

***Rythmes saisonniers de la croissance  
chez quelques Téléostéens  
de Guyane française***

François J. MEUNIER (1) (2), Ricardo ROJAS-BELTRAN (3),  
Thierry BOUJARD (4), Frédérique LECOMTE (2)

RÉSUMÉ

Des études squeletto-chronologiques de diverses espèces de Guyane française, *Arius couma*, *A. proops*, et *A. parkeri* (Siluriformes, Ariidae), *Leporinus friderici* (Characiformes, Anostomidae) et *Myleus rhomboidalis* (Characiformes, Serrasalminidae), permettent de proposer quelques hypothèses sur les modalités de leur croissance dans le milieu naturel, notamment dans le fleuve Sinnamary. Toutes semblent présenter, chaque année, deux phases de croissance active séparées par des périodes de ralentissement correspondant respectivement aux saisons humides et aux saisons sèches. C'est très probablement la disponibilité en nourriture, abondante en saison des pluies, qui règle les performances de croissance. À partir de l'hypothèse de deux cycles de croissance annuels, des courbes de croissance sont proposées pour chaque espèce.

MOTS CLÉS : Siluriformes — Characiformes — Ariidae — Anostomidae — Serrasalminidae — Croissance — Squelettochronologie — Guyane française — Sinnamary.

ABSTRACT

SEASONAL GROWTH RHYTHMS IN SOME TELEOSTS OF FRENCH GUIANA

*Skeletochronological studies of various species living in French Guiana, Arius couma, A. proops, and A. parkeri (Siluriformes, Ariidae), Leporinus friderici (Characiformes, Anostomidae) and Myleus rhomboidalis (Characiformes, Serrasalminidae), bring new hypotheses about the modalities of their growth in the field. They all seem to show, every year, two fast growth periods alternating with two slow growth periods that correspond respectively to rainy and dry seasons. It is possibly the amount of food, abundant during the rainy season, that regulates growth performance. Starting from the hypothesis of two growth cycles per year, growth curves are proposed for each species.*

KEYWORDS : Siluriformes — Characiformes — Ariidae — Anostomidae — Serrasalminidae — Growth — Skeletochronology — French Guiana — Sinnamary.

(1) Laboratoire d'Ichtyologie générale et appliquée, Muséum national d'histoire naturelle, 43, rue Cuvier, 75231 Paris cedex 05, France.

(2) URA CNRS 1137, Laboratoire d'Anatomie comparée, université Paris VII - Denis Diderot, 2, place Jussieu, 75251 Paris cedex 05, France.

(3) Institut de Limnologie, Inra, 75, avenue de Corzent, 74203 Thonon-les-bains cedex, France.

(4) Station d'Hydrobiologie, Inra, BP3, 64310 Saint-Pée-sur-Nivelle, France.

## INTRODUCTION

Les poissons osseux des régions tempérées ont une croissance rythmique de type circannuel se traduisant, chez la plupart des espèces, par des marques de croissance sur divers éléments squelettiques (écailles comprises) et/ou sur les otolithes (MEUNIER, 1988; CASTANET *et al.*, 1992, 1993). En secteur géographique tempéré, la croissance saisonnière est synchronisée par la température et la photopériode pour les poissons d'eau douce (CASTANET *et al.*, 1977; BOURLIERE, 1980), paramètres qui montrent des variations saisonnières faibles en milieu tropical. Pour ce dernier, en revanche, les facteurs importants contrôlant les cycles de croissance seraient des alternances de saisons sèches et humides (LOWE-McCONNELL, 1964, 1987; BLAKE et BLAKE, 1978; WARBURTON, 1978; ROBBEN et THYS VAN DEN AUDENAERDE, 1984).

Parmi les Téléostéens dulçaquicoles ou eurhyhalins de Guyane française, plusieurs espèces ont retenu l'attention des ichtyologistes pour leur valeur potentielle en tant qu'espèces nouvelles pour l'aquaculture (BOUJARD *et al.*, 1988). Diverses études écologiques et biologiques ont alors été entreprises (BOUJARD et ROJAS-BELTRAN, 1988a; LE BAIL *et al.*, 1989; ROJAS-BELTRAN, 1989; BOUJARD *et al.*, 1990 a,b; *inter alia*); la croissance des espèces suivantes a également été décrite: *Arius proops* et *A. couma* (Ariidae, Siluriformes), *Leporinus friderici* (Anostomidae, Characiformes) et *Myleus rhomboidalis* (Serrasalminae, Characiformes) (LECOMTE *et al.*, 1985, 1986, 1989; LECOMTE, 1990; MEUNIER *et al.*, 1985; BOUJARD *et al.*, 1991; LECOMTE *et al.*, 1993).

Les prélèvements réguliers effectués sur la Sinnamary, dans le cadre des études d'impact préliminaires à l'installation du barrage à Petit-Saut, ont permis d'obtenir des échantillonnages conséquents autorisant des études de la croissance des animaux dans leur milieu. Quelques données comparatives ont été acquises grâce à des captures complémentaires effectuées sur d'autres fleuves, Kourou et Approuague notamment (fig. 1).

L'analyse démographique d'une population, dans le cas d'un faible effectif, repose sur l'estimation individuelle de l'âge. Cette estimation est en général réalisée grâce à l'interprétation des marques de croissance observées sur des pièces minéralisées (sclérochronologie) (MEUNIER, 1988; CASTANET *et al.*, 1992, 1993). Elle suppose, d'une part, que la pièce minéralisée choisie pour l'estimation de l'âge se comporte comme un enregistreur des variations de sa croissance au cours du temps et, d'autre part, que les rythmes d'apparition des marques de croissance soient connus. Deux étapes préliminaires sont donc nécessaires à toute étude de sclérochronologie; il

s'agit 1. du choix de la pièce calcifiée, 2. de l'identification et de la validation du rythme de croissance (MEUNIER, 1988; CASTANET *et al.*, 1992). Après avoir développé successivement ces deux points, nous tenterons dans cet article de montrer, à travers essentiellement l'exemple de *L. friderici*, espèce la mieux étudiée localement et qui a fait l'objet de tests d'élevage (BOUJARD *et al.*, 1988, 1991), qu'un rythme saisonnier de croissance existe, et que le facteur synchroniseur de ce rythme est d'ordre trophique ou, tout au moins, relayé par les variations saisonnières de ressources alimentaires. Nous compléterons cet ensemble par quelques résultats concernant la croissance de ces poissons dans la Sinnamary.

La grande majorité des résultats présentés ci-après ont été publiés dans diverses revues. Nous nous proposons donc de faire le point des faits essentiels et des hypothèses auxquelles ils conduisent en y ajoutant quelques résultats inédits. Le plan choisi sera celui d'une synthèse plutôt que celui d'un travail original.

## ESTIMATION DE L'AGE

Les pièces calcifiées les plus généralement utilisées pour l'estimation de l'âge sont les écailles, les otolithes, et divers éléments du squelette (MEUNIER, 1988; PANFILI, 1992; LOUBENS et PANFILI, 1992). Les Ariidae sont dépourvus d'écailles. Celles de *M. rhomboidalis* sont de petite taille et souvent sujettes à des phénomènes de régénération comme celles de *L. friderici* qui sont, par ailleurs, de lecture difficile. Les écailles n'ont donc pas été retenues dans le cadre des études de la croissance de ces espèces. Les otolithes, de très petite taille chez *M. rhomboidalis* (seule espèce où ils avaient été prélevés systématiquement) furent aussi rapidement écartés car ils nécessitaient des techniques de préparation longues (enrobage, tronçonnage puis polissage). Les otolithes des trois Ariidae présentent des marques de croissance assez faciles à lire soit en observation *in toto*, soit sur tranches; mais n'ayant pas été prélevés régulièrement sur l'ensemble des échantillons, leur valeur squeletto-chronologique restait très partielle (LECOMTE, 1990). L'attention s'est donc portée sur des pièces squelettiques osseuses par ailleurs beaucoup plus faciles à préparer pour les cinq espèces étudiées. Les rayons épineux des nageoires pectorales et dorsale des Siluriformes étant réputés donner de bons résultats chez beaucoup d'espèces (voir notamment MEUNIER, 1988; LECOMTE 1990), ce choix a été fait, tout d'abord, pour les Ariidae (fig. 2a, b, 3). N'ayant trouvé aucune indication d'utilisation de pièces osseuses pour les Characiformes, les oper-

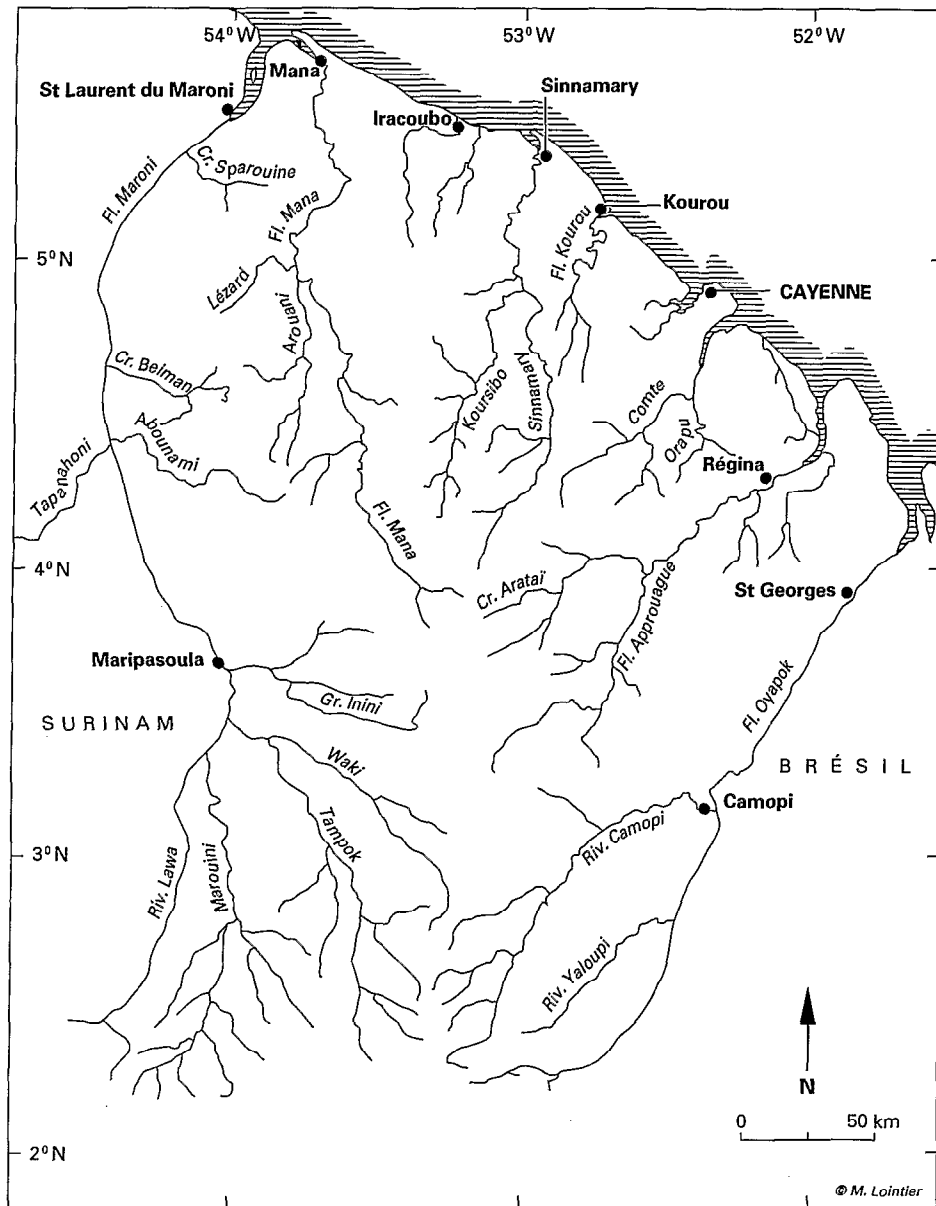


FIG. 1. — Carte de la Guyane française et localisation de ses principaux fleuves.  
Map of French Guiana and its main rivers.

culaires furent sélectionnés après une première série de recherches (fig. 2c, d, 4, 5) ainsi que le premier rayon épineux des nageoires dorsales (fig. 2 in MEUNIER *et al.*, 1985).

