des mâles diffère selon le groupe. En effet, dans le bassin A, les mâles (F5) sont issus d'un mâle et d'une pseudofemelle de 4<sup>ème</sup> génération (F4) alors que pour le bassin B et C, il s'agit de mâles (F6) issus de parents de 5<sup>ème</sup> génération (F5). Les 3 bassins expérimentaux sont alimentés en eau par le réseau du lagunage biologique de la Station d'Aquaculture Continentale. Cette eau se caractérise notamment par un développement phyto et zoo planctonique important.

En ce qui concerne les pseudofemelles, chacun des groupes est composé d'individus provenant de descendance F6 différentes et toutes les pseudofemelles d'un même bassin sont sœurs.

L'expérience 1 prend fin le 13 juin 2007. Les poissons sont passés en eau Saphir, eau d'un réseau d'irrigation agricole. La température de cette eau claire est inférieure à 21°C et a pour principal effet de stopper la reproduction des pseudofemelles.

#### 2- Suivi zootechnique

##### a) Conditions d'élevage

Chaque groupe de géniteurs est placé dans un bassin de 4m<sup>2</sup> situé dans l'écloserie de l'ARDA et alimenté sans discontinuité par de l'eau de lagunage de la station. La température et le taux d'oxygène du milieu d'élevage sont contrôlés deux fois par jour (le matin et le soir) à l'aide d'un thermomètre-oxymètre. La température moyenne lors de l'expérience 1 était de 26,6°C ( $\pm 2,4$ ) et le taux d'oxygène moyen de 5,3 mg/L ( $\pm 2,3$ ). Les poissons sont soumis au régime photopériodique naturel de l'écloserie, ils sont nourris chaque jour à satiété avec des granulés (38% de protéines).

## b) Contrôle des géniteurs

Tous les sept jours, les pseudofemelles sont contrôlées individuellement afin de vérifier si celles-ci possèdent des œufs ou des alevins dans leur bouche. Une fois que la pseudofemelle est pêchée, on lui ouvre la bouche afin de déterminer si celle-ci est incubante. Si cela est le cas, la technique utilisée pour récupérer les œufs ou les alevins, consiste à ouvrir sa bouche dans l'eau d'un récipient pour que ceux-ci s'en échappent.

Lorsqu'une ponte est observée chez une pseudofemelle pour la première fois, une marque magnétique (transpondeur) est implantée dans la musculature dorsale du poisson (Poncin *et al.*, 1990). Cette marque émet un signal lorsqu'elle est excitée par une onde électromagnétique émise par un détecteur (AEG ID). Le code de la marque, composé de plusieurs chiffres, s'affiche ensuite sur le cadran du détecteur.

Ainsi, lors de la ponte d'un géniteur, le poisson est identifié grâce à sa marque, il est pesé, les œufs sont comptés et leur stade de développement (œufs, œillés, alevins vésiculés ou alevins) est noté.

## 3- Caractérisation des paramètres de la reproduction

Le système de marquage individuel des poissons permet de définir le taux de reproduction par individu au cours de la période expérimentale. Le taux de reproduction est exprimé en nombre de pontes par individu et sur la durée de l'expérimentation (soit environ 4 mois).

L'analyse du taux de reproduction a permis de définir 3 catégories de pseudofemelles :

- les pseudofemelles à taux de reproduction élevé ou pseudofemelles TRE dont le nombre de pontes est supérieur ou égal à 3.

- les pseudofemelles à taux de reproduction faible ou pseudofemelles TRF dont le nombre de pontes est égal à 1 ou 2.

- les pseudofemelles à taux de reproduction nul ou pseudofemelles TRN, c'est à dire les pseudofemelles qui n'ont pas pondu.

Toutes les pontes récoltées sont comptées dans leur intégralité. La fécondité absolue est définie comme étant le nombre d'œufs ou d'alevins pondus et incubés par une pseudofemelle. La fécondité relative correspond à la fécondité absolue ramenée à un kilogramme de poisson vif ce qui permet de comparer ainsi la fécondité entre deux pseudofemelles de poids différents.

On obtient donc :  $F_{relative} = (F_{absolue} \times 1000) / \text{poids}$  avec le poids en g

## B- Expérience 2

Le 20 juin 2007, suite à l'analyse des résultats de l'expérience 1, 6 nouveaux groupes sont constitués en fonction du profil de pontes de chacune des pseudofemelles.

Le but de cette expérience étant de mettre en évidence les comportements de reproduction des pseudofemelles lorsque l'on modifie leur environnement social. L'expérience a pris fin le 20 août 2007, soit une durée de deux mois, et s'est terminée par un ultime contrôle des géniteurs. La durée de cette deuxième phase étant assez courte, il sera surtout intéressant de noter les tendances générales des profils de pontes.

## 1- Composition des groupes expérimentaux

Les mâles et les pseudofemelles ont été répartis de la manière suivante :

- Bassin PI 1 : il regroupe les pseudofemelles TRE (nombre de pontes  $\geq 3$ ), avec 2 pseudofemelles issues du bassin A, 3 pseudofemelles du bassin B et 1 pseudofemelle du bassin C. Deux mâles, provenant initialement des bassins A et B, ont été choisis de manière aléatoire.

Le sexe-ratio est donc 2 mâles pour 6 pseudofemelles (1:3).

- Bassin PI 2 : il est composé de pseudofemelles TRF (1 ou 2 pontes), avec 2 pseudofemelles de chacun des trois bassins initiaux (A, B, C), plus deux mâles provenant initialement des bassins A et B, choisis aléatoirement.

Le sexe-ratio est donc 2 mâles pour 6 pseudofemelles (1:3).

- Bassin PI 3 : il contient des pseudofemelles TRN (pseudofemelles qui n'ont pas pondu), avec deux pseudofemelles de chacun des trois bassins initiaux (A, B, C), plus deux mâles provenant initialement des bassins A et B, choisis aléatoirement.

Le sexe-ratio est donc 2 mâles pour 6 pseudofemelles (1:3).

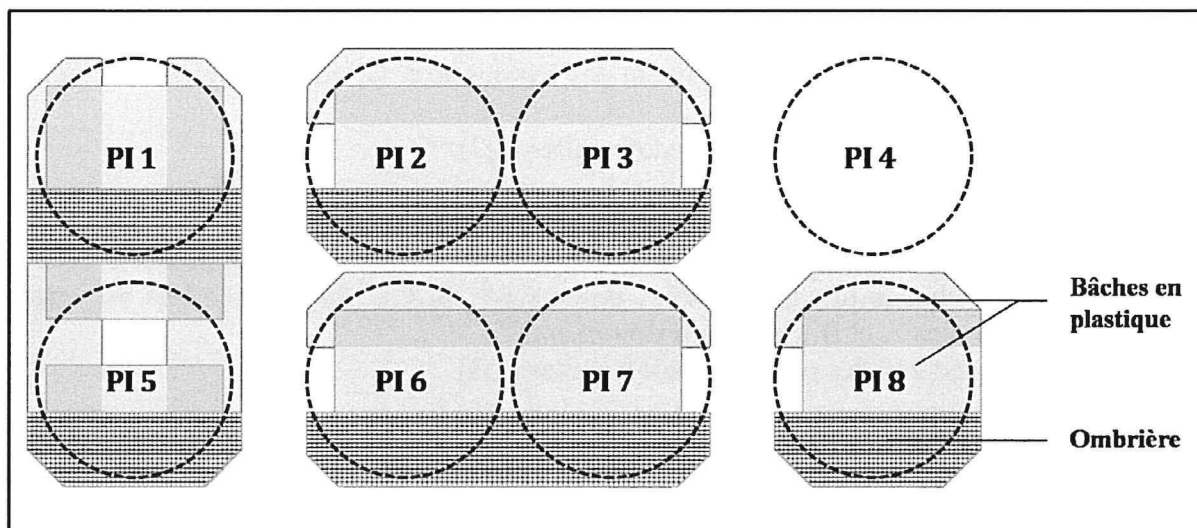
- Bassin PI 6 : il contient également des pseudofemelles TRN, mais le sexe-ratio diffère puisqu'il y a 2 mâles pour 10 pseudofemelles (1:5). On distingue 3 pseudofemelles issues du bassin A, 2 pseudofemelles issues du bassin B et 5 pseudofemelles issues du bassin C. Les mâles proviennent du bassin C et du bassin SC 15, qui est un bassin dans lequel sont élevés des géniteurs et dont l'origine parentale est la même que les mâles présents initialement dans le bassin A.

- Bassin PI 7 : dans ce bassin, sont placées des pseudofemelles TRN mais le sexe-ratio est différent des deux autres bassins, il y a 6 mâles pour 6 pseudofemelles (1:1). On retrouve ainsi, 2 pseudofemelles de chacun des trois bassins initiaux, plus six mâles dont un mâle est issu du bassin C, trois mâles du SC 15 et deux mâles du SC 17 et dont l'origine parentale est la même que les mâles placés initialement dans les bassins B et C.

- Bassin PI 8 : il est composé de 6 pseudofemelles TRE ou TRF (2 issues du bassin A, 2 du bassin B et 2 du bassin C) qui ont pondu entre 1 et 3 fois au cours de l'expérience 1 et 2 mâles issus respectivement du bassin B et C. Quatre pseudofemelles, d'un poids individuel supérieur (328,6g ; 364,6g ; 384,3g ; 416,2g), ont été ajoutées dans le PI 8. Ces pseudofemelles n'ont pas participé à la reproduction lors de l'expérience 1 mais s'étaient déjà reproduites dans le cadre d'une autre expérience.

Les quatre nouvelles pseudofemelles jouent le rôle de perturbatrices de par la nette différence de taille et vont permettre de mettre en évidence si la reproduction de pseudofemelles ayant déjà pondu peut être inhibée par la présence de un ou plusieurs "éléments perturbateurs".

Le sexe-ratio est donc 2 mâles pour 10 pseudofemelles (1:5).



**Figure 7 :** Schéma des bassins de reproduction des pseudofemelles au cours de l'expérience 2.

## 2- Suivi zootechnique

### a) Conditions d'élevage

Au cours de l'expérience 2, les géniteurs ont été également placés dans des bassins de 4 m<sup>2</sup>. Cependant, les conditions d'élevage ont été modifiées afin d'optimiser la reproduction. En effet, à partir du 21 juin, sur l'île de la Réunion, située dans l'hémisphère Sud, l'hiver austral fait son apparition. La principale conséquence de ce changement saisonnier résulte dans la diminution des températures qui peut représenter un frein pour la reproduction des géniteurs. Les bassins des géniteurs ont donc été alimentés, non plus par de l'eau de lagunage mais par de l'eau Saphir d'irrigation susceptible d'être chauffée. Ainsi, chacun des 6 bassins a été équipé de résistances thermorégulées. Une température minimum de 22°C étant nécessaire pour la reproduction de l'espèce *Oreochromis aureus* (Trewavas, 1983).

De plus, afin de réduire un maximum les pertes de chaleur, chaque bassin a été recouvert d'une bâche plastique transparente, qui laisse donc passer la lumière, ainsi que d'une ombrière permettant aux poissons de se cacher, limitant ainsi le stress à chaque passage près des bassins (Figure 7).

