

## **Biologie de *Pellona castelnaeana* (Teleostei: Pristigasteridae) dans le bassin du Mamoré (Amazonie bolivienne)**

**Bernard Le Guennec\* & Gérard Loubens\*\***

### **Biologie of *Pellona castelnaeana* (Teleostei: Pristigasteridae) in the Mamore basin (Bolivian Amazonia).**

The biology of *Pellona castelnaeana* is investigated in the Trinidad region of the Mamore basin, Bolivian Amazonia. 1094 specimens 140-615 mm SL were captured mainly by experimental gill nets. *Pellona castelnaeana* is living only in the non stagnant white waters of the gallery forests. The limiting factor is the oxygen level. Otoliths show an alternation of wide opaque zones and narrow hyalin bands, as observed in fishes of cold and temperate regions, but inverse of that of marine tropical and subtropical species. Individuals of both sexes reach 200 mm SL at the end of the first year. Males spawn for the first time during the second year, female at the end of the same year. Growth in length of adult males is much slower than that of females. Highest age is seven years for both sexes. Reproduction occurs almost year-round but there is a sharp peak of intensity during low waters (August to October). Spawning takes place in the currents of the rivers. Sex-ratio as male percentage declines very steeply from 67 % for juveniles and young adults less than 400 mm SL to 0 % for 470-615 mm adults. In the 400-470 mm interval, there is a sharp decrease of male number and a sharp increase of female number; in addition a 408 mm hermaphrodite has been observed. This suggests partial protandrous hermaphroditism. Ichthyofagy of *Pellona castelnaeana* is confirmed. Reproductive cycles of fishes from the Trinidad region are compared, showing a great diversity of responses to the changing environment.

### **Biología de *Pellona castelnaeana* (Teleostei: Pristigasteridae) en la cuenca del río Mamore (Amazonia boliviana).**

Examinamos 1094 especímenes desde 140 hasta 615 mm de largo estándar capturados principalmente con redes de enmalle en la región de Trinidad, Beni, Bolivia. *Pellona castelnaeana* se encuentra solamente en las aguas blancas no estancadas de los bosques de galería. El factor limitante del medio ambiente es el nivel de oxígeno. Se ve en los otolitos una alternancia de zonas opacas largas y de bandas hialinas estrechas tal como la que se observa por los peces de las zonas templadas y frías, pero inversa de la de las especies tropicales o subtropicales. Machos y hembras alcanzan 200 mm al final del primer año. Machos frezan por la primera vez durante el segundo año, hembras al final del mismo año. Los machos adultos crecen mucho más despacio que las hembras. La edad máxima observada es de 7 años por ambos sexos. La reproducción ocurre a lo largo de casi todo el año, pero hay un elevado pico de intensidad durante la estación de aguas bajas (agosto hasta octubre). La freza sucede en la corriente de los ríos. El porcentaje de los machos disminuye muy rápidamente desde 67 % para los juveniles y los adultos nuevos de menos de 400 mm hasta 0 % para los adultos de 470-615 mm. Adentro del intervalo 400-470, hay a la vez una baja rápida del número de machos y un aumento importante del número de hembras. Además se encontró un individuo hermafrodito de 408 mm. Todo esto sugiere un hermafroditismo protándrico parcial. La ictiofagia de los *Pellona castelnaeana* adultos queda confirmada. Los ciclos de reproducción de los peces de la región de Trinidad son comparados entre ellos y muestran una gran diversidad en respuesta a un medio ambiente muy variable.

\* DIREN des Pays de la Loire, BP 61219, F-44012 Nantes cedex 1, France.

\*\* Le Fanga, La Chapelle-Mouret, F-24120 Terrasson Lavilledieu, France. E-mail: gerard.loubens@wanadoo.fr

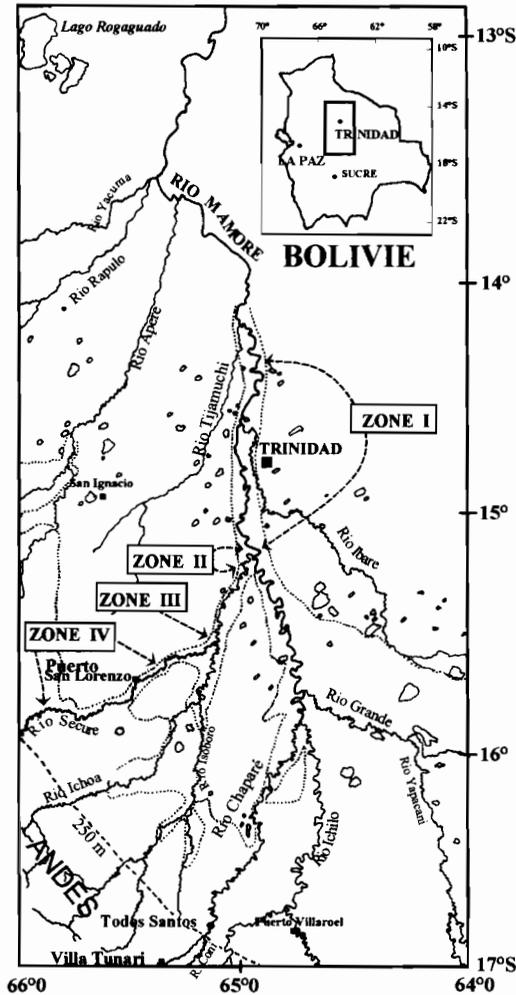


Fig. 1. Région de l'Amazonie bolivienne étudiée et zones de pêche expérimentale (Zones I à IV) comprenant les forêts-galerie et les savanes adjacentes. Limite de la forêt-galerie et de la savane représentée par des pointillés fins.

### Introduction

Parmi les 327 espèces de poissons recensées dans le bassin du Mamoré, 41 dépassent à l'état adulte le poids de 1 kg, mais seulement 4 d'entre elles, parmi les plus grandes, font l'objet d'une pêche commerciale encore peu intense (Lauzanne et al., 1991). Cette situation risque de changer avec l'augmentation de la pression démographique au Rondônia voisin (Brésil) et devrait conduire à la mise en exploitation des espèces abondantes de taille moyenne comme *Prochilodus nigricans*

(Prochilodidae), *Plagioscion squamosissimus* (Sciaenidae) et *Pellona castelnaeana* (Pristigasteridae) (Lauzanne et al., 1990). Une bonne connaissance de la biologie de ces trois espèces est donc de plus en plus nécessaire. Si la biologie des deux premières est déjà connue en partie (Loubens & Panfili, 1995; Loubens, 2003) il n'en est pas de même de la troisième sur laquelle il n'existe que quelques remarques éparses dans les travaux concernant les poissons d'Amazonie centrale ou de l'Orénoque. Nous abordons ici la biologie de *Pellona castelnaeana* en ce qui concerne le domaine vital, l'âge, la croissance, les relations trophiques et la reproduction. Les résultats obtenus sont comparés à ceux concernant les espèces déjà étudiées dans le bassin du Mamoré et dans d'autres régions d'Amérique du sud. Cet article reprend et actualise les principaux résultats d'une thèse (Le Guennec, 1989) dont seule la partie relative à la systématique des *Pellona* de Bolivie a déjà été publiée (Le Guennec, 1992).

### Matériel et méthodes

Des pêches exploratoires et expérimentales ont été faites de 1981 à 1987 autour de Trinidad, capitale de la région du Béni (Bolivie), située dans le bassin du Mamoré (Fig. 1). La zone d'étude comprend schématiquement deux ensembles de milieux, celui des eaux blanches occupant les forêts-galerie des cours d'eau d'origine andine, et celui des eaux claires d'origine endogène occupant les savanes herbeuses ou arborées encadrant ces forêts-galerie. Il existe en outre des eaux intermédiaires provenant soit des eaux blanches par simple dépôt des sédiments dans les zones calmes, soit du mélange des deux types d'eau. La frontière très fluctuante entre eaux blanches et eaux intermédiaires est souvent visible à l'œil nu. Il faut distinguer aussi dans les forêts galerie les milieux lotiques (courant des cours d'eau) et les milieux lenticques constitués par les nombreux lacs de méandre et par les milieux de bordure des lits des cours d'eau (la pose des filets maillants dormants y est possible). Le type extrême de milieu lenticque est constitué par les eaux stagnantes au très faible taux de renouvellement. Un endroit donné change souvent de type de milieu avec les saisons hydrologiques. Le régime des eaux est de type tropical humide avec un étiage en août, septembre et octobre et des hautes eaux en février, mars et avril. Pour plus de détails