Les rayons épineux des Siluriformes, conservés à sec, sont tronçonnés près de leur base d'articulation sans inclusion préalable (fig. 2a). Des tranches de 150

à 200  $\mu\text{m}$  d'épaisseur sont ensuite observées à sec en lumière transmise ou en lumière réfléchie sur fond noir. Pour *L. friderici*, le premier rayon de la nageoire dorsale a été coupé au microtome à congélation après décalcification préalable à l'acide nitrique, puis les coupes furent colorées à l'hématoxyline d'Ehrlich et observées au microscope en lumière

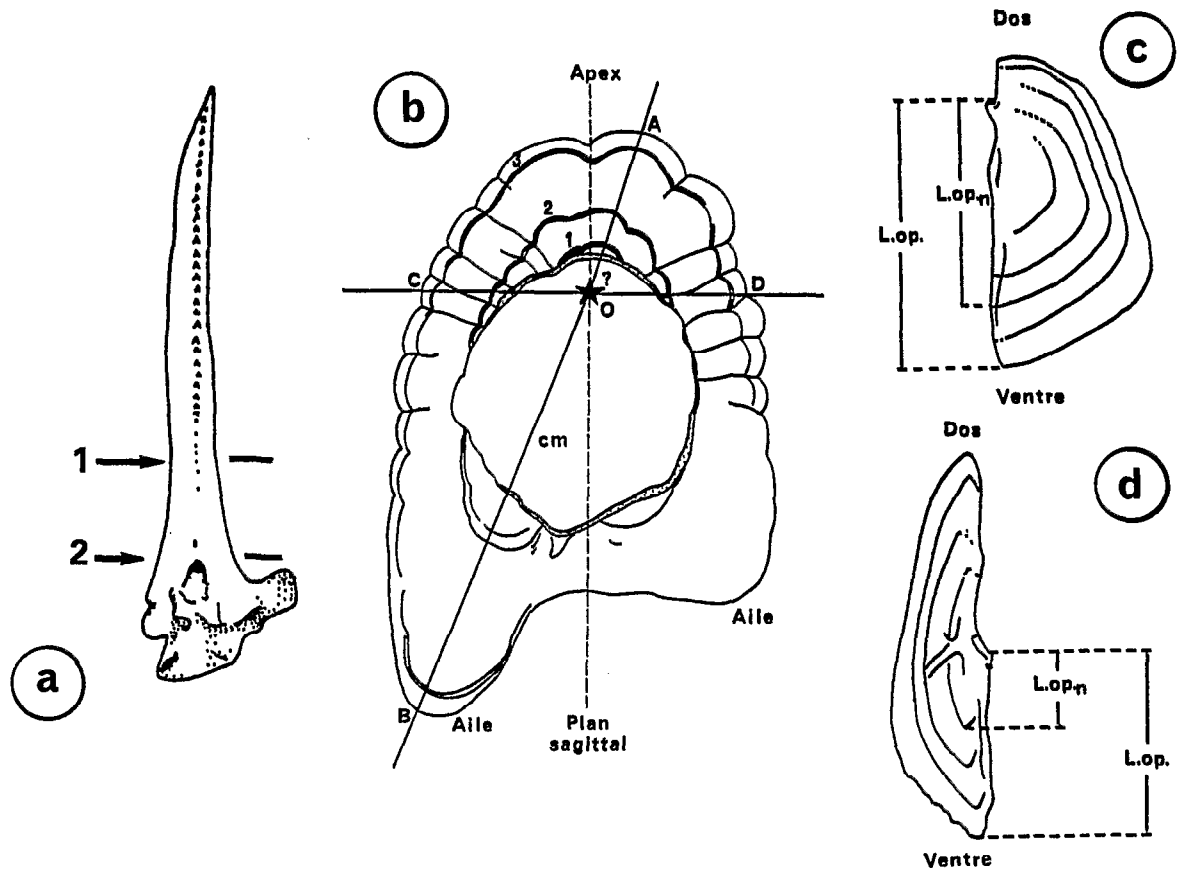


Fig. 2. — Schémas montrant la localisation des marques de croissance chez les diverses espèces étudiées. a. Niveaux de coupes sur le rayon épineux pectoral (vue postérieure) des Ariidae; b. Coupe transversale d'un rayon pectoral montrant l'emplacement des diverses mesures testées pour faire des rétrocalculs (OA = accroissement radiaire apical; OB = accroissement radiaire latéral maximum; CD = accroissement diamétral; cm = cavité médullaire). La résorption fait disparaître l'initium (\*?) du rayon pratiquement dans tous les cas; le point d'origine de la mesure devient alors très difficile à situer rendant le rétrocalcul impossible. c et d. Operculaires gauches respectifs de *Leporinus friderici* (vue externe) et de *Myleus rhomboidalis* (vue interne) (L.op. = longueur totale de la fossette articulaire au bord ventral de l'operculaire; L.op.<sub>n</sub> = longueur de la fossette articulaire au n<sup>e</sup> annulus). (D'après LECOMTE, 1990).

Localisation of the growth marks in the various studied species. a. Level of the sections on pectoral spiny ray (posterior view) in Ariidae; b. Transverse section in a pectoral spiny ray showing the measurements that have been tested for back calculation (OA = apical radial increment; OB = maximal lateral radial increment; CD = diameter increment; cm = medullar cavity). The resorption has destroyed the initium (\*?) of the ray in practically all the cases; the origin of the measurement is then very difficult to situate and backcalculation is impossible. c et d. Respective left operculars from *Leporinus friderici* (external view) and from *Myleus rhomboidalis* (internal view) (L.op. = total length from the articular cavity to the ventral margin of the opercular; L.op.<sub>n</sub> = length from the articular cavity to the n<sup>th</sup> annulus). (After LECOMTE, 1990).

transmise. Chez *M. rhomboidalis*, les coupes de rayons des nageoires pectorales se révélèrent peu utilisables à cause d'un manque de contraste entre les différentes structures et furent vite écartées.

Les operculaires des deux Characiformes, conservés à sec après nettoyage, sont observés *in toto* en lumière réfléchiée sur fond noir (fig. 2c, d). Dans cer-

tains cas, pour améliorer le contraste, l'operculaire est plongé dans l'alcool glycérolé au moment de l'observation.

Au total, pour ces études de croissance dans le milieu naturel, plus de 860 poissons ont été utilisés : 70 *A. couma*, 282 *A. proops*, 72 *A. parkeri*, 213 *L. friderici*, 230 *M. rhomboidalis*. La plus grande partie

