

Chapitre 8

Etude préliminaire de l'âge et de la croissance

8.1- Point sur la littérature

La connaissance de l'âge et du processus de croissance constitue un aspect fondamental de l'étude de la démographie et de la dynamique des populations animales, et à fortiori des poissons (Philippart, 1970, 1977 ; Panfili et Ximenes, 1994 ; Lalèye, 1995 ; Panfili *et al.*, 2002 ; Santana *et al.*, 2006). Plusieurs procédés sont susceptibles d'être employés pour l'étude de l'âge chez les poissons, chacun présentant des avantages et des inconvénients.

La méthode des filiations modales (technique de Petersen) est basée sur l'analyse des distributions des fréquences des tailles. Elle consiste à suivre dans le temps le déplacement des modes des histogrammes des fréquences des tailles des cohortes sur l'axe des longueurs (Bénech, 1975 ; Paugy, 1977 ; Amon-Kothia, 1981 ; Lalèye, 1995 ; Philippart, 2002a). L'interprétation des résultats peut cependant se révéler fastidieuse en cas de recouvrement des modes causé par la variabilité interindividuelle de la croissance ou encore par l'étalement des périodes de reproduction (de Merona *et al.*, 1988). Cette méthode s'applique surtout aux espèces dont la reproduction est limitée dans le temps, et donc plus particulièrement aux poissons des régions tempérées (Philippart, 1975, 200a). De plus, elle requiert un échantillonnage important et sans biais, et il est préférable de confirmer les résultats issus de cette méthode avec ceux fournis par un autre moyen d'étude de la croissance (Clay, 1982 cité par Lalèye, 1995).

La méthode de capture-marquage-recapture est basée sur le marquage individuel de spécimens dont la recapture fournira les informations voulues sur la croissance pendant un laps de temps donné (Philippart, 1975). Cette opération nécessite la connaissance de l'âge de l'individu lors de la première capture et le nombre de poissons repris doit être suffisant afin de permettre une estimation correcte de la croissance (de Merona et Ecoutin, 1979 cité par Lalèye, 1995).

La méthode sclérochronologique consiste en une estimation de l'âge à partir des marques enregistrées et conservées par les tissus durs chez les animaux, plus particulièrement les écailles (la scalimétrie), les otolithes (l'otolithométrie), les rayons épineux des nageoires et les vertèbres (la squelettochronologie) chez les poissons (Baglinière *et al.*, 1992 ; Panfili *et al.* 2002).

La squelettochronologie, quant à elle, est un outil applicable à de faibles effectifs et susceptible de fournir des données intéressantes sur la biologie de l'espèce considérée (migrations, période de reproduction, etc.) (Philippart, 2002a). Toutefois, une validation critique, présentant de nombreuses restrictions, s'impose afin de confirmer la périodicité supposée de la mise en place des marques de croissance (Baillon, 1992). Parmi les méthodes de validation utilisées, la plus précise est la validation directe qui aboutit à la connaissance de l'âge à partir d'une pièce calcifiée d'un unique individu grâce à la prise en compte d'un repère temporel précis par rapport aux marques de croissance. Elle procède par le marquage (externe ou vital) ou l'élevage des poissons (Panfili *et al.*, 1992, 2002 ; Panfili, 1998 ; Santana *et al.*, 2006).

La méthode des filiations modales, la squelettochronologie et la validation directe par marquage vital ont été appliquées dans la mesure du possible à nos poissons.

8.2- Méthodes d'analyses sclérochronologiques

8.2.1- Obtention des pièces osseuses

Les poissons utilisés proviennent des échantillons issus des pêches artisanale et expérimentale réalisées à d'Agonlin Lowé entre mars et mai 1999 et en mai 2000. En raison de manque de prélèvements adéquats chez certaines espèces parmi les six étudiées (*S. mystus* et *S. nigrita*), seules les pièces osseuses des espèces *C. gariepinus*, *C. ebriensis*, *S. intermedius* et *S. schall* ont pu être analysées. Après avoir pris les mesures classiques de poids et de longueur sur chaque poisson, les pièces osseuses ont été prélevées à l'aide de pinces et de ciseaux. Il s'agit des épines pectorales chez *C. gariepinus* et *C. ebriensis* et des épines pectorales et dorsales chez *S. intermedius* et *S. schall*. Les deux paires d'otolithes ont été également prélevées sur chaque poisson, ainsi que quelques vertèbres chez *C. ebriensis*. Ces pièces osseuses ont été nettoyées en les mettant à bouillir dans l'eau pendant une à deux minutes. Cette opération permet l'élimination des chairs qui les recouvrent. Après nettoyage, elles sont séchées et placées dans de petites pochettes numérotées où elles sont conservées à sec durant quelques mois jusqu'au moment de leur étude.

Parmi les pièces osseuses testées (otolithes, épines de nageoires et vertèbres), seule les épines de nageoire ont présenté les meilleures garanties de lecture pour la détermination de l'âge et

de la croissance. Le polissage des otolithes (Raemakers, 1999 ; Chikou, 2003) s'est révélé délicat en raison de leur forme irrégulière (Fig. 8.1). Les essais de lecture, en l'absence de tout traitement préalable, sur quelques uns ont permis de discerner des marques « probablement de croissance » mais qui ne sont pas interprétables. L'examen des vertèbres de quelques *Clarias ebriensis* (Raemakers, 1999) conservés au congélateur (Laboratoire de Démographie des Poissons et d'Hydroécologie, LDPH/Tihange/ULg) n'a pas fourni de résultats probants quant aux marques recherchées.



Figure 8.1 : Photographie (20X) de la sagitta droite, de l'astériscus droit et du lapillus droit prélevé chez *Clarias gariepinus* élevé en station d'aquaculture au cours de nos expériences de validation des marques d'arrêt de croissance (Chikou, 2003).

8.2.2- Expérience de validation des marques chez *C. gariepinus*

Pour la validation des marques chez *C. gariepinus*, une expérience de croissance des larves et des juvéniles de l'espèce a été réalisée en bassins, à la station du LDPH/ULg. L'objectif premier était de vérifier les conditions de mise en place des lignes d'arrêt de croissance (LAC) chez l'espèce *C. gariepinus* pour laquelle aucune LAC n'avait été observée dans le même milieu (Raemakers, 1999). Quarante vingt dix (90) poissons, issus de la souche Tihange/Piscimeuse, étaient répartis en 3 lots (B0, B1 et B2) et élevés en circuit ouvert dans des bassins en polyester de 2 m². L'expérience a duré 45 jours au cours desquels les poissons ont subi une période de 15 j de conditions très sévères de jeûne et de basses températures. Le lot témoin (B0) et le lot 2 (B2) ont été élevés à une température de 26,5°C en moyenne. Le lot 1 (B1) a été élevé alternativement tous les 15 jours en eau chaude (26,5°C) et en eau froide (18°C en moyenne). Le marqueur vital utilisé était l'oxytétracycline (OTC). Il est injecté aux poissons au début de l'expérience et tous les 15 jours après chaque pêche de contrôle de croissance. En fin d'expérience, tous les poissons sont sacrifiés et les pièces osseuses adéquatement prélevées (otolithes et épines de nageoires) pour l'étude de la mise en place de l'OTC en relation avec la croissance de celles-ci.

Le détail du protocole expérimental et les principaux résultats d'élevage, que nous nous gardons de présenter dans ce travail, peuvent être consultés dans notre rapport de fin d'Etudes Spécialisées en Aquaculture à l'ULg (Chikou, 2003).

8.2.3- Coupes dans les épines de nageoire

La confection des coupes a été réalisée en deux temps. Un premier lot d'épines collectées en 1999 ont été d'abord découpées et analysées. Ensuite, un second lot d'épines ont été collectées en 2000 et à nouveau découpées et analysées en même temps que les épines obtenues en station de pisciculture (LDPH/Tihange/Belgique) sur *C. gariepinus*. Les coupes des pièces osseuses ont été réalisées selon deux méthodes.

8.2.3.1- Méthode 1 appliquée en 1999

Les coupes ont été réalisées au Laboratoire de Paléontologie de l'Université de Liège au Sart-Tilman, chez le Professeur E. Poty, les manipulations et les lectures étant entièrement réalisées par Raemakers (1999), dans le cadre d'un mémoire en Sciences biologiques en appui à la présente recherche doctorale.

Coupes non colorées : La technique employée est une version améliorée de la méthode de Laboureur (1991) déjà utilisée par Lalèyè (1995) lors de ses travaux relatifs à l'âge et la croissance des *Chrysichthys* dans le lac Nokoué et la lagune de Porto-Novo. En considérant une croissance bilatérale tout à fait symétrique des poissons, il a été décidé aléatoirement de choisir l'épine pectorale droite de chaque individu. Lorsqu'elle est présente (*Schilbe intermedius*, *Synodontis schall*), l'épine dorsale est examinée également. Cela doit permettre une comparaison de l'adéquation de chacune des deux pièces pour chaque espèce.

Chaque épine est incluse dans un mélange résine Epoxy - catalyseur (4 volumes/1 volume) versé dans des demi-gellules d'1,5 cm de hauteur environ. L'ensemble est laissé à l'air libre pendant 24h, laps de temps au terme duquel la résine s'est solidifiée. La découpe est effectuée manuellement à l'aide d'une scie électrique à disque, dans un plan transversal, à un niveau précis et constant de l'épine (niveau 1, Fig. 8.2) selon Lecomte et Meunier (1985). L'examen de la section à l'œil nu permet une évaluation du degré d'élargissement de la cavité médullaire. Dans le cas où celui-ci s'avère important, un second niveau de coupe, situé au double de la distance « base de l'épine - niveau 1 », est envisagé (niveau 2, Fig. 8.2).

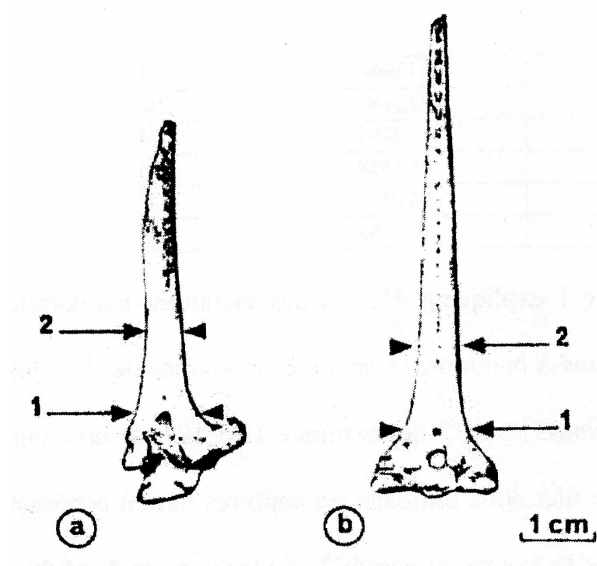


Figure 8.2 : Vue postérieure de l'épine de la nageoire pectorale droite (a) et de la nageoire dorsale (b) montrant les 2 niveaux de coupe utilisés pour l'étude des marques de croissance (d'après Lecomte et Meunier, 1985).

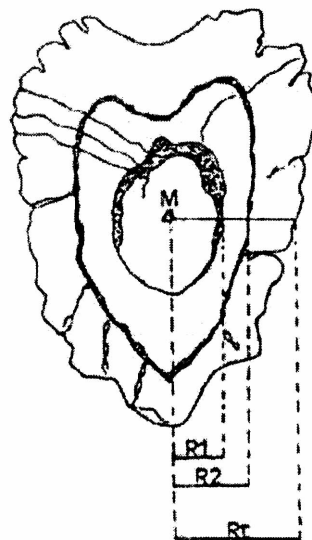


Figure 8.3 : Représentation des paramètres mesurés sur une section d'épine de nageoire dorsale. R1 et R2 la longueur du rayon de l'épine au moment de la formation des marques de croissance 1 et 2, c'est à dire au moment où le poisson mesurait L1 et L2 cm respectivement. Rt est la longueur totale du rayon pour un poisson de longueur Lt (d'après Lalèyè, 1995).

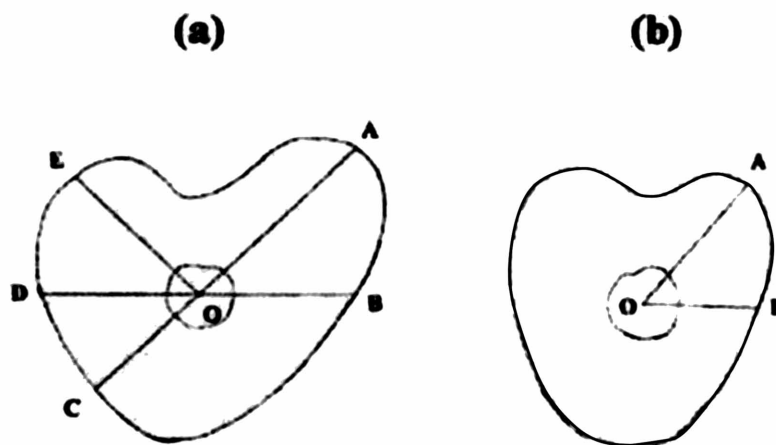


Figure 8.4 : Représentation schématique des différents axes de mesure testés sur les sections d'épine de nageoire pectorale (a) et de nageoire dorsale (b) (d'après Lalèyè, 1995). Seules les directions de mesures OA, OE et OC ont été utilisées dans notre étude.

La surface de coupe (surface inférieure de la partie supérieure de l'objet coupé) est ensuite polie à l'aide de Carborundum 600 jusqu'à obtention d'une structure parfaitement plane. Le tout est rincé à l'acétone afin d'éliminer l'eau résiduelle. Après 24h, chaque épine est collée sur une lame porte-objet à l'aide du même mélange résine - catalyseur. Vingt quatre heures s'écoulent avant la seconde découpe à la scie, permettant le rabotage des échantillons jusqu'à 2-3 mm d'épaisseur. Les lames sont ensuite introduites dans une machine dégrossisseuse (modèle G-BROT) munie d'un micromètre. Les objets peuvent ainsi être usés progressivement jusqu'à une épaisseur de 200-150 μm . Un polissage terminal plus ou moins important au Carborundum est effectué suivant le degré de clarté des marques de croissance. Enfin, les lames sont recouvertes sur plaque chauffante à l'aide du mélange initial.

Coloration à l'hématoxyline d'Ehrlich: Cette technique de coloration permet la mise en évidence des lignes d'arrêt ou de ralentissement de croissance. Celles-ci, suivant les cas, s'avèrent en effet invisibles en l'absence d'un tel traitement.

Le but de cette technique de coloration est de mettre en évidence des LRC chez *C. ebriensis* et *C. gariiepinus*, espèces pour lesquelles la méthode améliorée de Laboureur (1991 cité par Lalèyè, 1995) fournit des résultats constituant une base de travail insuffisante pour une méthode complète d'âge et de croissance. A titre comparatif, des essais ont également été réalisés sur les deux autres espèces : *S. schall* et *S. intermedius*. Les pièces osseuses utilisées pour cette expérience sont les épines pectorales gauches. Les essais ont porté sur la totalité des *C. ebriensis*, sur quelques *C. gariiepinus*, sur un *S. schall* et un *S. intermedius*.