Les températures moyennes ainsi que les taux d'oxygène moyens observés dans chacun des bassins de reproduction sont répertoriés dans le tableau 2 :

**Tableau 1 :** Température moyenne et taux d'oxygène moyen en fonction du bassin de reproduction.

| BASSIN DE REPRODUCTION                     |            |            |            |            |            |            |
|--|------------|------------|------------|------------|------------|------------|
|  | PI 1       | PI 2       | PI 3       | PI 6       | PI 7       | PI 8       |
| <b>Température moyenne</b><br>(°C ± ET)    | 24,5 ± 1,1 | 25,1 ± 1,3 | 25,1 ± 1,4 | 24,7 ± 1,2 | 25,0 ± 1,4 | 24,7 ± 1,3 |
| <b>Taux d'oxygène moyen</b><br>(mg/L ± ET) | 6,7 ± 1,6  | 5,7 ± 1,9  | 5,8 ± 1,8  | 5,8 ± 2,3  | 6,0 ± 2,0  | 5,5 ± 2,2  |

### b) Contrôle des géniteurs

Tous les 10 jours, les géniteurs sont contrôlés individuellement afin de vérifier la présence ou l'absence d'œufs ou d'alevins dans la bouche de la pseudofemelle. Lors de la ponte d'un géniteur, le poisson est identifié grâce à sa marque, il est pesé, les œufs sont comptés et leur stade de développement est noté.

## 3- Caractérisation des paramètres de reproduction

L'analyse des résultats s'est focalisée sur le taux de reproduction des pseudofemelles. De la même manière que pour l'expérience 1, grâce au système de marquage individuel des poissons, le taux de reproduction par individu au cours de la période expérimentale est calculé. Il est exprimé en nombre de pontes par individu et sur la durée de l'expérimentation soit 2 mois.





**Figure 8 :** Bouteilles de Zug

### C- Suivi et sexage des descendance F8

Quelques descendance de pseudofemelles F7 ont été conservées et placées en élevage dans des aquariums d'un circuit fermé afin notamment de contrôler le pourcentage de mâles dans les descendance et confirmer que les pseudofemelles F7 produisent bien des descendance 100% mâles. Après comptage, les œufs ou les alevins sont disposés dans une bouteille de Zug (Figure 8). Il s'agit d'un incubateur artificiel dans lequel est maintenu un courant d'eau ascendant qui recrée les mêmes conditions que dans la bouche de la pseudofemelle (brassage). Dès que la vésicule vitelline est résorbée et que les alevins deviennent nageant, ils s'acheminent en haut de la bouteille puis par l'intermédiaire d'un tuyau se retrouvent dans un tamis situé en contrebas puis sont transférés en aquarium. Chaque ponte est individuellement transférée dans un aquarium (volume 180 litres) ou un bac (volume 100 litres) fonctionnant en circuit fermé.

Tous les 7 jours, les alevins de chaque lot sont comptés et pesés (précision de la balance : 0,001g). Les résultats obtenus (poids moyen des poissons) ainsi que la température dans le circuit fermé permettent d'ajuster la ration alimentaire journalière grâce à la table de rationnement optimal (Annexe 1).

Le sexage des poissons s'effectue lorsque le poids moyen est supérieur à 3,5g. Il est admis qu'un sexage par squash gonadique à ce stade de développement fourni un résultat représentatif du sexe-ratio de la descendance (Baroiller, 1988). La présence d'ovocytes prévitellogéniques ou vitellogéniques et la configuration lobulaire révèlent, respectivement, l'ovaire et le testicule.

Le nombre final d'alevins dans les différents lots permet également de calculer le taux de survie de chaque descendance selon la formule suivante :

$$\text{Taux de survie (\%)} = (N_f \times 100) / N_i \text{ avec } N_i : \text{le nombre initial de poissons}$$
$$N_f : \text{le nombre final de poissons}$$

### D- Analyse statistique

Afin de comparer les taux de reproduction observés dans chacun des trois bassins (A, B et C), le test de Mann-Whitney a été utilisé avec une probabilité P inférieure à 0,05. La présence ou l'absence de différence significative entre la proportion de pseudofemelles participant à la reproduction dans chacun des trois bassins (A, B et C) a été vérifiée grâce au test du  $\chi^2$  avec une probabilité P supérieure à 0,05.

Enfin, avec le test d'ANOVA, nous avons comparé entre elles les différentes fécondités (absolue et relative) obtenues sur chacun des bassins de reproduction.

## RESULTATS

### 1- Expérience 1

#### a) Taux de reproduction

Le nombre total de pontes récoltées dans les bassins A, B et C est respectivement de 26, 27 et 9 (Tableau 2). Le nombre de pontes par individu varie de 0 à 6 pour le bassin A, de 0 à 4 pour le bassin B et de 0 à 3 pour le bassin C (Tableau 3).

Le tableau suivant illustre les résultats obtenus au cours de l'expérience 1 :

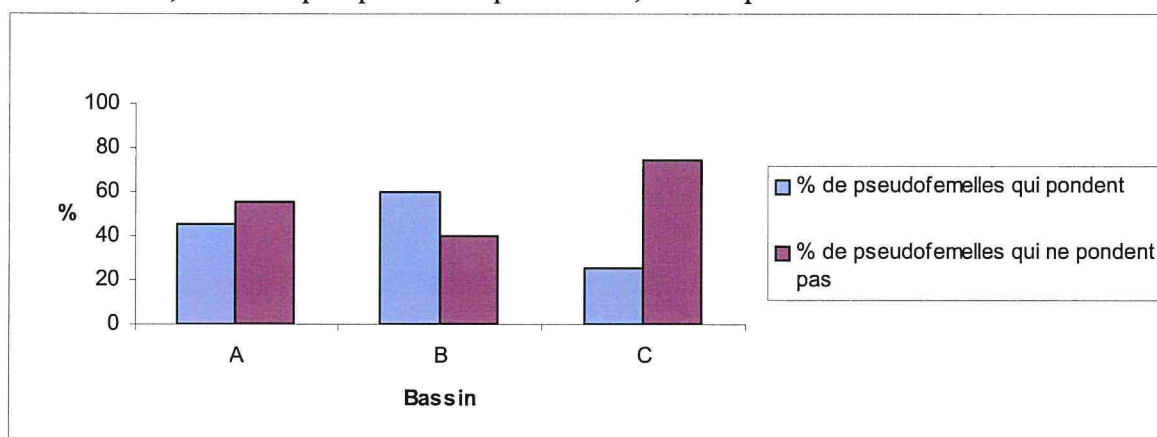
**Tableau 2 :** Taux de reproduction et fécondité des pseudofemelles *Oreochromis aureus* dans les trois bassins expérimentaux.

|   | Bassin de reproduction |             |             |
|---|------------------------|-------------|-------------|
|   | Bassin A               | Bassin B    | Bassin C    |
| <b>Nombre de pseudofemelles</b>   | 20                     | 20          | 20          |
| <b>Nombre de mâles</b>  | 4                      | 4           | 4           |
| <b>Sexe-ratio (♂ : ♀)</b>   | 1:5                    | 1:5         | 1:5         |
| <b>Origine des pseudofemelles</b>   | ΔF6 716e64             | ΔF6 4e3e57  | ΔF6 130050f |
| <b>Nombre total de pontes</b>   | 26                     | 27          | 9           |
| <b>% de pseudofemelles qui pondent</b>                                      | 45%                    | 60%         | 25%         |
| <b>Taux de reproduction (pontes.individu<sup>-1</sup>)</b>                  | 1,3                    | 1,35        | 0,45        |
| <b>Fécondité absolue moyenne (œufs.ponte<sup>-1</sup>)</b>                  | 401 ± 288              | 622 ± 288   | 485 ± 343   |
| <b>Fécondité relative moyenne (œufs.kg<sup>-1</sup>.ponte<sup>-1</sup>)</b> | 2801 ± 1619            | 3992 ± 1588 | 2852 ± 1304 |

Au cours de la période expérimentale, le taux de reproduction par pseudofemelle est respectivement de 1,3 pontes dans le bassin A, de 1,35 pontes dans le bassin B et de 0,45 pontes dans le bassin C. Il n'y a pas de différence significative entre le bassin A et le bassin B (Mann et Whitney,  $U = 183$ ,  $P < 0,05$ ,  $n_A = 20$  ;  $n_B = 20$ ), entre le bassin A et le bassin C (Mann et Whitney,  $U = 247$ ,  $P < 0,05$ ,  $n_A = 20$  ;  $n_C = 20$ ) et enfin entre le bassin B et le bassin C (Mann et Whitney,  $U = 272$ ,  $P < 0,05$ ,  $n_B = 20$  ;  $n_C = 20$ ).

Dans chacun des bassins de reproduction, la proportion de pseudofemelles qui a participé à la reproduction, c'est à dire qui a pondu au minimum une fois, est variable. La figure 9 montre que 45%, 60% et 25% des pseudofemelles, respectivement pour les bassins A, B et C, se sont reproduites, ce qui correspond respectivement à 9, 12 et 5 pseudofemelles. La proportion de pseudofemelles ayant participé à la reproduction dans le bassin A est significativement différente à celle du bassin B ( $\chi^2 = 4,5$  ;  $P > 0,05$  ; ddl = 1). De la même manière, il y a une différence significative entre le nombre de pseudofemelles ayant pondu au moins une fois dans le bassin A et dans le bassin C ( $\chi^2 = 8,8$  ;  $P > 0,05$  ; ddl = 1) et entre le bassin B et le bassin C ( $\chi^2 = 25,0$  ;  $P > 0,05$  ; ddl = 1).

Sur l'ensemble des pseudofemelles utilisées pour l'expérimentation, soit 60 pseudofemelles, seulement 43,33% ont pris part à la reproduction, soit 26 pseudofemelles.



**Figure 9 :** Profil de reproduction des pseudofemelles dans les bassins A, B et C au cours de l'expérience 1.

**Tableau 3 :** Fécondité absolue et fécondité relative des pseudofemelles *Oreochromis aureus* dans les trois groupes expérimentaux.

| Pseudofemelle    | Bassin de reproduction | Nombre de pontes | Fécondité absolue |           | Fécondité relative moyenne |
|------------------|------------------------|------------------|-------------------|-----------|----------------------------|
|                  |                        |                  | Min-Max           | Moyenne   |                            |
| 863356           | A                      | 6                | 257-1232          | 709 ± 397 | 3983 ± 1808                |
| 878676           | A                      | 4                | 288-725           | 483 ± 181 | 4359 ± 1697                |
| 859802           | A                      | 3                | 302-632           | 425 ± 180 | 3048 ± 448                 |
| 862233           | A                      | 3                | 240-417           | 320 ± 90  | 2476 ± 481                 |
| 873290           | A                      | 3                | 155-322           | 232 ± 84  | 1681 ± 552                 |
| 862756           | A                      | 2                | 92-154            | 123 ± 44  | 772 ± 162                  |
| 878135           | A                      | 2                | 103-146           | 125 ± 30  | 1025 ± 315                 |
| 896824           | A                      | 2                | 186-387           | 287 ± 142 | 2116 ± 764                 |
| 859900           | A                      | 1                | 240               | 240       | 2051                       |
| 893742           | B                      | 4                | 337-1127          | 736 ± 388 | 4170 ± 1315                |
| 898114           | B                      | 4                | 423-831           | 657 ± 178 | 3944 ± 1005                |
| 900112           | B                      | 4                | 381-945           | 652 ± 233 | 4935 ± 1947                |
| 862899           | B                      | 3                | 292-519           | 393 ± 116 | 3631 ± 1263                |
| 894595           | B                      | 3                | 147-1237          | 774 ± 563 | 4657 ± 3336                |
| 863882           | B                      | 2                | 664-727           | 696 ± 45  | 4803 ± 1056                |
| 898952           | B                      | 2                | 345-964           | 655 ± 438 | 2572 ± 1535                |
| 861837           | B                      | 1                | 803               | 803       | 4623                       |
| 863234           | B                      | 1                | 585               | 585       | 3261                       |
| 863354           | B                      | 1                | 428               | 428       | 2884                       |
| 877655           | B                      | 1                | 230               | 230       | 2233                       |
| 899400           | B                      | 1                | 370               | 370       | 2960                       |
| 895226           | C                      | 3                | 323-733           | 563 ± 214 | 3038 ± 1424                |
| 899295           | C                      | 2                | 184-289           | 237 ± 74  | 1902 ± 607                 |
| 895314           | C                      | 1                | 1104              | 1104      | 4510                       |
| 897669           | C                      | 1                | 140               | 140       | 1515                       |
| 898154           | C                      | 1                | 795               | 795       | 3872                       |
| origine inconnue | C                      | 1                | 162               | 162       |                            |

## b) Fécondité absolue et fécondité relative des pseudofemelles

Les résultats sur les fécondités absolue et relative des pseudofemelles sont présentés dans les tableaux 2 et 3. Rappelons que dans notre étude la fécondité absolue (œufs.ponte<sup>-1</sup>) est définie comme étant le nombre d'œufs ou d'alevins pondus et incubés par une pseudofemelle, la fécondité relative correspondant à la fécondité absolue ramenée à un kilogramme de poisson vif (œufs.kg<sup>-1</sup>.ponte<sup>-1</sup>).