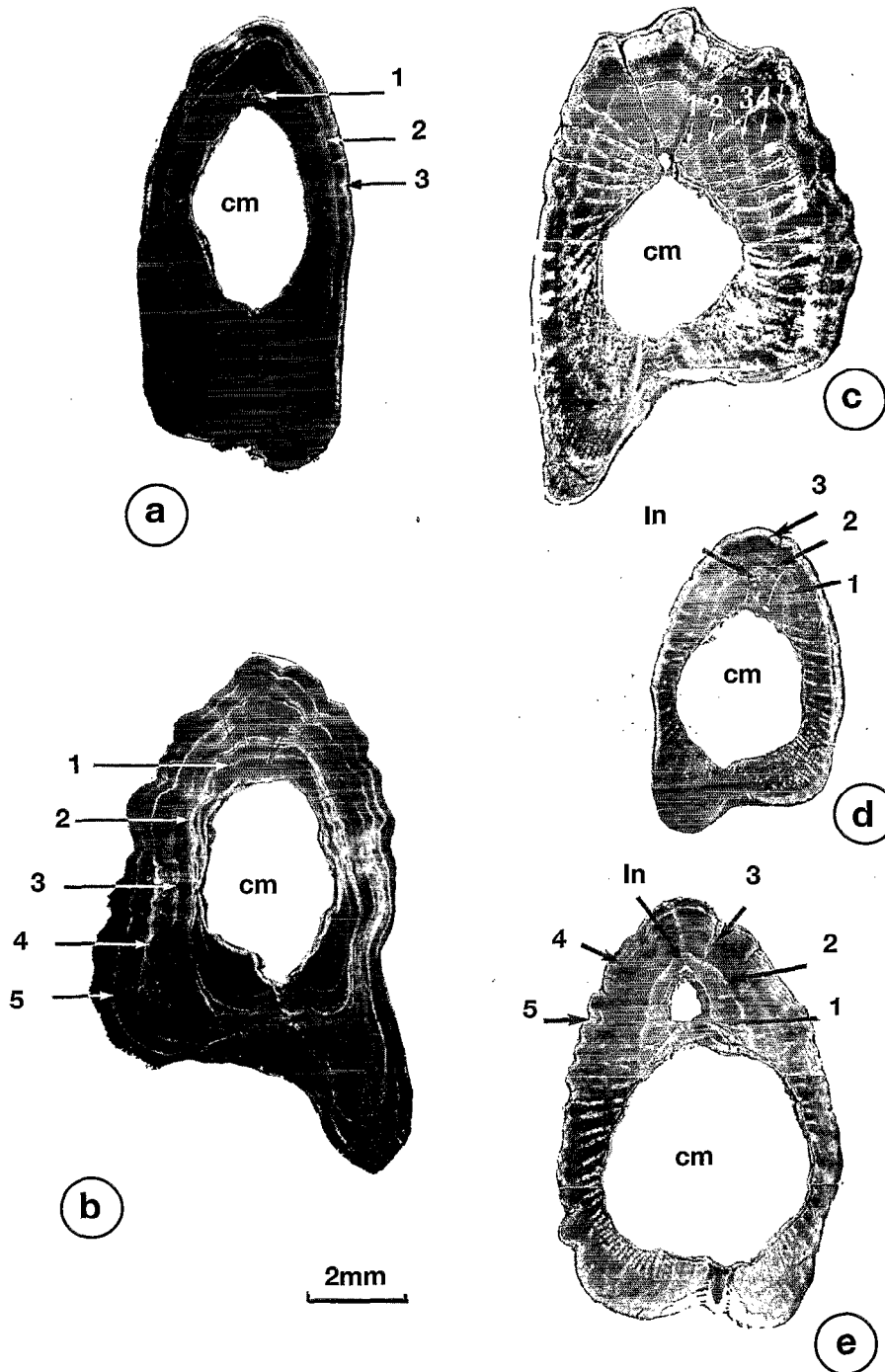


FIG. 3. — Ariidae. Coupes transversales d'épines pectorales, observées en lumière transmise. *Arius parkeri* : a. mâle de 76 cm avec 3 annuli (coupe au niveau 1); b. mâle de 79 cm avec 5 annuli (niveau 2); *Arius couma* : c. femelle de 58 cm avec 6 annuli (niveau 2); *Arius proops* : d. mâle de 53 cm avec 3 annuli et la ligne de naissance (niveau 1); e. femelle de 69 cm avec 7 annuli (niveau 1), le premier ayant été complètement résorbé. On notera, dans tous les cas, le grand développement de la cavité médullaire (cm) et la présence d'une ligne de naissance (Ln) sur la figure d. (D'après LECOMTE *et al.*, 1985; LECOMTE *et al.*, 1989; LECOMTE, 1990).  
*Ariidae*. Transverse sections of pectoral spiny rays, observed in transmitted light. *Arius parkeri* : a. male 76 cm long with 3 annuli (section at level 1); b. male 79 cm long with 5 annuli (level 2); *Arius couma* : c. female 58 cm long with 6 annuli (level 2); *Arius proops* : d. male 53 cm long with 3 annuli and the birth line (level 1); e. female 69 cm long with 7 annuli (level 1), the first being totally resorbed. In all cases the medullary cavity (cm) is very large and the birth line (Ln) can be seen on figure d.  
 (After LECOMTE *et al.*, 1985; LECOMTE *et al.*, 1989; LECOMTE, 1990).

des échantillonnages des cinq espèces a été effectuée, sur l'ensemble des fleuves, à l'aide de filets en 1982-83. Des échantillonnages complémentaires ont été menés de mars à mai 1986 pour *A. proops*, de mars 1984 à juillet 1985 et d'avril 1987 à mars 1988 pour *L. friderici* et d'août 1986 à août 1987 pour *M. rhomboidalis*.

Sur les coupes d'épines d'*Arius* (fig. 3), comme sur les operculaires de *L. friderici* (fig. 4) et de *M. rhomboidalis* (fig. 5), les marques de croissance sont de deux types : des « couches opaques » ou zones, très larges et sombres en lumière transmise, et des « couches translucides » (ou *annuli*) étroites et claires dans les mêmes conditions d'observation (voir BAGLINIÈRE *et al.*, 1992, pour la terminologie). Les premières correspondent à une période d'ostéogenèse active (vitesse de croissance élevée) et les secondes traduisent un ralentissement de la croissance ou même un arrêt de l'ostéogenèse (CASTANET *et al.*, 1977; MEUNIER, 1988; *inter alia*). Pour les coupes des rayons de *L. friderici*, colorées à l'hématoxyline, les zones de croissance active sont séparées par un groupe de 2 à 4 lignes hématoxylinophiles, relativement serrées, qui sont des lignes d'arrêt de croissance (ou L.A.C.) (CASTANET *et al.*, 1977). Chaque groupe de L.A.C. correspond à une période de ralentissement de l'ostéogenèse, avec plusieurs arrêts séparant de très courtes périodes de reprise de la synthèse osseuse. Quelle que soit la pièce osseuse prélevée sur un même animal, le nombre de ralentissements de croissance (ou d'*annuli*) est identique pour les espèces étudiées (LECOMTE, 1990).

#### VALIDATION DU RYTHME D'APPARITION DES MARQUES DE CROISSANCE

La validation du rythme d'apparition des marques de croissance chez les poissons peut se faire de trois façons (CASTANET *et al.*, 1992, 1993; PANFILI, 1992) : 1. validation directe par marquage vital avec fluorochromes d'individus vivant dans leur milieu naturel, puis recapture ; 2. validation semi-directe par capture régulière d'animaux dans leur milieu naturel et mesure de l'emplacement de la dernière marque de croissance (L.A.C. ou *annulus*) par rapport au bord de la pièce calcifiée ; 3. validation indirecte par comparaison de différentes méthodes d'estimation de l'âge. Cette étude comparative ne permet pas de réaliser de validation au sens strict du terme, et on lui préfère généralement l'une des deux premières méthodes.

La validation semi-directe est la méthode qui a été retenue pour les poissons de Guyane française. En effet, la probabilité de recapture d'animaux marqués

dans le milieu naturel guyanais, d'accès difficile, est beaucoup trop faible à l'heure actuelle même en utilisant des méthodes de marquage vital en masse comme cela a été fait récemment pour l'anguille dans le Rhin (MEUNIER, 1995).

Des prélèvements réguliers dans le milieu naturel, de périodicité mensuelle par exemple, permettent de suivre la nature des tissus osseux déposés tout au long de l'année. La valeur de la distance marginale entre la dernière marque de croissance (*annulus*) et le bord de la pièce osseuse est un moyen de savoir à quelle période du cycle de croissance se situe l'animal. Si ce paramètre est nul, au moment du sacrifice l'animal était en période de repos ou d'arrêt de croissance ; s'il est proche de la valeur de l'intervalle de croissance précédent, il caractérise la fin probable de la saison de croissance active. Située entre ces deux extrêmes, la valeur de cette distance marginale donne une indication sur la durée relative probable de la période de croissance active.

L'évolution, au cours de l'année, de la position du dernier *annulus* par rapport au bord de la pièce squelettique sur les poissons guyanais étudiés nous amène à l'hypothèse de deux phases de croissance ralentie, indépendamment de l'espèce et de la pièce étudiée. En effet, la proportion d'*annuli* en bordure de pièce osseuse est très élevée chez les poissons capturés en février-mars et en août-septembre (fig. 6). Pour ceux sacrifiés à une autre période de l'année, le tissu osseux périphérique témoigne, au contraire, d'une croissance active. Ainsi chez ces différentes espèces, la présence de deux *annuli* et de deux zones par an permet de proposer un rythme de croissance quasi semestriel.

Les deux périodes annuelles de formation des *annuli* correspondent selon toute évidence aux deux périodes d'étiage de l'année (fig. 6a). Dans le cas de *Leporinus* (fig. 6c) les trois mois d'été manquent ; mais en juin, les *annuli* sont plus éloignés du bord des pièces osseuses qu'ils ne le sont en novembre-décembre. Donc on peut conclure qu'il y a eu formation, entre ces deux dates, d'un *annulus* d'été. En Guyane française, les variations saisonnières du niveau de l'eau des rivières, qui sont directement corrélées à la pluviométrie au régime particulier (BOYÉ *et al.*, 1979), synchroniseraient donc le rythme de croissance des Téléostéens étudiés (voir titre suivant).

En ostéochronologie, l'interprétation des résultats repose sur l'hypothèse que la croissance osseuse suit un rythme endogène synchronisé par un facteur externe comme l'alternance des saisons (CASTANET *et al.*, 1992, 1993). Le suivi mensuel de la place du dernier ralentissement ou arrêt de croissance sur les pièces osseuses d'animaux capturés dans leur milieu naturel a permis une validation semi-directe de ce

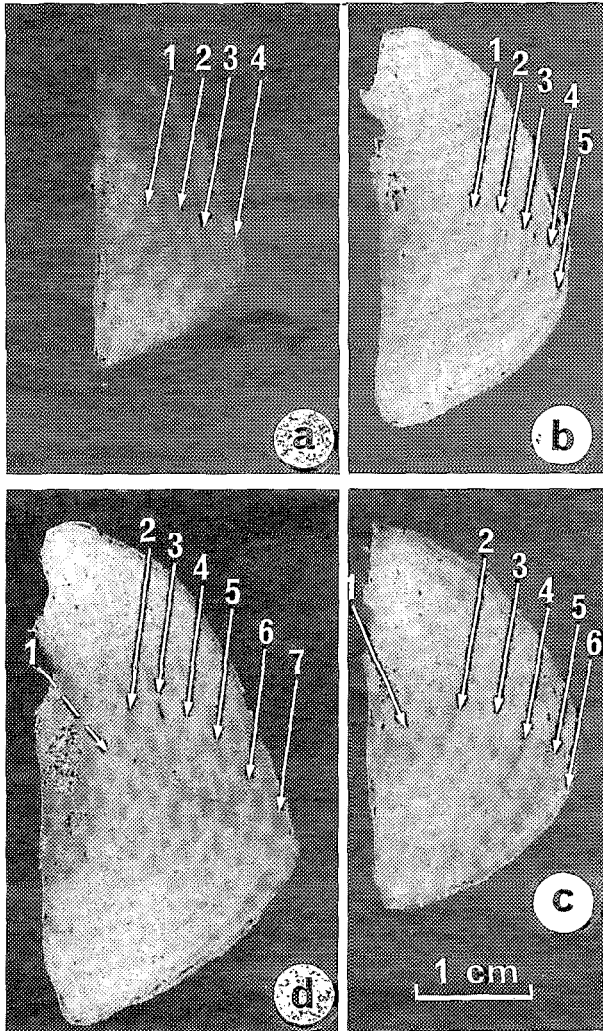


FIG. 4. — *Leporinus friderici*. Operculaires gauches de spécimens capturés dans la Sinnamary et observés en lumière réfléchie sur fond noir. Les chiffres localisent les annuli. a. spécimen de 21 cm avec 4 annuli, âgé de 2 ans; b. mâle de 27,5 cm avec 5 annuli, âgé de 2,5 ans; c. mâle de 28 cm avec 6 annuli, âgé de 3 ans; d. mâle de 34 cm avec 6 annuli visibles, le 7<sup>e</sup> (flèche en pointillé), le plus ancien, étant localisé par extrapolation; cet animal a 3,5 ans. (D'après BOUJARD *et al.*, 1991).  
*Leporinus friderici*. Left operculars of specimens caught in River Sinnamary and observed in reflected light on a black ground. The numbers point the annuli. a. a 21 cm long specimen with 4 annuli, 2 years old; b. male 27,5 cm long with 5 annuli, 2,5 years old; c. male 28 cm long with 6 annuli, 3 years old; d. a 34 cm long male with 6 visible annuli, the 7<sup>th</sup> (dotted arrow), being older is extrapolated; this fish was 3,5 years old.  
 (After BOUJARD *et al.*, 1991).