Le protocole adopté est celui de Castanet *et al.* (1970, 1977 cités par Gerdeaux, 1992) qui préconise la décalcification des pièces osseuses préalablement à l'application du colorant. La glace, peu pratique, est remplacée par de la résine Tissue-Tek pour l'inclusion des objets. Les échantillons à décalcifier sont immergés dans une solution d'acide nitrique à 5 % durant un temps variable suivant leur taille et leur épaisseur. Ainsi, les petites épines (± 2 cm) nécessitent une immersion d'environ 24h alors que les plus grandes (± 5 cm) requièrent un laps de temps plus long, soit 48h environ. Cette opération est suivie d'un rinçage à l'eau pendant 24h. Des coupes de 10 à 16 μm d'épaisseur sont ensuite débitées au moyen d'un cryomicrotome après inclusion dans la résine, sous une température de -28°C environ (température de l'objet = -26°C). Les échantillons sont fixés à l'aide de méthanol avant d'être baignés dans le colorant durant 15 à 30 minutes puis délicatement rincés à l'eau. Enfin, la glycérine, hydrosoluble, est employée comme liquide de montage.

8.2.3.2- Méthode 2 appliquée en 2000

Les coupes ont été réalisées au LDPH/ULg (Station de Tihange). La technique employée est celle, adaptée aux épines, utilisée par Parmentier *et al.* (2002) pour la lecture de microstructures sur les otolithes des poissons Carapidae.

Technique : Elle est très simple et requiert peu de matériel sophistiqué et est parfaitement adaptée à une utilisation de routine en Afrique. Il a été décidé aléatoirement de choisir l'épine pectorale droite de chaque individu, pour des raisons déjà évoquées dans la méthode 1. Dans un premier temps, l'épine de nageoire est découpée manuellement à l'aide d'une lame de scie à un niveau précis (niveau 1) tel qu'indiqué précédemment sur la figure 8.2. Après évaluation du degré d'élargissement de la cavité médullaire, un second niveau de coupe est envisagé (cf. méthode 1) selon le cas. Une seconde coupe est ensuite réalisée de manière à avoir un disque de 2 mm en moyenne. Ensuite, l'échantillon est directement fixé sur lame de verre à l'aide de Crystal Bond (un polymère thermoplastique) préalablement chauffé. L'ensemble est laissé à l'air libre pendant 3 à 5 minutes, laps de temps au terme duquel le Crystal s'est solidifié. Cinq minutes après, l'échantillon est poli manuellement (jusqu'à 1 mm voire 500 à 200 μm selon les cas) au moyen de papiers abrasifs de différentes grosseurs des grains (P1200, P1000, P600 et 0,3 μm). Il est ensuite observé à la loupe et au microscope pour les lectures et mesures nécessaires. Aucun traitement préalable n'a été nécessaire.

La méthode est utilisée pour une partie des épines des individus de *C. gariepinus* non examinées par Raemakers en 1999 et aussi pour les pièces osseuses prélevées en milieu naturel en 2000 chez la même espèce. Les pièces osseuses prélevées (en pisciculture) dans le cadre de la validation des marques chez *C. gariepinus* ont été également traitées par cette méthode.

8.2.4- Lectures et mesures effectuées sur les coupes

Pour la méthode 1, les coupes sont examinées grâce à un projecteur de profil Nikon modèle 6 C, en parallèle avec la loupe binoculaire. Le projecteur permet d'effectuer l'ensemble des mesures de rayons envisagées, celles-ci étant relevées dans la mesure du possible au grossissement maximal 50X, à l'aide d'une latte millimétrée.

Pour la méthode 2, les coupes sont examinées grâce à un microscope Type Olympus BX40 en parallèle avec la loupe binoculaire Type Olympus SZ40. La plupart des lectures ont été faites sous lumière ordinaire venant du bas et/ou du haut selon que les couches soient minces ou épaisses. Par comparaison, quelques coupes ont été également observées à la lumière UV dans le laboratoire du Professeur Jean Pierre Thomé. Toutes les photos ayant servi de mesures de rayons ont été réalisées sous la loupe binoculaire couplée à une Caméra marque Sony TRV-30 E. Les photos étaient réalisées, dans la mesure du possible, au grossissement maximal 20 fois (2x10). Le logiciel PhotoShop (version 6.0) sur Mac a permis d'obtenir à l'écran le rayon en mm des coupes.

Dans les deux méthodes, ont été mesurés sur les coupes, le rayon total de chaque épine et les radii successifs de chaque épine (R_n) ($n = 1, 2, 3, \text{etc.}$) correspondant aux marques de croissance (Fig. 8.3). Pour chaque échantillon, trois mesures de rayons ont été réalisées dans les axes OA, OE et OC comme indiqués sur la figure 8.4. La moyenne des 3 mesures a été ensuite calculée.

L'analyse de la corrélation entre la longueur totale (L_t) des poissons de chaque espèce et les rayons totaux des épines (R_t) correspondant aux différents axes de mesure testés constituera le critère de choix de l'axe de mesure définitif des radii. La nature de cette relation déterminera également l'emploi de la formule de rétrocalcul appropriée.

8.2.5- Relations entre la longueur corporelle et le rayon des pièces osseuses

Pour chaque espèce, nous avons établi les relations « longueur totale du corps - rayon total de l'épine » pour chacun des axes de mesure testés (Tab. 8.1).

Les équations $L_t - R_t$ sont toutes de forme linéaire (Figs 8.5 à 8.9). Il existe une corrélation élevée entre la longueur totale du corps et le rayon moyen de l'épine pectorale ($r^2 > 0,83$), sauf chez *S. intermedius* où le r^2 est relativement faible (se situant entre 0,490 et 0,674) mais tout de même significatif. Ceci témoigne, dans l'ensemble, d'une bonne correspondance entre la croissance de la pièce osseuse et celle du corps du poisson, condition pour l'application de la formule de rétrocalcul de la croissance linéaire d'après les pièces osseuses.

Tableau 8.1 : Relation longueur totale du corps (Lt) - rayon total (Rt) des épines de nageoire chez les espèces étudiées. Rm = rayon moyen. L'équation est de la forme $Lt = a + b Rt$. N = nombre total de poissons examinés, a = ordonnée à l'origine, b = pente de la droite, Sa et Sb = erreurs standards liées à a et à b respectivement, r^2 = coefficient de corrélation de la droite de régression (r étant positif dans tous les cas).

Espèces	Epine	Axe de mesure	N	a	Sa	b	Sb	r ²
<i>S. schall</i>	Pectorale	OA	29	1,320	1,202	76,057	0,133	0,828
		OC	29	0,916	0,686	114,550	0,111	0,940
		OE	29	1,531	1,138	81,644	0,137	0,840
		DB/2	29	1,856	0,968	108,680	0,159	0,874
	Dorsale	OA	28	2,785	1,009	73,632	0,121	0,849
		OB	28	3,139	0,730	100,980	0,123	0,911
<i>S. intermedius</i>	Pectorale	OA	37	3,872	1,334	122,010	0,319	0,626
		OC	37	4,066	1,719	197,390	0,681	0,490
		OE	37	4,168	1,233	143,940	0,357	0,650
		DB/2	37	5,000	1,373	194,330	0,566	0,654
	Dorsale	OA	35	1,572	1,583	282,230	0,725	0,647
		OB	35	3,416	1,273	269,980	0,653	0,674
<i>C. ebriensis</i>	Pectorale	OA	28	2,011	0,644	52,936	4,040	0,868
		OC	28	0,331	0,626	89,930	5,604	0,908
		OE	28	2,125	0,600	56,642	4,070	0,881
		DB/2	28	1,863	0,499	75,195	4,355	0,919
<i>C. gariiepinus</i>	Pectorale	OA	51	1,451	2,396	197,450	15,514	0,767
		OC	51	-1,666	1,421	290,750	12,237	0,920
		OE	51	0,023	2,421	0,003	17,003	0,745
		DB/2	51	-4,312	1,640	305,470	13,821	0,908
		Rm	113	12,349	2,001	68,845	11,081	0,834

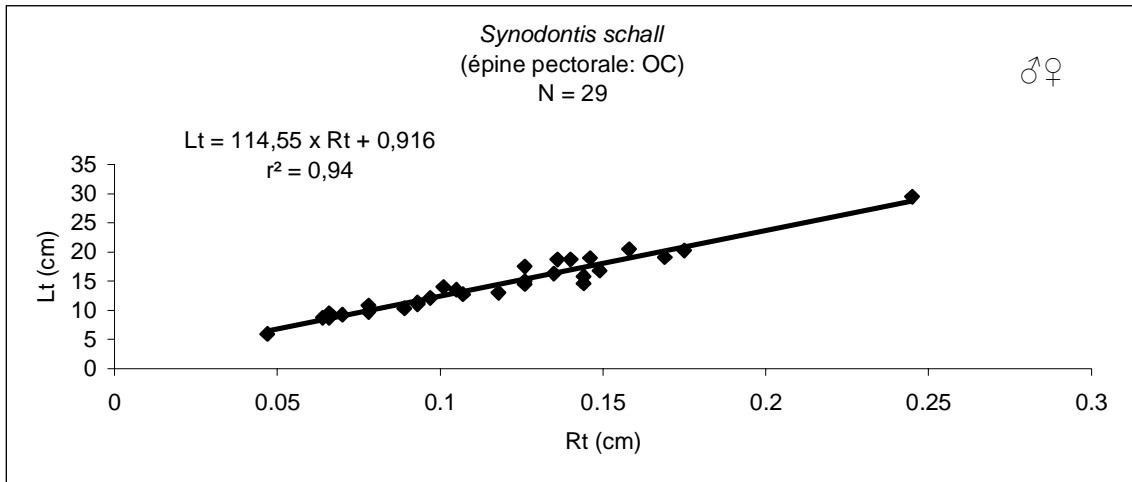


Figure 8.5 : Relation entre la longueur totale du corps (Lt) et le rayon total (Rt) de l'épine de nageoire pectorale chez *S. schall*.

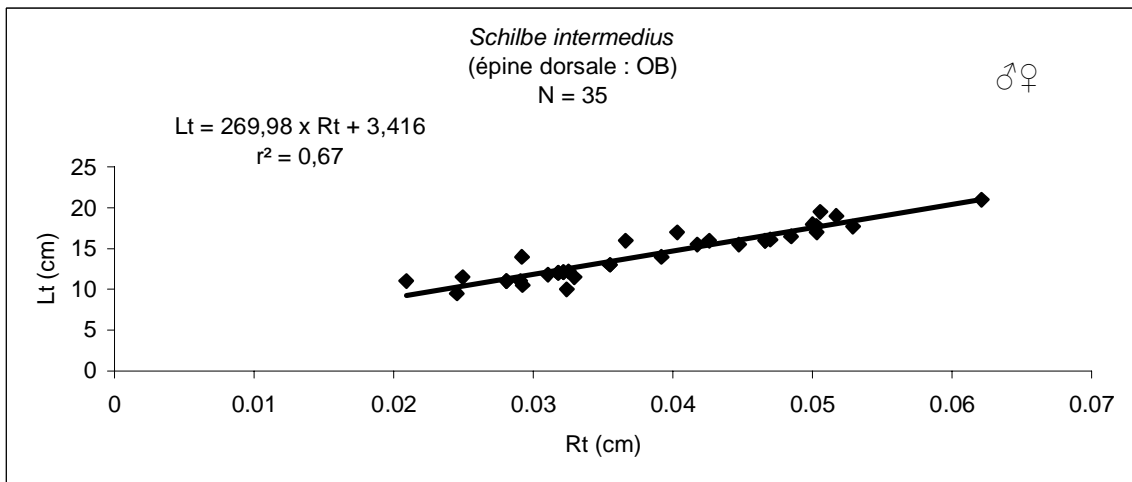


Figure 8.6 : Relation entre la longueur totale du corps (Lt) et le rayon total (Rt) de l'épine de nageoire dorsale chez *S. intermedius*.

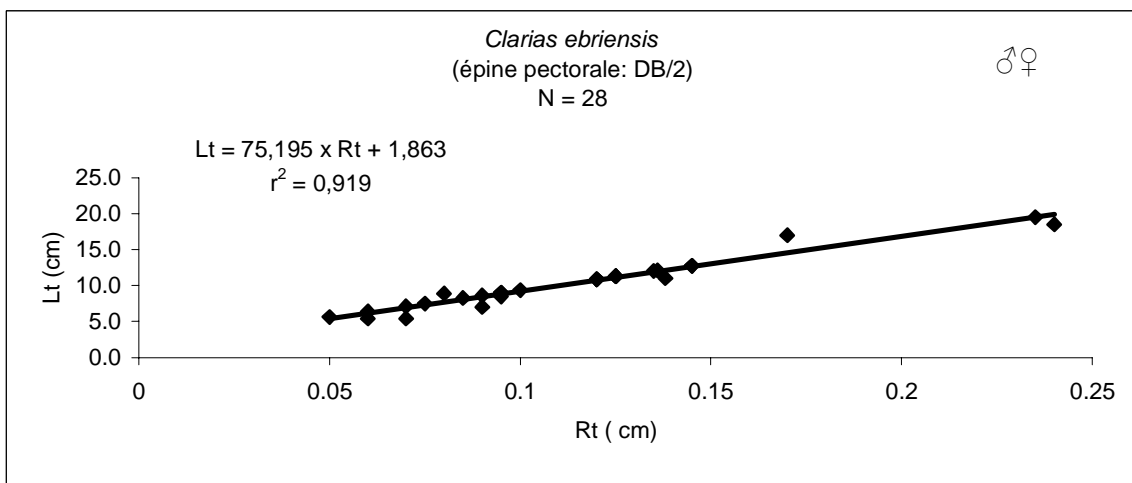


Figure 8.7 : Relation entre la longueur totale du corps (Lt) et le rayon total (Rt) de l'épine de nageoire pectorale chez *C. ebriensis*.

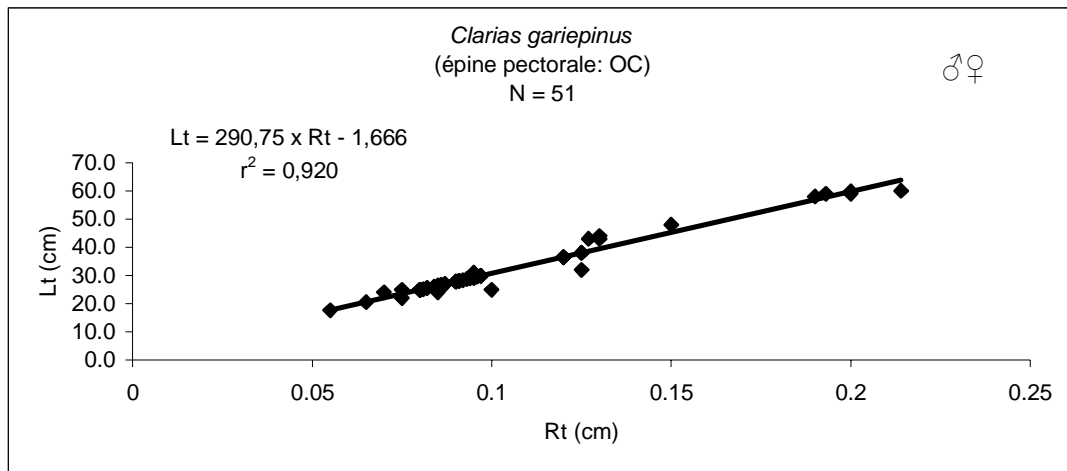


Figure 8.8 : Relation entre la longueur totale du corps (Lt) et le rayon total (Rt) de l'épine de nageoire pectorale chez *C. gariepinus* examiné en 1999 (Raemakers, 1999).