La fécondité absolue par ponte varie de 92 à 1232 œufs chez les pseudofemelles du bassin A, de 147 à 1237 œufs chez les pseudofemelles du bassin B et de 140 à 1104 œufs chez les pseudofemelles du bassin C. La fécondité absolue moyenne des pseudofemelles est de 401 ± 288 ; de 622 ± 288 et de 485 ± 343 œufs.ponte<sup>-1</sup> respectivement pour les bassins A, B et C. Les pseudofemelles du bassin B ont une fécondité absolue significativement supérieure aux pseudofemelles du bassin A. En revanche, il n'y a pas de différence significative entre les fécondités absolues des pseudofemelles des bassins A et C et des pseudofemelles des bassins B et C. Le faible nombre de pontes (n = 9) pour les pseudofemelles du bassin C implique de considérer avec précaution les résultats obtenus sur ces poissons.

Les fécondités relatives moyennes des pseudofemelles des bassins A, B et C sont respectivement de 2801 ± 1619 ; 3992 ± 1588 et de 2852 ± 1304. Les pseudofemelles du bassin B ont une fécondité relative significativement supérieure aux pseudofemelles du bassin A (ANOVA, F = 7,305 ; Fcritique = 4,03 avec ddl = 52 et P > 0,05). En revanche, il n'y a pas de différence significative entre les fécondités relatives des pseudofemelles des bassins A et C et des pseudofemelles des bassins B et C.

Dans le tableau 3, la mention origine inconnue signifie que la pseudofemelle qui incubait cette ponte n'a pas pu être identifiée. Au cours du contrôle des géniteurs, cette pseudofemelle, effrayée, a recraché ses œufs dans le bassin mais ils ont pu être récupérés à l'aide d'une épuisette puis comptés.

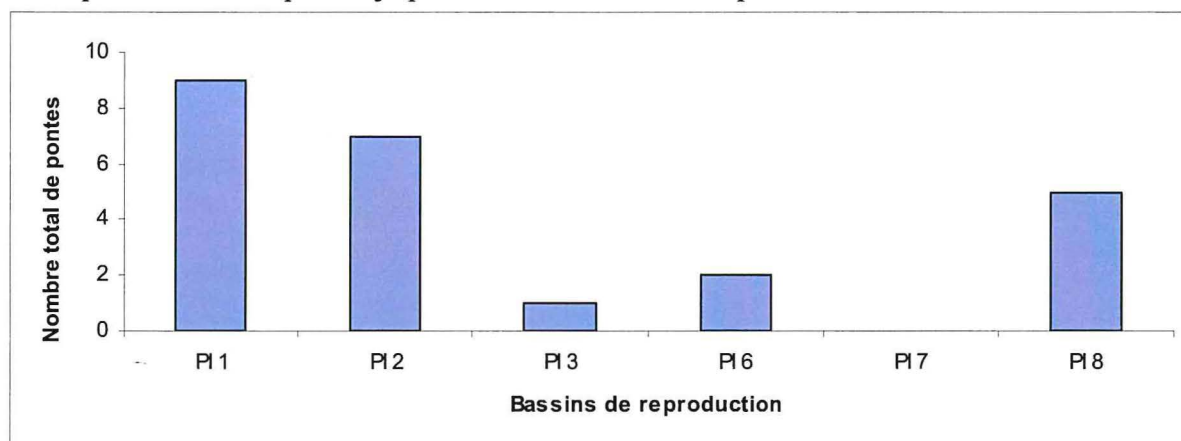
### 2- Expérience 2

Les résultats obtenus au cours de cette expérience, visant à étudier la reproduction des pseudofemelles lorsque l'on modifie leur environnement social, sont présentés dans le tableau 4 :

**Tableau 4 :** Nombre total de pontes et pourcentage de pseudofemelles participant à la reproduction en fonction du bassin de reproduction au cours de l'expérience 2.

|   | BASSIN DE REPRODUCTION |      |       |      |      |          |
|---|------------------------|------|-------|------|------|----------|
|   | PI 1                   | PI 2 | PI 3  | PI 6 | PI 7 | PI 8     |
| <b>Nombre de pseudofemelles</b>   | 6                      | 6    | 6     | 10   | 6    | 6 + 4    |
| <b>Nombre de mâles</b>  | 2                      | 2    | 2     | 2    | 6    | 2        |
| <b>Sexe-ratio (♂ : ♀)</b>   | 1:3                    | 1:3  | 1:3   | 1:5  | 1:1  | 1:5      |
| <b>Catégorie de pseudofemelles</b>  | TRE                    | TRF  | TRN   | TRN  | TRN  | TRE/TRF  |
| <b>Nombre total de pontes</b>   | 9                      | 7    | 1     | 2    | 0    | 5 (ou 6) |
| <b>% minimum de pseudofemelles qui ont pondu au cours de l'expérience 2</b> | 66,67%                 | 50%  | 16,67 | 10%  | 0%   | 50%      |

Lors des contrôles, tous les 10 jours, certaines pseudofemelles ont recraché leur ponte, l'identité de la pseudofemelle incubante était alors inconnue. Ainsi, dans le tableau ci-dessus, le pourcentage de pseudofemelles, ayant pondu lorsque les conditions environnementales ont été modifiées, est un pourcentage minimum puisque la ponte non identifiée peut provenir soit d'une pseudofemelle qui a déjà pondu ou non lors de l'expérience 2.



**Figure 10 :** Nombre total de pontes en fonction du bassin de reproduction au cours de l'expérience 2.

La figure 10 met en évidence la répartition des pontes au sein de chacun des bassins de reproduction. On peut ainsi constater que les pseudofemelles TRE (bassin PI 1) ou TRF (bassin PI 2) ont continué à pondre. Dans le bassin PI 8, la présence de pseudofemelles perturbatrices n'a pas inhibé la reproduction des pseudofemelles TRE et TRF.

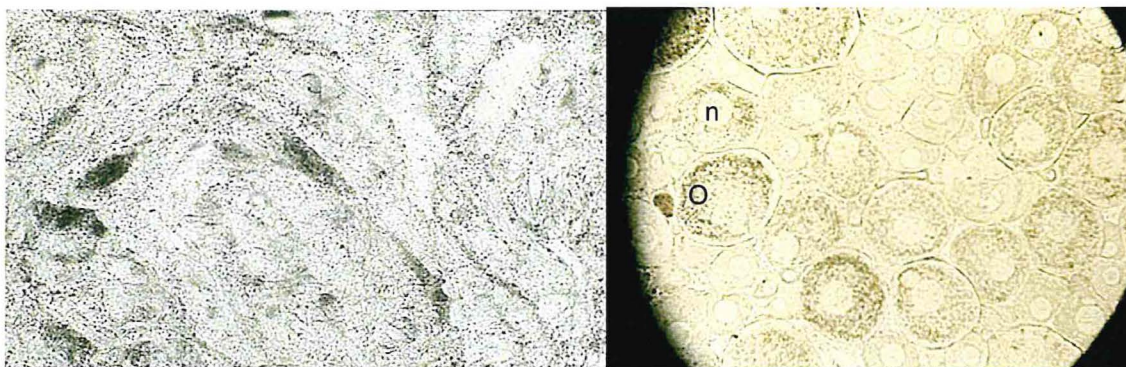
Les pontes des pseudofemelles perturbatrices n'ont pas été comptabilisées dans le tableau 4 ; celles-ci ayant pondu 1 ou 2 fois (car pour une des pontes l'origine maternelle n'a pas pu être identifiée).

En ce qui concerne les pseudofemelles TRN, soit elles n'ont toujours pas pondu, comme dans le bassin PI 7, soit elles ont pondu faiblement (1 ou 2 pontes respectivement pour les bassins PI 3 et PI 6).

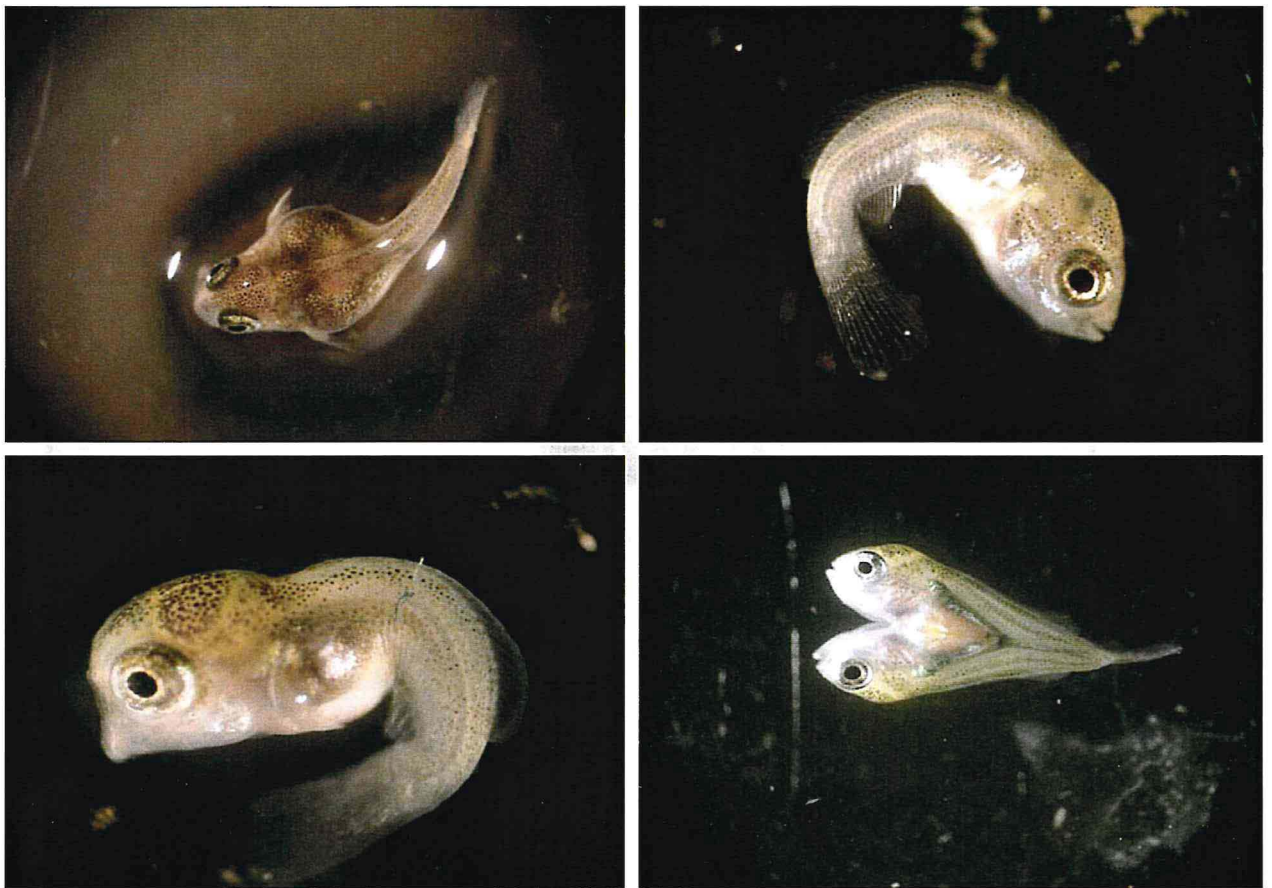
### 3- Etude du sexe-ratio et taux de survie

#### a) Observation microscopique

La figure ci-dessous représente le résultat obtenu sous le microscope après un squash des gonades :



**Figure 11 :** Observation microscopique (x 100) d'un squash de testicule (à gauche) et d'ovaire (à droite). Le testicule présente une configuration lobulaire typique des poissons. Dans l'ovaire, on observe des ovocytes (O) caractérisés par leur forme ronde, leur grande taille et leur noyau (n) important.