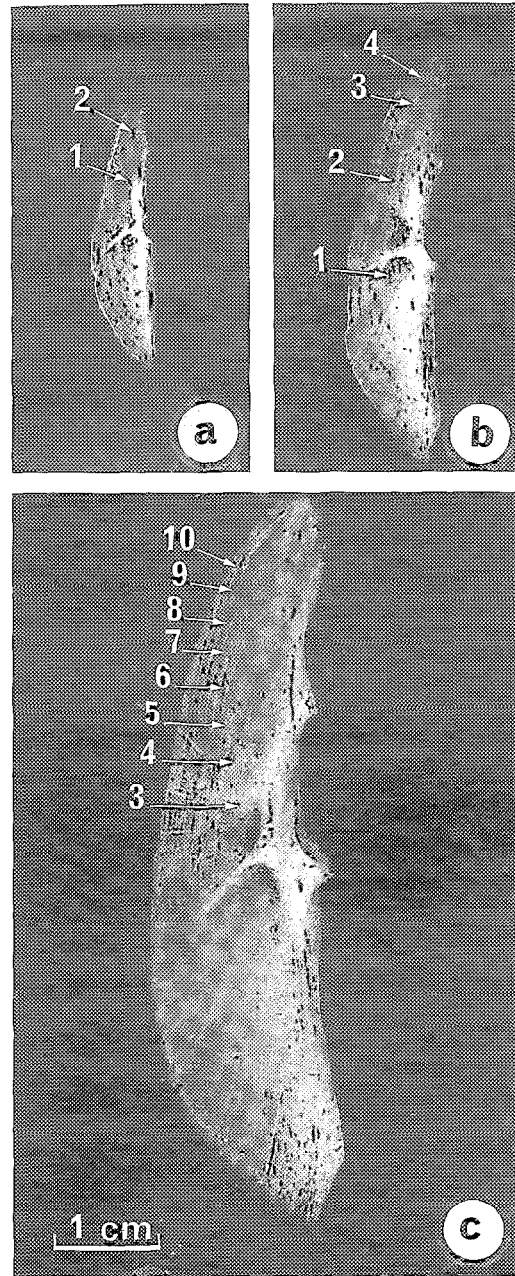


FIG. 5. — *Myleus rhomboidalis*. Operculaires gauches de spécimens capturés dans la Sinnamary et observés en lumière réfléchie sur fond noir. Les chiffres localisent les annuli. a. mâle de 12 cm avec 2 annuli donc âgé d'un an; b. mâle de 20 cm avec 4 annuli, âgé de 2 ans; c. femelle de 37 cm avec 10 annuli, les deux premiers non visibles par suite de l'épaississement des parties les plus anciennes de l'operculaire; cet animal est âgé de plus de 5 ans. (D'après LECOMTE *et al.*, 1993).  
*Myleus rhomboidalis*. Left operculars of specimens caught in River Sinnamary and observed in reflected light on a black ground. The numbers point the annuli. a. a 12 cm long male with 2 annuli, one year old; b. a 20 cm long male with 4 annuli, 2 years old; c. a 37 cm long female with 10 annuli, the first two ones being not visible because of the thickening of the earlier parts of the opercular; this fish was more than 5 years old.  
 (After LECOMTE *et al.*, 1993).

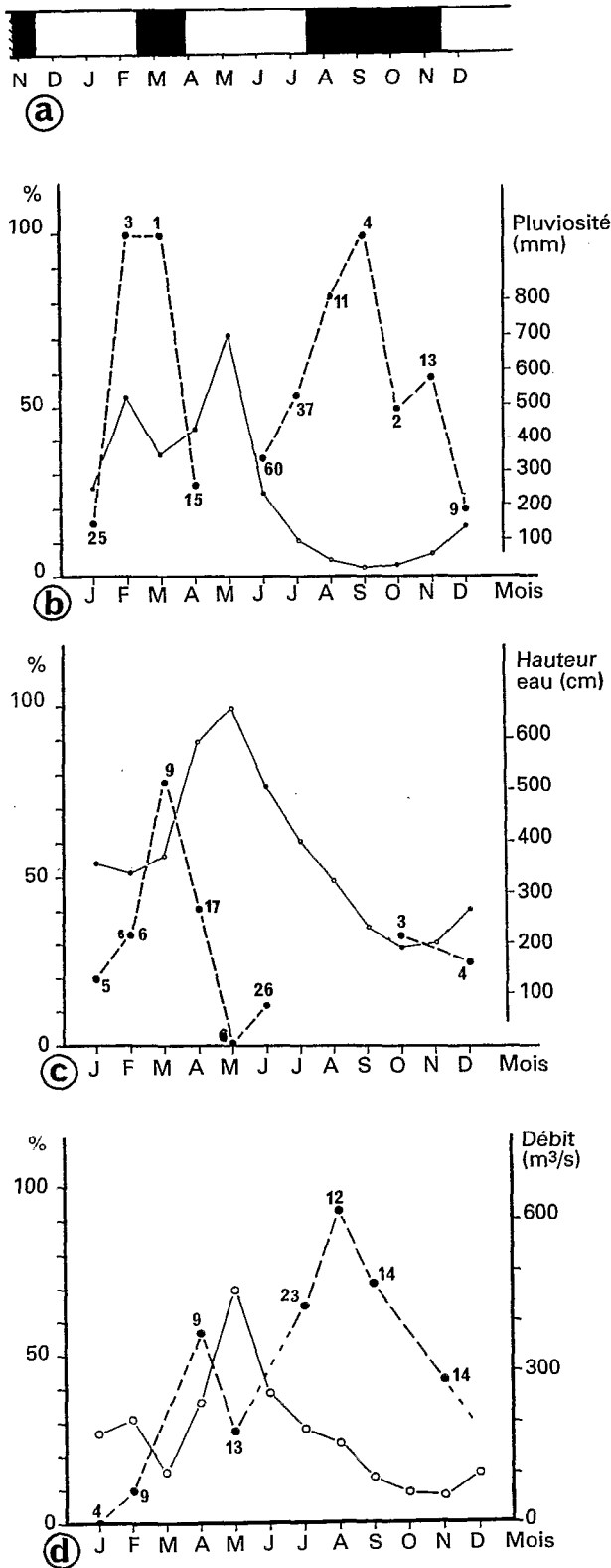


FIG. 6. — a. Succession et durée des saisons humides (en noir) et sèches (en blanc) au cours de l'année. b, c, et d. Variation annuelle des paramètres physiques du milieu (trait plein) et du pourcentage d'animaux avec un annulus (trait en pointillé) en bordure de la pièce squelettique; les chiffres à côté de chaque point correspondent au nombre de spécimens étudiés. b. *Arius proops* (lot de 180 spécimens) et pluviosité mensuelle en mm à l'embouchure de la Sinnamary (année 1982) (d'après LECOMTE *et al.*, 1985); c. *Leporinus friderici* (lot de 76 spécimens) et hauteur d'eau en cm mesurée à Petit Saut sur la Sinnamary (année 1982) (d'après LECOMTE *et al.*, 1985); d. *Myleus rhomboidalis* (lot de 107 spécimens) et débit en m³/s à Saut Pierrette sur l'Approuague (années 1986-87) (d'après LECOMTE *et al.*, 1993). Les données disponibles pour évaluer le facteur pluviosité sont de nature différente entre les trois exemples mais elles sont parfaitement concordantes.

a. Succession and length of the wet (black) and dry (white) seasons along the year. b, c, et d. Annual variations of the physical parameters of the environment (full line) and the percentage of specimens with annuli at the margin of the skeletal pieces (dotted line). The number near each point gives the number of studied specimens. b. *Arius proops* (sample of 180 specimens) and monthly rainfall (mm) at the mouth of River Sinnamary (year 1982) (after LECOMTE *et al.*, 1985); c. *Leporinus friderici* (sample of 76 specimens) and water level (cm) measured at «Petit Saut» (River Sinnamary) (year 1982) (from LECOMTE *et al.*, 1985); d. *Myleus rhomboidalis* (sample of 107 specimens) and flow (m³/s) at «Saut Pierrette» (River Approuague) (years 1986-87) (after LECOMTE *et al.*, 1993). The available data to evaluate the rainfall factor are of different nature between the three examples but they are in agreement.



rythme pour les cinq espèces (fig. 6). Il est bien entendu qu'une validation plus directe, utilisant la technique du marquage vital, serait souhaitable. À notre connaissance, ce type de validation reste exceptionnel en milieu tropical (FOWLER, 1990), tout au moins sur une période de temps dépassant douze mois. En admettant comme suffisante la démonstration d'un rythme semestriel de croissance osseuse chez les poissons étudiés, il n'est pourtant pas absolument certain que l'apparition d'une marque de ralentissement de croissance ait lieu à chaque saison sèche, et notamment durant le « petit été de mars », cette courte période de sécheresse pouvant être décalée en avril et même occultée certaines années. Toutefois, il n'est peut-être pas nécessaire que l'amplitude du signal soit très élevée pour déclencher les processus de ralentissement de croissance lors du petit été de mars. Ainsi, *Lethrinus nebulosus*, Perciforme du lagon Néo-Calédonien, présente, sur les rayons épineux de la nageoire dorsale, des marques de croissance squelettique très nettes et synchronisées avec des variations saisonnières de la température d'une amplitude maximale de 4 °C (MEUNIER *et al.*, 1979). D'autres cas de doubles cycles annuels de croissance ont été décrits en milieu tropical pour les grands lacs africains (GARROD, 1959; OKEDI, 1969; BRUTON ALLANSON, 1974; BLAKE et BLAKE, 1978; ROBBEN et THYS VAN DEN AUDENAERDE, 1984) ou pour des espèces marines (POINSARD et TROADEC, 1966; WARBURTON, 1978). Pour toutes les espèces en question une liaison directe avec les alternances saisons sèches et saisons humides est privilégiée.

L'apparition de marques supplémentaires (i.e. « fausses marques », BAGLINIÈRE *et al.*, 1992) est aussi tout à fait possible. Ces sources d'erreur d'interprétation existent dans toute estimation de l'âge; elles limitent bien évidemment la portée des résultats. Il est prudent de conserver ces restrictions à l'esprit, lors de toute étude des rythmes et des performances de croissance chez les poissons tropicaux, en utilisant les données comme une estimation de l'âge des animaux. S'ils sont soumis à une analyse critique appropriée, les résultats obtenus restent toutefois très intéressants car ils permettent de proposer des hypothèses sur divers aspects de leur biologie et, notamment, de leur croissance. Il est alors possible d'envisager un certain nombre de travaux expérimentaux pour les confirmer.