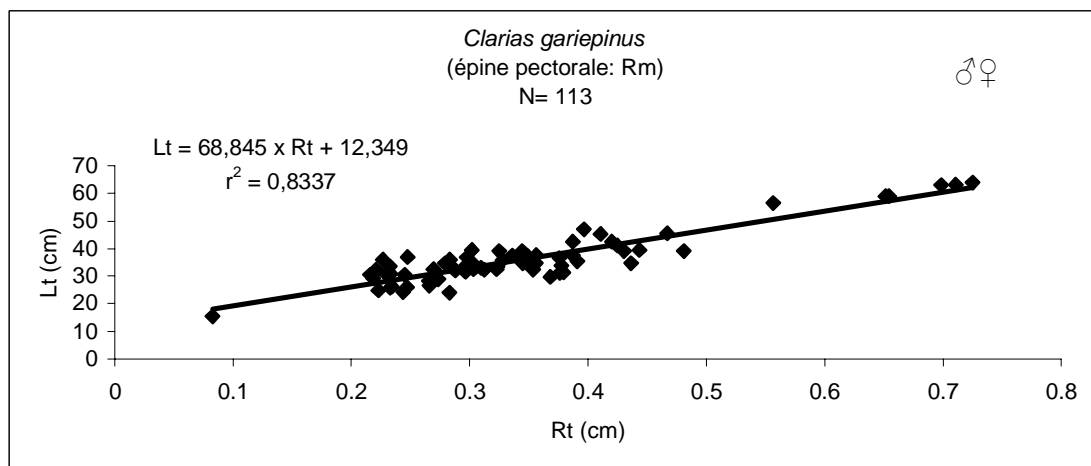


Figure 8.9 : Relation entre la longueur totale du corps (Lt) et le rayon moyen (Rm) de l'épine de nageoire pectorale chez *Clarias gariepinus* examiné en 1999 et en 2000.

8.2.6- Rétrocalcul des longueurs

Pour le retrocalcul des longueurs, nous avons utilisé la formule de Fraser (1916), étant donné le caractère linéaire de la relation entre Lt et Rt. La formule de Fraser est donnée par :

$$L_n - a = R_n/R_t (L_t - a) \quad \text{où :}$$

L_n = longueur totale du poisson au moment où la marque croissance lente est formée,

L_t = longueur totale du poisson à la capture,

R_n = rayon de l'épine de nageoire à la marque de croissance n,

a = taille du poisson au moment de l'apparition de l'épine de nageoire ou ordonnée à l'origine de la droite de régression de la relation Lt-Rt ou Lt-Rm calculée ci-dessus.

Le choix de l'épine (pectorale ou dorsale) et de l'axe de mesure des rayons sur la pièce choisie est conditionné par le degré d'adéquation exprimé par le coefficient de corrélation de la relation Lt-Rt ou Lt-Rm.

- Chez *S. schall* (Fig. 8.5), l'épine pectorale s'avère la plus appropriée et, sur celle-ci, la direction de croissance OC offre le meilleur parallélisme avec la croissance du corps du poisson ($r^2 = 0,940$).

- Chez *S. intermedius* (Fig. 8.6), c'est l'axe OB de l'épine de nageoire dorsale qui présente les meilleurs résultats ($r^2 = 0,674$).

- Chez *C. ebriensis* (Fig. 8.7), l'axe DB fournit les meilleurs résultats avec un r^2 de 0,919.

- Chez *C. gariiepinus* examiné en 1999 (Fig. 8.8), l'axe OC fournit les résultats les plus probants ($r^2 = 0,920$).

- Pour l'ensemble des *C. gariiepinus* examinés (1999 et 2000) (Fig. 8.9), c'est le rayon moyen qui est utilisé ($r^2 = 0,834$).

Pour chaque épine présentant au moins une marque d'arrêt de croissance, nous avons mesuré la distance séparant le centre de la cavité médullaire de la première marque de croissance (R_1) (voir plus haut, Fig. 8.3). Cette valeur que nous dénommons D1 est ensuite introduite dans la formule de Fraser (*op. cit.*) pour obtenir la longueur du poisson au moment de la formation de la première marque de croissance sur l'épine. Cette opération est également répétée pour les marques suivantes aux rayons R_i . Ensuite, la moyenne arithmétique (\pm écart type) est calculée pour l'ensemble des spécimens présentant une, deux ou trois marques et plus. Les valeurs numériques obtenues ont permis de construire des courbes préliminaires de croissance chez les espèces.

Tableau 8.2 : Nombre total d'épines examinées, pourcentage d'épines lisibles (en % du nombre total d'épines examinées) et pourcentage d'épines pourvues d'une marque de croissance (en % d'épines lisibles).

C. gariepinus		Epines lisibles		Epines pourvues d'une marque	
Année	Nombre total examiné	Nombre	%	Nombre	%
1999	17	17	100	0	0
2000	15	15	100	13	86,7
E. pectorale *	51	1	1,9	0	0
E. dorsale	----	----	----	----	----
Total	83	33	39,7	13	39,4

* Analyse des coupes : Raemakers (1999)

C. ebriensis		Epines lisibles		Epines pourvues d'une marque	
Année 1999	Nombre total examiné	Nombre	%	Nombre	%
E. pectorale	28	14	50	4	28,6
E. dorsale	----	----	----	----	----
Total	28	14	50	4	28,6

Analyse des coupes : Raemakers (1999)

S. intermedius		Epines lisibles		Epines pourvues d'une marque	
Année 1999	Nombre total examiné	Nombre	%	Nombre	%
E. pectorale	37	29	78,4	29	100
E. dorsale	35	26	74,3	26	100
Total	72	55	76,4	55	100

Analyse des coupes : Raemakers (1999)

S. schall		Epines lisibles		Epines pourvues d'une marque	
Année 1999	Nombre total examiné	Nombre	%	Nombre	%
E. pectorale	29	29	100,0	28	96,5
E. dorsale	28	26	92,8	25	96,2
Total	57	55	96,5	53	96,4

Analyse des coupes : Raemakers (1999)

8.3- Résultats obtenus

8.3.1- Recherche des marques de croissance sur les pièces osseuses

Le tableau 8.2 présente le nombre total d'épines examinées par espèce et les pourcentages d'épines lisibles et pourvues d'au moins une marque de croissance. Chez *C. gariepinus*, les 17 épines de 1999 constituent une partie des épines non examinées par Raemakers (1999) lors de son étude dans le même milieu et sur la même espèce.

Pour les 4 espèces considérées, les épines de nageoires montrent des marques de croissance. Le pourcentage d'épines pourvues de telles structures varie cependant d'une espèce à l'autre. D'après les lectures de Raemakers en 1999, la majorité des épines des espèces *Schilbe intermedius* et *S. schall* répondent positivement à la recherche de marques de croissance, contre 50 % chez *C. ebriensis* et 1,9 % à peine chez *C. gariepinus*. La reprise des coupes sur 17 individus chez *C. gariepinus* à partir des restes d'épines laissées par Raemakers (*op. cit.*) n'a toujours pas montré de marques lisibles, tandis que la majorité de celles collectées au cours de l'année 2000 sont lisibles (100 %) et présentent au moins une marque de croissance (86,7 %). Dès lors, seules les épines collectées en 2000 pour cette espèce pourront être utilisées dans la suite pour le comptage des marques de croissance et les mesures pour le rétrocalcul.

8.3.2- Morphologie des coupes dans les épines de nageoires

8.3.2.1- Morphologie des coupes non colorées

La morphologie des coupes est illustrée par les photos des planches I à VII réalisées avec la collaboration de Raemakers (1999).

Clarias gariepinus

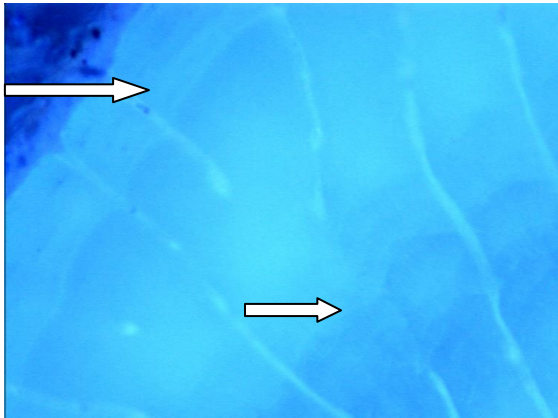


Photo 8.1 : Coupe transversale (niveau 1) dans une épine de nageoire pectorale droite chez *Clarias gariepinus* de 42,5 cm Lt. Remarquer les 2 marques de croissance dont un périphérique (80X), 2000. Lumière UV.

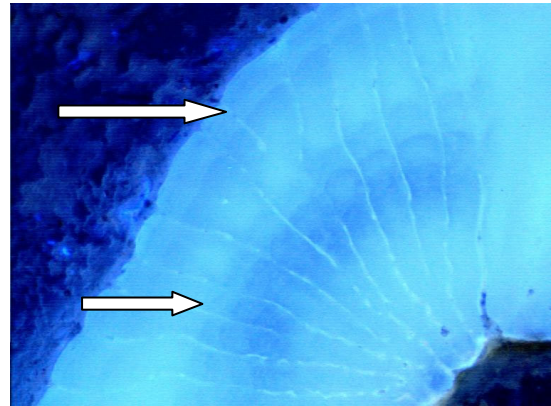


Photo 8.2 : Coupe transversale (niveau 1) dans une épine de nageoire pectorale droite chez *C. gariepinus* de 45,5 cm Lt. Remarquer les 2 marques de croissance dont une périphérique (40X), 2000. Lumière UV.



Photo 8.3 : Coupe transversale (niveau 1) dans une épine de nageoire pectorale droite chez *C. gariepinus* de 45,3 cm Lt. Remarquer 1 marque de croissance (20X), 2000. Lumière blanche.

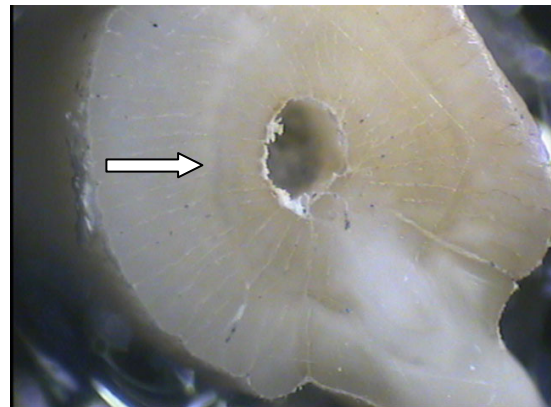


Photo 8.4 : Coupe transversale (niveau 1) dans une épine de nageoire pectorale droite chez *C. gariepinus* de 32,3 cm. Remarquer 1 marque de croissance (20X), 2000. Lumière blanche.

PLANCHE I



Photo 8.5 : Coupe transversale (niveau 1) dans une épine de nageoire pectorale de *C. gariepinus* de 26,8 cm Lt ne présentant aucune marque de croissance (20X), 1999.

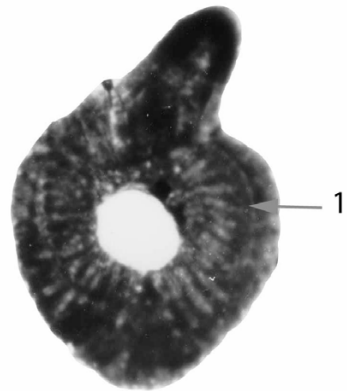
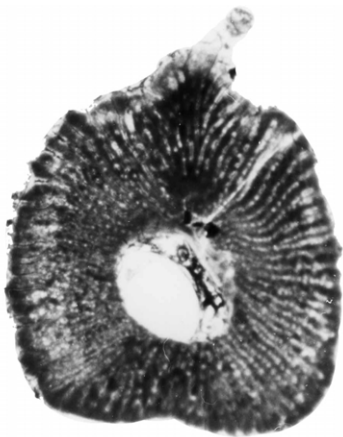


Photo 8.7: Coupe transversale (niveau 1) dans une épine de nageoire pectorale de *C. gariepinus* de 32,6 cm Lt présentant une marque de croissance non marginale (20X), 1999.



Photos 8.6 : Coupe transversale (niveau 1) dans une épine de nageoire pectorale de *C. gariepinus* de 64 cm Lt ne présentant aucune marque de croissance (20X), 1999.

PLANCHE II

Synodontis schall

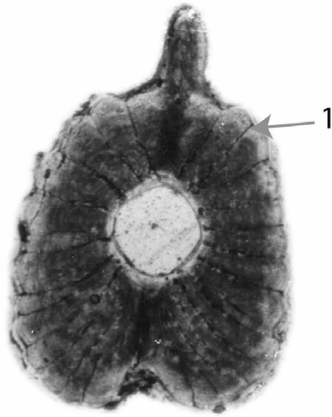


Photo 8.8 : Coupe transversale (niveau 1) dans une épine de nageoire pectorale d'un *S. schall* de 8,5 cm Lt. On distingue une seule marque de croissance périphérique (30X), 1999.

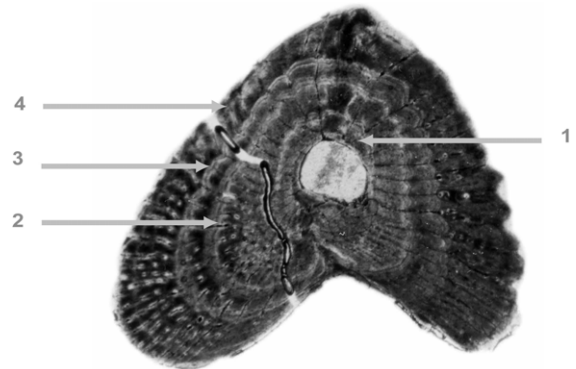


Photo 8.10: Coupe transversale (niveau 1) dans une épine de nageoire pectorale d'un *S. schall* de 16,8 cm Lt. On distingue quatre (4) marques de croissance multiples dont une périphérique (20X), 1999.

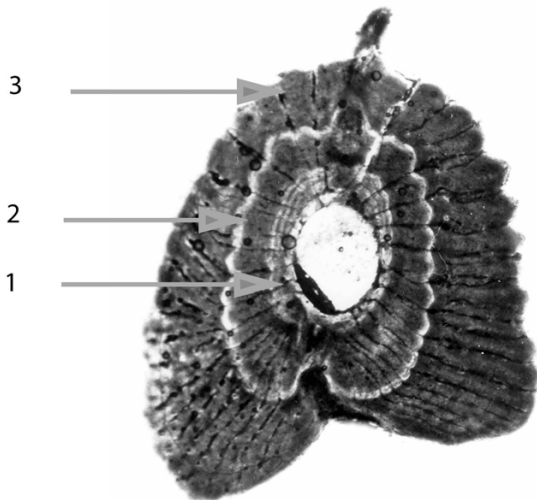


Photo 8.9 : Coupe transversale (niveau 1) dans une épine de nageoire pectorale d'un *S. schall* de 19 cm Lt. On distingue trois (3) marques de croissance dont la première est triple. La troisième est marginale (20X), 1999.

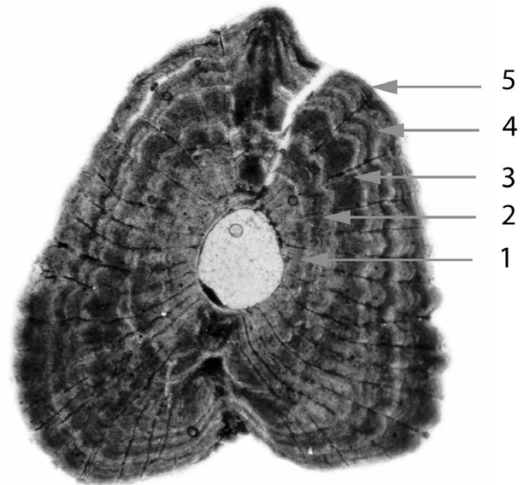


Photo 8.11 : Coupe transversale (niveau 1) dans une épine de nageoire pectorale d'un *S. schall* de 20,5 cm Lt. Le nombre de marques de croissance est estimé à cinq (5). La dernière est périphérique (20X), 1999.