**Figure 12 :** Observations sous loupe binoculaire des malformations décelées après l'éclosion des oeufs des descendances F8 de *Oreochromis aureus*.

## b) Sexe-ratio des descendance F8 et taux de survie

Toutes les descendance de pseudofemelles F7 sont monosexes mâles (Tableau 5), excepté la descendance de la pseudofemelle 863882 où nous avons observé un individu hermaphrodite. En effet, lors de l'observation du squash gonadique de cet individu, nous avons pu constater la présence d'ovocytes intra-testiculaires.

La totalité des mortalités enregistrées résulte de problèmes zootechniques (qualité de l'eau, pathologies dans l'aquarium) et vraisemblablement d'un taux de consanguinité élevé puisque de nombreuses malformations ont été constatées (Figure 12). L'analyse du sexe-ratio des descendance F8 indique que l'on a à faire à des populations 100% mâles mis à part pour une descendance dans laquelle un des individus sexés présenterait à la fois des structures mâles et des structures femelles.

**Tableau 5** : Sexe-ratio et taux de survie des descendance F8 de *Oreochromis aureus*.

| Pseudofemelle | Nombre initial d'alevins | Nombre final d'alevins | Taux de survie | Nombre d'alevins sexés | Proportion de mâles |
|---------------|--------------------------|------------------------|----------------|------------------------|---------------------|
| 862899        | 300                      | 91                     | 30,3%          | 88                     | 100%                |
| 893742        | 200                      | 182                    | 91%            | 100                    | 100%                |
| 863356        | 200                      | 196                    | 98%            | 100                    | 100%                |
| 859900        | 239                      | 78                     | 32,6%          | 77                     | 100%                |
| 898114        | 200                      | 73                     | 36,5%          | 73                     | 100%                |
| 900112        | 207                      | 40                     | 19,3%          | 40                     | 100%                |
| 878676        | 210                      | 101                    | 48,1%          | 99                     | 100%                |
| 863882        | 200                      | 81                     | 40,5%          | 81                     | 98,77%              |
| 873290        | 210                      | 104                    | 49,5%          | 103                    | 100%                |
| 863356        | 104                      | 58                     | 55,8%          | 56                     | 100%                |

## DISCUSSION

Les résultats obtenus dans le cadre de cette étude mettent tout d'abord en évidence une grande variabilité individuelle du nombre de pontes par individu. En effet, certaines pseudofemelles n'ont jamais pondu au cours de l'expérimentation alors que d'autres ont pondu jusqu'à 6 fois. Sur l'ensemble des géniteurs utilisés (60 pseudofemelles), il apparaît que seulement 43,3% ont pris part à la reproduction, ce résultat corrobore les résultats de l'étude de Desprez *et al.* (2007) dans laquelle 63,7% des géniteurs ont pondu au moins une fois. Ces observations sont en accord avec les études sur la reproduction des tilapias : 7 pontes par an en moyenne chez *Oreochromis niloticus* (Mires, 1982 ; Mélard, 1986), 4 à 5 pontes par an chez *O. mossambicus* (Riedel, 1965), 3 à 8 pontes chez *O. aureus* (Lee, 1979). Desprez et Mélard (1998) avait également observé une forte variabilité du nombre de pontes tant chez les femelles (de 0 à 16 pontes) que chez les pseudofemelles F3 (0 à 9 pontes) d'une souche dite israélienne.

La forte variabilité du nombre de pontes par individu enregistrée dans les différentes publications peut s'expliquer par la méthodologie. En effet, la méthodologie expérimentale consistant à prélever la ponte dans la cavité buccale du géniteur diminue la durée inter-ponte (Tacon *et al.*, 1996). La durée inter-ponte pour un cycle de reproduction naturelle est en moyenne de 40 à 50 jours chez les espèces du genre *Oreochromis* (Mélard et Philippart, 1981), et de 28 jours chez *O. niloticus* (Tacon *et al.*, 1996 ; Baroiller *et al.*, 1997) mais une



nouvelle ovulation peut avoir lieu 6 jours après le retrait de la progéniture de la bouche maternelle chez *O. aureus* (Desprez et Mélard, 1998) ou 12 jours chez *O. niloticus* (Tacon *et al.*, 1996).

Le taux de reproduction est influencé par la taille et l'âge des géniteurs, la densité de peuplement, le sexe-ratio des géniteurs, la fréquence de la récolte des pontes, la nourriture, la qualité de l'eau, la température, la photopériode...(Mélard, 1986). Cependant, les facteurs sociaux et l'organisation sociale au sein d'un groupe de géniteurs jouent également un rôle important sur la reproduction (Mires, 1982 ; Baroiller *et al.*, 1997). Dans un groupe de géniteurs, une hiérarchie s'établit avec des géniteurs qui se reproduisent fréquemment et d'autres qui se reproduisent peu ou pas (Fishelson, 1966 ; Rothbard, 1979 ; Desprez et Mélard, 1998).

Ces observations sont en accord avec nos résultats de la première expérience avec, en effet, la présence de pseudofemelles qui se reproduisent fréquemment et d'autres peu ou pas.

Ainsi, lors de l'expérience 2, les structures sociales des différents groupes ont été modifiées : les pseudofemelles ayant le même profil de pontes ont été regroupées, les sexe-ratio (mâles-pseudofemelles) ont été changés et des pseudofemelles jouant le rôle de perturbatrices ont été ajoutées. L'objectif était de savoir si les différences étaient liées à des facteurs sociaux et à l'organisation sociale au sein des groupes comme le suggère notamment Mires (1982), ou bien si cette différence est liée à une capacité intrinsèque des individus.

Les résultats montrent que les pseudofemelles qui ont pondu lors de la première expérience continuent à pondre et que les pseudofemelles qui n'ont pas pondu, pondent très peu (1 fois) ou toujours pas. Ceci tendrait à montrer que même si la structure sociale est modifiée, les performances de reproduction des pseudofemelles ne sont pas affectées. Ces résultats qui corroborent les observations de l'expérience préliminaire (Desprez *et al.*, 2007), montrent que la modification de la structure sociale d'un groupe de pseudofemelles n'affecte globalement pas les performances de ponte des pseudofemelles, qu'elles pondent ou pas. Le profil de pontes des pseudofemelles est donc conforme aux résultats obtenus au cours de l'expérience 1.

Il est important également de noter que la capacité de ponte ne semble pas être un caractère héritable. En effet, les pseudofemelles F7 utilisées au cours de cette étude, proviennent de pseudofemelles F6 à taux de reproduction élevé. Le fait que sur la descendance F7, on retrouve des pseudofemelles qui ne pondent pas indique bien qu'une pseudofemelle TRE ne produit pas uniquement des pseudofemelles TRE.

Les données obtenues sur la fécondité de *Oreochromis aureus* montrent que le traitement hormonal initial n'affecte pas la fécondité des pseudofemelles. En effet, les pseudofemelles présentent des fécondités absolues et relatives comparables à des femelles génétiques. La forte variabilité de la fécondité absolue est également observée chez plusieurs espèces de tilapias : 325 à 4392 chez *O. aureus* (Dadzie, 1970), 342 à 3504 chez *O. niloticus* (Mélard, 1986), 368 à 718 chez *Sarotherodon melanotheron* (Legendre et Trebaol, 1996). De la même manière, il est important de noter que la consanguinité n'a pas d'effet sur la fécondité.

En ce qui concerne la proportion de mâles au sein des descendance F8, nos résultats confirment que les pseudofemelles F7 produisent bien des populations monosexes mâles. On note que la consanguinité n'a aucun effet puisque l'on obtient environ 100% de mâles (1 individu sexé semble présenter des ovocytes intra-testiculaires). Ceci permet donc de confirmer que les géniteurs utilisés pour cette étude sont bien des pseudofemelles.

Par contre, les taux de survie observés montrent les limites de la consanguinité notamment par la présence d'individus malformés lors de l'éclosion des œufs.

L'analyse des comportements agonistiques va permettre de donner une indication quant à l'origine de cette disparité au niveau des profils de pontes. En effet, la reproduction des pseudofemelles peut être due à l'influence de facteurs intrinsèques ou liée à la structure de dominance au sein de la population auquel cas les pseudofemelles dominantes auraient l'opportunité de se reproduire et les autres pseudofemelles n'en auraient pas la possibilité.

## **PARTIE 3 : ETUDE DES COMPORTEMENTS AGONISTIQUES**

### **INTRODUCTION**

La vie organisée dans une communauté d'animaux ne semble pas pouvoir exister sans un principe soumis à l'action de la sélection naturelle. Ce principe repose sur la notion de structure de hiérarchie de dominance. La structure de dominance jouerait un rôle comparable à celui d'un filtre qui ne retiendrait que les éléments les mieux adaptés, rôle assimilable à l'action de la sélection naturelle. Selon la relation originelle de Schjelderup-Hebbe (1922), la relation de dominance-soumission est mesurée chez des poulets par le nombre de coups de becs reçus et donnés ("pecking-order"). Elle est comprise comme une résultante des patterns d'interactions agonistiques entre deux individus. Elle se caractérise par une issue stable de la rencontre en faveur d'un individu donné et par absence de riposte de son adversaire plutôt que par l'escalade de la riposte. Un seul combat suffit pour asseoir le statut des adversaires, celui de dominant pour le vainqueur, celui de subordonné pour le vaincu. En ce sens, le statut social d'un individu dans une dyade donnée est celui de dominant ou de subordonné, selon la direction de l'issue des combats, alors que son rang renvoie à sa position dans la hiérarchie de dominance et dépend donc de la composition du groupe.

Dans tous les cas, les auteurs s'accordent pour différencier la dominance du leadership et du contrôle.

Ainsi, dans cette partie, nous allons analyser les comportements agonistiques des pseudofemelles dans le but de trouver une explication aux différents profils de pontes observés. Pour cela, des confrontations entre individus ont été réalisées en aquarium selon plusieurs combinaisons.

### **MATERIEL ET METHODES**

#### **1- Composition du bassin de stockage**

Le 20 juin 2007, suite à l'analyse des résultats de l'expérience 1 et à la mise en place des 6 nouveaux groupes pour l'expérience 2, un groupe est constitué, dans le but d'étudier les comportements agonistiques. L'échantillon n'a pas été formé de manière aléatoire, il regroupe des pseudofemelles volontairement sélectionnées ainsi que toutes les pseudofemelles qui n'ont pas été utilisées au cours de l'expérience 2. On retrouve donc des pseudofemelles avec des profils de reproduction différents : pseudofemelles TRE qui ont beaucoup pondu, pseudofemelles TRF qui ont peu pondu et pseudofemelles TRN qui n'ont pas pondu. Une représentativité de chacun des bassins de l'expérience 1 a été respectée.