#### RELAIS DE SYNCHRONISATION DES RYTHMES DE CROISSANCE

La température et/ou la photopériode sont les deux principaux facteurs saisonniers synchronisant la croissance chez les poissons des climats tempérés

(CASTANET *et al.*, 1977; BOURLIÈRE, 1980). Cependant, ces paramètres ne fluctuent que très peu dans les régions tropicales (POINSARD et TROADEC, 1966; BLAKE et BLAKE, 1978). Ceci amène la majorité des auteurs à penser que, dans ces régions, les rythmes saisonniers de croissance sont plutôt synchronisés par l'alternance des saisons des pluies et des saisons sèches (LOWE-McCONNELL, 1964, 1987; BLAKE et BLAKE, 1978; WARBURTON, 1978; ROBBEN et THYS VAN DEN AUDENAERDE, 1984). Nous avons vu précédemment que tel semble être le cas pour les espèces guyanaises puisque le régime des pluies est le facteur du milieu qui présente les plus fortes variations naturelles (BOYÉ *et al.*, 1979).

Pour leur action sur la croissance, ces rythmes du milieu extérieur peuvent être relayés, au niveau de l'organisme, par divers processus physiologiques comme la fonction de nutrition ou encore les sécrétions hormonales (CASTANET *et al.*, 1992). En ce qui concerne les deux Characiformes de la Sinnamary, l'étude de leur régime alimentaire a montré d'importantes différences saisonnières (BOUJARD *et al.*, 1990b). En effet, durant les saisons des pluies, *M. rhomboidalis* consomme essentiellement des graines, et *L. friderici* des graines et des invertébrés d'origine terrestre (insectes, vers de terre). Durant les saisons sèches, *M. rhomboidalis* se nourrit alors surtout de Podostémonacées (plantes poussant dans les sauts) et *L. friderici* présente des taux de réplétion stomacale très faibles, voire nuls. Donc, dans la Sinnamary la fonction de nutrition peut être un relais essentiel entre le synchroniseur saisonnier et les rythmes de croissance du squelette. Chez *Arius couma*, espèce la plus dulçaquicole des mâchoirans de Guyane (ROJAS-BELTRAN, 1989), les différences saisonnières de leur régime alimentaire sont liées à une migration vers l'embouchure du fleuve à des fins de reproduction.

GOULDING (1980) rapporte que, dans le Rio Madeira, *L. friderici* est surtout capturé durant la saison des pluies dans les forêts inondées. Des observations similaires ont été faites en Guyane française (BOUJARD et ROJAS-BELTRAN, 1988b; BOUJARD *et al.*, 1990b). GOULDING (1980) a aussi remarqué que c'est durant cette période que leurs estomacs sont pleins, tandis qu'en saison sèche ils sont vides. Cela confirme les observations réalisées par LOWE-McCONNELL (1964) sur *L. friderici*, et d'autres Characoïdes de grande taille, dans la savanne Rupununi (Guyane). Cet auteur a proposé comme hypothèse que le taux de croissance diminuait lorsque l'eau se retirait des zones inondées. Elle a aussi observé qu'à ce moment, les estomacs de beaucoup de poissons étaient vides, mais que leurs réserves de graisse étaient alors particulièrement développées, suggérant que les ressources alimentaires étaient riches et

abondantes durant la période d'inondation. Depuis 1964, ces observations ont été confirmées par plusieurs auteurs (LOWE-McCONNELL, 1979, 1987; WELCOMME, 1979; ANGERMEIER et KARR, 1983; WINEMILLER, 1987). L'hypothèse d'une division temporelle de l'environnement trophique des poissons entre les périodes d'inondation et de retrait des eaux des zones inondées est maintenant partagée par beaucoup d'auteurs.

JUNK (1985) a proposé une division plus précise. Il a observé que la croissance était particulièrement rapide durant le début des périodes d'inondation, au moment de la montée des eaux. Les poissons accumulent alors de larges réserves de graisse tandis que l'ingestion d'aliments est réduite, ou même négligeable, lorsque l'eau se retire des zones inondées en fin de saison des pluies. De plus, de courts épisodes de retrait des eaux peuvent être observés en plein milieu des saisons des pluies avec les mêmes effets sur l'ingestion d'aliments par les poissons. D'après JUNK *et al.* (1983), l'accès aux aliments est alors temporairement limité par la formation de zones anoxiques. Plus récemment, BAYLEY (1988) a montré que les performances de croissance d'alevins de diverses espèces d'Amazonie centrale dépendaient de la durée de la période d'inondation. BOUJARD *et al.*, (1991) mettent également en évidence que les performances de croissance de *L. friderici* étaient étroitement corrélées avec la durée de la période d'inondation des fleuves en Guyane.

De ces diverses données, on peut conclure que la longueur de la période d'inondation a un effet marqué sur l'accès aux ressources alimentaires et donc sur les performances de croissance. Par opposition, les épisodes de la saison sèche, durant lesquels les poissons voient la surface de leur milieu se réduire sont des périodes où l'aliment est rare. Les poissons doivent alors développer des stratégies de survie, en ne se nourrissant que d'aliments à faible valeur nutritive ou bien en ne s'alimentant plus. LOWE-McCONNELL (1964) parle alors, à juste titre, « d'hiver physiologique », période durant laquelle des ralentissements ou des arrêts de croissance prennent place.

## CROISSANCE DES POISSONS

En guise de conclusion, nous nous proposons de donner les résultats essentiels acquis sur les espèces étudiées dans le fleuve Sinnamary, accessoirement dans un ou plusieurs autres fleuves à titre de comparaison.

À partir de l'hypothèse d'un cycle de croissance « semestriel », ce qui implique de diviser par deux le nombre total d'*annuli* dénombrés pour avoir l'âge

TABLEAU I

*Leporinus friderici*. Relations (méthode de l'axe majeur réduit) liant la longueur standard (LS; mm) à la longueur (L.op.; mm) mesurée sur l'operculaire (voir fig. 2c). Il y a une très bonne corrélation entre les deux paramètres. **n** = nombre de spécimens; **r** = coefficient de corrélation; **M** = mâles; **F** = femelles; **Im** = immatures; **T** = tous sexes confondus, immatures compris

*Leporinus friderici*. Relations (reduced major axis) between standard length (LS; mm) and opercular length (L.op.; mm) (see fig. 2c). There is a close correlation between the two parameters. **n** = number of specimens; **r** = correlation factor; **M** = males; **F** = females; **Im** = immatures; **T** = males, females and immatures

	<b>n</b>	<b>relation</b>	<b>r</b>
<b>M</b>	21	LS = 11,76 L.op. + 21,36	0,90
<b>F</b>	35	LS = 12,31 L.op. + 12,22	0,95
<b>Im</b>	7	LS = 19,45 L.op. + 160,89	0,96
<b>T</b>	63	LS = 12,44 L.op. + 6,71	0,95

des animaux, il est possible de préciser les résultats observés par les techniques de rétrocalcul grâce à une très bonne corrélation entre la croissance des opercules et celle du poisson, tout au moins pour *L. friderici* (tabl. I; fig. 7) et *M. rhomboidalis* (fig. 8). En revanche, chez les Ariidae, par suite de l'érosion relativement importante qui affecte la cavité médullaire des épines pectorales (et/ou dorsale) et qui fait disparaître leur initium, des mesures précises démontrant une bonne corrélation entre la croissance du rayon épineux et la croissance du poisson ne peuvent pas être faites (fig. 2b); donc aucun rétrocalcul n'a été pratiqué chez les Arius. Par ailleurs, une modélisation de la croissance, selon la méthode de Von Bertalanffy, a été proposée chez toutes les espèces sauf pour *A. parkeri* dont, d'une part, l'effectif global était trop faible et, d'autre part, l'échantillonnage hétérogène (LECOMTE, 1990; LECOMTE *et al.*, 1993).

Une partie des résultats de croissance observée est présentée sur des graphes (fig. 9 à 11). Il y a peu de différences entre les fleuves (tabl. II; fig. 10b) (BOUJARD *et al.*, 1991). Les cinq espèces considérées montrent, dans la Sinnamary, des longévités observées relativement faibles : de 3,5 ans pour *A. proops* à 5 ans pour *M. rhomboidalis*. Les performances de croissance sont importantes lors des 12 à 24 premiers mois et baissent nettement ensuite (fig. 9 à 11). Les chiffres apparemment élevés obtenus pour la taille des trois espèces d'Ariidae à la fin de leur première année de vie libre en rivière (fig. 9) doivent être relativisés. En effet, ces animaux pondent de gros œufs,

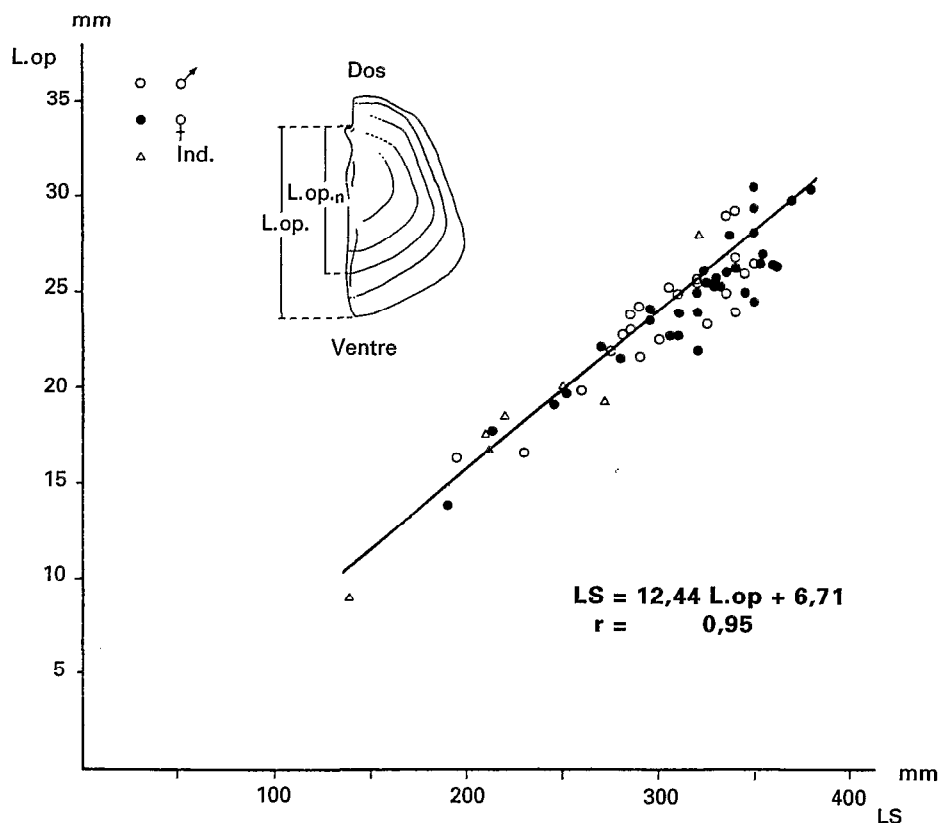


FIG. 7. — Régression linéaire (axe majeur réduit) de LS en L.op. chez *L. friderici* (à partir d'un ensemble de 38 spécimens ne posant pas de problème de lecture des marques de croissance). La valeur du coefficient de corrélation  $r$  de l'équation est suffisamment élevée pour être significative et autorise le rétrocalcul. (D'après LECOMTE *et al.*, 1986).