PLANCHE III

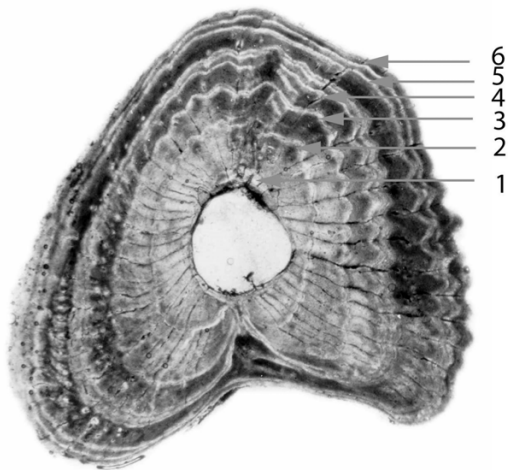
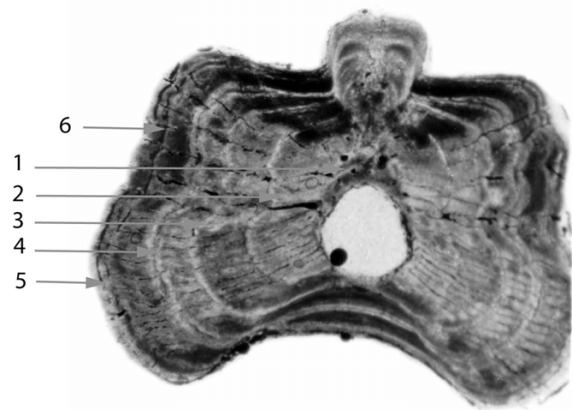


Photo 8.12 : Coupe transversale (niveau 1) dans une épine de nageoire pectorale d'un *S. schall* de 29,5 cm Lt. On distingue six (6) marques de croissance dont la première est partiellement détruite par le développement de la cavité médullaire. La dernière est marginale (15X), 1999.



Photos : 8.13 : Coupe transversale (niveau 1) dans une épine de nageoire dorsale d'un *S. schall* de 29,5 cm Lt. On distingue six (6) marques de croissance dont la première est partiellement détruite par le développement de la cavité médullaire. La dernière est marginale (15X), 1999.

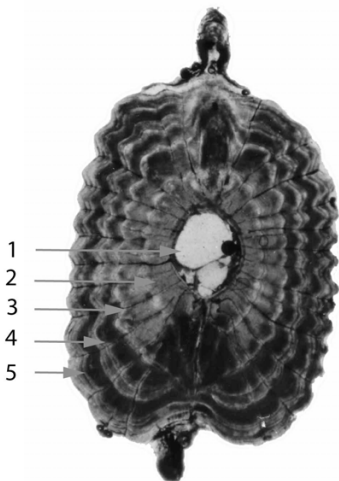


Photo 8.14 : Coupe transversale (niveau 2) dans une épine de nageoire pectorale d'un *S. schall* de 29,5 cm Lt. On distingue cinq (5) marques de croissance dont la dernière est marginale. La première est invisible en raison du niveau de coupe trop élevé (15X), 1999.

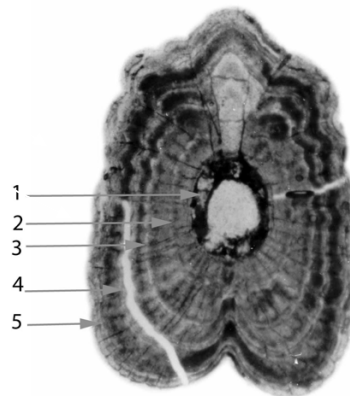


Photo 8.15 : Coupe transversale (niveau 2) dans une épine de nageoire dorsale d'un *S. schall* de 29,5 cm Lt. On distingue cinq (5) marques de croissance dont la dernière est marginale. La première est invisible en raison du niveau de coupe trop élevé (15X), 1999.

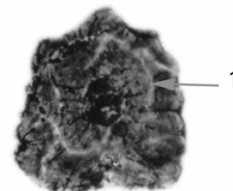


Photo 8.16 : Coupe transversale (niveau 1) dans une épine de nageoire dorsale d'un *S. schall* de 5,9 cm Lt ne présentant aucune marque de croissance. La ligne claire circulaire est un artéfact (30X), 1999.

PLANCHE IV

Clarias ebriensis

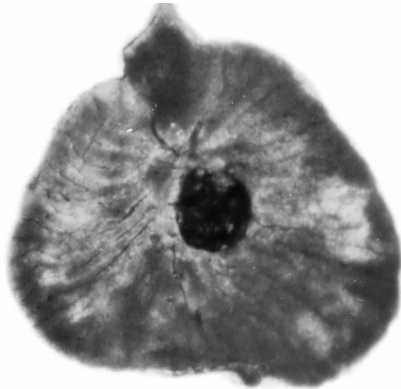


Photo 8.17 : Coupe transversale (niveau 1) dans une épine pectorale de *C. ebriensis* de 17,6 cm Lt ne montrant aucune marque de croissance (30X), 1999.

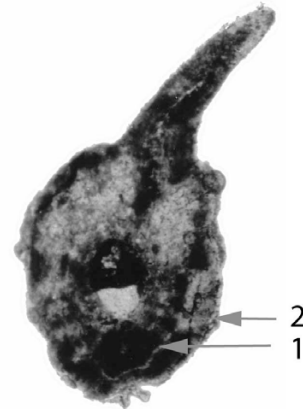


Photo 8.19 : Coupe transversale (niveau 1) dans une épine de nageoire pectorale de *C. ebriensis* de 11,3 cm Lt. On peut distinguer deux marques de croissance très fines dont l'une est marginale (30X), 1999.

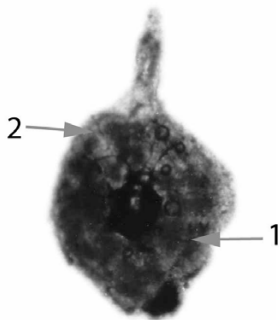


Photo 8.18 : Coupe transversale (niveau 1) dans une épine de nageoire pectorale de *C. ebriensis* de 9,7 cm Lt. Les deux marques de croissance sont à peine visibles. La deuxième est périphérique (30X), 1999.

PLANCHE V

Schilbe intermedius

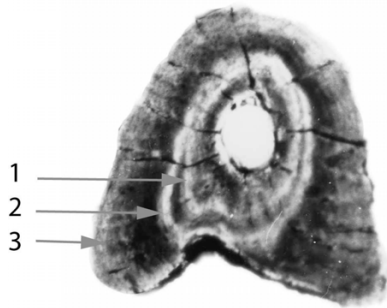


Photo 8.20 : Coupe transversale (niveau 1) dans une épine de nageoire pectorale d'un *S. intermedius* de 18,6 cm Lt. Les 2 premières marques de croissance sont assez rapprochées alors que la troisième est marginale (30X), 1999.

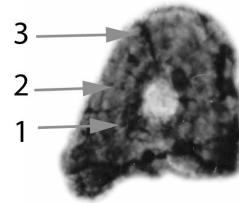
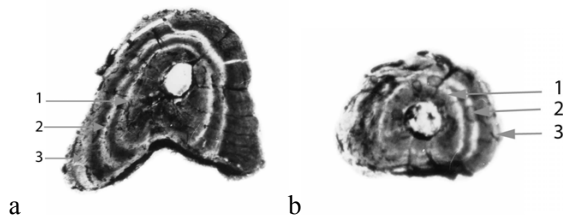


Photo 8.23 : Coupe transversale (niveau 1) dans une épine de nageoire pectorale d'un *S. intermedius* de 9,9 cm Lt pourvu de 3 marques de croissance (30X), 1999.



Photos 8.21 : Coupe transversale (niveau 1) dans une épine de nageoire pectorale (a) et dans l'épine dorsale (b) d'un *S. intermedius* de 18,9 cm Lt. On distingue 3 marques de croissance sur chacune des 2 pièces osseuses (30X), 1999.

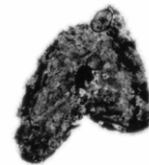
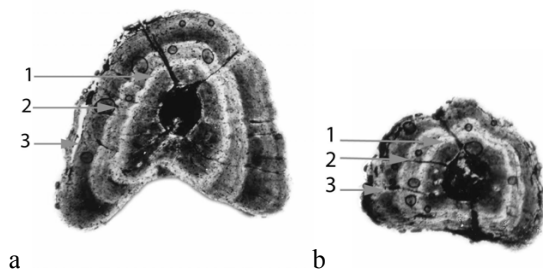


Photo 8.24 : Coupe transversale (niveau 1) dans l'épine de nageoire dorsale d'un *S. intermedius* de 10,7 cm Lt. Aucune marque de croissance n'est visible. Cette épine est considérée comme appartenant à un jeune poisson (30X), 1999.



Photos 8.22 : Coupe transversale (niveau 1) dans une épine de nageoire pectorale (a) et dans l'épine dorsale (b) d'un *S. intermedius* de 18 cm Lt. On distingue 3 marques de croissance sur chacune des 2 pièces osseuses (30X), 1999.

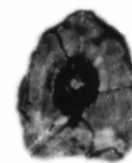


Photo 8.25 : Coupe transversale (niveau 1) dans l'épine de nageoire dorsale d'un *S. intermedius* de 16,4 cm Lt. La forme de cette coupe est particulière en ce sens qu'elle est plus haute que large (30X), 1999.

PLANCHE VI

Morphologie générale

Au centre de la coupe, on distingue la cavité médullaire, une structure équivalente au foyer d'une écaille. Le diamètre relatif de cette cavité varie suivant l'épine considérée et suivant le niveau de coupe envisagé (niveau 1 ou 2). Autour de cette lacune, sont disposées concentriquement et en alternance les couches opaques, larges et sombres, correspondant à des périodes de croissance rapide et les lignes de ralentissement de croissance (LRC), étroites et claires, correspondant à des épisodes de croissance lente ou arrêtée.

La clarté, la morphologie et la multiplicité des marques de croissance varient d'une espèce à l'autre.

Morphologie par espèce

Chez *Clarias gariepinus*, les épines présentent des LRC avec une clarté nette et de forme ondulée sur le bord (planche I, photos 8.1 à 8.4). Les marques doubles sur les individus examinés sont rarement observées. La démultiplication des marques apparaît plus nettement au niveau des aires de croissance maximale de l'épine (directions OA et OB) alors qu'une tendance au resserrement des LRC s'observe dans la direction OC.

Chez *C. ebriensis*, lorsqu'elles sont présentes, les marques de croissance apparaissent semblables à de fins lisérés clairs, à tel point qu'il est parfois très difficile de les distinguer (planche V, photos 8.17 à 8.19).

Chez *S. schall*, les épines présentent dans la majorité des cas des marques de croissance doubles, parfois simples, plus rarement triples, mais toujours d'une clarté remarquable et d'une forme ondulée caractéristique (planches III et IV, photos 8.8 à 8.16). Ces trois variantes peuvent coexister au sein d'une même épine. La démultiplication des marques apparaît plus nettement au niveau des aires de croissance maximale de l'épine (directions OA et OE) alors qu'une tendance au resserrement des marques de croissance s'observe dans les directions de croissance OB et OD.

Chez *S. intermedius*, les épines montrent des marques de croissance dont la clarté varie fortement d'un individu à l'autre (planche VI, photos 8.20 à 8.25). En première approximation, il est délicat de certifier l'unicité ou la dualité des marques observées.

Morphologie au sein d'un même individu

Il est intéressant, lorsque cela est possible, de comparer chez un même individu, l'épine pectorale et l'épine dorsale et, sur une même épine, les deux niveaux de coupe indiqués. Certaines marques de croissance se présentent en effet différemment d'une coupe à l'autre mais, dans la majorité des cas, on note une bonne concordance entre les résultats fournis par chacun des objets d'un même spécimen (planche IV, photos 8.12 et 8.13, photos 8.14 et 8.15 ; planche VI, photos 8.21 a et b et photos 8.22 a et b).

8.3.2.2- Morphologie des coupes colorées à l'hématoxyline d'Ehrlich

Les photos de la planche VII présentent les résultats obtenus.

Chez *C. ebriensis* et *C. gariepinus*, aucune LRC n'a été observée (photos 8.26 et 8.27). Par contre, *S. schall* (photo 8.28) et *S. intermedius* (photo 8.29) montrent des LRC très nettes. Des LRC simples sont observées chez *S. schall* tandis que des LRC multiples apparaissent chez *S. intermedius*.

Ces correspondances doivent cependant être confirmées par des essais supplémentaires avant de considérer qu'il s'agit d'une constante propre à la population étudiée. Il faudra donc se garder d'en faire une généralisation.



Photo 8.26 : Coupe transversale (niveau 1) dans une épine de nageoire pectorale d'un *C. gariepinus* de 64 cm Lt : coloration à l'hématoxyline de Ehrlich. Aucune LRC n'est visible (20X), 1999.

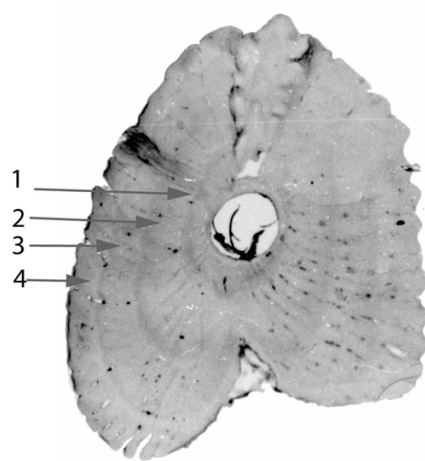


Photo 8.28 : Coupe transversale (niveau 1) dans une épine de nageoire pectorale d'un *S. schall* de 20,3 cm Lt : coloration à l'hématoxyline de Ehrlich. On peut distinguer 4 LRC (15X), 1999.

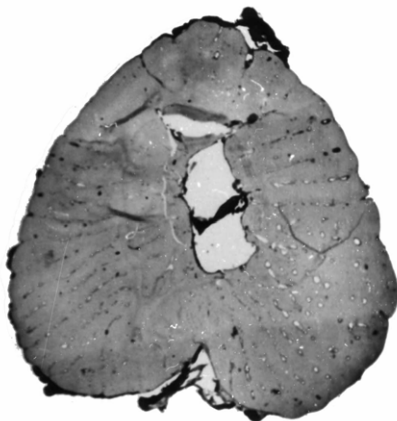


Photo 8.27 : coupe transversale (niveau 1) dans une épine de nageoire pectorale d'un *C. ebriensis* de 17,6 cm Lt : coloration à l'hématoxyline de Ehrlich. Aucune LRC n'est visible (30X), 1999.

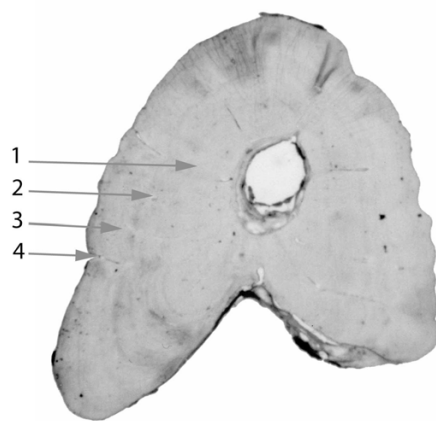


Photo 8.29 : coupe transversale (niveau 1) dans une épine de nageoire pectorale d'un *S. intermedius* de 18 cm Lt : coloration à l'hématoxyline de Ehrlich. On distingue à peine les LRC (40X), 1999.

PLANCHE VII

8.3.3- Apport des études par marquage vital à l'OTC chez *C. gariiepinus*

Le tableau 8.3 présente le nombre total d'épines examinées et les pourcentages d'épines lisibles et pourvues au moins d'une marque d'oxytétracycline (OTC).