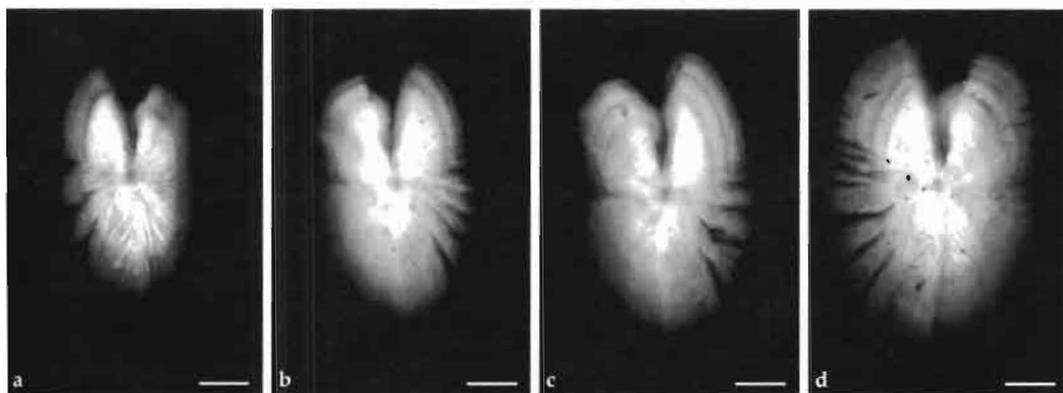


Fig. 2. Aspect de quelques otolithes (faces distales de sagitta) de *Pellona castelnaeana* en lumière réfléchi sur fond noir. a, mâle de 285 mm, 1 annulus; b, mâle de 385 mm, 2 annulus; c, mâle de 402 mm, 3 annulus; d, femelle de 545 mm, 4 annulus. Barre échelle de 1 mm.

on se reportera à Guyot et al. (1991), Loubens et al. (1992) et Pouilly et al. (1999).

Les pêches expérimentales orientées vers la capture des principales espèces d'intérêt économique ont fourni près de 90 000 poissons dans les principaux milieux de la région aux différentes saisons hydrologiques. Les engins les plus employés ont été les filets maillants dormants (18 sortes de mailles de 8 à 140 mm de nœud à nœud) pour 42 % des captures; la roténone (27 %) et plusieurs sennes de rivage (17 %) de 4 à 25 mm de maille et de 10 à 126 m de longueur. Le reste des captures concerne des filets dérivants, des éperviers, des épuisettes, différentes sortes de lignes à main, de palangres et de nasses. Enfin des mortalités naturelles parfois très importantes pouvant affecter des dizaines de milliers de poissons se produisent en fin d'étiage ou au début de la crue: quatre d'entre elles ont donné lieu à des observations centrées sur la trentaine d'espèces à l'étude. Une station de pêche est l'ensemble des pêches faites dans un lac ou une portion de cours d'eau pendant 1 à 3 jours consécutifs en fonction des captures obtenues qui varient beaucoup selon les saisons hydrologiques. Un seul jour aux hautes eaux, par exemple, est presque toujours insuffisant pour obtenir des échantillons notables. Les milieux lotiques n'ont pu être échantillonnés qu'aux basses eaux par une senne de rivage et des filets dérivants. Pour *Pellona castelnaeana* les observations portent sur 1094 individus de 140 à 615 mm de longueur standard LS presque tous adultes et pêchés principalement aux filets maillants dormants en milieu lentique

L'abondance des *Pellona castelnaeana* est éva-

luée par les prises par unité d'effort de pêche PUE aux filets dormants exprimées en nombre d'individus pris en 24 heures de pose pour 100 m<sup>2</sup> de filet. Les prises dans les filets de mailles inférieures à 40 mm sont négligeables. La PUE est calculée pour chaque groupe de filets de mailles identiques caractérisé par la longueur des mailles (40, 50, 60, 70, 80, 90 et 110 mm de nœud à nœud). L'indice d'abondance IA est la somme de ces 7 PUE. Il est calculé par station en séparant jeunes et adultes d'après les tailles de maturité sexuelle obtenues dans l'étude de la reproduction. L'effort moyen par station pour les filets utilisés dans l'estimation de IA a été de 32,2 unités, ce qui représente la pose de 1,3 km de filet de 2,5 m de hauteur pendant 24 heures.

Pour l'estimation de l'âge individuel trois sortes de pièces calcifiées ont été prélevées et gardées à sec dans une enveloppe: l'opercule gauche, une série d'écaillés prises au milieu du flanc gauche et la paire de sagitta. Au laboratoire les opercules ont été bouillis puis placés à température ambiante durant 6 à 8 heures dans une solution alcoolique d'hématoxiline à 1 %. Les écaillés ont été nettoyées puis examinées à sec entre deux lames au rétroprojecteur et au microscope optique. Les sagitta ont été plongées dans une cuve à fond noir contenant de l'essence d'anis puis examinées à la loupe binoculaire, face distale vers le haut, avec un éclairage rasant. Elles présentent alors une succession de zones opaques larges et d'anneaux hyalins étroits que l'on compte (Fig. 2). Chaque sagitta a été examinée deux fois en aveugle, parfois trois lorsqu'un doute subsistait. Puis les distances du centre de la

sagitta aux milieux des différents anneaux hyalins observés et au bord de l'otolithé ont été mesurées sur des photographies prises à la loupe binoculaire selon l'axe défini par le centre de l'otolithé et la pointe de l'antirostre et exprimées en micron  $\mu\text{m}$ . L'antirostre a été préféré au rostre car la pointe rostrale est souvent cassée.

La chronologie de développement des zones de la sagitta est mise en évidence par les variations au cours de l'année de la largeur de la marge M, distance entre le centre du dernier anneau hyalin et le bord de l'otolithé. La croissance est évaluée par la méthode directe (longueurs des poissons d'âge estimé) et par le rétrocalcul en séparant les mâles et les femelles. L'hypothèse faite pour le calcul, poisson par poisson, des longueurs à la formation des anneaux hyalins est l'hypothèse BPH (body proportional hypothesis) de Francis (1990): si, à la capture, la longueur d'un poisson est de  $x\%$  inférieure ou supérieure à la longueur moyenne des poissons ayant la même taille d'otolithé, la longueur de ce poisson est restée plus petite ou plus grande de  $x\%$  tout au long de la vie du poisson. Les données longueur-âge sont ajustées à des modèles de Von Bertalanffy soit de façon classique à l'aide du programme ETAL 1 (Moreau, 1987), soit par la méthode de la longueur maximale moyenne (Loubens & Panfili, 1995). Pour l'application de cette méthode, les longueurs maximales moyennes  $LS_M$  ont été calculées à partir des individus les plus grands constituant les plateaux des deux courbes de croissance.

L'étude de la reproduction est limitée à la mise en évidence des saisons et des lieux de reproduction et à l'étude du sex-ratio. Pour cela un stade sexuel a été attribué à chaque individu

par l'examen à l'œil nu des gonades accompagné parfois pour les femelles de l'observation à la loupe binoculaire d'un fragment dilacéré d'ovaire. Les ovaires ont été pesés pour le calcul du rapport gonosomatique RGS, rapport du poids des ovaires au poids total du corps en  $\%$ . Les tailles de maturité sexuelle (passage de l'état juvénile à l'état adulte) sont celles pour lesquelles il y a 50 % d'individus capables de se reproduire. Cette capacité est estimée acquise chez les individus dont les gonades sont en maturation. Le sex-ratio est exprimé en  $\%$  des mâles dans l'ensemble des mâles et des femelles. Pour expliquer son évolution avec la taille, la structure en nombre par classe de longueur de la population des *P. castelnaeana* est établie à partir des tailles des individus capturés par les filets maillants dormants de 60, 70, 80 et 90 mm. Les filets de mailles supérieures à 90 mm ne prennent que très peu de *P. castelnaeana* et ceux de mailles inférieures à 50 mm n'ont pas été posés régulièrement. Quant aux filets de 50 mm, les captures obtenues, pour un même effort de pêche, sont nettement inférieures (59 %) à celles des filets de 60 mm, ce qui indique une courbe de sélectivité différente pour ce type de filet: ils ont donc été écartés. L'effort de pêche de chaque filet est standardisé au niveau de 250 unités. Les hypothèses permettant d'établir les courbes de sélectivité des 4 types de filets maillants utilisés sont celles habituelles en la matière: les courbes de sélectivité sont normales; elles ont la même variance et la même hauteur; leurs modes sont proportionnels aux mailles des filets (Hamley, 1975; Sparre & Venema, 1996). Il s'agit ici de courbes de sélectivité relative par rapport à la sélectivité maximale, égale à 1, correspondant à la longueur optimale de chaque

**Tableau 1.** Relations métriques chez *Pellona castelnaeana*. Modèle linéaire  $Y = a + bX$ . AMR, axe majeur réduit (GM regression de Ricker); DDR, droite de régression de Y en X; LS, longueur standard (mm); LF, longueur à la fourche (mm); LT, longueur totale (mm); P, poids du corps (g); r, coefficient de corrélation.