*Leporinus friderici*. Linear regression (reduced major axis) of LS in L.op. (with a sample of 38 specimens that show well interpretable annuli). The significant correlation coefficient  $r$  of the equation is sufficiently high to allow for backcalculation. (After LECOMTE *et al.*, 1986).

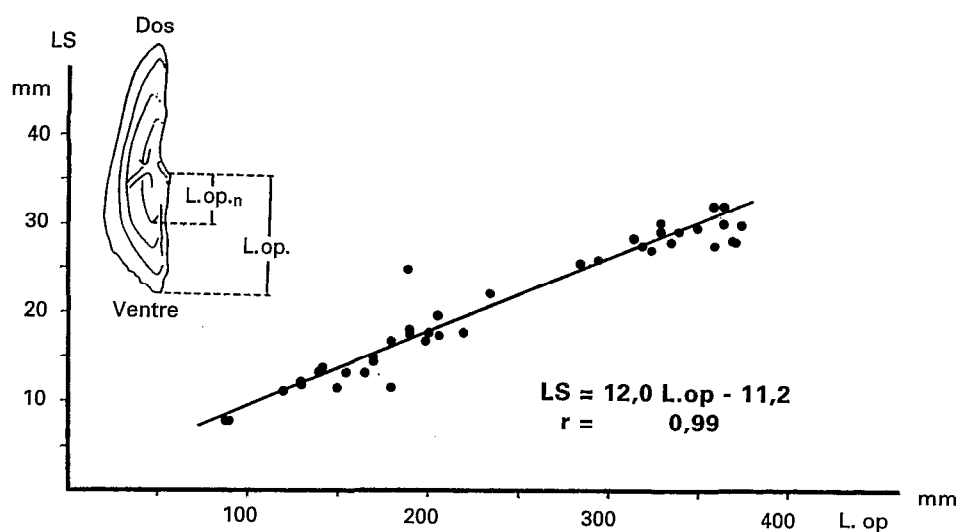


FIG. 8. — Régression linéaire (axe majeur réduit) de LS en L.op. chez *M. rhomboidalis* (à partir d'un ensemble de 43 spécimens ne posant pas de problème de lecture des marques de croissance). La valeur du coefficient de corrélation  $r$  de l'équation est suffisamment élevée pour être significative et autorise le rétrocalcul. (D'après LECOMTE *et al.*, 1993).

*Mylucus rhomboidalis*. Linear regression (reduced major axis) of LS in L.op. (with a sample of 43 specimens that show well interpretable annuli). The correlation coefficient  $r$  of the equation is significant and allows for backcalculation. (After LECOMTE *et al.*, 1993).

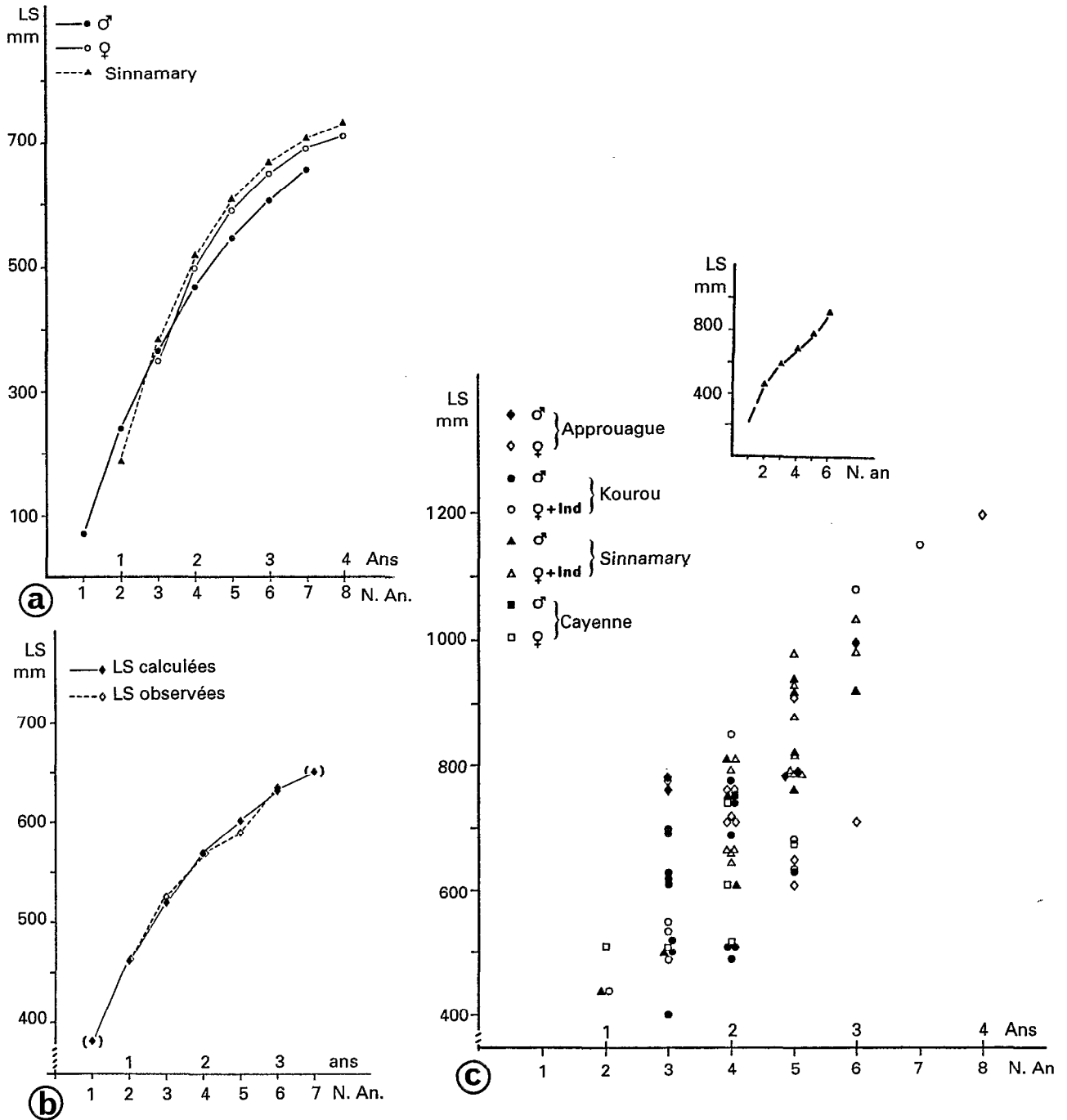


FIG. 9. — Ariidae. Croissance en longueur (LS). a. *Arius couma* : valeurs observées à partir de la totalité de l'échantillon (Sinnamary, Kourou, Organabo et Mana) (d'après LECOMTE, 1990). b. *Arius proops* : en trait plein animaux (243 spécimens) issus de différents fleuves et en pointillé ceux (54 spécimens) relevant uniquement de la Sinnamary (d'après LECOMTE 1990). c. *Arius parkeri* : valeurs observées pour un lot de 68 spécimens issus de divers fleuves; en encart courbe moyenne calculée à partir de la totalité des prélèvements (d'après LECOMTE, 1990); N. An. = nombre d'annuli.

*Ariidae*. Length growth (LS). a. *Arius couma* : observed values of the whole sample (rivers Sinnamary, Kourou, Organabo and Mana) (after LECOMTE, 1990). b. *Arius proops* : the 243 specimens from the various rivers (full line) and the 54 specimens from River Sinnamary (dotted line) (after LECOMTE 1990). c. *Arius parkeri* : observed values for a sample of 68 specimens caught in various rivers; inset, mean growth calculated with all the samples (d'après LECOMTE, 1990); N. An. = number of annuli.

TABLEAU II

*Arius proops*. Taille moyenne (LS) observée (en mm) chez des poissons capturés en 1982-83 dans divers fleuves de Guyane  
*Arius proops*. Mean standard length (LS; mm) of fishes caught during 1982-83 in various rivers from French Guiana

Age	annuli	riv. Cayenne	Kourou	Sinnamary	Approuague
1	1	269			
	2			465	
	3	501	540	530	
2	4	588	577	569	614
	5	630	591	591	619
3	6	677		635	660

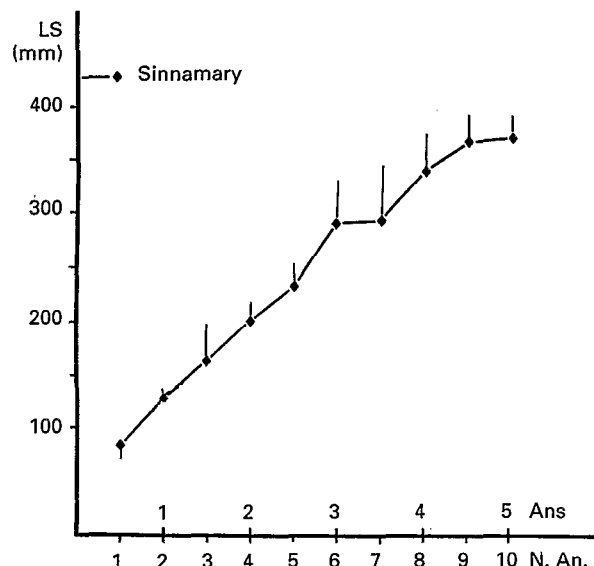
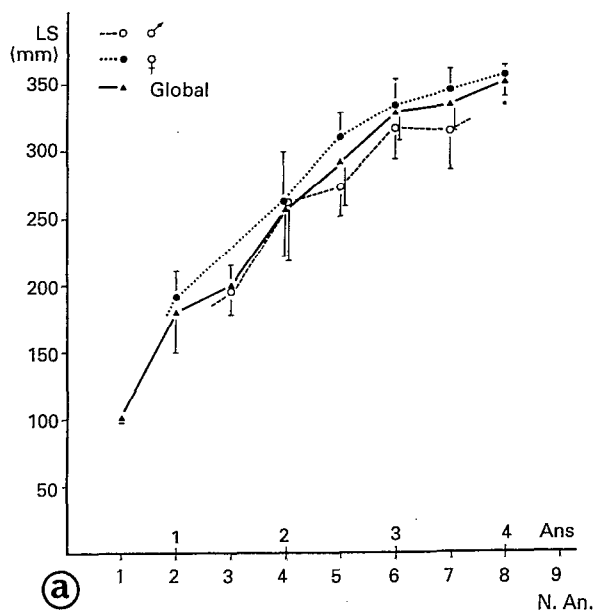


FIG. 11. — *Myleus rhomboidalis*. Croissance en longueur (LS). Valeurs observées moyennes dans la Sinnamary (1982-83) (d'après LECOMTE *et al.*, 1993); N. An. = nombre d'annuli. *Myleus rhomboidalis*. Length growth (LS). Mean observed values in River Sinnamary (1982-83) (after LECOMTE *et al.*, 1993); N. An. = number of annuli.