Tableau 8.3 : Nombre total d'épines examinées et pourcentage d'épines pourvues d'une marque d'OTC (en % du nombre total d'épines examinées).

Traitements	Nombre total examiné	Nombre de marques OTC attendues	Nbre de poissons ayant les 3 marques OTC	
			Nombre	%
B0	10	3	10	100
B1	10	2	9	90
B2	10	2	10	100
Total	30		29	97

B0 : lot témoin élevé dans les conditions normales de température et d'alimentation,

B1 : lot soumis à un régime de nourrissage de 15 j alterné avec une période de jeun également de 15 j.

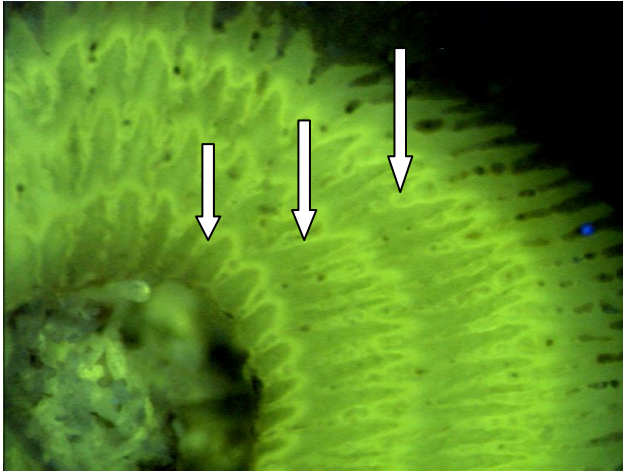
B2 : lot normalement nourris mais soumis à un régime d'alternance de basse température (durant 15 j) et de température élevée (durant 15 j).

Les photos 8.30 (A, B et C), planche VIII, montrent pour chaque groupe de poissons élevés, les lignes correspondant à la mise en place de l'OTC. L'examen des épines a révélé des marques de croissance liées à la présence de l'oxytétracycline sur les coupes. Les poissons de tous les lots présentent au moins deux marques d'OTC. On trouve, chez les poissons du lot témoin, 3 marques d'OTC nettement disposées tout autour de la zone médullaire. Ceux des 2 lots traités présentent nettement 2 marques d'OTC, la troisième étant pratiquement collée à la deuxième, mais discernable dans la plupart des cas. A la reprise de croissance, l'accroissement moyen en taille est plus élevé chez les poissons mis à jeun (2,4 cm) que chez les poissons ayant subi l'effet d'un refroidissement (2,0 cm).

Par ailleurs, on peut noter sur ces photos une diffusion plus ou moins importante de l'OTC à partir de la zone de marquage vers l'extérieur. Cela rend impossible la distinction des marques de croissance effective sur les préparations faites et celles de l'OTC.

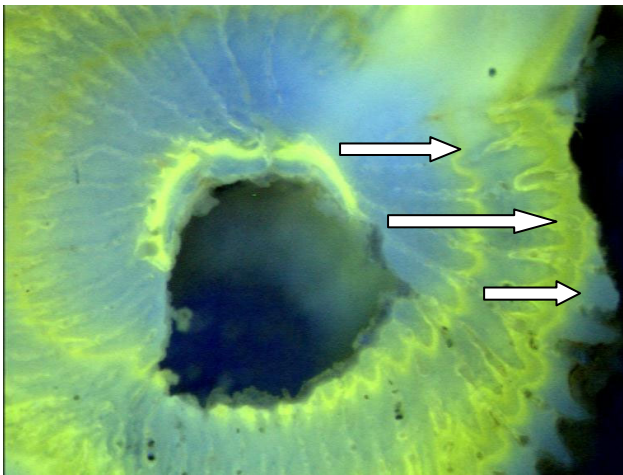
L'examen de quelques coupes réalisées dans les épines issues des poissons élevés en station et marqués à l'oxytétracycline révèle la présence de zones de croissance étroite interprétables comme résultant des effets du jeûne et de la basse température.

A



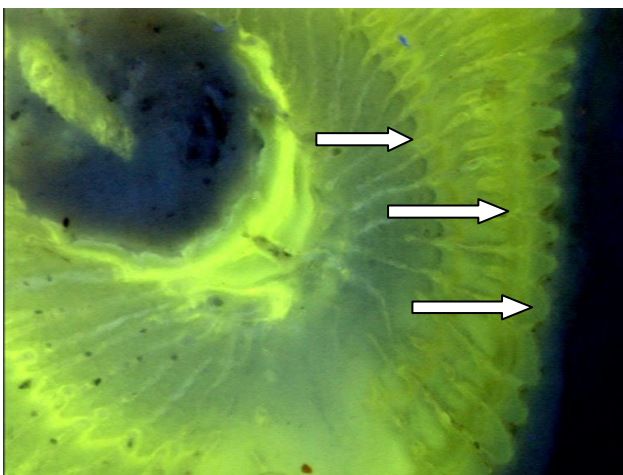
Témoïn (B0)			
Nombre de marques	1	2	3
Nombre de poissons	10	10	10
Lt à la marque 1, 2, 3	20,6	25,8	30,4
Lt retrocalculé	21,2	26,7	32,3
Accroissement moyen	21,2	5,5	5,5

B



Traitement (B1)			
Nombre de marques	1	2	3
Nombre de poissons	9	9	9
Lt à la marque 1, 2, 3	21,3	26,1	26,5
Lt retrocalculé	22,1	26,4	28,4
Accroissement moyen	22,1	4,3	2,0

C



Traitement (B2)			
Nombre de marques	1	2	3
Nombre de poissons	10	10	10
Lt à la marque 1, 2, 3	21,1	26,4	27,1
Lt retrocalculé	22,5	28,4	30,8
Accroissement moyen	22,5	5,9	2,4

Photos 8.30 : Coupe transversale (niveau 1) dans une épine de nageoire pectorale droite chez *Clarias gariepinus* élevé en station et marqué à l'oxytétracycline (OTC). A = lot témoin (B0), B = lot soumis à basse température durant 15j (B1), C = lot non nourri durant 15j (B2). Observation à l'ultraviolet (40X). Remarquer le resserrement des lignes d'OTC chez les poissons refroidis (B) ou laissés à jeun (C). Constater les accroissements entre marques d'OTC dans les tableaux à côté de chaque photo.

PLANCHE VIII

8.3.4- Interprétation des marques de croissance

8.3.4.1- Causes possibles de la formation des marques d'arrêt de croissance

La littérature nous apprend que plusieurs facteurs sont susceptibles de provoquer un ralentissement ou un arrêt de croissance entraînant la mise en place d'une marque de croissance (Pannella, 1974 ; Philippart, 1977 ; Willoughby et Tweddle, 1978 ; Meunier et Pascal, 1980 ; Meunier, 1988 ; Baijot *et al.*, 1994 ; Lalèyè, 1995 ; Panfili, 1998 ; Panfili *et al.*, 2002).

Rôle des facteurs abiotiques

Température

Selon Jensen (1957), c'est plutôt une diminution de la température, si infime soit-elle qui ralentit la croissance chez les poissons. Dans les retenues d'eau du Burkina Faso, les poissons subissent un arrêt de croissance en saison fraîche à cause de la baisse de température (Baijot *et al.*, 1994). Les plus faibles températures à Agonlin Lowé sont enregistrées au mois d'août (25,9°C). Cette basse température enregistrée s'inscrit dans un contexte global de climatologie au Bénin et dans la sous-région où, en août, les courants marins couvrent le sud du pays entraînant une baisse de la température de l'air qui se fait ressentir au niveau des eaux. Selon Baras (2002), le poisson-chat (T°C de croissance normale = 28°C) peut encore se nourrir, et donc grandir, aux environs de 20°C. Dans ce contexte, l'hypothèse selon laquelle la température de l'eau est le facteur qui induit les marques de croissance en milieu naturel ne peut être retenue pour la station d'Agonlin Lowé.

Oxygène dissous

Les résultats indiquent une teneur faible en oxygène dissous des eaux durant les basses eaux (mois de janvier, février et mars). En effet, durant cette période marquée par la grande sécheresse l'écoulement des eaux est très faible, voire nul. Le développement important des algues pendant la journée et l'accumulation verticale de la matière organique sur le fond peuvent entraîner une chute du taux d'oxygène en fin de nuit. On pourrait envisager dès cet instant la possibilité qu'une baisse du taux d'oxygène soit un facteur inducteur de ralentissement de la croissance chez les espèces étudiées. Or, l'espèce *C. gariépinus* pratique

aisément la respiration aérienne (Baras et Lalèyè, 2003) et l'hypothèse de ralentissement de croissance suite à une faible teneur d'oxygène s'en trouve rejetée chez elle. Il en est de même pour *C. ebriensis* qui selon certains auteurs recherche les milieux faiblement oxygénés (Gominan, 1999 ; Houanyè, 2000 ; Lalèyè *et al.*, 2005a ; Chikou *et al.*, 2006). Pour *S. intermedius* et *S. schall*, on pourrait penser, vu leur caractère rhéophile-oxyphile, qu'un milieu pauvre en oxygène induirait un ralentissement de croissance chez eux. L'absence de ces 2 espèces dans les milieux désoxygénés comme les trous à poissons (cf. chapitre 5) vient en appui à cette hypothèse. *S. intermedius* et *S. schall* dans l'Ouémé connaîtraient des ralentissements ou arrêts de croissance durant la saison sèche, voire début de la grande saison pluvieuse, où les eaux sont faiblement oxygénées (au moins en fin de nuit).

Le confinement

La profondeur très faible de l'eau pendant la période des basses eaux entraîne le confinement des espèces aquatiques dans un petit volume d'eau, ce qui peut entraîner des ralentissements de croissance chez celles ne supportant pas des densités élevées. Les poissons-chats étant grégaire, acceptant la vie sociale (cf. dernière partie du chapitre 1), nous ne pouvons ici retenir l'hypothèse de l'effet d'un confinement sur le ralentissement de croissance, à moins que ceci ne se complique avec d'autres facteurs biotiques comme par exemple le manque de ressources alimentaires (voir paragraphe suivant).

Rôle des facteurs biotiques

Pour plusieurs auteurs, c'est plutôt une baisse du niveau des eaux durant la saison sèche, entraînant un confinement temporaire des poissons, et partant, une limitation de l'activité alimentaire qui est responsable de l'induction des marques de ralentissement de croissance (Moreau, 1975 ; Philippart, 1977). Selon de Merona *et al.* (1988), c'est une réduction de l'activité alimentaire en cas de disette et/ou d'une densité de population élevée qui provoque le ralentissement de la croissance. Une bonne activité alimentaire signifie une amélioration de la condition de l'individu. A ce propos, l'étude de la condition chez les espèces a montré que le coefficient K augmente selon le cas à partir de mars, avril ou mai (cf. chapitre 9). Cette augmentation est dans la plus part des cas due au développement des gonades notamment chez les femelles. Mais à partir du mois de juillet, on note une augmentation plus rapide de la condition pour les deux sexes (cas typique de *C. gariepinus*). Ceci pourrait être dû aux conditions du milieu qui deviennent de plus en plus favorables au point de vue de

l'alimentation. En effet, au mois de juillet, la montée des eaux a commencé (cf. chapitre 2). Ces eaux venant de l'amont sont chargées en matières organiques. Elles inondent la plaine mise en culture par les populations pendant la décrue et fertilisent ainsi le milieu. Il y a beaucoup plus de nourriture et de nouvelles eaux bien oxygénées (cf. chapitre 4). Les conditions se trouvent ainsi réunies pour le poisson-chat de grandir. C'est probablement en ce moment que le poisson, qui était resté confiné dans le lit du fleuve et qui avait arrêté de grandir ou qui grandissait très faiblement, acquiert une vitesse de croissance plus rapide en inscrivant une marque de reprise de croissance sur ses pièces dures. Une démarcation se fait donc entre la période de basses eaux (peu de nourriture) et celle des grandes eaux chez l'espèce qui inscrit une ligne de reprise de croissance sur les pièces osseuses. Cette période de passage entre mauvaises et bonnes conditions se situe au mois de juillet.

Une telle hypothèse d'inscription d'une ligne d'arrêt de croissance au mois de juillet serait sans doute valable pour toutes les espèces étudiées et les deux sexes, vu l'allure de la courbe de la condition chez celles-ci.

Ainsi, à partir de ce mois de juillet, le poisson grandit normalement jusqu'au mois de novembre où la décrue semble être amorcée. Dès le mois de décembre la condition des poissons chute continuellement jusqu'en mars de l'année suivante, et ainsi de suite.

L'inscription de la marque se fait donc annuellement. Cette hypothèse est conforme aux études de détermination de l'âge chez *C. gariepinus* identifiant une marque de type annuel (Van der Waal et Schoonbee, 1975 ; Willoughby et Tweddle, 1978), la documentation étant peu fournie chez les autres espèces.

L'examen de l'évolution de l'indice gonado-somatique (cf. chapitre 9) confirme cette hypothèse d'inscription de ligne d'arrêt de croissance au mois de juillet dans la vallée de l'Ouémé chez les espèces étudiées. La plupart des poissons au mois d'août ont déjà pondu. Les femelles pourraient reprendre normalement leur croissance à partir de cette période pour, en fait, faire apparaître la ligne d'arrêt de croissance, probablement associée aux mauvaises conditions du milieu connues avant juillet et/ou à la maturation des gonades.

8.3.4.2- Analyse de la formation des marques de croissance chez les espèces

Pour chaque espèce étudiée, l'identification du ou des facteur(s) inducteur(s) des marques de croissance squelettiques est accomplie par l'examen de la partie marginale de l'ensemble des

coupes observées. En effet, il ne suffit pas de pouvoir discerner sans ambiguïté les marques de croissance enregistrées par les pièces osseuses, ni de les compter ensuite pour en déduire l'âge des individus. Il est nécessaire de déterminer le moment de la formation de ces marques ainsi que l'intervalle de temps séparant chacune d'elles de la précédente et de la suivante (Lalèyè, 1995 ; Raemakers, 1999). Les événements inducteurs des ralentissements et/ou arrêts de croissance d'espèces évoluant dans une région identique ne sont pas nécessairement semblables (Raemakers, 1999). C'est la raison pour laquelle un examen cas par cas se justifie pour les espèces étudiées.

A- *Synodontis schall*

Le manque de constance de la structure multiple des marques de croissance au cours d'un cycle de croissance suggère l'association d'un événement clairement périodique (il existe une marque minimum par cycle) - baisse annuelle du niveau des eaux avec les conséquences que cela entraîne (baisse de la saturation en oxygène, activité alimentaire réduite), reproduction, par exemple - et d'un ou deux événements plus aléatoires ou individuels et donc non nécessairement reproductibles d'un cycle de croissance à l'autre chez un même individu ou chez tous les individus d'une même génération. On peut imaginer dans ce contexte des circonstances telles qu'un changement de régime alimentaire lié aux disponibilités conditionnelles du milieu ou des comportements individuels, des phénomènes migratoires, des pathologies ou encore des variations sporadiques de la température ou de la concentration en oxygène dissous. Comme nous l'avons signalé plus haut, le caractère rhéophile-oxyphile de *S. schall* vient à l'appui de ces deux dernières hypothèses.

On peut également imaginer l'existence de trois événements clairement répétitifs mais dont la périodicité varierait d'un cycle de croissance à l'autre. Ce cas de figure mènerait à un chevauchement partiel ou complet des circonstances-clés, et donc à une coïncidence des marques de croissance correspondantes. Un tel cas de figure rendrait très difficile l'identification des facteurs inducteurs des ralentissements et/ou arrêts de croissance.