sexe	type de droite	variables		paramètres		r	effectif N	intervalle de LS
		Y	X	b	a			
♂ + ♀	AMR	LF	LS	1,058	0,451	0,999	500	140-615
♂ + ♀	AMR	LT	LS	1,144	2,499	0,997	500	140-615
♂ + ♀	AMR	LT	LF	1,082	2,011	0,997	500	140-615
♀	DDR	log P	log LS	3,101	-5,055	0,977	666	185-615
♀	AMR	log P	log LS	3,190	-5,295	0,977	666	185-615
♂	DDR	log P	log LS	3,001	-4,804	0,961	267	186-470
♂	AMR	log P	log LS	3,113	-5,092	0,961	267	186-470

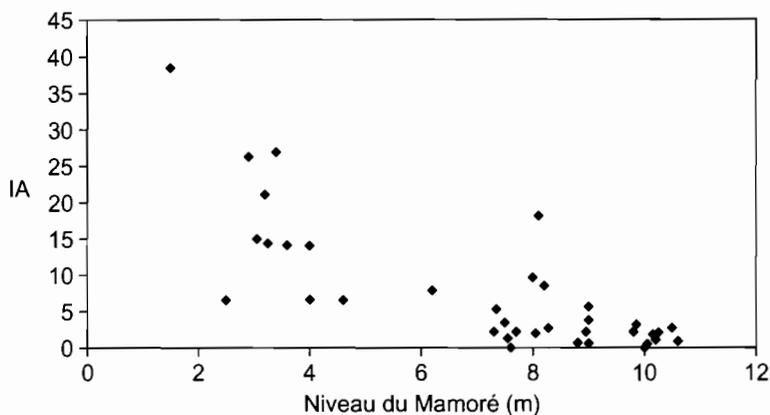


Fig. 3. Variations de l'indice d'abondance IA de *Pellona castelnaeana* par station à l'intérieur du domaine vital en fonction du niveau du Mamoré (échelle de crue de Puerto ganadero près de Trinidad, niveau en mètre). IA, somme des 7 PUE aux filets de 40, 50, 60, 70, 80, 90 et 100 mm.

filet. Les équations des courbes de sélectivité ont pour forme  $S_{LS} = e^{-(LS-LO)^2/2s^2}$  avec LO, longueur optimale de capture et s, écart-type de la distribution normale ajustée aux données. Le processus de calcul est expliqué par Sparre & Venema (1996).

L'alimentation est étudiée à l'aide de deux indices: le pourcentage en nombre N % de chaque sorte de proie par rapport au nombre total de proies reconnues et le pourcentage d'occurrence de chaque proie OC %, rapport entre le nombre d'estomacs contenant cette proie et le nombre d'estomacs non vides examinés.

## Résultats

Les mâles adultes de *P. castelnaeana* atteignent généralement 250 à 450 mm de longueur standard LS, les femelles adultes 350 à 550 mm. Les longueurs et poids maximaux observés dans la région de Trinidad sont de 470 mm (560 de longueur totale) et 1,85 kg pour les mâles; 615 mm (730 de longueur totale) et 4,1 kg pour les femelles. Les relations biométriques usuelles concernant les longueurs et le poids du corps sont indiquées dans le Tableau 1.

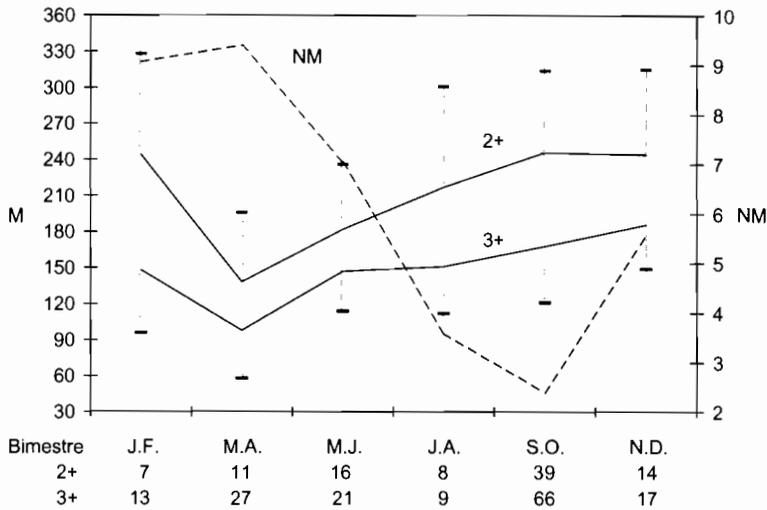
Domaine vital. Vers l'amont de l'axe constitué par le Mamoré et le Sécure, *P. castelnaeana* ne pénètre pas dans la zone IV, la plus proche des Andes (Fig. 1), et n'a pas été observé non plus dans la région de Todos Santos et de Villa Tunari (Rio Chaparé) au cours des pêches exploratoires de 1982 et 1983 (Lauzanne et al., 1991). Sa présence

ce dans la zone III (confluent Sécure-Isiboro) a été intermittente. L'espèce est donc strictement limitée à la plaine.

Lors de toutes les pêches faites dans les savanes qui encadrent les forêts-galerie (5 stations et de très nombreuses pêches autour de Trinidad), il n'a été capturé aucun *P. castelnaeana*. De même l'espèce est totalement absente des eaux stagnantes des forêts-galerie du Mamoré et du Sécure échantillonnées à la rotenone (8 pêches, 17 400 poissons) (Le Guennec, 1989 et données non publiées). En outre, si on répartit les captures selon les types d'eau où elles ont été obtenues (Tabl. 2), les indices d'abondance montrent la quasi absence de *P. castelnaeana* dans les eaux intermédiaires des lacs éloignés du Mamoré et du Sécure. L'espèce est liée aux eaux blanches lotiques et lenticulaires non stagnantes. Elle a un domaine vital bien délimité: les cours d'eaux d'origine andine et les

Tableau 2. Indices d'abondance de *Pellona castelnaeana* et efforts de pêche correspondants (24 h/100 m<sup>2</sup>) en eaux blanches (E.B.) et en eaux intermédiaires (E.I.) au cours de 4 sorties de pêche faites dans la forêt-galerie du Mamoré et du bas Sécure.

Date	Indice d'abondance		Effort de pêche	
	E.B.	E.I.	E.B.	E.I.
23-28/04/1985	2,7	0,9	38,4	46,5
01-05/11/1985	14,4	0,8	19,8	10,7
20-22/04/1986	5,6	0,0	23,4	40,8
12-15/12/1986	7,9	0,0	36,6	4,5



**Fig. 4.** Chronologie de formation des zones opaques des otolithes sagitta de *Pellona castelnaeana*. M, largeur moyenne de la zone opaque en formation en micron  $\mu\text{m}$ ; 2+, 3+, individus à 2, 3 anneaux hyalins; NM, niveau du Mamoré en mètres. Les valeurs moyennes de M sont surmontées par (2+) ou surmontent (3+) les écart-types correspondants.

lacs les plus proches avec, aux hautes eaux, une extension plus ou moins importantes vers les limites des forêts galerie. A l'intérieur du domaine vital ainsi défini, seul envisagé par la suite, les variations d'abondance de *P. castelnaeana* en milieu lentique peuvent s'expliquer par les fortes variations de volume de ce domaine en fonction des saisons hydrologiques (Fig. 3). Celles concernant les milieux lotiques restent inconnues, mais la violence du courant conduit à penser que les *P. castelnaeana* ne s'y rendent qu'occasionnellement pour la fraye (cf. reproduction).

**Estimation de l'âge individuel.** Les zones de croissance des opercules sont difficiles à distinguer, en particulier les premières zones des individus de grande taille. Pour les écailles, des lignes de discordance apparaissent dans la disposition des circoli et dessinent des arcs parallèles entre eux et au bord de l'écaille. Ces arcs, facilement repérables chez les jeunes, se rapprochent et se confondent avec l'augmentation de la taille. En outre le pourcentage d'écailles régénérées est très élevé. Les écailles n'ont donc été utilisées que chez les jeunes de moins de 250 mm comme contrôle des marques vues sur les otolithes.