L'échantillon est composé de 18 pseudofemelles (Tableau 6) et de 5 mâles (dont 4 proviennent de nouveaux bassins). Chaque pseudofemelle, ayant déjà pondu, est identifiable grâce à la marque implantée dans sa musculature ; quant aux pseudofemelles n'ayant pas pondu au cours de l'expérience 1, elles sont reconnaissables grâce à des coupes, différentes selon leur bassin d'origine (triangle haut, triangle bas ou pas de coupe), effectuées au niveau de la nageoire caudale.

Le tableau ci-dessous illustre la composition de l'échantillon ainsi que le profil de pontes des pseudofemelles qui le composent :

**Tableau 6** : Détail des pseudofemelles présentes dans le bassin de stockage.

| Pseudofemelle      | Bassin d'origine | Nombre de pontes |
|--------------------|------------------|------------------|
| 863356             | A                | 6                |
| 873290             | A                | 3                |
| 896824             | A                | 2                |
| 900112             | B                | 4                |
| 863234             | B                | 1                |
| 863354             | B                | 1                |
| 877655             | B                | 1                |
| 899400             | B                | 1                |
| + 2 Pseudofemelles | A                | 0                |
| + 8 Pseudofemelles | C                | 0                |

## 2- Conditions de stockage

Les poissons sont disposés dans le bassin PI 5 au sein de l'écloserie de l'Arda. Le bassin est alimenté, sans discontinuité, par l'eau d'irrigation de la Réunion (eau Saphir). Cependant, tout comme l'expérience 2, de manière à augmenter la température du milieu, le bassin a été équipé d'une résistance thermorégulée, réglée à une température de 26°C. De la même façon, pour réduire les pertes de chaleur, des bâches en plastique ont été installées ainsi qu'une ombrière pour que les poissons puissent se cacher (cf figure 7).

La température et le taux d'oxygène du milieu d'élevage sont contrôlés deux fois par jour (le matin et le soir). La température moyenne était de  $23,6 \pm 1,5^\circ\text{C}$  et le taux moyen d'oxygène était de  $5,6 \pm 2,4$  mg/L.

Les poissons sont soumis au régime photopériodique naturel de l'écloserie. Les poissons sont nourris à satiété mis à part les jours de manipulation.

## 3- Protocole expérimental

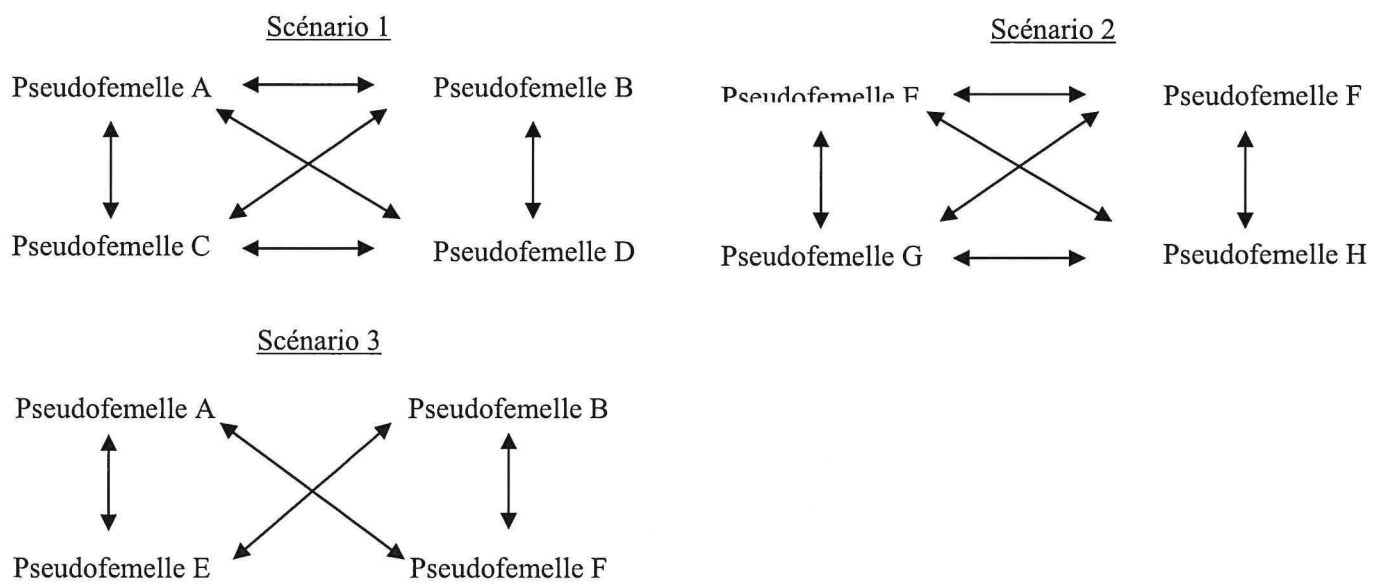
### a) Sélection de l'échantillon

L'objectif de cette expérience est de comparer les statuts sociaux et les comportements agonistiques des pseudofemelles en fonction de leur profil de pontes. Il a donc été décidé d'opposer, entre elles, des pseudofemelles qui pondent beaucoup, des pseudofemelles qui pondent peu et des pseudofemelles qui ne pondent pas.

Ainsi, parmi les poissons qui composent le bassin PI 5, seules huit pseudofemelles ont été sélectionnées et pesées (Tableau 7).

Parmi les poissons, on retrouve les deux pseudofemelles qui ont pondu le plus, respectivement dans le bassin A et B (choisies volontairement), deux pseudofemelles qui ont peu pondu et qui proviennent de deux bassins différents et enfin quatre pseudofemelles n'ayant pas pondu (choisies aléatoirement) dont le bassin d'origine est différent.

A ces huit pseudofemelles viennent s'ajouter deux mâles choisis aléatoirement.



**Figure 13** : Représentation schématique de toutes les combinaisons de combats effectuées.

**Tableau 7 :** Caractéristiques des pseudofemelles utilisées pour l'analyse des comportements agonistiques.

|                 | Code   | Bassin d'origine | Nombre de pontes | Catégorie de pseudofemelles | Poids (en g) |
|-----------------|--------|------------------|------------------|-----------------------------|--------------|
| Pseudofemelle A | 863356 | A                | 6                | TRE                         | 230,1        |
| Pseudofemelle B | 900112 | B                | 4                | TRE                         | 188,3        |
| Pseudofemelle C | 860623 | C                | 0                | TRN                         | 197,4        |
| Pseudofemelle D | 969148 | A                | 0                | TRN                         | 174,8        |
| Pseudofemelle E | 896824 | A                | 2                | TRF                         | 195,2        |
| Pseudofemelle F | 877655 | B                | 1                | TRF                         | 184          |
| Pseudofemelle G | 969005 | C                | 0                | TRN                         | 166,5        |
| Pseudofemelle H | 969796 | C                | 0                | TRN                         | 195          |

#### b) Caractéristiques de l'expérience

Le principe de l'expérience consiste à observer les relations que peuvent avoir deux pseudofemelles placées dans un aquarium, dans un premier temps entre elles, puis dans un second temps en compagnie d'un mâle.

Ainsi, lors d'une confrontation, deux pseudofemelles sont pêchées dans leur bassin de stockage puis sont disposées dans un aquarium d'une capacité de 200 litres, muni d'une résistance réglée à 26°C et de deux diffuseurs d'air. Elles sont séparées par une cloison, située au centre de l'aquarium, qui est transparente, donc les deux pseudofemelles restent en contact visuel, et qui laisse passer les phéromones (cloison en maille nylon). Cette séparation, qui dure une heure et trente minutes, a pour but de permettre aux poissons de s'acclimater à ce nouveau milieu. Une fois le temps d'adaptation passé, la cloison est ôtée et la confrontation est filmée à l'aide d'une caméra pendant une durée de 20 minutes. Une fois cette durée écoulée, un mâle, qui a été préalablement pêché et disposé dans un petit aquarium chauffé à 26°C, est introduit dans l'aquarium et les poissons sont filmés durant 30 minutes supplémentaires.

A la fin de l'enregistrement, les poissons sont replacés dans le bassin de stockage et les interactions entre les individus sont analysées au cours du visionnage du film.

Les comportements agressifs sont quantifiés, à savoir les attaques latérales, les morsures (dont le but est d'ôter les écailles du congénère), les coups de queue ainsi que les bouche-à-bouche. Chaque attaque comptabilisée correspond à un contact d'un poisson avec un autre. Ainsi, lorsqu'une pseudofemelle se dirige délibérément vers l'autre congénère et qu'elle la touche trois fois, par exemple, avec absence de contact entre chaque touche, trois attaques seront comptabilisées.

Plusieurs combinaisons, présentées sur la figure 13, ont été mises en place :

- combats entre une pseudofemelle qui pond beaucoup et une pseudofemelle qui ne pond pas (TRE / TRN)
- combats entre une pseudofemelle qui pond beaucoup et une pseudofemelle qui pond peu (TRE / TRF)
- combats entre une pseudofemelle qui pond peu et une pseudofemelle qui ne pond pas (TRF / TRN)
- combats entre deux pseudofemelles qui pondent beaucoup (TRE / TRE)
- combats entre deux pseudofemelles qui pondent peu (TRF / TRF)
- combats entre deux pseudofemelles qui ne pondent pas (TRN / TRN)

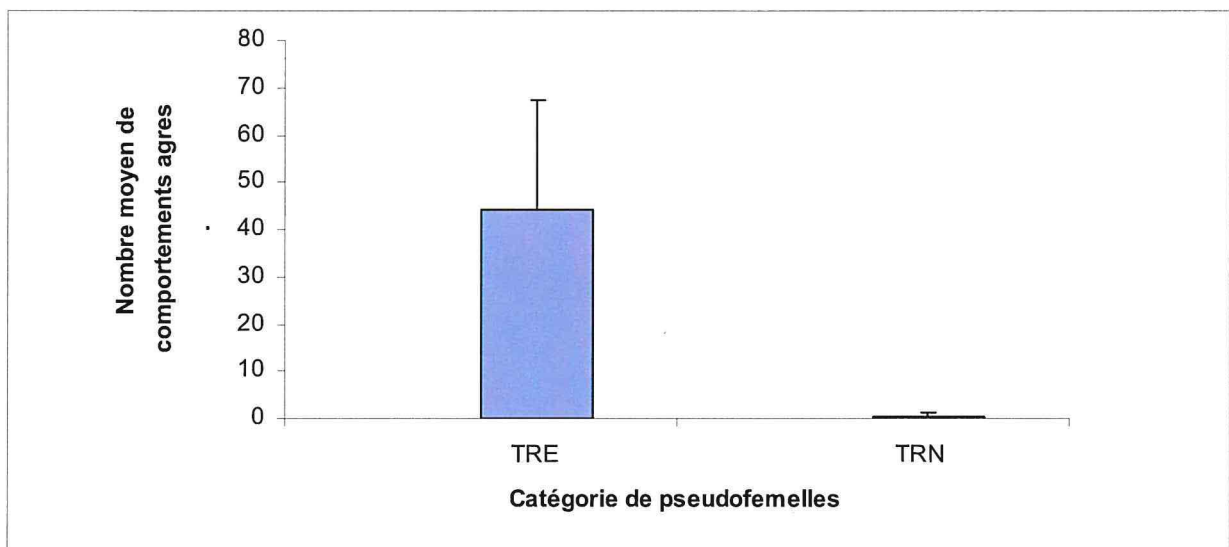
Chaque combat effectué est répété deux fois, mais pas successivement (c'est à dire à deux dates différentes) ; cependant, pour le scénario 2 opposant les pseudofemelles pondant peu et les pseudofemelles ne pondant pas, les combats n'ont pas été répétés notamment en raison du manque de temps.