96 % des épines examinées possèdent une marque marginale dont le dépôt coïncide avec le moment de la capture des poissons (mars à mai). Or, nous avons trouvé (cf. chapitre 9), conformément aux travaux d'Avohou (1999) ; d'Agbessi (2000) et de Lalèyè *et al.* (sous presse), que la période de reproduction de cette espèce se situe entre juillet et octobre, soit en dehors de la période d'échantillonnage. De plus la taille (Lt) de première maturité observée

est de 12,2 cm pour les mâles et de 13,2 cm pour les femelles. Avohou (1999) a rapporté, pour le même milieu, 13,5 cm (sexes réunis). Ces chiffres sont relativement proches et correspondent à l'intervalle de longueur pour lequel on observe déjà deux à trois cycles de croissance en moyenne chez les individus échantillonnés. L'observation d'un spécimen arborant une marque triple dès le premier cycle de croissance lors de notre étude et la prédominance des stades de maturité I et II en avril-mai chez cette espèce (cf. chapitre 9) constituent des éléments permettant d'écarter définitivement la reproduction des hypothèses explicatives plausibles de la formation des marques de croissance. Les mécanismes endogènes de croissance ne sont évidemment pas à écarter.

A- *Schilbe intermedius*

La totalité des spécimens étudiés présente des épines pourvues d'une zone de croissance lente marginale. Un raisonnement du même type que chez *S. schall* peut donc être appliqué à cette espèce. En effet, la reproduction de *S. intermedius* est associée à un phénomène de crue. Or l'échantillonnage des poissons étudiés s'est déroulé durant la période d'étiage. Il faut cependant noter que la « première seconde marque de croissance » apparaît chez un individu de 13,3 cm Lt. Cette taille dépasse la taille (Lt) de première maturité trouvée chez l'espèce, soit, 8,4 cm chez les mâles et 9,7 cm chez les femelles. Ce qui suppose que un *S. intermedius* de 13,3 cm serait déjà dans sa 2^{ème}, voire 3^{ème} année. Cette constatation pourrait ainsi nous amener à considérer un cycle de croissance unique. Or, nous avons observé (cf. chapitre 9) la prédominance des stades de maturité I et II durant la période d'avril-mai au cours de laquelle les poissons ont été échantillonnés. L'hypothèse de l'intervention de la reproduction dans les ralentissements de croissance observés peut ainsi être mise entre parenthèses.

La formation des marques de croissance chez *S. intermedius* serait plus probablement corrélée à la baisse du niveau des eaux (diminution de la quantité d'oxygène dissous et des ressources alimentaires) et/ou à l'intervention de mécanismes endogènes de croissance.

C- *Clarias ebriensis*

La faible proportion d'épines pourvues de marques de croissance internes ou périphériques accroît le degré d'incertitude associé aux hypothèses proposées. Ainsi, selon Raemakers (1999), les ralentissements de croissance semblent plus occasionnels que périodiques puisque :

- tous les individus ne sont pas pourvus de marques, et

- il n'apparaît pas de relation logique entre le nombre de marques observées et la longueur totale des poissons.

L'influence de la température et surtout de la faible concentration en oxygène dissous est plus volontiers écartée de l'ensemble des hypothèses proposées en raison du caractère résistant de *C. ebriensis*. Cela est dû à la présence de l'organe suprabranchial lui permettant de respirer l'air atmosphérique, et donc de maintenir ses fonctions métaboliques de base. Cette propriété lui assurerait de la sorte une croissance ininterrompue dans des conditions où les autres espèces de poissons oxyphiles vivent « au ralenti », voir succombent.

La reproduction, événement périodique, est mise entre parenthèses également.

Ainsi, on peut supposer le déterminisme de phénomènes migratoires, de variations de la disponibilité des ressources du milieu, de conditions de faible qualité de l'eau (NH₃, H₂S) ou encore l'influence de maladies diverses.

D- *Clarias gariepinus*

Nous avons pu lire des marques de croissance sur les pièces osseuses provenant de matériel collecté en 2000 chez *C. gariepinus*. L'hypothèse d'une croissance continue chez *Clarias gariepinus* dans la vallée de l'Ouémé émise par Raemakers (1999) se trouve désormais nuancée. Des marques de croissance périphériques ont été observées chez l'espèce en mai 2000. L'inscription de la marque chez *C. gariepinus* se fait annuellement conformément au développement fait plus haut sur les facteurs biotiques du milieu. Les variations de la disponibilité des ressources du milieu sont sans doute à l'origine des ralentissements de croissance chez l'espèce à Agonlin Lowé.

8.3.5- Rétrocalcul et courbe de croissance préliminaire chez les espèces

Les valeurs des longueurs rétrocalculées sont présentées dans les tableaux 8.4 à 8.6 respectivement pour *S. schall*, *S. intermedius* et *C. gariepinus*. Les courbes préliminaires de croissance sont illustrées aux figures 8.10 et 8.11 chez *S. schall* et *S. intermedius* pour lesquels nous avons eu des observations suffisantes.

Les marques de croissances considérées correspondent aux marques simples bouclant chaque cycle de croissance. Si nos interprétations sont correctes, les marques de croissance successives (1 à 6) peuvent correspondre à l'âge du poisson exprimé en année.

Tableau : 8.4 : Longueur (Lt cm) rétro calculées chez *Synodontis schall* du delta de l'Ouémé

Synodontis schall

Nombre de marques à la capture	Nombre de poissons	Lt moyenne à la capture $\pm s$ (cm)	Lt (cm) rétrocalculées aux marques de croissance successives					
			I	II	III	IV	V	VI
0	1	5,9						
1	7	9,6 \pm 0,9	9,5					
2	8	12,9 \pm 1,8	7,6	12,4				
3	5	16,7 \pm 2,1	7	10,8	16,6			
4	5	17,5 \pm 2,1	7,9	11,4	14,6	19,1		
5	2	19,6 \pm 1,2	8,6	11,1	15,8	18,2	19,4	
6	1	29,5	8,2	13,4	18,4	22,7	27,7	29,2
Total	29							
Nombre de poissons utilisés pour le rétrocalcul			28	21	13	8	3	1
Lt moyenne rétrocalculée (cm)			8,1 \pm 1,3	11,7 \pm 2,1	15,8 \pm 2,5	19,4 \pm 3,1	22,2 \pm 4,8	29,2
Accroissements moyens de la longueur entre deux marques (cm)			8,1	3,5	4,1	3,5	2,8	(6,9)

Tableau : 8.5 : Longueur (Lt cm) rétro calculées chez *Schilbe intermedius* du delta de l'Ouémé

Schilbe intermedius

Nombre de marques à la capture	Nombre de poissons	Lt moyenne à la capture $\pm s$ (cm)	Lt (cm) rétrocalculées aux marques de croissance successives		
			I	II	III
0	1	9			
1	17	12,4 \pm 1,7	12,5		
2	5	14,2 \pm 2,4	11,4	14,1	
3	4	17,2 \pm 5,1	10,2	12,5	16,9
Total	27				
Nombre de poissons utilisés pour le rétrocalcul			26	9	4
Lt moyenne rétrocalculée (cm)			11,9 \pm 1,8	13,4 \pm 2,9	16,9 \pm 5,0
Accroissements moyens de la longueur entre deux marques (cm)			11,9	1,4	3,4

Tableau : 8.6 : Longueur (Lt cm) rétro calculées chez *Clarias gariepinus* du delta de l'Ouémé

Nombre de marques à la capture	Nombre de poissons	Lt (cm) moyenne à la capture	Lt (cm) rétrocalculée aux marques de croissance successives	
			1	2
0	2		--	--
1	11	36,5 \pm 5,0	26,3	
2	2	44,0 \pm 2,1	27,9	35,9
Total	15			
Nombre de poissons utilisés pour le rétrocalcul			13	2
Lt moyenne rétrocalculée (cm)			27,1 \pm 1,1	35,9
Accroissement moyen de la longueur entre deux marques (cm)			27,1	5,8

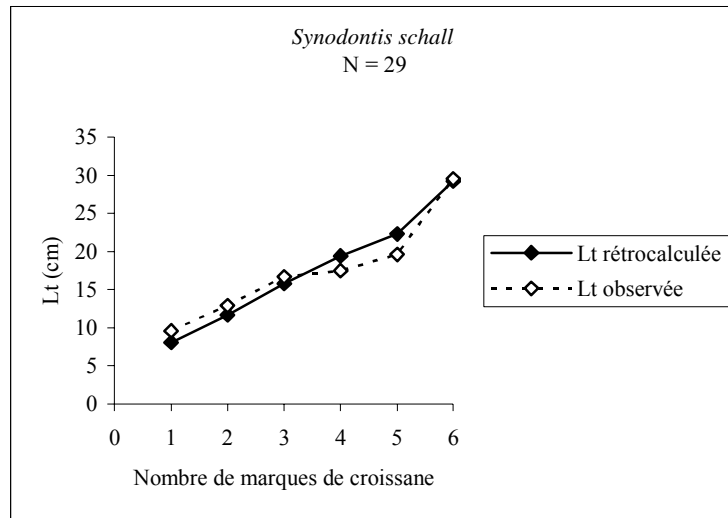


Figure 8.10 : Courbe préliminaire de croissance linéaire des *Synodontis schall* capturés à Agonlin Lowé.

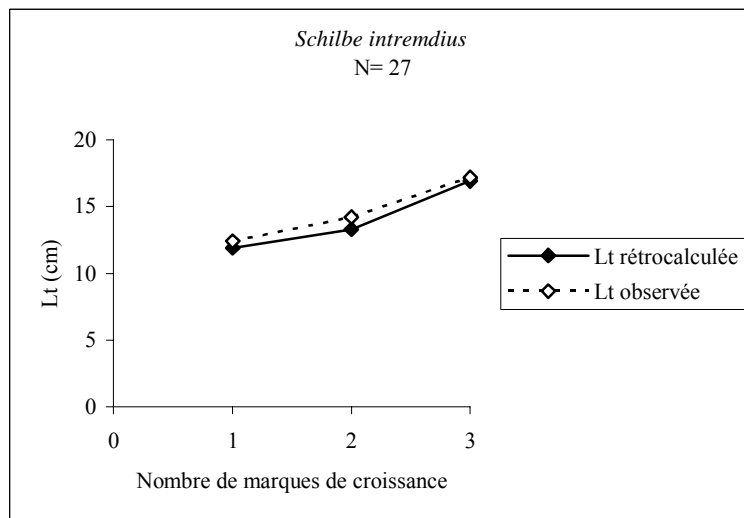


Figure 8.11 : Courbe préliminaire de croissance linéaire des *Schilbe intermedius* capturés à Agonlin lowé

8.3.6- Apport de l'étude des fréquences de distributions des longueurs

Les structures mensuelles par tailles (âges) sont présentées dans cette partie. Elles constituent une base de comparaison aux résultats fournis par l'étude squelettochronologique. Pour raison d'insuffisance de données, les deux années ont été regroupées pour *C. gariepinus*.

8.3.6.1- Chez *Clarias gariepinus*

Il ressort de l'analyse des fréquences des tailles chez *C. gariepinus* (Figs 8.12 a et b) que la cohorte des jeunes 0^+ de l'année fait son apparition au mois d'août et présente une taille modale de 4 cm (Lt). Au même moment que les jeunes 0^+ , on trouve un groupe bien apparent de poissons de 26 à 38 cm que nous avons interprétés comme les sujets 1^+ dans leur 2^{ème} année de croissance. Ce 2^{ème} groupe de poissons correspond probablement aux géniteurs qui ont donné naissance aux 0^+ .

Au mois de septembre, la taille modale des 0^+ est de 8-12 cm Lt. Elle passe entre 15 et 17 cm en octobre. En novembre, la structure est bimodale et on note une forte dispersion autour de la taille modale (20 à 32 cm). C'est le résultat probable d'une très grande variabilité de la croissance individuelle chez l'espèce. La structure bimodale persiste jusqu'en décembre au sein des 0^+ dont certains sujets (croissance plus rapide) semblent déjà se confondre au groupe des 1^+ . De janvier à juillet, les structures par tailles sont en général uni-modales, la taille modale en juillet se situant autour de 30 cm. A ce mois, il n'y a plus que dans le milieu des spécimens de taille supérieur ou égal à 20 cm. A partir du mois d'août de l'année suivante le cycle reprend avec de nouveaux 0^+ .

Le pic probable des poissons 1^+ qui se situe à un mode de 28 à 36 cm au mois d'août est observé au cours des mois de septembre à décembre. A partir de janvier, ils sont peu représentés dans l'échantillonnage du fait des activités de pêche et ce, jusqu'en juillet.

Dans tout l'échantillonnage, aucun pic d'individus 2^+ n'est observé chez *C. gariepinus* quoique des sujets isolés de 60 cm et plus soient rencontrés dans le milieu.

Ainsi, d'après les histogrammes de tailles, la taille moyenne - modale chez *C. gariepinus* se situerait entre 25 et 30 cm Lt à la fin de la première année de vie. Toutefois, il existe des

différences très marquées de la croissance individuelle chez l'espèce et, des individus de plus de 30 cm peuvent être rencontrés dans la population des 0⁺.

En examinant les coupes réalisées dans les épines de *Clarias gariepinus* issus d'Agonlin Lowé, nous avons obtenu 13 individus qui ont 1 marque de croissance et 2 individus qui ont 2 marques de croissance. Les longueurs totales recalculées indiquent une moyenne de taille de 27,1 cm chez les individus ayant une marque et 35,9 cm chez l'individu ayant 2 marques. Ces résultats concordent bien avec ceux trouvés par l'analyse des structures par tailles (25 à 30 cm à la fin de la première année).

8.3.6.2- Chez *Clarias ebriensis*

On observe en août 99 (Fig. 8.13), l'apparition de quelques jeunes recrues (0⁺) de 4 cm qui forment en octobre 99 un groupe de 10 cm. En décembre 99, la taille modale est de 13 cm. Elle passe entre 16-17 cm en mai 2000. En août 99, au même moment que les 0⁺, on observe un deuxième pic de taille modale 16-17 cm constitué sans doute de sujets 1⁺ qu'on observe encore en octobre, novembre et décembre 99 avec une taille modale de 20 cm Lt en décembre 99. A partir de janvier 2000, ce groupe semble disparaître du milieu probablement du fait des activités de pêche, mais on peut encore observer un petit nombre en avril 2000 de tailles autour de 30 cm. En septembre 2000, on observe trois cohortes de tailles modales respectives 4 cm, 14-15 cm et 24 cm que l'on peut interpréter comme des 0⁺, 1⁺ et 2⁺.

On peut retenir à partir des observations qu'au bout d'un an, la taille modale chez *C. ebriensis* se situerait autour de 14 - 15 cm Lt.

Le peu de résultat obtenu par l'examen des coupes réalisées dans les épines de *C. ebriensis*, ne nous permet pas de faire des comparaisons aisées. Toutefois, l'observation de deux marques de croissance (dont une périphérique) chez un individu de 11,3 cm Lt permet de faire le rapprochement avec les sujets 1⁺ de 14 à 15 cm ci-dessus indiqués. Un individu de 9,7 cm a aussi montré deux marques dont une périphérique que nous interprétons comme un individu d'âge 1⁺⁺/2. Le rétrocalcul n'a pas été possible du fait du nombre insuffisant d'observations présentant de marques de croissance. Néanmoins, les observations semblent proches des résultats d'analyse des structures par tailles.

8.3.6.3- Chez *Schilbe intermedius*

Les histogrammes d'août 99 laisse apparaître deux pics de tailles (Fig. 8.14). Si ceux-ci correspondent effectivement aux groupes d'âge 0^+ (8 cm) et 1^+ (12-13 cm), la taille modale au bout d'un an d'existence serait 10-11 cm, après l'analyse des histogrammes. About de deux ans ($1^{++}/2$), cette taille équivaldrait à 13 cm Lt. A presque trois ans (3^+) elle serait entre 16 et 20 cm.