Les anneaux hyalins des sagittas sont généralement plus prononcés sur le rostre et l'antirostre. Seules ont été retenues les marques visibles à la fois sur le rostre et l'antirostre, ou sur l'un de

ces deux éléments et sur la partie postérieure de l'otolithe. Le nombre d'anneaux hyalins a pu être déterminé pour 534 (80 %) des 665 poissons de l'échantillon, et des mesures faites sur 372 d'entre eux. Le pourcentage d'échecs s'élève avec la taille de 12 à 26 %. Les données concernant la largeur M de la marge sont fournies par bimestre pour les individus à 2 et 3 anneaux, les plus nombreux (Fig. 4). La moyenne de M est à son minimum en mars-avril à la fin des hautes eaux et croît rapidement ensuite durant la décrue et le début des basses eaux avant de se stabiliser. La zone opaque apparaît une fois par an et se forme de mars à octobre. Le bord de l'otolithe, très fin, est toujours translucide ce qui entraîne un retard de durée inconnue entre le moment où la zone opaque commence à se former et le moment où l'on peut commencer à la déceler. L'anneau hyalin ou annulus se forme de novembre à février pendant la crue et le début des hautes eaux.

L'âge individuel est calculé d'après la date moyenne de naissance (1<sup>er</sup> septembre selon l'étude de la reproduction), le nombre d'anneaux hyalins (compte non tenu du bord translucide) et la date de capture. L'âge maximum observé est de 7 ans pour les mâles comme pour les femelles.

**Croissance.** Pour le rétrocalcul des longueurs atteintes à la formation des anneaux hyalins, la droite de régression de LS en R, rayon de l'otoli-

the, s'écrit:  $LS = -20,18 + 0,0269 R$  ( $r = 0,894$  et  $n = 370$ ). L'ordonnée à l'origine négative montre que la croissance relative de l'otolithe est plus rapide en début d'existence que celle indiquée par la relation. Pour cette raison la relation n'est valable qu'à partir de  $R = 1300$  ( $LS = 148$  mm) environ, les longueurs rétrocalculées pouvant être fortement biaisées pour des valeurs de  $R$  inférieures.

Les longueurs des poissons dont l'âge a été estimé (données observées) et les longueurs rétrocalculées (données rétrocalculées) sont concordantes lorsque les échantillons sont importants (Tabl. 3). Les données observées pour l'âge de 1 an n'ont pu être prises en compte, seules les plus grands individus de cette classe ayant été capturés. A un an, mâles et femelles atteignent 200 mm en moyenne avec une variabilité élevée due à la longueur de la période de ponte (cf. reproduction). Ensuite la croissance des mâles devient plus lente que celle des femelles. Ce phénomène intervient au cours de la deuxième année pendant laquelle les *P. castelnaeana* acquièrent la maturité sexuelle. L'écart grandit rapidement et finit par atteindre 140 mm chez les plus vieux individus. Le poids des plus grandes femelles est le double de celui des plus grands mâles.

**Tableau 3.** Croissance en longueur de *Pellona castelnaeana*. N, effectif; LS, longueur standard moyenne (mm); ET, écart-type.

âge (année)	données observées			données rétrocalculées		
	N	LS	ET	N	LS	ET
<b>Femelles</b>						
1				185	200	39
2	15	316	31	218	342	36
3	83	424	34	165	422	32
4	129	468	34	63	478	28
5	86	517	27	16	527	21
6	24	550	18			
7	4	575	23			
<b>Mâles</b>						
1				112	196	32
2	20	296	34	113	302	30
3	47	359	26	74	354	24
4	53	397	18	22	380	23
5	20	420	18	7	387	14
6	12	422	13			
7	3	437	9			

Les 2 modélisations (Tabl. 4) fournissent des résultats comparables et concordant avec ceux du Tableau 3 sauf sur deux points: la méthode classique surévalue la croissance pendant la première année, si on prend comme référence les longueurs rétrocalculées à un an du Tableau 3; elle surévalue aussi les  $LS_{\infty}$  si on cherche à donner à ce paramètre une signification biologique.

**Relations trophiques.** L'étude sur l'alimentation a porté sur 900 individus d'au moins 300 mm, donc adultes ou subadultes. Le coefficient de vacuité (% des individus à estomac vide) est de 87 % sans variations saisonnières apparentes. Les pourcentages d'occurrence OC % du Tableau 5 portent sur 117 estomacs contenant 225 proies dont 53 % ont pu être reconnues. Chaque estomac non vide contenait en moyenne 1,8 proie mais 73 % des estomacs n'en renfermaient qu'une seule. Les *P. castelnaeana* adultes sont uniquement ichtyophages. Les proies les plus nombreuses sont des petits Curimatidae (67 %) et Characidae (14 %) de 50 à 150 mm, très abondants dans la région et servant de poisson fourrage à de nombreux autres poissons.

La prédation exercée par les poissons ichtyophages sur *P. castelnaeana* est négligeable: un seul *Pellona* sp. a été trouvé sur les 293 proies reconnues dans les estomacs de 274 ichtyophages appartenant à 18 espèces différentes. Il reste à exa-

**Tableau 4.** Modélisation de la croissance en longueur de *Pellona castelnaeana*.  $LS_M$ , longueur maximale moyenne.

Méthode de la longueur maximale moyenne				Méthode classique			
$LS = LS_M - A e^{-kt}$				$LS = LS_{\infty} [1 - e^{-k(t-t_0)}]$			
		♀	♂			♀	♂
$LS_M$	575	437		$LS_{\infty}$	633	457	
k	0,448	0,570		k	0,328	0,451	
A	598,4	430,8		$t_0$	-0,415	-0,460	
n	340	153		n	358	158	
<b>longueurs atteintes à</b>				<b>longueurs atteintes à</b>			
1 an	193	193		1 an	235	220	
2 ans	331	299		2 ans	346	306	
3 ans	419	359		3 ans	426	361	
4 ans	475	393		4 ans	484	396	
5 ans	511	412		5 ans	526	418	
6 ans	534	423		6 ans	556	432	
7 ans	549	429		7 ans	577	441	

miner celle exercée par le dauphin d'eau douce *Inia boliviensis* et les crocodiliens.

Reproduction: échelles de maturité-maturation. L'échelle comprend 5 stades pour les femelles.

F1, juvénile, adulte en repos sexuel ou en prévitellogénèse. Ovaire réduit en cylindre étroit contenant uniquement de petits oocytes translucides à gros noyau invisibles à l'œil nu. Le RGS moyen s'établit à 0,59 % (n=90). Il s'élève légèrement avec la longueur de 0,35 % pour les jeunes de 260 à 350 mm à 0,79 % pour les adultes d'au moins 450 mm.

F2, femelle en maturation (au sens de vitellogénèse). Ovaire ferme de développement très variable renfermant des oocytes jaunes en vitellogénèse visibles à l'œil nu. RGS variant de 0,6 à 12,9 % (n=233). L'ovaire gauche apparaît nettement plus gros que l'ovaire droit chez les indivi-

**Tableau 5.** Régime alimentaire des *Pellona castelnaeana* d'au moins 300 mm: pourcentage en nombre N% par rapport aux 120 proies reconnues et pourcentage d'occurrence OC% de chaque catégorie de proie.

Catégorie de proie	N%	OC%
Anostomidae		
<i>Schizodon fasciatum</i>	0,8	0,8
Auchenipteridae		
<i>Centromochlus</i> sp.	0,8	0,8
Callichthyidae		
<i>Dianema longibarbis</i>	0,8	0,8
Characidae		
<i>Raphiodon vulpinus</i>	0,8	0,8
<i>Triportheus</i> spp.	13,4	12,2
Curimatidae		
<i>Curimatella immaculata</i>	0,8	0,8
<i>Eigenmannina melanopogon</i>	1,7	1,6
<i>Potamorhina altamazonica</i>	0,8	0,8
<i>Potamorhina latior</i>	10,9	10,6
<i>Psectrogaster rutiloides</i>	20,9	15,4
<i>Psectrogaster curviventris</i>	0,8	0,8
Espèce indéterminée	30,9	17,1
Engraulidae spp.	1,7	1,6
Gymnotidae spp.	0,8	0,8
Prochilodontidae		
<i>Prochilodus nigricans</i>	5,0	4,9
Serrasalminidae		
<i>Pygocentrus nattereri</i>	0,8	0,8
<i>Serrasalmus</i> spp.	2,5	2,4
<i>Mylossoma</i> spp.	5,8	4,9
Poissons non déterminés		39,8
Fréquences	120	117
	proies	estomacs

us en maturation avancée.

F3, ponte imminente ou en cours. Présence de gros oocytes hyalins encore attachés aux autres oocytes ou libres dans l'ovaire.

F4, femelle en post-ponte. Ovaire flasque, rougeâtre, renfermant une proportion notable d'oocytes jaunes en vitellogénèse. Le RGS ne dépasse pas 2,4 % (n=78). Ces femelles peuvent, soit entamer une autre fin de maturation suivie d'une autre ponte, soit entrer en atresie et passer au stade 5. La durée qui s'est écoulée depuis la dernière ponte n'est pas connue.

F5, femelle en fin de cycle. Ovaire réduit, flasque, parfois rougeâtre, ne contenant pas ou peu d'oocytes visibles. RGS moyen de 0,76 % ne dépassant que très rarement 1 % comme les femelles F1 (n=51).