## RESULTATS

### 1- Comportements agonistiques des pseudofemelles sans le mâle

#### a) Combats entre pseudofemelles TRE et TRN

Le graphe ci-dessous met en évidence le nombre moyen de comportements agressifs des pseudofemelles pendant la durée du combat (20 minutes) en fonction de la catégorie de pseudofemelles. Il prend en compte les combats du scénario 1 soit quatre combats répétés deux fois (8 combats). Il apparaît que les pseudofemelles TRE effectuent en moyenne significativement plus d'attaques que les pseudofemelles TRN. Le nombre moyen de comportements agressifs pour les pseudofemelles TRE et TRN est respectivement de 44,25 et 0,375. Sur les 8 combats effectués, les pseudofemelles TRN ont effectué seulement 3 attaques et ceci par le biais d'une seule pseudofemelle lors d'un même combat. Dans les autres combats, aucune autre attaque des pseudofemelles TRN n'a été recensée.



**Figure 14 :** Nombre moyen de comportements agressifs lors de confrontations opposant des pseudofemelles TRE et des pseudofemelles TRN.

#### b) Combats entre pseudofemelles TRE et TRF

Le nombre de comportements agressifs moyen des pseudofemelles TRF est supérieur à celui des pseudofemelles TRE (Tableau 8).

Sur les 8 combats effectués, dans 62,5% des cas ce sont les pseudofemelles TRF qui effectuent le plus d'attaques. On note également que la physionomie d'un combat au cours de la première confrontation se reproduit (sauf pour 1 combat) au cours de la deuxième confrontation.

**Tableau 8 :** Nombre de comportements agressifs entre des pseudofemelles TRE et des pseudofemelles TRF.

| Couple TRE / TRF                        |                         | Nombre de comportements agressifs de la $\Delta^{\text{♀}}$ TRE | Nombre de comportements agressifs de la $\Delta^{\text{♀}}$ TRF |
|---|-------------------------|---|---|
| A × E                                   | 1 <sup>er</sup> combat  | 17  | 110   |
|   | 2 <sup>ème</sup> combat | 0   | 107   |
| B × F                                   | 1 <sup>er</sup> combat  | 1   | 20  |
|   | 2 <sup>ème</sup> combat | 0   | 18  |
| A × F                                   | 1 <sup>er</sup> combat  | 27  | 26  |
|   | 2 <sup>ème</sup> combat | 0   | 14  |
| B × E                                   | 1 <sup>er</sup> combat  | 47  | 27  |
|   | 2 <sup>ème</sup> combat | 60  | 16  |
| Nombre de comportements agressifs moyen |                         | 19,0 ± 23,7   | 42,3 ± 41,1   |

c) Combats entre pseudofemelles TRF et TRN

L'ensemble de ces combats correspondent aux combinaisons du scénario 2 et n'ont pas été répétées. On note que le nombre de comportements agressifs moyen des pseudofemelles TRN est supérieur à celui des pseudofemelles TRF. Néanmoins, il est difficile d'établir une relation entre le profil de pontes et le nombre de comportements agressifs.

**Tableau 9 :** Nombre de comportements agressifs entre des pseudofemelles TRF et des pseudofemelles TRN.

| Couple TRF / TRN                        | Nombre de comportements agressifs de la $\Delta^{\text{♀}}$ TRF | Nombre de comportements agressifs de la $\Delta^{\text{♀}}$ TRN |
|---|---|---|
| E × G                                   | 29  | 41  |
| F × H                                   | 0   | 0   |
| E × H                                   | 9   | 33  |
| F × G                                   | 10  | 3   |
| Nombre de comportements agressifs moyen |   | 12,0 ± 12,2   |
|   |   | 19,25 ± 20,8  |

d) Combats entre pseudofemelles présentant le même profil de pontes

Tout d'abord, il est important de noter que lorsque les combats ont pu être répétés, le résultat observé lors du premier combat se répète au cours du second (Tableau 10). On remarque que la pseudofemelle A, qui a pondu le plus au cours de l'expérience 1, effectue un nombre de comportements agressifs supérieur à la pseudofemelle B.

Si on se réfère au poids de ces pseudofemelles, on constate que celui de la pseudofemelle A est supérieur. On pourrait ainsi attribuer à une différence de poids le fait qu'une pseudofemelle effectue un nombre d'attaques supérieur à une congénère, c'est à dire que la pseudofemelle la plus grosse se montre plus agressive, c'est le cas de la pseudofemelle A ; néanmoins, dans le combat opposant les pseudofemelles C et D ou E et F par exemple, le poids de la pseudofemelle ne semble pas entrer en ligne de compte puisque les pseudofemelles les plus agressives ne sont pas les plus grosses.



**Tableau 10 :** Nombre de comportements agressifs entre des pseudofemelles présentant le même profil de pontes.

| Couple de pseudofemelles |                         | Catégorie de pseudofemelles | Nombre de comportements agressifs de la 1 <sup>ère</sup> $\Delta$ ♀ | Nombre de comportements agressifs de la 2 <sup>ème</sup> $\Delta$ ♀ |
|--------------------------|-------------------------|-----------------------------|---|---|
| A × B                    | 1 <sup>er</sup> combat  | TRE                         | 24  | 2   |
|                          | 2 <sup>ème</sup> combat |                             | 36  | 8   |
| C × D                    | 1 <sup>er</sup> combat  | TRN                         | 0   | 17  |
|                          | 2 <sup>ème</sup> combat |                             | 26  | 54  |
| E × F                    |                         | TRF                         | 0   | 17  |
| G × H                    |                         | TRN                         | 21  | 76  |

## 2- Comportements agonistiques des pseudofemelles en présence d'un mâle

L'ensemble des résultats observés lorsque le mâle est ajouté dans l'aquarium est identique quelles que soient les pseudofemelles. En effet, après un laps de temps de quelques minutes, permettant au mâle de s'adapter à son nouvel environnement, celui-ci s'approprie son territoire, de manière générale, au centre de l'aquarium, et repoussant par le biais d'attaques plus ou moins violentes les pseudofemelles dans les coins de l'aquarium. On constate ainsi une stratification dans laquelle les 2 pseudofemelles se retrouvent chacune d'un côté, dans la partie supérieure, subissant les attaques du mâle, situé dans la partie inférieure de l'aquarium, lorsqu'elles empiètent son territoire. De plus, les interactions inter-pseudofemelles sont rares et sont dues, pour la plupart du temps, à la poursuite du mâle. En effet, si suite à une attaque du mâle, une pseudofemelle se retrouve de l'autre côté de l'aquarium alors, en réaction, l'autre pseudofemelle la chasse, protégeant ainsi sa petite portion d'aquarium laissée par le mâle.

## 3- Analyse du comportement des pseudofemelles lors des confrontations

Pour chacun des combats, les pseudofemelles bénéficient d'un temps d'adaptation pendant lequel elles sont séparées l'une de l'autre par une cloison. Dès que la cloison est ôtée, la première attaque a lieu en moyenne au bout de 116s ( $\pm$  146) sachant que l'attaque la plus rapide a été effectuée au bout de 12s et l'attaque la plus lente au bout de 644s (soit 10min et 44s). Il est important de noter que dans 80% des combats, la pseudofemelle qui a donné la première attaque est la pseudofemelle qui aura exécutée le plus de comportements agressifs au terme du combat.

Lorsque les attaques débutent, deux comportements peuvent être constatés : soit la pseudofemelle qui a reçu la première attaque se soumet immédiatement sans réagir et subit tous les assauts de l'autre pseudofemelle (poursuites, attaques latérales...) ; soit au contraire, la pseudofemelle attaquée ne se laisse pas faire et réplique à son tour jusqu'à ce que l'une des deux pseudofemelles parviennent à prendre le dessus.

Il est possible également de mettre en évidence les attitudes des deux types de pseudofemelles (dominante ou subordonnée) d'un point de vue morphologique et comportemental. En effet, lorsqu'une pseudofemelle domine le combat, la couleur de sa robe s'éclaircit jusqu'à devenir quasiment blanche, toutes ses nageoires sont généralement déployées et son territoire s'étend

sur la quasi-totalité de l'aquarium plutôt au niveau de la partie inférieure. Par opposition, la pseudofemelle subordonnée est repoussée sans cesse vers les extrémités de l'aquarium dans la partie supérieure. Le patron de coloration de sa robe s'obscurcit fortement, ses mouvements sont restreints au maximum, elle reste le plus souvent immobile pour éviter de subir des attaques, il semblerait également que sa pupille se dilate tel un chat apeuré.

## DISCUSSION

Tout d'abord, il est important de préciser que cette étude a pour but de donner de premières indications quant à un rôle éventuel des relations entre congénères sur le profil de pontes des pseudofemelles. En effet, une étude comportementale sur une période de deux mois ne pourrait prétendre à des conclusions définitives.

La dominance agressive est l'une des modalités observables par lesquelles la dominance sociale peut s'établir et se maintenir. La dominance sociale repose sur des comportements agonistiques manifestes (agressifs et défensifs) ou encore sur des comportements dont la fonction peut dériver des comportements agressifs.

La dominance agressive ou agonistique est spectaculaire, facile à observer et surtout à reproduire. Elle se caractérise par le fait qu'un individu menace ou offense son rival et que ce dernier anticipe ou réagit par des comportements de fuite ou de soumission. Cette séquence motrice agression-défense est facilement reconnaissable et peut être considérée comme une manifestation d'une supériorité momentanée d'un individu sur l'autre.

Ainsi, au terme des différentes confrontations effectuées, les résultats obtenus mettent en évidence le fait que des pseudofemelles TRE, qui ont donc beaucoup pondue, dominent par le nombre d'attaques des pseudofemelles TRN (n'ayant pas pondue). De plus, on a pu constater qu'un combat opposant des pseudofemelles TRE à des pseudofemelles TRF voyait dans 62,5% des cas la pseudofemelle TRF effectuer le plus de comportements agressifs. Il est difficile d'expliquer ce phénomène mais la question légitime que l'on peut se poser est le fait que si nous avions laissé les pseudofemelles continuer à se reproduire dans les mêmes conditions que dans l'expérience 1, est-ce que les pseudofemelles TRF n'auraient pas continué à pondre et seraient ainsi passées d'un classement de pseudofemelles TRF à celui de pseudofemelles TRE.

En ce qui concerne les confrontations entre pseudofemelles TRF et TRN, il n'est pour le moment pas possible de commenter ces résultats puisque, faute de temps, les confrontations n'ont pu être répétées.

Dans les expériences où sont introduits ensemble deux individus présentant le même profil de pontes, on peut souvent prédire que l'individu le plus gros dominera un individu moins gros. Néanmoins, cette relation ne s'est pas confirmée pour toutes les confrontations ; on peut donc penser que la taille de la pseudofemelle n'interfère pas (ou peu) dans la dominance agonistique de l'animal. De plus, outre les facteurs biophysiques, les facteurs éco-socio-cognitifs sont plus subtils mais jouent un rôle très important. Ils sont représentés d'abord par l'expérience ontogénétiquement précoce (les effets d'un milieu enrichi ou appauvri) et par l'expérience sociale immédiate de dominance et de soumission. Ainsi, le fait d'avoir bénéficié d'une expérience de dominance quelques heures avant une rencontre, augmente la probabilité de dominer à nouveau chez les poissons, les poules et les rongeurs. Par contre, une expérience récente de soumission réduira grandement cette probabilité.

Les premiers résultats obtenus ne peuvent pas pour le moment apporter de réponses définitives quant à l'influence de la dominance agonistique sur le profil de pontes des

pseudofemelles. Ils constituent une ébauche mais un travail plus approfondi permettrait une meilleure analyse.