L'examen des coupes d'épines de nageoires chez *S. intermedius* confirme les observations faites sur les histogrammes des tailles. A 18 cm Lt, les coupes observées ont toutes montré 3 marques de croissance. Mais une épine de nageoire d'un individu de 9,9 cm présentait aussi 3 marques. Comme pour les Clariidae, nous pensons que la différence serait due à une différence de croissance inter-individuelle. Le peu de données disponibles ne permet pas d'y faire la lumière.

8.3.6.4- Chez *Schilbe mystus*

On observe sur les histogrammes de novembre 00 trois groupe de tailles, soit 5 cm, 11 cm et 16 cm (Fig. 8. 15). Ces tailles modales correspondraient respectivement à des groupes d'âge 0^+ , 1^+ et 2^+ . Il est difficile de tirer une conclusion claire de ces résultats peu reluisants du fait de l'échantillonnage insuffisant. Aucune coupe d'épines de nageoires n'a été réalisée chez l'espèce.

8.3.6.5- Chez *Synodontis schall*

La cohorte des jeunes 0^+ de l'année apparaît en août 99 (Fig. 8.16) avec une taille modale de 4,5 cm. L'absence sur ce graphique d'autres groupes de poissons plus âgés inquiète et serait due à un sous-échantillonnage de la population en ce mois, laissant de côté les adultes. A partir de décembre 99, on observe dans la population des jeunes poissons de taille modale 8 cm qui se maintient jusqu'en juillet 00. On pourrait penser à une progression modale des 0^+ obtenus en août 99 qui deviennent des $0^{++}/1$. En mars 00 et 01, un groupe de poissons de taille modale 12 cm a été observé qui correspondraient aux sujets 2^+ . Les sujets 3^+ seraient apparus dans l'échantillonnage au mois de novembre 99 et 00 avec une taille modale de 15-16 cm. En octobre 99, on observe un groupe avec une taille modale de 18 cm qui sont probablement des

sujets 4⁺, tandis qu'en septembre 99, deux groupes de poissons ont été observés : un premier à une taille modale de 20 cm (probablement des sujets 5⁺) et un deuxième à une taille modale de 32-33 cm (probablement des 6⁺).

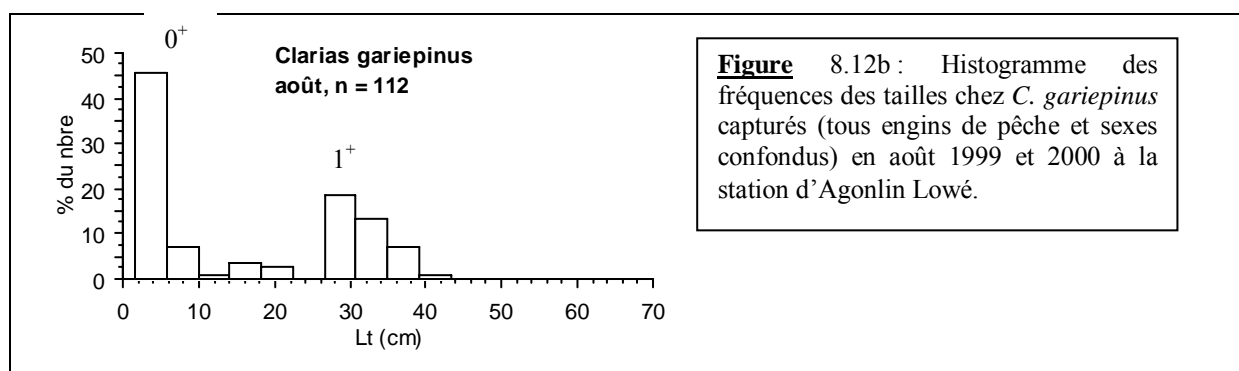
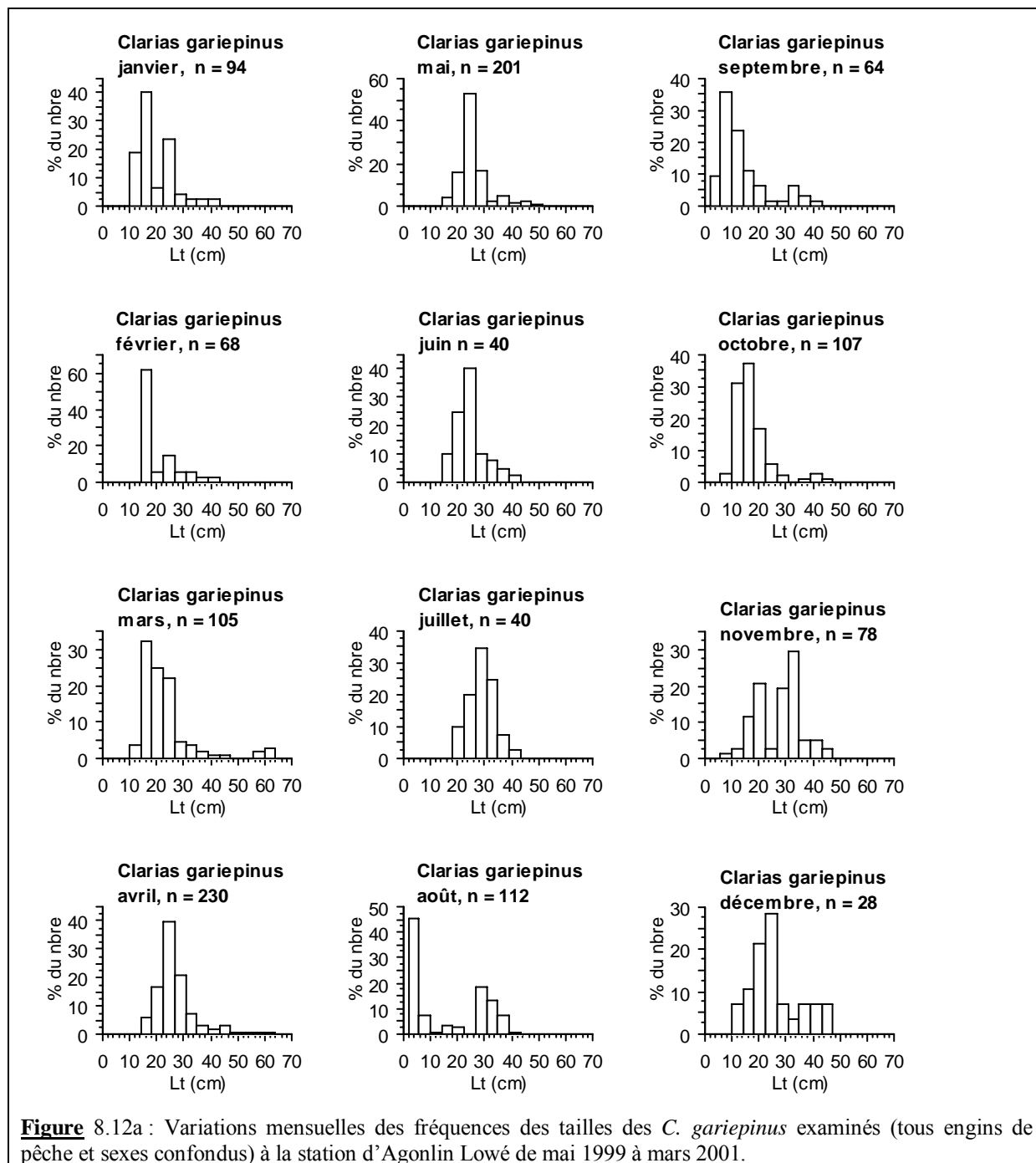
Sur la base de ces histogrammes, on pourrait émettre l'hypothèse selon laquelle la taille modale à la fin de la première année de vie (1/1⁺) équivaut à 8 cm. Les tailles modales 12 cm, 15-16 cm, 18 cm, 20 cm et 25 cm, correspondraient à des âges 2⁺, 3⁺, 4⁺, 5⁺ et 6⁺.

L'examen des résultats sur les coupes de nageoires semble concorder avec ceux obtenus par l'analyse des structures par tailles, malgré les biais d'échantillonnage. Mais, il convient d'être extrêmement prudent dans l'utilisation de ces résultats. Il est nécessaire de réaliser des coupes d'épines de nageoire chez l'espèce sur un cycle complet de 12 mois.

8.3.6.6- Chez *Synodontis nigrita*

La cohorte de jeunes 0⁺ (Fig. 8.17) fait son apparition en septembre 99 avec une classe modale de 6-7 cm. En juillet 00 la taille modale passe à 9-10 cm. Un deuxième groupe de poissons (probablement des sujets d'âge 2⁺ ou 3⁺) est observé également en septembre 99 avec une taille modale de 16 cm. L'analyse des histogrammes de taille chez *S. schall* situe vers 10 cm la taille moyenne modale à la fin de la première année d'existence.

Aucune coupe de nageoires n'a été réalisée chez l'espèce.



Clarias ebriensis

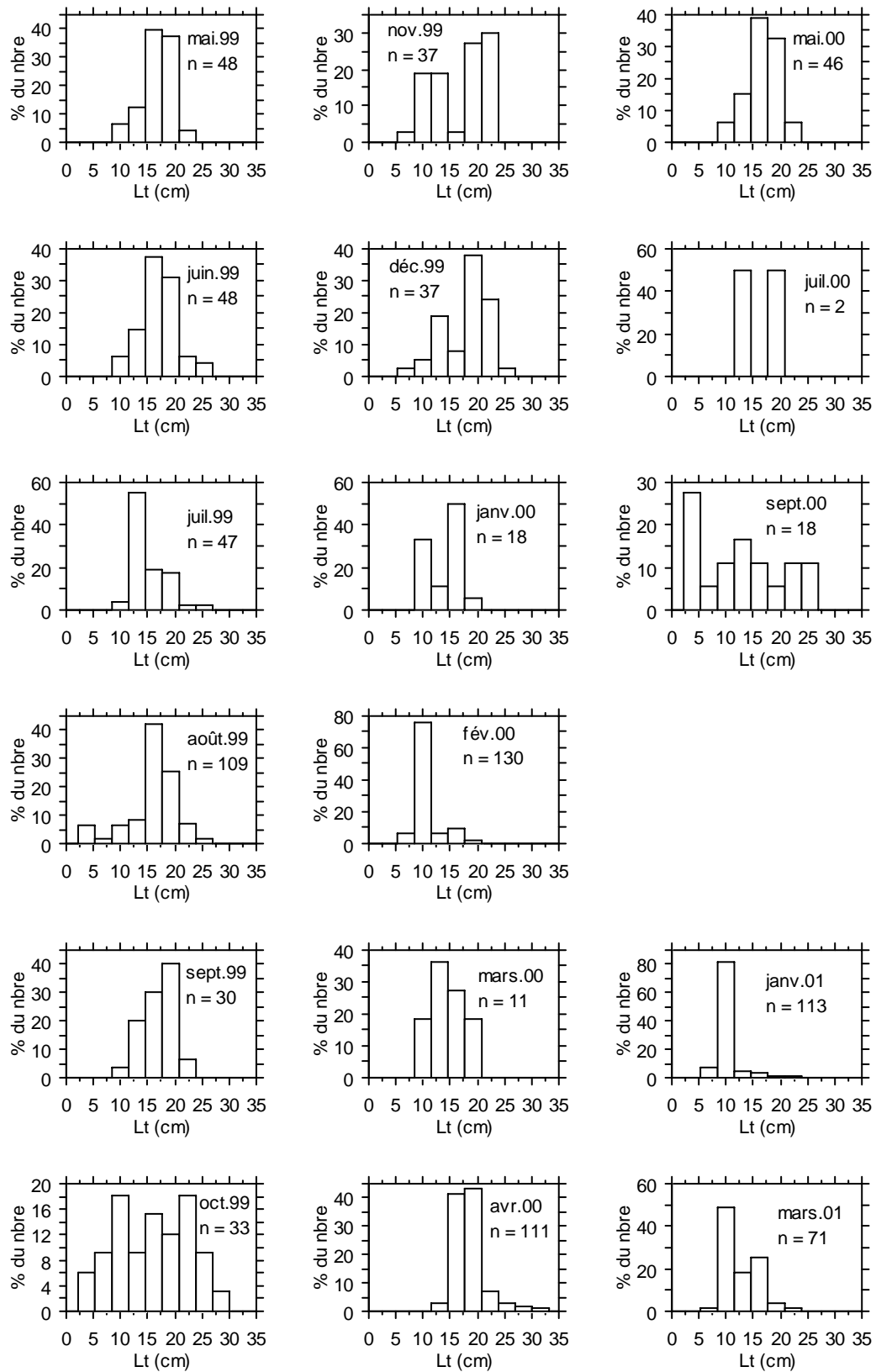


Figure 8.13 : Variations mensuelles de des histogrammes des fréquences de tailles des spécimens de *C. ebriensis* examinés (tous engins de pêche et sexes confondus) à la station d'Agonlin Lowé de mai 1999 à mars 2001.

Schilbe intermedius

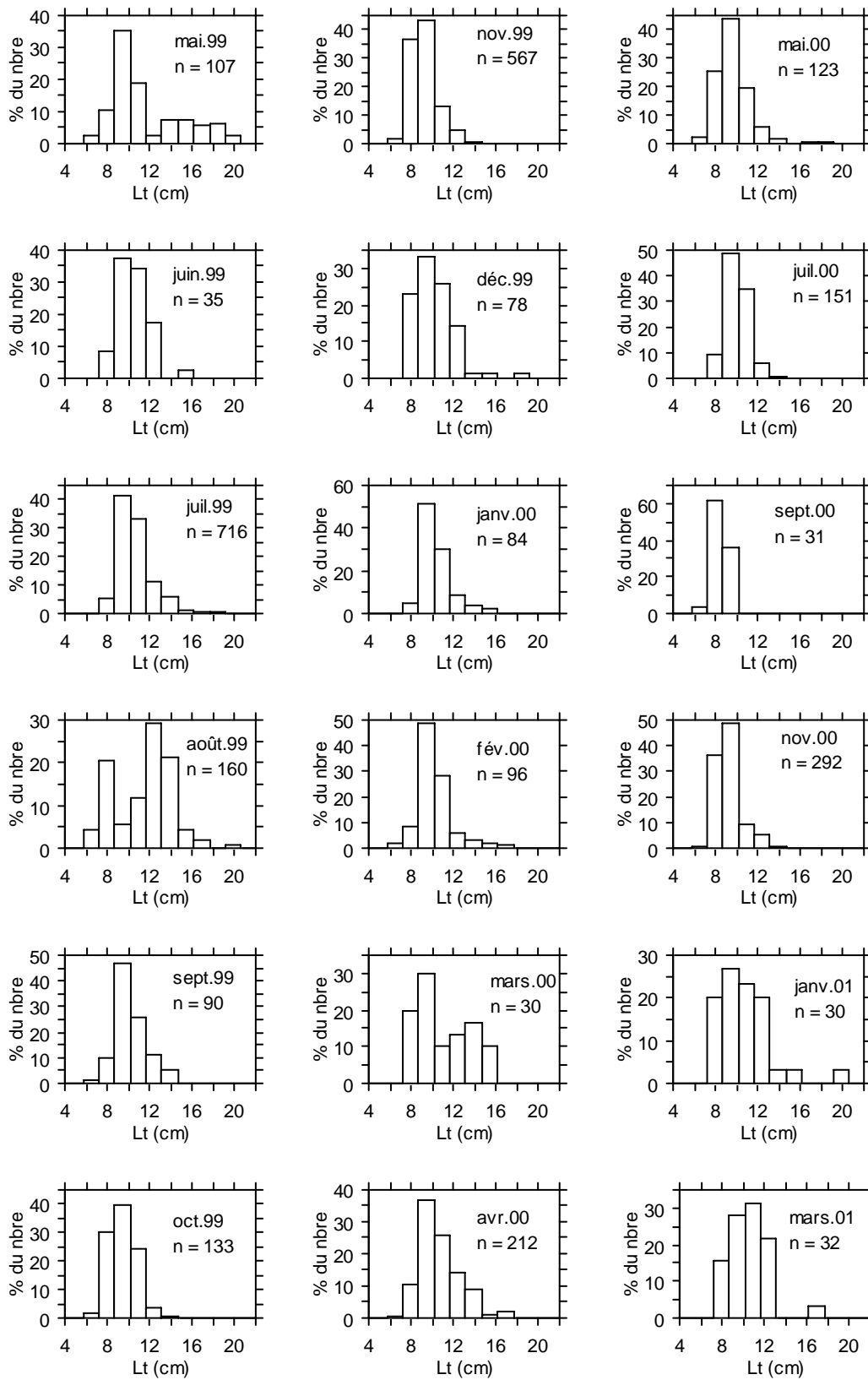


Figure 8.14 : Variations mensuelles de des histogrammes des fréquences de tailles des spécimens de *Schilbe intermedius* examinés (tous engins de pêche et sexes confondus) à la station d'Agonlin Lowé de mai 1999 à mars 2001.