Le cycle d'évolution d'une femelle au cours d'une saison de reproduction suit le schéma suivant avec passage direct de F3 à F5 en fin de cycle: F1 → F2 → F3 → F4 → F5. Le nombre de boucles F2-F3-F4-F2 n'est pas connu.

L'échelle comprend seulement 3 stades pour les mâles. M1, juvénile ou adulte en repos sexuel; testicules très réduits en filaments ou bandelettes. M2, mâle en début de développement; testicule plus épais, à section souvent triangulaire, présentant des zones blanchâtres indiquant un début de spermiation. M3, mâle mûr; testicules blancs et turgescents laissant sortir le sperme à la moindre pression sur les flancs (n=4).

Un individu hermaphrodite de 408 mm présentait une partie mâle au stade M2 comprenant toute la gonade droite et la moitié postérieure de la gonade gauche, et une partie femelle au stade F1 dans le reste de la gonade gauche.

**Tableau 6.** Tailles de maturité sexuelle chez *Pellona castelnaeana*. F1, M1, juvéniles ou adultes en repos sexuel.

intervalle de LS (mm)	♀♀		♂♂	
	N	%F1	N	%M1
200-249			3	66,7
250-299	2	100,0	8	50,0
300-349	9	66,7	28	46,4
350-399	12	8,3	56	12,5
400-449	71	7,0	79	8,9
450-499	135	7,4	12	8,3
500-549	125	8,0		
≥ 550	42	2,4		

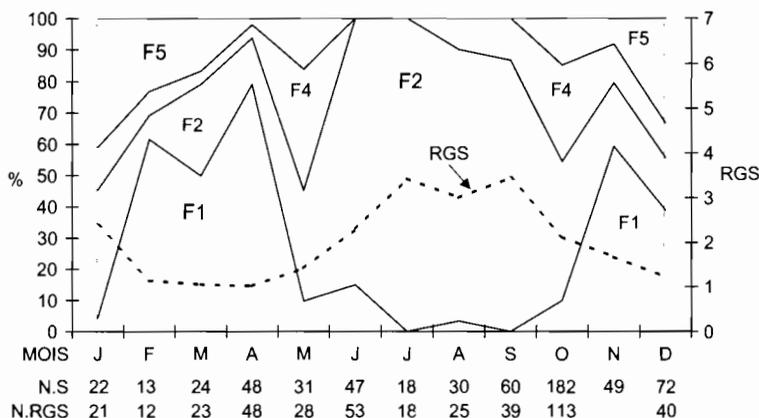


Fig. 5. Répartition en % des stades sexuels et variation du RGS moyen des femelles adultes de *Pellona castelnaeana* pêchées en milieu lentique en fonction des mois. N.S, effectifs relatifs aux stades sexuels; N.RGS, effectifs relatifs au RGS.

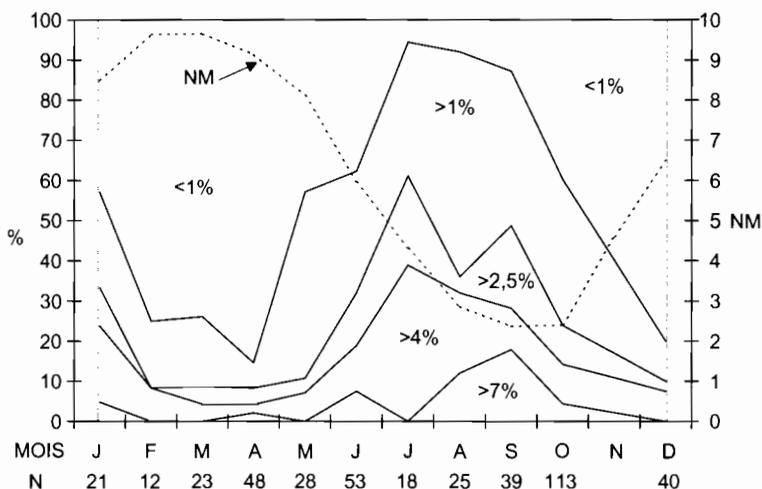


Fig. 6. Répartition en % des classes de RGS des femelles adultes de *Pellona castelnaeana* pêchées en milieu lentique en fonction des mois. NM, niveau du Mamoré en mètres; N, effectifs; classes de RGS: <1%; >1%; >2,5%; >4%; >7%.

Reproduction: tailles et âges de maturité sexuelle. Elles sont établies d'après les observations faites de mai à octobre lorsque la grande majorité des individus d'au moins 400 mm sont en activité sexuelle (F2 à F5, M2 et M3). Les variations avec la taille du pourcentage des individus au stade 1 indiquent une taille de maturité pour les femelles de 350 mm (Tabl. 6) à un âge d'environ 2 ans (Tabl. 4). Celle des mâles, encore mal définie, se situe vers 300 mm à un âge un peu plus précoce. Les tailles minimales observées de maturation sont de 332 mm pour les femelles et 242 mm pour les mâles.

Saison et lieux de reproduction. En juin et juillet presque toutes les femelles adultes prises en milieu lentique sont en maturation (Fig. 5). Les femelles en post-ponte F4 commencent à apparaître en août et celles en fin de cycle F5 en octobre. A partir du mois de novembre il y a une proportion souvent élevée de femelles en repos sexuel ou en fin de cycle, mais les pourcentages de femelles F2 et F4 restent notables jusqu'en mai. L'étude des distributions mensuelles des RGS individuels (Fig. 6) confirment l'étalement de la reproduction puisqu'on trouve des femelles à RGS élevés ( $\geq 4\%$ ) toute l'année. Elle montre aus-

si l'existence d'un pic net de reproduction en septembre où le pourcentage d'individus à RGS  $\geq 7\%$  atteint 18 % en milieu lentique. En résumé il y a une saison de reproduction étendue sur 10 mois avec un maximum très net d'intensité pendant les basses eaux d'août, septembre et octobre. La date moyenne de naissance peut être estimée au 1<sup>er</sup> septembre.

Les 8 échantillons obtenus en milieu lotique pendant les basses eaux aux filets dérivants et à la senne font apparaître des RGS beaucoup plus élevés dans ce type de milieu puisque 57 % des femelles y ont des RGS supérieurs à 7 % et 83 % supérieurs à 4 %. Le RGS moyen est de 7,3 % en milieu lotique (n=30) contre 2,5 % (n=177) en milieu lentique pour les 3 mois envisagés. La différence des RGS moyens est hautement significative (test t de comparaison des moyennes égal à 8,0). La comparaison des distributions des RGS dans ces deux types de milieu est faite dans le Tableau 7. La probabilité d'obtenir une telle valeur du  $\chi^2$  par le simple effet du hasard est extrêmement faible et ne figure pas dans les tables. En outre les 30 femelles prises en milieu lotique ont été capturées en même temps que 20 mâles en maturation dont deux fluents. La fraye se produit en milieu lotique après une courte migration latérale des adultes depuis les lacs de méandre jusqu'au courant principal du Mamoré et du Sécuré.

Sex-ratio. A partir d'un pourcentage stable et élevé de mâles jusqu'à 399 mm (68,8 %), on observe une baisse très rapide du sex-ratio qui s'annule en quelques centimètres (Tabl. 8). Tous les adultes au dessus de 470 mm sont des femelles. Une variation aussi rapide du sex-ratio n'a été observée chez aucune autre espèce parmi les 30 étudiées (Loubens & Aquim, 1986 et données non publiées).

**Tableau 7.** Distributions des RGS des femelles de *Pellona castelnaeana* en milieu lotique LOT et en milieu lentique LEN pendant les basses eaux (août à octobre) et test du  $\chi^2$ .

classe de RGS	LOT	LEN	total
0 - < 4 %	5	142	147
4 - < 8 %	13	27	40
$\geq 8\%$	12	8	20
total	30	177	207

$\chi^2 = 58,2 p < 0,000001$

L'image de la structure en nombre par classe de longueur de la population est obtenue, à partir des captures des filets de 60, 70, 80 et 90 mm (Tabl. 9), par l'intermédiaire des équations des courbes de sélectivité pour les 4 types de filet employés. Les paramètres de ces équations sont les suivants.

Filet	LO (mm)	2s <sup>2</sup>
60	417	3500
70	486,5	3500
80	556	3500
90	596	4914

Il est possible ensuite de calculer les nombres relatifs représentatifs des différentes classes de longueur dans la population à partir de 400 mm, et, en fonction du sex-ratio, les nombres respectifs de mâles et de femelles (Fig. 7). On constate, corrélativement à la chute très rapide du nombre de mâles, une stabilisation puis une forte augmentation de celui des femelles. De plus il a été observé un individu hermaphrodite de 408 mm. L'ensemble suggère un hermaphrodisme protandrique partiel (cf. discussion).