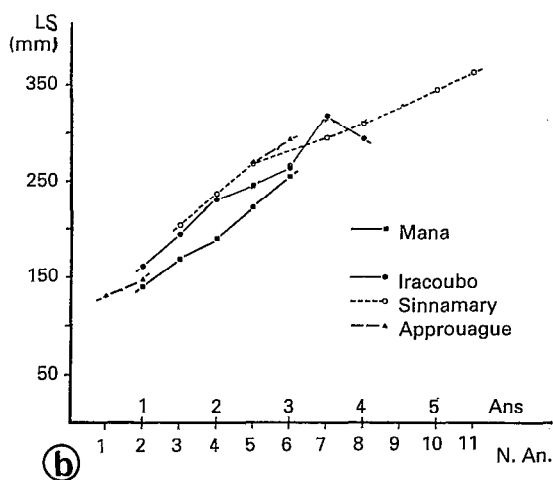


FIG. 10. — *Leporinus friderici* : Croissance en longueur (LS) de a. échantillon de 97 spécimens capturés à Petit-Saut (Sinnamary; 1982-83), valeurs observées moyennes. b. valeurs observées pour les échantillons (1987-88) issus de quatre fleuves guyanais et regroupant 116 spécimens (d'après LECOMTE, 1990; BOUJARD *et al.*, 1991); N. An. = nombre d'annuli. *Leporinus friderici* : Length growth (LS). a. sample of 97 specimens caught at « Petit-Saut » (river Sinnamary; 1982-83); mean observed values. b. observed values for 116 specimens (1987-88) from four rivers of French Guiana (after LECOMTE, 1990; BOUJARD *et al.*, 1991); N. An. = number of annuli.

TABLEAU III

Longueur standard (en cm) maximale observée (LS), longévité observée (Lg), âge et taille (en cm) à la première maturité sexuelle (A. LS Mat) et croissance annuelle (en cm) de quelques siluriformes tropicaux (\* = poids en kg au lieu de la longueur standard; # = longueur totale). (1) LECOMTE *et al.*, 1986; (2) LECOMTE *et al.*, 1985; (3) LECOMTE, 1990; (4) SINGH et REGE, 1968; (5) DAVIS, 1977; (6) VAN DER WAAL et SCHOONBEE, 1975; (7) QUICK et BRUTON, 1984

Maximal standard length (cm) (LS) and longevity (Lg) observed in the field; age and length (cm) at first sexual maturity (A. LS Mat) and annual growth (cm) for some tropical siluriformes (\* = weight in kg in place of standard length; # = total length). (1) LECOMTE *et al.*, 1986; (2) LECOMTE *et al.*, 1985; (3) LECOMTE, 1990; (4) SINGH and REGE, 1968; (5) DAVIS, 1977; (6) VAN DER WAAL and SCHOONBEE, 1975; (7) QUICK and BRUTON, 1984

Espèce	LS	Lg	A. LS Mat	croissance annuelle										
				1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
<i>Arius proops</i> (1) Ariidae	69	3,5	1,5 52	35	23	8								
<i>Arius couma</i> (2) Ariidae	80	4,5		28	18	16	6							
<i>Arius parkeri</i> (3) Ariidae	119	4	2 46-59	46	22	26								
<i>Tachysurus sona</i> (4) Ariidae	57#	6	2 24#	21	10	7	5	6	8					
<i>Tandanus tandanus</i> (5) Plotosidae	110#	7-8	5 1,2*	9	13	12	9	5	3	1-1,5	1-1,5			
<i>Clarias gariepinus</i> (6) Clariidae	110#		8-10	42	5	7	8	10	5	1-1,5	1-1,5	1-1,5	1-1,5	
<i>Clarias gariepinus</i> (7) Clariidae	115#	8	4-6 65-90#	21	11	9	11	16	13	2,5-5	2,5-5			

riches en vitellus, qui donnent, à l'éclosion, des larves d'au moins 60-70 mm (Puyo, 1949) soit, après la résorption du sac vitellin environ 30 jours plus tard, des alevins de 100 à 150 mm. Cela réduit d'autant les gains de la croissance normale au bout d'un an. En outre, chez les Ariidae et plus particulièrement chez *A. proops*, les femelles croissent plus vite que les mâles (LECOMTE *et al.*, 1989). Ces derniers assurent une incubation buccale prolongée des œufs entraînant un arrêt de l'alimentation ce qui peut expliquer cette différence au profit des femelles. Pour ce qui concerne les performances de croissance des Characiformes et plus particulièrement de *L. frederici*, elles sont, en milieu naturel, en dessous de leur maximum de potentialité puisque cette dernière espèce croît deux fois plus vite en élevage (BOUJARD *et al.*, 1991) : 400 à 420 g soit une taille voisine de 250 mm (équivalente à une croissance de 2 ans dans le milieu naturel; voir fig. 10) dans les bassins de la

station de Socoumou (Kourou, Guyane) au lieu de 125 g (environ 150 mm LS) dans la nature.

Les résultats de croissance en milieu guyanais sont du même ordre que ceux obtenus pour d'autres espèces tropicales de taille voisine tant d'Afrique que du nouveau monde, qu'il s'agisse des Siluriformes (tabl. III) ou des Characiformes (tabl. IV). Certains d'entre eux montrent d'ailleurs des taux de croissance également élevés lors de leur première année de vie.

#### REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient le Dr. Jacques Castanet pour ses suggestions lors de la rédaction de ce travail et Peter Ritchie pour les corrections du résumé anglais.

Manuscrit accepté par le Comité de rédaction le 3 février 1996

TABLEAU IV

Longueur standard (en cm) maximale observée (**LS**), longévité observée (**Lg**), âge et taille (en cm) à la première maturité sexuelle (**A. LS Mat**) et croissance annuelle (en cm) de quelques characiformes tropicaux (# = longueur totale). (1) LECOMTE *et al.*, 1985; (2) LECOMTE *et al.*, 1993; (3) CORDIVIOLA, 1966; (4) KHAN et SIDDIQUI, 1973; (5) BLAKE et BLAKE, 1978; (6) EL RAHMAN et EL MOGHRABY, 1984; (7) BAYLEY, 1973; (8) FREIRE DOURADO *et al.*, 1971; (9) DAGET, 1952

Maximal standard length (cm) (**LS**) and longevity (**Lg**) observed in the field, age and length (cm) at first sexual maturity (**A. LS Mat**) and annual growth (cm) for some tropical characiformes (# = total length). (1) LECOMTE *et al.*, 1985; (2) LECOMTE *et al.*, 1993; (3) CORDIVIOLA, 1966; (4) KHAN and SIDDIQUI, 1973; (5) BLAKE and BLAKE, 1978; (6) EL RAHMAN and EL MOGHRABY, 1984; (7) BAYLEY, 1973; (8) FREIRE DOURADO *et al.*, 1971; (9) DAGET, 1952

Espèce	LS	Lg	A. LS Mat	croissance annuelle												
				1	2	3	4	5	6	7	8	9	10			
<i>Leporinus friderici</i> (1) Anostomidae			20	36	4,5	2	18	8	7	2						
<i>Myleus rhomboidalis</i> (2) Serrasalminidae	38	5		13	7	9	5	2								
<i>Salminus maxillosus</i> (3) Serrasalminidae	105	9			48	4	12	6	7	3	3					
<i>Labeo rohita</i> (4) Prochilodontidae	96#	10	>2 50#	31	19	15	9	6	5	4	3	2	2			
<i>Labeo senegalensis</i> (5) Prochilodontidae	48#	6		14	8	7	6	5								
<i>Labeo horie</i> (6) Prochilodontidae	45#	5		20	7	3	5	5								
<i>Prochilodus platensis</i> (7) Prochilodontidae	54#	5		20	14	5	4	3								
<i>Prochilodus cearensis</i> (8) Prochilodontidae	42#	5	2-3 22#	22	9	7	5	2								
<i>Alestes baremoze</i> (9) Characidae	27	6	2 18	18	2	1	1	1								
<i>Alestes dentex</i> (9) Characidae	36	7	2 20		21	4	3	2	2							