Schilbe mystus

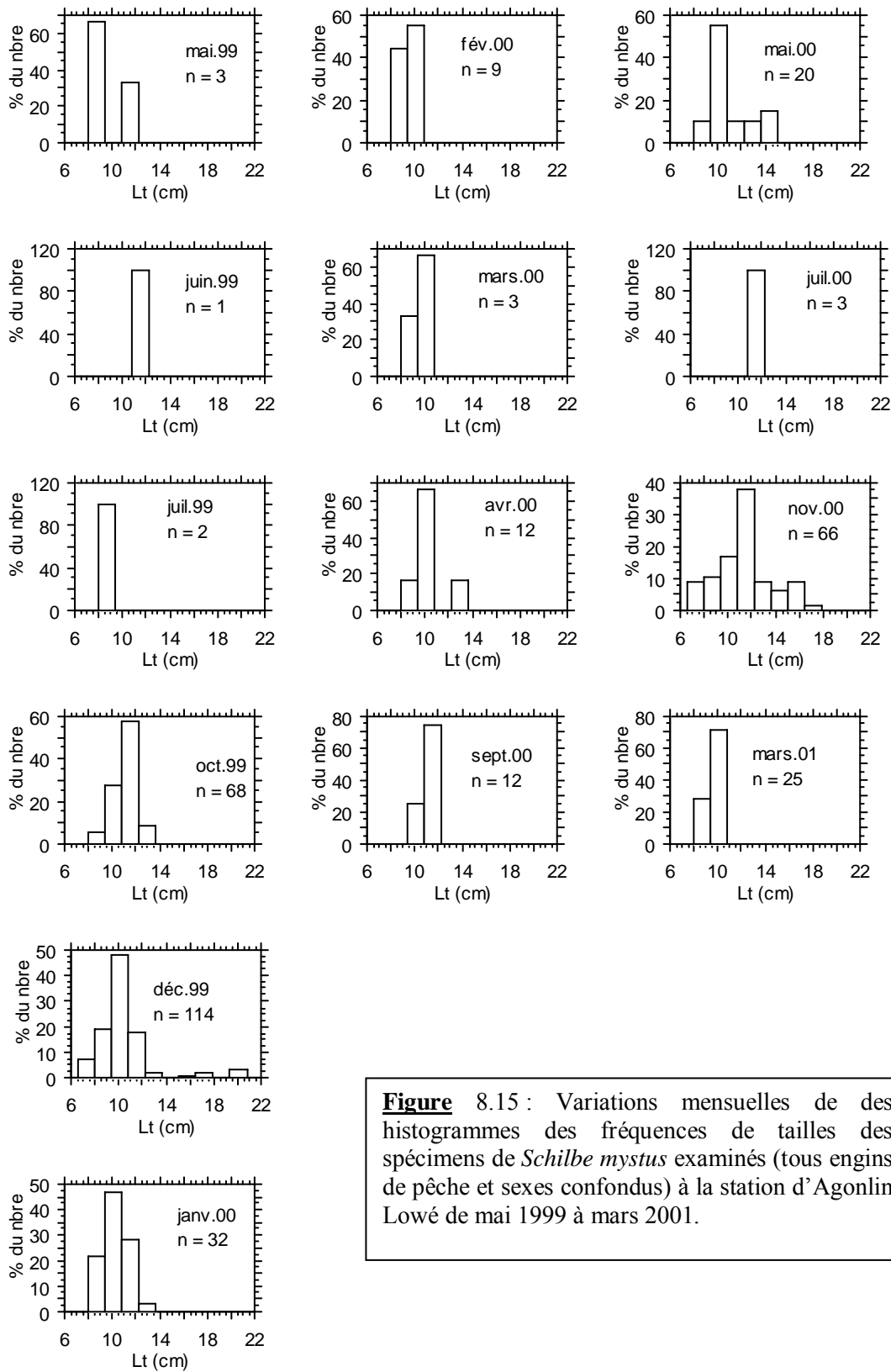


Figure 8.15 : Variations mensuelles de des histogrammes des fréquences de tailles des spécimens de *Schilbe mystus* examinés (tous engins de pêche et sexes confondus) à la station d'Agonlin Lowé de mai 1999 à mars 2001.

Synodontis schall

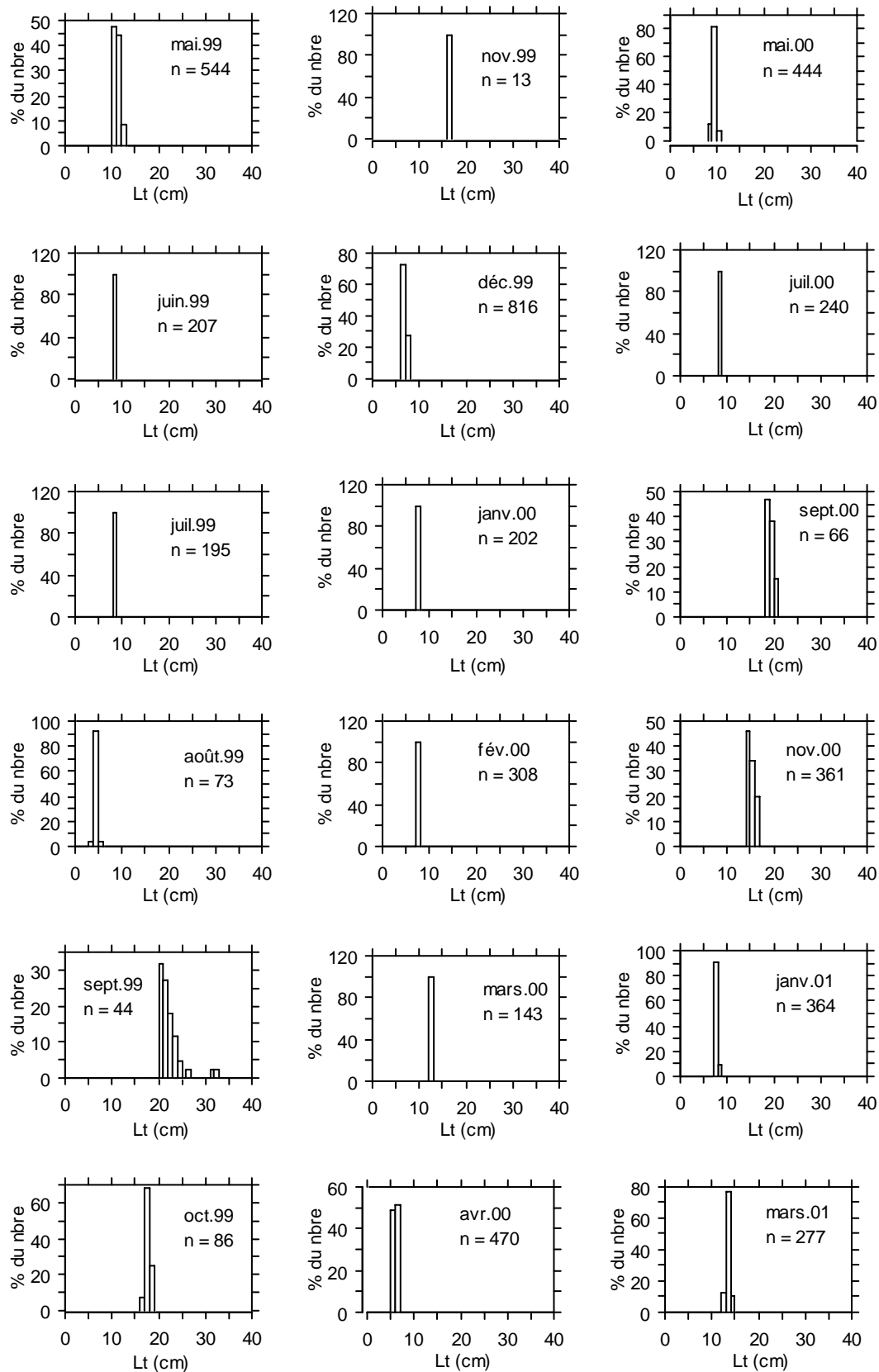


Figure 8.16 : Variations mensuelles de des histogrammes des fréquences de tailles des spécimens de *Synodontis schall* examinés (tous engins de pêche et sexes confondus) à la station d'Agonlin Lowé de mai 1999 à mars 2001.

Synodontis nigrita

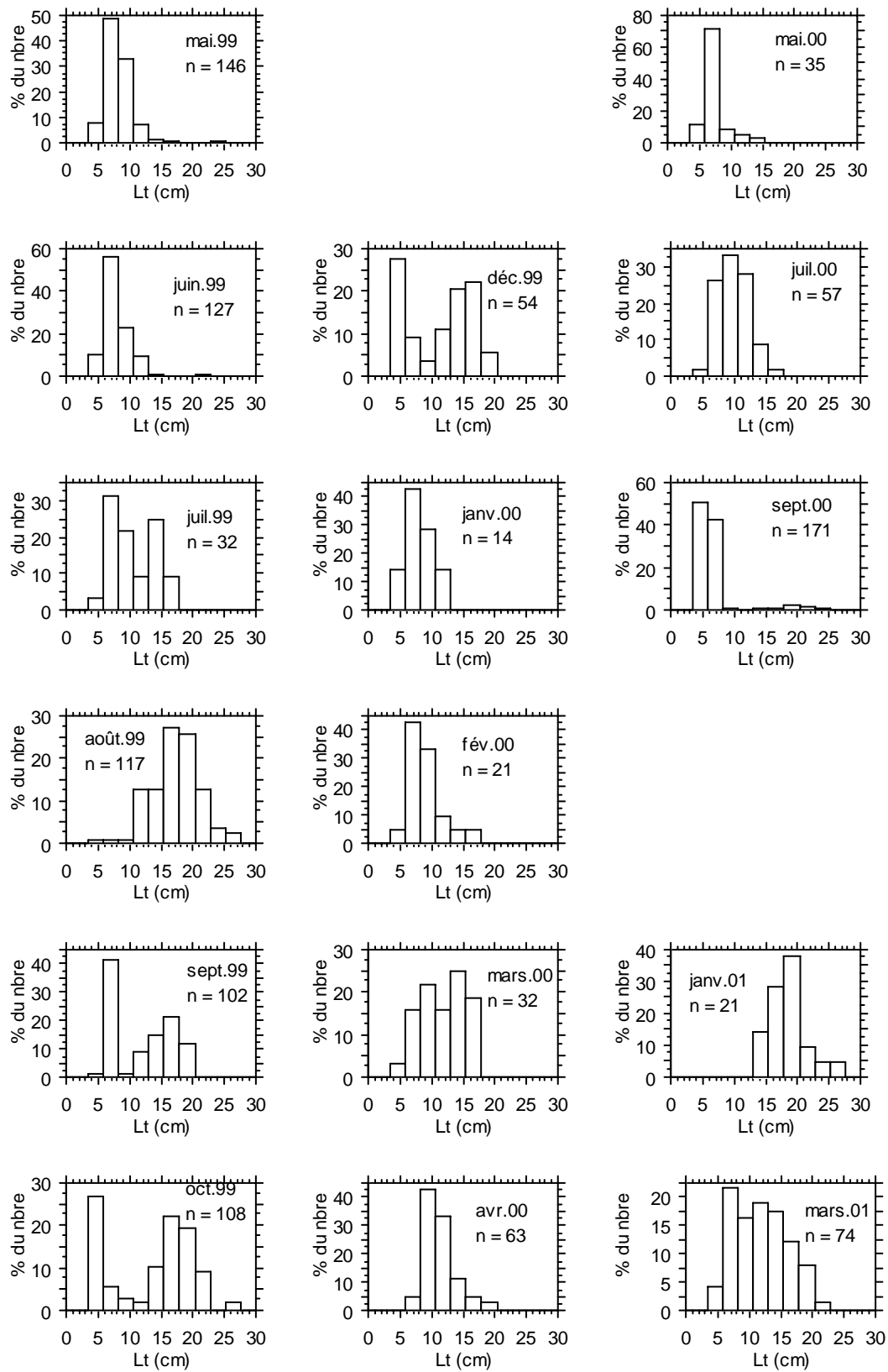


Figure 8.17 : Variations mensuelles de des histogrammes des fréquences de tailles des spécimens de *Synodontis nigrita* examinés (tous engins de pêche et sexes confondus) à la station d'Agonlin Lowé de mai 1999 à mars 2001.

8.4- Conclusion

Les résultats obtenus justifient bien les hypothèses de reproduction probable évoquées, plus loin au chapitre 9, chez les espèces étudiées à partir des mois de juillet-août au cours desquels des sujets d'âge 0⁺ apparaissent dans les populations.

Cette concordance de l'analyse des structures par taille avec les résultats issus des coupes d'épines de nageoires confirme que la méthode de Petersen est tout à fait applicable aux espèces étudiées et, si les conditions d'échantillonnage sont bien respectées, peut amener à déterminer avec précision l'âge des poissons.

L'analyse des variables du milieu et des caractéristiques biologiques des espèces situe la période d'inscription des lignes de ralentissements et/ou d'arrêts de croissance aux alentours du mois juillet. La diminution du niveau de l'eau dans le fleuve à l'étiage (février - mars - avril), le confinement des poissons dans un petit volume d'eau et la rareté des ressources alimentaires sont les facteurs responsables de la marque d'arrêts de croissance.

L'étude expérimentale réalisée à la station d'aquaculture de Tihange établit clairement que les *Clarias* mis à jeun ou placés à basse température subissent un fort ralentissement de leur croissance en longueur qui se marque sur les épines des nageoires par une bande d'accumulation étroite délimitée par deux lignes de colorant oxytétracycline (OTC). Mais à cause de la diffusion du produit dans la structure osseuse, il n'a pas été possible d'identifier des lignes d'arrêt ou de ralentissement de croissance aussi nets que chez les poissons sauvages. L'analyse des croissances journalières montre que l'effet du refroidissement est moins favorable que la mise à jeun à la mise en place effective d'une bande de croissance lente durant la phase ultérieure, puisque la vitesse de croissance du poisson aussitôt après s'en trouve affectée.

La reprise du nourrissage est plus directe et favorable à la mise en place rapide d'une ligne d'arrêt après une période de disette plus ou moins longue.