## Discussion

Domaine vital: comparaison avec l'Amazonie centrale. Dans la région de Trinidad, *P. castelnaeana* est strictement limité aux eaux blanches des forêts-galerie alors qu'en Amazonie centrale l'espèce est présente aussi bien dans les eaux noires du Lago do Prato dépendant du rio Negro que dans les eaux blanches du Lago do Inácio dépendant du Solimões avec des abondances relatives à l'abondance totale des poissons très semblables (Saint-Paul et al., 2000). Or les eaux noires d'Amazonie centrale ont une composition chimique encore plus extrême que celle des eaux claires des lacs plats de la savane arborée du Béni (Loubens et al., 1992). La composition chimique des eaux n'est donc pas le facteur limitant dans la région de Trinidad.

L'hypothèse explicative est la même que celle fournie pour *Plagioscion squamosissimus* (Loubens, 2003). *Pellona castelnaeana* est aussi une espèce mal adaptée à de basses concentrations d'oxygène (Junk et al., 1983, 1997) et les lacs plats du Béni sont à la fois très peu profonds (1 à 2 mètres) et rapidement coupés du réseau fluvial à la décrue: il n'y a pas de possibilité de refuge en cas d'insuf-

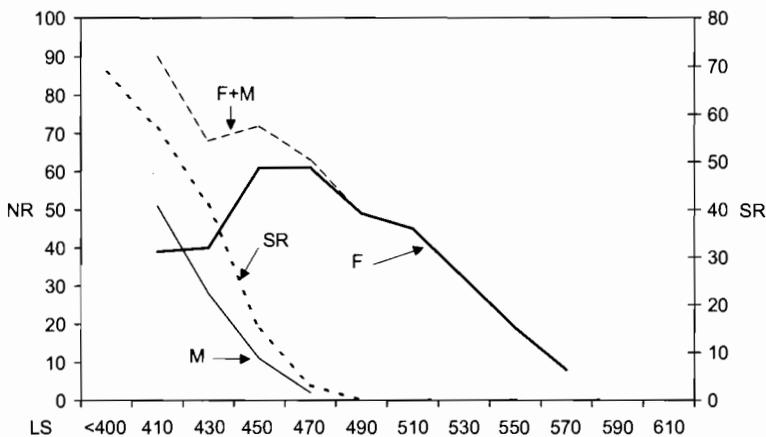


Fig. 7. Nombres représentatifs NR de l'abondance relative totale et par sexe des différentes classes de longueur dans la population de *Pellona castelnaeana* à partir de 400 mm. Classes de 20 mm sauf la classe < 400 mm. F+M, courbe relative à l'ensemble des deux sexes; F, courbe relative aux femelles; M, courbe relative aux mâles; SR, sex-ratio en % des mâles.

fisance d'oxygène et l'espèce ne peut pas utiliser l'oxygène de l'air grâce à la mise en œuvre de l'un ou l'autre des nombreux dispositifs d'adaptation que l'on trouve chez les espèces primaires d'eaux douces (Junk et al., 1983).

Age et croissance. Il ne semble pas y avoir eu d'autres études dans ces domaines sur *P. castelnaeana*. La zonation observée sur les sagitta de

*P. castelnaeana* est la même que celle vue sur les asteriscus de *Prochilodus nigricans* (Loubens & Panfili, 1992), de *Colossoma macropomum* (Loubens & Panfili, 1997), de *Piaractus brachipomus* (Loubens & Panfili, 2001) et sur les sagitta de *Plagioscion squamosissimus* (Loubens, 2003): il y a

Tableau 8. Variations du sex-ratio SR (% des mâles) avec la longueur chez *Pellona castelnaeana*.

LS (mm)	N	SR
280-299	12	66,7
300-319	13	76,9
320-339	22	63,6
340-359	38	71,1
360-379	44	77,3
380-399	73	63,0
280 à 399	202	68,8
400-419	105	57,1
420-439	95	41,1
440-459	94	14,9
460-479	94	3,2
480-499	99	0,0
500-519	93	0,0
520-539	64	0,0
540-559	45	0,0
560-579	18	0,0
580-599	5	0,0
600-619	1	0,0

Tableau 9. Distributions de longueur standard des *Pellona castelnaeana* capturés dans les filets de 60, 70, 80, 90 mm pour un effort de pêche de 250 unités par filet. Efforts réels: 60, 283; 70, 215; 80, 252; 90, 362.

classe de LS (mm)	Filet à mailles de			
	60	70	80	90
< 300	2	1		2
300-319	2	1		1
320-339	7	1	1	1
340-359	14	4		1
360-379	28	5		1
380-399	56	4	4	1
400-419	89	11	1	1
420-439	65	27	3	3
440-459	53	49	2	3
460-479	27	61	7	1
480-499	27	49	22	4
500-519	18	38	25	7
520-539	13	17	29	8
540-559	7	10	21	11
560-579		2	5	9
580-599		4		1
600-619			2	
total	408	284	122	55

une alternance assez nette de zones opaques larges et d'anneaux hyalins étroits permettant une estimation correcte de l'âge. La généralisation de ce type de zonation à l'ensemble des milieux tropicaux ne peut encore être évaluée car il n'y a pas eu, à notre connaissance, d'autres études de ce genre en Amérique tropicale, et elles ne font que commencer en Afrique tropicale ou subtropicale (Mérona et al., 1988).

Cette zonation est la même que celle généralement mise en évidence chez les poissons des zones tempérées et froides du globe (Hureau, 1970; Tesch, 1971; Holden & Raitt, 1975; Baillon, 1992) malgré quelques observations contraires ou différentes comme celle de Jones & Hynes (1950) sur les épinoches et de Panfili et al. (1992) sur l'anguille européenne. Par contre une zonation inverse – zone hyaline large correspondant à une forte croissance et anneau opaque de croissance lente – a été observée sur les otolithes d'espèces subtropicales du Golfe du Mexique (Rodriguez, 1962; Moë, 1969; Beckman et al., 1990; Crabtree et al., 1996) et du Texas (Maceina & Betsill, 1987), et d'espèces marines tropicales de Nouvelle-Calédonie (Loubens, 1978) ou d'Australie (Newman et al., 1996).

La validation de cette zonation pour l'estimation de l'âge de *Pellona castelnaeana* reste encore imparfaite car la variabilité de la largeur de la marge M pour un bimestre donné est élevée (Fig. 4). Cette variabilité est due en grande partie à l'étalement de l'échantillonnage sur plusieurs cycles hydrologiques. Pour la même raison, les estimations des paramètres des courbes de croissance, d'ailleurs assez différentes en fonction des deux types de modélisation, ne peuvent être considérées comme précises (Tabl. 4).

**Relations trophiques.** *Pellona castelnaeana* est connu depuis longtemps comme étant essentiellement ichthyophage (Menezes, 1962; Goulding, 1980; Mérona et al., 2001) mais il n'y a pas eu d'études détaillées de l'alimentation en fonction de la taille, des lieux et des saisons.

**Dissymétrie de développement des ovaires.** Elle a aussi été observée par Chaves (1992) sur 17 *P. castelnaeana* d'Amazonie centrale à différents stades de développement des ovaires. Dans la famille des Clupeidae certaines espèces ont déjà été décrites comme présentant un ovaire gauche plus développé. C'est le cas d'*Alosa alosa* chez qui la différence des poids moyens des deux ovaires

atteint 11 %, et d'*A. pseudoharengus* et d'*A. aestivalis* (Taverny, 1991). Ce phénomène se rencontre aussi dans d'autres groupes de poisson et peut aller jusqu'à la formation d'une gonade unique, par exemple chez les Mormyridae africains (Bisgorn, 1990) ou les *Orestias* (Cyprinodontidae) (Parenti, 1984). L'origine de cette dissymétrie serait la suivante: pendant la localisation précoce des gonocytes et leur migration ultérieure au cours des premières étapes larvaires, il se produirait une répartition dissymétrique de ces éléments d'ordre numérique, anatomique ou physiologique (Bruslé & Bruslé, 1983).