## RÉFÉRENCES

- ANGERMEIER (P. L.) et KARR (J. R.), 1983. — Fish communities along environmental gradients in a system of tropical streams. *Env. Biol. Fish.*, 9 : 117-135.
- BAGLINIÈRE (J. L.), CASTANET (J.), CONAND (F.) et MEUNIER (F. J.), 1992. — « Terminologie en sclérochronologie chez les Vertébrés ». In : BAGLINIÈRE (J. L.), CASTANET (J.), CONAND (F.) et MEUNIER (F. J.), éd. : *Tissus durs et Age individuel des Vertébrés*. Colloques et Séminaires, Orstom-Inra : 443-447.
- BAYLEY (P. B.), 1973. — Studies on the migratory characin, *Prochilodus platensis*, Holmberg 1889 (Pisces, Characoidae) in the River Pilcomayo, South America. *J. Fish Biol.*, 5 : 25-40.
- BAYLEY (P. B.), 1988. — Factors affecting growth rates of young tropical floodplain fishes : seasonality and density-dependence. *Env. Biol. Fish.*, 21 : 127-142.
- BLAKE (C.) et BLAKE (B. F.), 1978. — The use of opercular bones in the study of age and growth in *Labeo senegalensis* from Lake Kainji, Nigeria. *J. Fish Biol.*, 13 : 287-295.
- BOUJARD (T.), LE BAIL (P.-Y.) et PLANQUETTE (P.), 1988. — Données biologiques sur quelques espèces continentales de Guyane française d'intérêt piscicole. *Aquat. Living Resour.*, 1 : 107-113.
- BOUJARD (T.), LECOMTE (F.), RENNO (J.-F.), MEUNIER (F. J.) et NEVEU (P.), 1991. — Growth in four populations of *Leporinus friderici* (Bloch, 1794) (Anostomidae, Teleostei) in French Guiana. *J. Fish Biol.*, 38 : 387-397.
- BOUJARD (T.) et ROJAS-BELTRAN (R.), 1988a. — Zonation longitudinale du peuplement ichtyque du fleuve Sinnamary (Guyane française). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 21 (1) : 47-61.
- BOUJARD (T.) et ROJAS-BELTRAN (R.), 1988b. — Description des captures au filet tramail sur le cours supérieur du Sinnamary (Guyane française). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 21 (4) : 349-356.
- BOUJARD (T.), PASCAL (M.) et MEUNIER (F. J.), 1990a. — Microrépartition spatio-temporelle du peuplement ichtyologique d'un haut bassin fluvial de Guyane : l'Arataye. *Rev. Écol. (Terre Vie)*, 45 : 357-373.
- BOUJARD (T.), SABATIER (D.), ROJAS-BELTRAN (R.), PRÉVOST (M. F.) et RENNO (J. F.), 1990b. — The food habits of three allochthonous feeding characoids in French Guiana. *Rev. Écol. (Terre Vie)*, 45 : 247-258.
- BOURLIÈRE (F.) 1980. — La périodicité de la croissance dans le monde animal et son intérêt écologique. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 105 : 273-276.
- BOYÉ (M.), CABAUSSEL (G.) et PERROT (Y.), 1979. — « Climatologie ». In : *Atlas des Départements Français d'Outre-Mer. La Guyane*. Paris, éd. CNRS-Orstom : planche 5.
- BRUTON (M. N.) et ALLANSON (B. R.), 1974. — Growth of *Tilapia mossambica* Peters (Pisces, Cichlidae) in Lake Sibaya, South Africa. *J. Fish Biol.*, 6 : 701-715.
- CASTANET (J.), FRANCILLON-VIEILLOT (H.) et MEUNIER (F. J.), 1992. — In : BAGLINIÈRE (J. L.), CASTANET (J.), CONAND (F.) et MEUNIER (F. J.), éd. : *Tissus durs et Age individuel des Vertébrés*. Colloques et Séminaires, Orstom-Inra : 257-280.
- CASTANET (J.), FRANCILLON-VIEILLOT (H.), MEUNIER (F. J.) et RICQLÈS (A. DE), 1993. — « Bone and individual aging ». In : HALL (B. K.), éd. : *Bone*, vol. 7B. C.R.C. Press : 245-283.
- CASTANET (J.), MEUNIER (F. J.) et RICQLÈS (A. de), 1977. — L'enregistrement de la croissance cyclique par le tissu osseux chez les vertébrés poikilothermes : données comparatives et essai de synthèse. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 111 : 183-202.
- CORDIVIOLA (E.), 1966. — Edad y crecimiento del dorado (*Salminus maxillosus* Cuv. y Val.) en el Parana Medio. *Physis*, 30 : 483-504.
- DAGET (J.), 1952. — Mémoires sur la biologie des poissons du Niger moyen. I. Biologie et croissance des espèces du genre *Alestes*. *Bull. Inst. Fr. Afr. Noire*, 14 : 191-225.
- DAVIS (T. L. O.), 1977. — Age determination and growth of the freshwater catfish *Tandanus tandanus*. *Austr. J. Mar. Freshwat. Res.*, 28 : 119-137.
- EL RAHMAN (A. A.) et EL MOGHREBY (A. I.), 1984. — Use of the frontal bone in age determination of *Labeo horie* (Pisces, Cyprinidae) in Jebel Aulia : reservoir, Sudan. *Hydrobiologia*, 110 : 281-286.
- FOWLER (A. J.), 1990. — Validation of annual growth increments in the otoliths of a small, tropical coral reef fish. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 64 : 25-38.
- FREIRE DOURADO (O.), DE OLIVEIRA CHACON (J.) et DAVIES (W. D.), 1971. — Idade e crescimento da curimata comum *Prochilodus cearensis* Steindachner, no açude «Perevia de Miranda», Pentecoste, Ceara, Brasil. *Bl. Tec., DNOCS*, 29 : 95-109.



- GARROD (D. J.), 1959. — The growth of *Tilapia esculenta* Graham in Lake Victoria. *Hydrobiologia*, 12 : 268-298.
- GOULDING (M.), 1980. — *The fishes and the forest*. University of California Press, Berkeley : 280 p.
- JUNK (W. J.), 1985. — Temporary fat storage, an adaptation of some fish species to the water level fluctuations and related environmental changes of the Amazon river. *Amazoniana*, 9 : 315-351.
- JUNK (W. J.), SOARES (G. M.) et CARVALHO (F. M.), 1983. — Distribution of fish species in a lake of the Amazon river floodplain near Manaus (Lago Camaleao), with special reference to extreme oxygen conditions. *Amazoniana*, 7 : 397-431.
- KHAN (R. A.) et SIDDIQUI (A. Q.), 1973. — Studies on the age and growth of rohu, *Labeo rohita* (Ham.) from a pond (moat) and Rivers Ganga and Yamuna. *Proc. Nat. Inst. Sci. India*, 39 : 582-597.
- LE BAIL (P. Y.), MARGUERIDON (A.), CAUTY (C.), PLANQUETTE (P.), PRÉVOST (E.) et LOIR (M.), 1989. — Biologie de la reproduction de *Myleus ternetzi*. *Aquat. Liv. Res.*, 2 : 175-184.
- LECOMTE (F.), 1990. — *Histologie osseuse et marques squelettiques de croissance chez quelques Téléostéens guyanais d'intérêt aquacole : Ariidae (Siluriformes), Anostomidae et Serrasalminae (Characoides)*. Thèse de doctorat Univ. Paris VII, 90-PA07-7207 (ANRT-Grenoble), 190 p.
- LECOMTE (F.), BOUJARD (T.), MEUNIER (F. J.), RENNO (J. F.) et ROJAS-BELTRAN (R.), 1993. — The growth of *Myleus rhomboidalis* (Cuvier, 1817) (Characiforme, Serrasalminae) in two rivers of French Guiana. *Rev. Écol. (Terre Vie)*, 48 : 431-444.
- LECOMTE (F.), MEUNIER (F. J.) et ROJAS-BELTRAN (R.), 1985. — Mise en évidence d'un double cycle de croissance annuel chez un Silure de Guyane, *Arius couma* (Val, 1839) (Teleostei, Siluriforme, Ariidae) à partir de l'étude squeletto-chronologique des épines des nageoires. *C. R. Acad. Sc., Paris*, 300, Série III : 181-184.
- LECOMTE (F.), MEUNIER (F. J.) et ROJAS-BELTRAN (R.), 1986. — Données préliminaires sur la croissance de deux téléostéens de Guyane, *Arius proops* (Ariidae, Siluriformes) et *Leporinus frederici* (Anostomidae, Characoides). *Cybiurn*, 10 : 121-134.
- LECOMTE (F.), MEUNIER (F. J.) et ROJAS-BELTRAN (R.), 1989. — Some data on the growth of *Arius proops* (Ariidae, Siluriforme) in the estuaries of French Guiana. *Aquat. Living Resour.*, 2 : 63-68.
- LOUBENS (G.) et PANFILI (J.), 1992. — Estimation de l'âge individuel de *Prochilodus nigricans* (Teleostei, Prochilodidae) dans le Beni (Bolivie) : Protocole d'étude et applications. *Aquat. Living Resour.*, 5 : 41-56.
- LOWE-McCONNELL (R. H.), 1964. — The Fishes of the Rupununi savanna district of British Guiana, South America. Part I. Ecological groupings of fish species and effects of the seasonal cycle on the fish. *J. Linn. Soc. (Zool.)*, 45 : 103-144.
- LOWE-McCONNELL (R. H.), 1979. — Ecological aspects of seasonality in fishes of tropical waters. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 44 : 219-241.
- LOWE-McCONNELL (R. H.), 1987. — *Ecological studies in tropical fish communities*. Cambridge University Press, Cambridge : 382 p.
- MEUNIER (F. J.), 1988. — Détermination de l'âge individuel chez les Osteichthysiens à l'aide de la squelettochronologie : historique et méthodologie. *Acta Oecol., Oecol. Gener.*, 9 : 299-329.
- MEUNIER (F. J.), 1995. — Données sur la croissance de l'anguille (*Anguilla anguilla*) dans le cours moyen du Rhin, région alsacienne. *Bull. Fr. Pêc. Pisc.*, 335 (1994-4) : 133-144.
- MEUNIER (F. J.), LECOMTE (F.) et ROJAS-BELTRAN (R.), 1985. — Mise en évidence de doubles cycles annuels de croissance sur le squelette de quelques téléostéens de Guyane. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 110 : 285-289.
- MEUNIER (F. J.), PASCAL (M.) et LOUBENS (G.), 1979. — Comparaison de méthodes squeletto-chronologiques et considérations fonctionnelles sur le tissu osseux acellulaire d'un Ostéichthyen du Lagon Néo-Calédonien. *Aquaculture*, 17 : 137-157.
- OKEDI (J.), 1969. — Observations on the breeding and growth of certain mormyrid fishes of Lake Victoria Basin (Pisces : Mormyridae). *Rev. Zool. Bot. Afric.*, 79 : 34-64.
- PANFILI (J.), 1992. — *Estimation de l'âge individuel chez les poissons : méthodologies et applications à des populations naturelles tropicales et tempérées*. Thèse de doctorat Univ. Montpellier II : 456 p.
- POINSARD (F.) et TROADEC (J. P.), 1966. — Détermination de l'âge par la lecture des otolithes chez deux espèces de Sciaenidae ouest-africains (*Pseudolithus senegalis* C.V. et *Pseudolithus typus* Blkr.). *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer*, 30 : 291-307.
- PUYO (J.), 1949. — Faune de l'Empire français. 12. Poissons de la Guyane française. Orstom éd. : 280 p.
- QUICK (A. J. R.) et BRUTON (M. N.), 1984. — Age and growth of *Clarias gariepinus* (Pisces : Clariidae) in the P.K. le Roux Dam, South Africa. *S. Afr. J. Zool.*, 19 : 37-45.
- ROBBEN (J.) et THYS VAN DEN AUDENAERDE (D. K.), 1984. — A preliminary study of age and growth of a Cyprinid fish *Barilius moori* (Blgr.) in lake Kivu. *Hydrobiologia*, 108 : 153-162.
- ROJAS-BELTRAN (R.), 1989. — Quelques aspects de l'écologie alimentaire de trois mâchoirans (Teleostei, Siluriformes, Ariidae) de la Guyane. *Cybiurn*, 13 : 181-187.
- SINGH (V. D.) et REGE (M. S.), 1968. — Observations on age and growth of *Tachysurus sona* (Ham.). *J. Bombay Nat. Hist. Soc.*, 65 : 75-87.

- VAN DER WAAL (B. C. W.) et SCHOONBEE (H. J.), 1975. — Age and growth studies of *Clarias gariepinus* (Burchell) (Clariidae) in the Transvaal, South Africa. *J. Fish Biol.*, 7 : 227-233.
- WARBURTON (K), 1978. — Age and growth determination in marine catfish using an otolith check technique. *J. Fish Biol.*, 13 : 429-34.
- WELCOMME (R. L.), 1979. — *Fisheries ecology of floodplain rivers*. Longman, London, 317 p.
- WINEMILLER (K. O.), 1987. — Feeding and reproductive biology of the currito, *Hoplosternum littorale*, in the Venezuelan llanos with comments on the possible function of the enlarged male pectoral spines. *Envir. Biol. Fish.*, 20 : 219-227.