Ainsi, il serait probablement intéressant de coupler l'étude des comportements agonistiques à une étude du stade sexuel des pseudofemelles étudiées, afin de comparer des pseudofemelles à des stades équivalents de leur cycle de reproduction.

Une des limites de notre expérience réside dans le fait que les pseudofemelles qui étaient confrontées l'une à l'autre n'étaient peut être pas au même niveau de maturation sexuelle, ce qui pourrait avoir comme conséquences de biaiser nos résultats. En effet, chez les espèces du genre *Oreochromis*, les femelles prêtes à pondre (en fin de cycle sexuel) participent, avant la ponte, à l'entretien du nid creusé par le mâle, mais aussi à sa défense. Une femelle en fin de cycle est donc nécessairement plus agressive qu'une femelle en début de cycle. Il aurait été intéressant, de comparer les comportements agonistiques de deux pseudofemelles "synchrones" mises en confrontation à différents moments de leur cycle sexuel.

Enfin, il serait également intéressant que les poissons soient filmés directement dans leur bassin de reproduction afin d'observer si un milieu confiné et restreint comme l'aquarium n'accentue pas les comportements agressifs et pour voir si l'accès à la reproduction peut être bloqué par la dominance agonistique.

## CONCLUSION

Au terme de ce travail, nous avons montré que l'on pouvait dissocier, après une mise en reproduction de quatre mois, 3 types de pseudofemelles (TRE, TRF et TRN) caractérisées par leur profil de pontes. De plus, sur l'ensemble des géniteurs utilisés, environ 43% seulement ont participé au moins une fois à la reproduction. Ces résultats sont donc en adéquation avec la précédente étude. Nous avons vu également que la modification de l'environnement social par des variations de sexe-ratio pseudofemelles/mâles ainsi que l'ajout de pseudofemelles dites perturbatrices n'interféraient pas dans la reproduction des géniteurs. Ainsi, des pseudofemelles TRE regroupées entre elles continuent à pondre, de même pour des pseudofemelles TRF. Pour ce qui concerne les pseudofemelles TRN, celles-ci ne pondent toujours pas, excepté 3 pseudofemelles qui ont pondu une seule fois.

Enfin, la présence de pseudofemelles de plus grande taille n'inhibe pas les capacités à se reproduire des pseudofemelles TRE et TRF.

Les résultats obtenus concernant les performances de reproduction des pseudofemelles devront être confirmés (ou infirmés) par une étude de plus longue durée sur un nombre plus élevé d'individus. S'il se confirme qu'il est possible de mettre en évidence, après seulement quatre mois de reproduction, des individus à forte ou faible activité reproductrice, ces résultats pourraient avoir un impact sur la filière d'élevage du tilapia.

En effet, ceci permettrait : - d'optimiser la production d'alevins et l'utilisation des surfaces d'élevage, en ne conservant que les géniteurs à fort potentiel reproducteur puisque nos travaux suggèrent qu'environ 43% des pseudofemelles seulement prennent part à la reproduction. En effet, Desprez *et al.* (sous presse) ont montré que les performances de reproduction des pseudofemelles au terme d'une année de reproduction se répètent au moins durant les deux années de reproduction suivantes.

- de réduire ainsi le temps nécessaire à la collecte des œufs et des alevins,
- de faciliter la mise en place de schémas de sélection,

- et en conséquence, de diminuer les coûts de production.

Cette étude devra également être menée sur des géniteurs classiques, n'ayant subi aucune manipulation hormonale, tous les producteurs de tilapia bleu (*Oreochromis aureus*) n'utilisant pas encore des néofemelles à descendance monosexes mâles.

Pour ce qui concerne l'analyse des comportements agonistiques, les résultats préliminaires obtenus montrent la supériorité, en terme de comportements agressifs, d'une pseudofemelle TRE face à une pseudofemelle TRN. De la même manière, on a pu noter que l'issue d'une confrontation entre des pseudofemelles TRE et TRF était variable d'un combat à un autre.

Cependant, certaines confrontations présentent des résultats qui peuvent paraître paradoxaux, c'est pourquoi une étude plus poussée, en multipliant notamment les combinaisons ainsi que les répétitions des confrontations, est souhaitable pour tenter d'expliquer l'origine de ces différences de performances de reproduction entre les pseudofemelles. A cette occasion, on pourra coupler ce travail à une étude du stade sexuel des pseudofemelles utilisées pour comparer des géniteurs aux mêmes stades de reproduction. De la même manière, on pourra observer les comportements agressifs de deux pseudofemelles à des moments différents de leur cycle sexuel comme par exemple juste après leur ponte, puis 3 jours plus tard, puis 6 jours plus tard...

Enfin, on pourra filmer l'ensemble des comportements des géniteurs dans un environnement moins confiné, comme les bassins de reproduction, afin d'obtenir des résultats se rapprochant davantage des conditions de vie de *Oreochromis aureus* dans son milieu naturel.

## **BIBLIOGRAPHIE**

- Baroiller J.F., 1988. Etude corrélée de l'apparition des critères morphologiques de la différenciation de la gonade et de ses potentialités stéroïdogènes chez *Oreochromis niloticus*. L. PhD Thesis, University of Pierre et Marie Curie, Paris, France, 70 pp.
- Baroiller J.F., Jalabert B., 1989. Contribution of research in reproductive physiology to the culture of tilapias. *Aquat. Living Resour.* 2 : 105-116.
- Baroiller J.F., Desprez D., Carteret Y., Tacon P., Borel F., Hoareau M.C., Mélard C., Jalabert B., 1997. Influence of environmental and social factors on the reproductive efficiency in three tilapia species, *Oreochromis niloticus*, *O. aureus* and the red tilapia (Red Florida strain). In : Fitzsimmons K. (ed.), Proceedings of the Fourth International Symposium on Tilapia Aquaculture, Orlando, Florida, NRAES 106, pp. 238-252.
- Baroiller J.F., Toguyeni A., 2004. The Tilapiini tribe : environmental and social aspects of reproduction and growth in Fisheries and Aquaculture, [Ed. Patrick Safran], in Encyclopedia of Life Support Systems (EOLSS), Developed under the Auspices of the UNESCO, Eolss Publishers, Oxford ,UK, [<http://www.eolss.net>] [Retrieved May 19, 2006].
- Dadzie S., 1970. Laboratory experiment on the fecundity and frequency of spawning in *Tilapia aurea*. *Isr. J. Aquac. Bamidgeh* 22, 14-18.
- Desprez D., Mélard C., Philippart J.C., 1995. Production of a high percentage of male offspring with 17 $\alpha$ -éthynylestradiol sex-reversed *Oreochromis aureus*. II. Comparative reproductive biology of female and F2 pseudofemales and large scale production of male progeny. *Aquaculture* 130 : 35-41.
- Desprez D., Mélard C., 1998. Influence du génotype sexuel sur les caractéristiques de la reproduction de femelles (génotype WZ) et de pseudofemelles (génotype ZZ) chez le tilapia *Oreochromis aureus*. *Aquat. Living Ressour.* 11, 145-153 (in French with English abstract).
- Desprez D., Géraz E., Hoareau M.C., Mélard C., Bosc P., Baroiller J.F., 2003a. Production of high percentage of male offspring with natural androgen, 11 $\beta$  hydroxyandrostenedione (11 $\beta$ OHA4), in Florida red tilapia. *Aquaculture* 216, 55-65.
- Desprez D., Mélard C., Hoareau M.C., Bellemène Y., Bosc P., Baroiller J.F., 2003b. Inheritance of sex in two ZZ pseudofemales lines of tilapia *Oreochromis aureus*. *Aquaculture* 218, 131-140.
- Desprez D., Bosc P., Baroiller J.F., Mélard C., 2007. Variability in reproductive performance of sex-reversed tilapia *Oreochromis aureus*. *Aquaculture* (sous presse).
- FAO 2001. Situation mondiale des pêches et de l'aquaculture (SOFIA).  
<http://www.fao.org/fi>
- Fishelson L., 1966. Cichlidae of the genus *Tilapia* in Israël. *Bamidgeh*, 18 : 67-80.

- Fishelson L., 1983. Social behaviour of adult tilapia fish in nature and captivity (Israel). In : Fishelson L., Yaron Z. (Eds.), Proceedings of the First International Symposium on Tilapia in Aquaculture. Tel Aviv University, Tel Aviv, pp. 48-58.
- Fitzsimmons K., 2006. Tilapia markets. Proceeding of the 7<sup>th</sup> Int. Symp. on Tilapia in Aquaculture, Boca Del Rio, Vera Cruz, Mexico, September 6-8, 2006. W.M. Contreras-Sanchez and K. Fitzsimmons, eds. pp. 5-11.
- Jensen G.L and Shelton W.L., 1979. Effects of estrogens on *Tilapia aurea* : implications for production of monosex genetic male tilapia. Aquaculture, 16 : 233-242.
- Lee J.C., 1979. Reproduction and hybridization of three cichlid fishes, *Tilapia aurea* (Steindachner), *T. hornorum* (Trewavas) and *T. nilotica* (Linnaeus) in aquaria and plastic pools. Auburn University, Alabama, USA, 84p., Ph.D. thesis.
- Legendre M. and Trebaol L., 1996. Efficacité de l'incubation buccale et fréquence de ponte de *Sarotherodon melanotheron* (Rüppel, 1852) en milieu d'élevage (lagune Ebrié, Côte d'Ivoire), p. 339-348. In R.S.V. Pullin, J. Lazard, M. Legendre, J.B. Amon Kothias and D. Pauly, (eds), Proceeding of the Third International Symposium on Tilapia in Aquaculture, Abidjan, Côte d'Ivoire, ICLARM Conf. Proc. 41. 575p.
- Mair G.C, Abucay J.S, Skibinski D.O.F., Abella T.A., Beardmore J.A., 1997. Genetic manipulation of sex-ratio for the large-scale production of all male tilapia *Oreochromis niloticus*. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 54, 396-404.
- Mélard C., 1986. Recherches sur la biologie d'*Oreochromis niloticus* L. (Pisces Cichlidae) en élevage expérimental : reproduction, croissance, bio-énergétique, Cah. Ethol. Appl. 6 : 1-224.
- Mélard C., Desprez D., Philippart J.C., 1994. Sex control in tilapia : overview and perspectives of 10 years experiences at the aquaculture research station of Tihange. Cahiers d'Ethologie, 13 : 421-434 (in French with English abstract).
- Mélard C., 1995. Production of a high percentage of male offspring with 17 $\alpha$ -ethynylestradiol sex reversed *Oreochromis aureus*. I. Estrogen sex reversal and production of F2 pseudofemales. Aquaculture, 130 : 25-34.
- Mélard C., Philippart J.C., 1981. Pisciculture intensive du tilapia *Sarotherodon niloticus* dans les effluents thermiques d'une centrale nucléaire en Belgique. In : Proc. World Symp. Aquaculture in heated effluents and recirculation systems, Stavanber, Norway, 637-658.
- Mires D., 1982. A study of the problems of the mass production of hybrid tilapia fry. In : Pullin R.S.V., Lowe-McConnell R.H. (Eds.), Proceedings on the Biology and Culture of Tilapias, ICLARM Conf. Proc., vol. 7, pp. 317-329.
- Phillipart J.C, Ruwet J.C, 1982. Ecology and distribution of tilapias. pp. 15-59. In : Pullin R.S.V., Lowe-McConnell R.H. (Eds.), Proceeding on the Biology and Culture of Tilapias, Manilla, Philippines, ICLARM Conf. Proc., 7, 432 pages.