**Hermaphroditisme protandrique chez les Pristigasteridae et les Clupeidae.** Comment expliquer, chez *Pellona castelnaeana*, la chute très rapide du nombre de mâles en corrélation avec l'augmentation de celui des femelles tandis que le nombre total des adultes décroît régulièrement avec la taille (Fig. 7)? Ni une mortalité très forte atteignant seulement les mâles, ni la croissance plus rapide des femelles ne permettent de comprendre ces variations. Le changement de sexe dans le sens mâle-femelle paraît la seule explication plausible. Ce changement n'a été constaté que chez un seul individu, ce qui est fort peu, mais le mode d'observation rapide des gonades à l'œil nu en est sans doute la cause. Il s'agirait d'un hermaphroditisme partiel seulement puisque, chez les grands juvéniles et les adultes de la classe 280 à 399 mm, on observe environ une femelle pour deux mâles (Tabl. 8). Les femelles resteraient femelle toute leur vie tandis que la plupart des mâles changeraient de sexe lorsqu'ils atteignent 400 à 450 mm. Les changements de sexe commencent peut-être à intervenir avant 400 mm, mais on ne dispose pas d'une image correcte de la population pour des tailles inférieures à 400 mm. Les mâles à croissance rapide atteignent avant les autres les longueurs correspondant à l'intervalle de changement de sexe, ce qui explique aussi la croissance très lente des mâles à partir de deux ans puisque les mâles à croissance lente restent mâles beaucoup plus longtemps. L'hermaphroditisme protandrique partiel de *P. castelnaeana* demande à être confirmé par des examens approfondis de gonades et des coupes histologiques.

*Pellona harroweri* serait aussi protandrique. Liu (1981) n'observe aucune femelle jusqu'à 200 mm, un mélange des deux sexes de 201 à 228 mm, et que des femelles à partir de 229 mm (n=295). Les échantillons plus réduits obtenus pour *P. flavipin-*

nis montrent une chute également très rapide du sex-ratio (Le Guennec, 1989).

Un hermaphroditisme protandrique total a été proposé, avec d'excellents arguments d'ordre démographique et histologique, pour *Tenualosa toli*, espèce asiatique dont les populations du Sarawak ont été étudiées par Blaber et al. (1996). Le changement de sexe est rapide, environ 8 mois à l'échelle de la population, et a lieu autour de 230 mm de LS et 1 an d'âge. On observe très souvent chez les *Pristigasteridae* et les *Clupeidae* de grandes différences de taille entre les femelles, toujours plus grandes, et les mâles. Des études approfondies de la sexualité pourraient montrer plus souvent l'intervention d'un tel hermaphroditisme comme facteur explicatif partiel ou total de ces différences.

Cycles reproductifs et cycles hydrologiques. Beaucoup d'espèces fluviatiles tropicales déjà étudiées sont connues pour se reproduire durant la crue de telle sorte que les larves, alevins et juvéniles ont à leur disposition les nombreux abris et la nourriture abondante présents dans les zones inondées (Blache, 1964; Welcomme, 1979; Lowe-McConnell, 1987; Lévêque & Paugy, 1999). A l'intérieur de ce cadre général, la chronologie de la reproduction et sa relation avec la crue saisonnière présentent de nombreuses modalités encore mal connues qu'il est important de décrire avec plus de précision et si possible d'expliquer.

En ce qui concerne les espèces du Mamoré, *Prochilodus nigricans* est l'exemple classique d'une espèce se reproduisant une fois par an en fin de crue (janvier) en milieu lentique à proximité ou dans les herbiers récemment envahis par les eaux; œufs, larves et juvéniles sont placés directement dans les zones qui leur sont favorables (Loubens & Panfili, 1995). La reproduction de *Pseudoplatystoma fasciatum* et *P. tigrinum* est semblable en fréquence et chronologie, mais la fraye est précédée d'une montaison qui emmènent les reproducteurs près des Andes (Loubens & Panfili, 2000). *Colossoma macropomum* pond lui aussi une seule fois par an, mais plus tôt, pendant la première partie de la crue (dernier trimestre de l'année) dans les milieux de bordure des cours d'eau après une courte montaison; larves et alevins pénétreraient ensuite, poussés par la crue, dans les zones inondées (Loubens & Panfili, 1997). *Pellona castelnaeana* est encore plus précoce et se reproduit plusieurs fois, principalement aux basses eaux en milieu lotique; en outre des pontes plus rédui-

tes ont lieu presque toute l'année. La dispersion des œufs et des larves a lieu grâce aux courants. La reproduction de *Plagioscion squamosissimus* est semblable à celle de *Pellona castelnaeana* au point de vue durée et variations d'intensité mais la fraye a lieu en milieu lentique (Loubens, 2003). Il y a donc, pour ces espèces de grande taille, une grande diversité des cycles reproductifs qui ne permet aucune généralisation.

La variabilité des cycles hydrologiques peut entraîner des décalages dans les conditions de milieu favorables à la fraye pouvant atteindre jusqu'à deux mois (Loubens et al., 1992). La réponse à cette variabilité, lorsqu'elle est connue ou qu'elle peut être raisonnablement supposée, est chaque fois différente. Chez *Prochilodus nigricans* ce serait une variabilité d'ordre génétique qui entraînerait un étalement de la maturation: selon les circonstances de la crue telle ou telle fraction de la population sera mûre au bon moment (Loubens & Panfili, 1995). Chez *Colossoma macropomum* la reproduction a lieu dans des milieux relativement stables à cette époque de l'année, ce qui met les œufs et les larves à l'abri de fluctuations trop importantes du niveau de l'eau (Loubens & Panfili, 1997). La régulation chez *Pellona castelnaeana* et *Plagioscion squamosissimus* se fait par la multiplication et l'étalement des pontes, mais les deux espèces fraient dans des milieux différents (ce travail et Loubens, 2003). Dans tous ces cas il s'agit d'espèces à forte capacité individuelle de reproduction: environ 200 000 œufs par kilogramme de poids du corps d'une femelle chez *Prochilodus nigricans*; plus de 100 000 pour *C. macropomum*; inconnue avec précision mais élevée chez *P. castelnaeana* et *Plagioscion squamosissimus*. Un succès même très partiel, obtenu par des moyens différents, est suffisant pour assurer la pérennité de l'espèce.

Conclusion. Ces premiers éléments sur la biologie de *Pellona castelnaeana* dans la région de Trinidad concernent essentiellement la phase adulte, car très peu de jeunes ont pu être capturés malgré un échantillonnage intensif. Sans doute faut-il chercher les nourriceries plus en aval vers le nord, les œufs et les larves étant entraînés par le courant, ce qui pose aussi la question d'une montaison ultérieure. Outre ces questions importantes, l'intérêt scientifique de l'étude de cette espèce se trouve renforcé par les caractéristiques originales de la biologie de la reproduction qui demandent maintenant à être approfondies.

## Remerciements

Nous sommes très heureux de remercier le personnel de l'ancien Convenio IRD (autrefois ORSTOM) – CORDEBENI (Corporación de desarrollo del Beni) – UTB (Universidad técnica del Beni); Etienne Loubens pour son aide en informatique; les référendaires et Maurice Kottelat pour la mise au point final de l'article.

## Littérature citée

- Baillon, N. 1992. Otolithométrie: revue et problèmes. Pp. 21-52 in J. L. Baglinière, J. Castanet, F. Conand & F. J. Meunier (eds.), Tissus durs et âge individuel des vertébrés. Colloques et Séminaires ORSTOM-INRA, Paris.
- Beckman, D. W., A. L. Stanley, J. H. Render & C. A. Wilson. 1990. Age and growth of Black Drum in Louisiana waters of the Gulf of Mexico. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 119: 537-544.
- Bigorne, R. 1990. Mormyridae. Pp. 122-183 in C. Lévêque, D. Paugy & G. G. Teugels (eds.), Faune des poissons d'eaux douces et saumâtres de l'Afrique de l'Ouest. Collection Faune tropicale 28. ORSTOM, Paris.
- Blaber, S. J. M., D. A. Milton, J. Pang, P. Wong & O. Boon-Teck. 1996. The life history of the tropical shad *Tenuulosa toli* from Sarawak: first evidence of protandry in the Clupeiformes? *Env. Biol. Fish.*, 46: 225-242.
- Blache, J. 1964. Les poissons du bassin du Tchad et du bassin adjacent du Mayo Kebbi. Etude systématique et biologique. *Mém. ORSTOM*, 4: 1-486.
- Bruslé J. & S. Bruslé. 1983. La gonadogenèse des poissons. *Reprod. Nutr. Develop.*, 23: 453-491.
- Chaves, P. T. C. 1992. Nota sobre o dimorfismo ovariano em *Pellona castelnaeana* (Pisces, Clupeidae) da região amazônica. *Revista UNIMAR (Universidade estadual de Maringá, Brasil)*, 14 (Supl.): 223-226.
- Crabtree, R. E., C. W. Harden, D. Snodgrass & C. Stevens. 1996. Age, growth and mortality of bonefish, *Albula vulpes*, from the waters of the Florida Keys. *Fish. Bull.*, 94: 442-451.
- Francis, R. I. C. C. 1990. Back-calculation of fish length: a critical review. *J. Fish Biol.*, 36: 883-902.
- Goulding, M. 1980. The fishes and the forest. University of California Press, Los Angeles, 280 pp.
- Guyot, J. L., D. Corbin, J. Quintanilla & H. Calle. 1991. Hydrochimie des lacs de la région de Trinidad (Amazonie bolivienne). Influence d'un fleuve andin: le rio Mamoré. *Rev. Hydrobiol. Trop.*, 24: 3-12.
- Hamley, J. M. 1975. Review of gillnet selectivity. *J. Fish. Res. Board Can.*, 32: 1943-1969.
- Holden, M. J. & D. F. S. Raitt. 1975. Manual de ciencia pesquera. Parte 2 – Métodos para investigar los recursos y su aplicación. *Doc. Téc. FAO Pesca*, 115: 1-211.
- Hureau, J. C., 1970. Biologie comparée de quelques Poissons antarctiques (Nototheniidae). *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, 68: 1-244.
- Jones, J. W. & H. B. N. Hynes. 1950. The age and growth of *Gasterosteus aculeatus*, *Pygosteus pungitius* and *Spinachia vulgaris*, as shown by their otoliths. *J. Anim. Ecol.*, 19: 59-73.
- Junk, W. J., G. M. Soares & F. M. Carvalho. 1983. Distribution of fish species in a lake of the Amazon flood plain near Manaus (Lago Camaleão), with special reference to extreme oxygen conditions. *Amazoniana*, 7: 397-431.
- Junk, W. J., M. G. M. Soares & U. Saint-Paul. 1997. The fish. Pp. 385-408 in W. J. Junk (ed.), *The Central Amazon floodplain*. Springer, Berlin.
- Lauzanne, L., G. Loubens & B. Le Guennec. 1990. Pesca y biología pesquera en el Mamore medio (región de Trinidad, Bolivia). *Interciencia*, 15: 452-460.
- 1991. Liste commentée des poissons de l'Amazonie bolivienne. *Rev. Hydrobiol. Trop.*, 24: 61-76.
- Le Guennec, B. 1989. Contribution à la connaissance de l'ichthyofaune du bassin du Mamoré (Bolivie); référence aux sardines: *Pellona castelnaeana* et *Pellona flavipinnis* (Pisces, Clupeidae). Thèse doct., Institut National Polytechnique, Toulouse, 294 pp.
- 1992. Contribution à la systématique du genre *Pellona* (Clupeidae) de Bolivie. *Cybium*, 16: 145-150.
- Lévêque C. & D. Paugy. 1999. Les poissons des eaux continentales africaines. Diversité, écologie, utilisation par l'homme. IRD, Paris, 521 pp.
- Liu, C. H. 1981. Biology of *Pellona harroweri* in Honduras. *China Fish. Mon.*, 346: 13-16.
- Loubens, G. 1978. Biologie de quelques espèces de poisson du lagon néo-calédonien. I. Détermination de l'âge (otolithométrie). *Cah. ORSTOM, sér. Océanographie*, 16: 263-283.
- 2003. Biologie de *Plagioscion squamosissimus* (Teleostei: Sciaenidae) dans le bassin du Mamoré (Amazonie bolivienne). *Ichthyol. Explor. Freshwaters*, 14: 335-352.
- Loubens, G. & J. L. Aquim. 1986. Sexualidad y reproducción de los principales peces de la cuenca del río Mamore. *Informe Científico n° 5, ORSTOM-CORDEBENI – UTB, Trinidad, Bolivia*, 45 pp.
- Loubens, G., L. Lauzanne & B. Le Guennec. 1992. Les milieux aquatiques de la région de Trinidad (Béni, Amazonie bolivienne). *Rev. Hydrobiol. Trop.*, 25: 3-21.
- Loubens, G. & J. Panfili. 1992. Estimation de l'âge individuel de *Prochilodus nigricans* (Teleostei, Prochilodidae) dans le Béni (Bolivie): protocole d'étude et application. *Aquat. Living Res.*, 5: 41-56.
- 1995. Biologie de *Prochilodus nigricans* (Teleostei: Prochilodontidae) dans le bassin du Mamoré (Amazonie bolivienne). *Ichthyol. Explor. Freshwaters*, 6: 17-32.
- 1997. Biologie de *Colossoma macropomum* (Teleostei: Serrasalmidae) dans le bassin du Mamoré (Amazonie bolivienne). *Ichthyol. Explor. Freshwaters*, 8: 1-22.

- 2000. Biologie de *Pseudoplatystoma fasciatum* et *P. tigrinum* (Teleostei: Pimelodidae) dans le bassin du Mamoré (Amazonie bolivienne). Ichthyol. Explor. Freshwaters, 11: 13-34.
- 2001. Biologie de *Piaractus brachipomus* (Teleostei: Serrasalminae) dans le bassin du Mamoré (Amazonie bolivienne). Ichthyol. Explor. Freshwaters, 12: 51-64.
- Lowe-McConnell, R. H. 1987. Ecological studies in tropical fish communities. Cambridge Univ. Press, 382 pp.
- Maceina, M. J. & R. K. Betsill. 1987. Verification and use of whole otolith to age white crappie. Pp. 267-278 in R. C. Summerfelt & G. E. Hall (eds.), Age and growth of fish. Iowa State University, Ames.
- Menezes, R. S. de. 1962. Informações sobre a alimentação de peixes na bacia do rio Parnaíba. Bol. Soc. Ceara Agron., 3: 55-60.
- Mérona, B. de, T. Hecht & J. Moreau. 1988. Croissance des poissons d'eau douce africains. Pp. 191-219 in C. Lévêque, M. N. Bruton & G. W. Ssentongo (eds.), Biologie et écologie des poissons d'eau douce africains. Travaux et Documents 216. ORSTOM, Paris.
- Mérona, B. de, G. M. dos Santos & R. G. de Almeida. 2001. Short term effects of Tucuruí Dam (Amazonia, Brazil) on the trophic organization of fish communities. Env. Biol. Fish., 60: 375-392.
- Moë, M. A. 1969. Biology of the red grouper *Epinephelus morio* (Valenciennes) from the eastern Gulf of Mexico. Prof. Pap. series, Florida Depart. Nat. Res. Mar. Res. Lab., St. Petersburg, 10: 1-95.
- Moreau, J. 1987. Mathematical and biological expression of growth in fishes: recent trends and further developments. Pp. 81-114 in R. C. Summerfelt & G. E. Hall (eds.), Age and growth of fish, Iowa State University, Ames.
- Newman, S. J., D. McB. Williams & G. R. Russ. 1996. Age validation, growth and mortality rates of tropical snappers (Pisces: Lutjanidae), *Lutjanus adetii* (Castelnau, 1873) and *L. quinquelineatus* (Bloch, 1790) from the central Great Barrier Reef, Australia. Mar. Freshw. Res., 47: 575-584.
- Panfili, J., M. C. Ximenes, A. Crivelli & T. Dochi. 1992. Validation de l'âge de l'anguille européenne dans les lagunes méditerranéennes françaises (Camargue): résultats préliminaires. Pp. 119-127 in J.-L. Baglinière, J. Castanet, F. Conand & F. Meunier (eds.), Tissus durs et âge individuel des vertébrés. Colloques et Séminaires, ORSTOM, Paris.
- Parenti, L. R. 1984. A taxonomic revision of the Andean killifish genus *Orestias* (Cyprinodontiformes, Cyprinodontidae). Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 178: 110-214.
- Pouilly, M., C. Ibañez, M. Gutierrez & T. Yunoki. 1999. Funcionamiento ecológico de las lagunas de la zona de inundación del río Mamore (Beni, Bolivia). Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental, 6: 41-54.
- Rodriguez, Z. P. 1962. Estudios estadísticos y biológicos sobre la Biajaiba (*Lutianus synagris*). Nota sobre investigaciones n° 4, Centro de Investigaciones Pesqueras, Cuba, 91 pp.
- Saint-Paul, U., J. Zuanon, M. A. Villacorta Correa, M. Garcia, N. N. Fabré, U. Berger & W. J. Junk. 2000. Fish communities in Central Amazonian white and blackwater floodplains. Env. Biol. Fish., 57: 235-250.
- Sparre, P. & S. C. Venema. 1996. Introduction à l'évaluation des stocks de poissons tropicaux. Première partie: Manuel. FAO, Document technique sur les pêches n° 306.1, Rev. 1, 401 pp.
- Taverny, C. 1991. Pêche, biologie, écologie des Aloses dans le système Gironde-Garonne-Dordogne. Etudes du CEMAGREF, Série Ressources en Eau, 4: 1-392.
- Tesch, F. W. 1971. Age and growth. Pp. 98-130 in W. E. Ricker (ed.), Methods for assessment of fish production in fresh waters. IBP Handbook 3. Blackwell, Oxford & Edinburgh.
- Welcomme, R. L. 1979. Fisheries ecology of floodplain rivers. Longman, London & New-York, 317 pp.

Reçu 20 mars 2004

Révisé 28 septembre 2004

Accepté 3 novembre 2004