- Poncin P., Mélard C., Philippart J.C., 1990. Application au tilapia *Oreochromis aureus* d'une technique d'identification individuelle. Cah. Ethol. Appl., 10 (3-4) : 441-446.
- 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.
- Rothbard S., 1979. Observations on the reproductive behavior of *Tilapia zillii* and several *Sarotherodon spp* under aquarium conditions. Bamidgeh, 31(2) : 34-43.
- Scott A.G., Penman D.J., Beardmore J.A. and Skibinski D.O.F., 1989. The YY supermale in *Oreochromis niloticus* (L.) and its potential in aquaculture. Aquaculture, 78 : 237-251.
- Tacon P., Ndiaye P., Cauty C., Le Menn F., Jalabert B., 1996. Relationship between the expression of maternal behaviour and ovarian development in the mouthbrooding cichlid fish *Oreochromis niloticus*. Aquaculture 146, 261-275.
- Toguyeni A., Fauconneau B., Boujard T., Fostier A., Kühn E.R., Mol K.A., Baroiller J.F., 1997. Feeding behaviour and food utilisation in tilapia, *Oreochromis niloticus* : effect of sex-ratio and relationship with the endocrine status. Physiol. Behav. 62 : 273-279.
- Trewavas E., 1983. Tilapia fishes of the genera *Sarotherodon*, *Oreochromis* et *Danakilia*. British Museum (Natural History). Londres, 583 pages.
- Vera-Cruz E.M.V., Mair G.C., 1994. Conditions for effective androgen sex-reversal in *Oreochromis niloticus* (L.). Aquaculture 122, 237-248.

## ANNEXES

**Annexe 1 :** Table de rationnement optimal pour des poissons de poids moyen compris entre 0,1g et 6g.

| <b>ABW (g)</b> | <b>20°C</b> | <b>21°C</b> | <b>22°C</b> | <b>23°C</b> | <b>24°C</b> | <b>25°C</b> | <b>26°C</b> | <b>27°C</b> | <b>28°C</b> | <b>29°C</b> | <b>30°C</b> |
|----------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|
| <b>0,1</b>     | 4,48        | 5,9         | 7,65        | 9,84        | 12,46       | 15,65       | 19,52       | 24,13       | 29,6        | 36,04       | 54,58       |
| <b>0,2</b>     | 3,8         | 4,95        | 6,35        | 8,08        | 10,14       | 12,63       | 15,61       | 19,13       | 23,28       | 28,14       | 41,91       |
| <b>0,3</b>     | 3,46        | 4,47        | 5,7         | 7,2         | 8,99        | 11,13       | 13,69       | 16,7        | 20,24       | 24,34       | 35,91       |
| <b>0,4</b>     | 3,23        | 4,16        | 5,27        | 6,64        | 8,25        | 10,18       | 12,48       | 15,17       | 18,32       | 21,97       | 32,18       |
| <b>0,5</b>     | 3,07        | 3,93        | 4,97        | 6,23        | 7,72        | 9,5         | 11,61       | 14,07       | 16,96       | 20,29       | 29,56       |
| <b>0,6</b>     | 2,94        | 3,75        | 4,73        | 5,91        | 7,32        | 8,98        | 10,94       | 13,24       | 15,92       | 19,01       | 27,58       |
| <b>0,7</b>     | 2,83        | 3,61        | 4,54        | 5,66        | 6,99        | 8,56        | 10,41       | 12,57       | 15,09       | 17,99       | 26          |
| <b>0,8</b>     | 2,75        | 3,49        | 4,38        | 5,45        | 6,72        | 8,22        | 9,97        | 12,02       | 14,41       | 17,15       | 24,71       |
| <b>0,9</b>     | 2,67        | 3,39        | 4,24        | 5,27        | 6,49        | 7,92        | 9,6         | 11,56       | 13,84       | 16,45       | 23,63       |
| <b>1,0</b>     | 2,61        | 3,3         | 4,13        | 5,12        | 6,29        | 7,67        | 9,28        | 11,16       | 13,34       | 15,84       | 22,7        |
| <b>1,1</b>     | 2,55        | 3,22        | 4,02        | 4,98        | 6,11        | 7,44        | 9           | 10,81       | 12,91       | 15,31       | 21,89       |
| <b>1,2</b>     | 2,5         | 3,15        | 3,93        | 4,86        | 5,95        | 7,24        | 8,75        | 10,5        | 12,53       | 14,84       | 21,18       |
| <b>1,3</b>     | 2,45        | 3,09        | 3,84        | 4,75        | 5,81        | 7,07        | 8,53        | 10,22       | 12,18       | 14,42       | 20,54       |
| <b>1,4</b>     | 2,41        | 3,03        | 3,77        | 4,65        | 5,69        | 6,91        | 8,32        | 9,97        | 11,88       | 14,05       | 19,97       |
| <b>1,5</b>     | 2,37        | 2,98        | 3,7         | 4,56        | 5,57        | 6,76        | 8,14        | 9,74        | 11,6        | 13,7        | 19,45       |
| <b>1,6</b>     | 2,33        | 2,93        | 3,64        | 4,48        | 5,47        | 6,63        | 7,97        | 9,53        | 11,34       | 13,39       | 18,98       |
| <b>1,7</b>     | 2,3         | 2,88        | 3,58        | 4,4         | 5,37        | 6,5         | 7,82        | 9,34        | 11,1        | 13,11       | 18,54       |
| <b>1,8</b>     | 2,27        | 2,84        | 3,52        | 4,33        | 5,28        | 6,39        | 7,68        | 9,16        | 10,89       | 12,84       | 18,15       |
| <b>1,9</b>     | 2,24        | 2,8         | 3,47        | 4,26        | 5,19        | 6,28        | 7,54        | 9           | 10,68       | 12,6        | 17,78       |
| <b>2,0</b>     | 2,21        | 2,77        | 3,43        | 4,20        | 5,12        | 6,18        | 7,42        | 8,85        | 10,5        | 12,37       | 17,43       |
| <b>2,1</b>     | 2,19        | 2,73        | 3,38        | 4,14        | 5,04        | 6,09        | 7,3         | 8,7         | 10,32       | 12,15       | 17,11       |
| <b>2,2</b>     | 2,16        | 2,7         | 3,34        | 4,09        | 4,97        | 6           | 7,19        | 8,57        | 10,16       | 11,95       | 16,81       |
| <b>2,3</b>     | 2,14        | 2,67        | 3,3         | 4,04        | 4,91        | 5,92        | 7,09        | 8,44        | 10          | 11,76       | 16,53       |
| <b>2,4</b>     | 2,12        | 2,64        | 3,26        | 3,99        | 4,85        | 5,84        | 6,99        | 8,32        | 9,86        | 11,59       | 16,26       |
| <b>2,5</b>     | 2,1         | 2,61        | 3,23        | 3,94        | 4,79        | 5,77        | 6,9         | 8,21        | 9,72        | 11,42       | 16,01       |
| <b>2,6</b>     | 2,08        | 2,59        | 3,19        | 3,9         | 4,73        | 5,7         | 6,82        | 8,1         | 9,59        | 11,26       | 15,77       |
| <b>2,7</b>     | 2,06        | 2,56        | 3,16        | 3,86        | 4,68        | 5,63        | 6,73        | 8           | 9,46        | 11,11       | 15,55       |
| <b>2,8</b>     | 2,05        | 2,54        | 3,13        | 3,82        | 4,63        | 5,57        | 6,65        | 7,9         | 9,34        | 10,97       | 15,33       |
| <b>2,9</b>     | 2,03        | 2,52        | 3,1         | 3,78        | 4,58        | 5,51        | 6,58        | 7,81        | 9,23        | 10,83       | 15,13       |
| <b>3,0</b>     | 2,01        | 2,5         | 3,07        | 3,74        | 4,54        | 5,45        | 6,51        | 7,72        | 9,12        | 10,7        | 14,94       |
| <b>3,1</b>     | 2,00        | 2,48        | 3,05        | 3,71        | 4,49        | 5,4         | 6,44        | 7,64        | 9,02        | 10,58       | 14,75       |
| <b>3,2</b>     | 1,98        | 2,46        | 3,02        | 3,68        | 4,45        | 5,35        | 6,37        | 7,56        | 8,92        | 10,46       | 14,57       |
| <b>3,3</b>     | 1,97        | 2,44        | 3,00        | 3,64        | 4,41        | 5,29        | 6,31        | 7,48        | 8,83        | 10,34       | 14,4        |
| <b>3,4</b>     | 1,95        | 2,42        | 2,97        | 3,61        | 4,37        | 5,25        | 6,25        | 7,4         | 8,74        | 10,23       | 14,24       |
| <b>3,5</b>     | 1,94        | 2,4         | 2,95        | 3,58        | 4,33        | 5,2         | 6,19        | 7,33        | 8,65        | 10,13       | 14,08       |
| <b>3,6</b>     | 1,93        | 2,38        | 2,93        | 3,56        | 4,3         | 5,15        | 6,14        | 7,26        | 8,57        | 10,03       | 13,93       |
| <b>3,7</b>     | 1,92        | 2,37        | 2,9         | 3,53        | 4,26        | 5,11        | 6,08        | 7,2         | 8,48        | 9,93        | 13,79       |
| <b>3,8</b>     | 1,9         | 2,35        | 2,88        | 3,5         | 4,23        | 5,07        | 6,03        | 7,13        | 8,41        | 9,83        | 13,65       |
| <b>3,9</b>     | 1,89        | 2,34        | 2,86        | 3,49        | 4,2         | 5,03        | 5,98        | 7,07        | 8,33        | 9,74        | 13,52       |
| <b>4,0</b>     | 1,88        | 2,32        | 2,84        | 3,45        | 4,16        | 4,99        | 5,93        | 7,01        | 8,26        | 9,66        | 13,39       |
| <b>4,1</b>     | 1,87        | 2,31        | 2,83        | 3,43        | 4,13        | 4,95        | 5,88        | 6,95        | 8,19        | 9,57        | 13,26       |
| <b>4,2</b>     | 1,86        | 2,29        | 2,81        | 3,4         | 4,10        | 4,91        | 5,84        | 6,9         | 8,12        | 9,49        | 13,14       |
| <b>4,3</b>     | 1,85        | 2,28        | 2,79        | 3,38        | 4,08        | 4,88        | 5,79        | 6,84        | 8,05        | 9,41        | 13,02       |



|     |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |       |
|-----|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|-------|
| 4,4 | 1,84 | 2,27 | 2,77 | 3,36 | 4,05 | 4,84 | 5,75 | 6,79 | 7,99 | 9,33 | 12,91 |
| 4,5 | 1,83 | 2,25 | 2,76 | 3,34 | 4,02 | 4,81 | 5,71 | 6,74 | 7,93 | 9,26 | 12,8  |
| 4,6 | 1,82 | 2,24 | 2,74 | 3,32 | 4,00 | 4,78 | 5,67 | 6,69 | 7,87 | 9,19 | 12,69 |
| 4,7 | 1,81 | 2,23 | 2,72 | 3,3  | 3,97 | 4,74 | 5,63 | 6,64 | 7,81 | 9,12 | 12,59 |
| 4,8 | 1,8  | 2,22 | 2,71 | 3,28 | 3,94 | 4,71 | 5,59 | 6,6  | 7,75 | 9,05 | 12,49 |
| 4,9 | 1,79 | 2,21 | 2,69 | 3,26 | 3,92 | 4,68 | 5,55 | 6,55 | 7,7  | 8,98 | 12,39 |
| 5,0 | 1,48 | 2,19 | 2,68 | 3,24 | 3,9  | 4,65 | 5,52 | 6,51 | 7,64 | 8,92 | 12,29 |
| 5,5 | 1,75 | 2,14 | 2,61 | 3,15 | 3,79 | 4,52 | 5,35 | 6,3  | 7,4  | 8,62 | 11,86 |
| 6,0 | 1,71 | 2,1  | 2,55 | 3,08 | 3,69 | 4,4  | 5,2  | 6,12 | 7,18 | 8,35 | 11,47 |