

Biologie de *Colossoma macropomum* (Teleostei: Serrasalminidae) dans le bassin du Mamoré (Amazonie bolivienne)

Gérard Loubens* et Jacques Panfili**

Fonds Documentaire ORSTOM

Cote: B* 10615 Ex: 1

Biology of *Colossoma macropomum* (Teleostei: Serrasalminidae) in the Mamore basin (Bolivian Amazonia). The biology of *Colossoma macropomum* is studied in the Trinidad region (Mamore Basin, Bolivia) and the results are compared with those from other basins. Almost unexploited in Bolivia, *C. macropomum* stocks are already in regression in central Amazonia. It inhabits flood-plain and is indifferent to the two main water types, white waters originally from the Andes and black waters formed in 'pampas'. It is outstandingly resistant to hypoxia through the development of lower lip extensions often observed in numerous adults. During high waters, *C. macropomum* are scattered into the flooded areas; they gather together in the lakes when the water recedes and finally reach the Mamore river. At low water, they migrate upstream for reproduction which takes place in the last quarter of the year near the Securé riverbanks. In the breeding season, males remain at the spawning places while, after spawning, females move to recently flooded areas. The length at sexual maturity is 62 cm for females and 60 cm for males. There is a clear condition cycle composed of rapid fattening during high waters followed by a long thinning down beginning at fall and lasting till the middle of next flood. These results on feeding agree with those obtained in central Amazonia: intense feeding period on fruits and seeds falling from the trees during high waters followed by a long fast, total for adults, partial for youngs. This cycle is registered on otolith (asteriscus) sections by alternating broad opaque zones and hyaline rings well stained by toluidin blue. These marks were useful to age most fishes with a good accuracy and to study the growth. The growth is fast and similar in both sexes until sexual maturity, which occurs between 7 and 10 years. Adult male growth is slightly slower than that of female; the difference between the two average maximal lengths is only 2 cm (74 cm for females, 72 cm for males). *Colossoma macropomum* can live a very long time, at least 40 years (maximum, 65 years). Growth curve shows a pattern characteristic of unexploited stocks. Despite scientific and economic interest, our knowledge of *C. macropomum* is still poor and a great effort is necessary before the human impact, already important in some regions, considerably reduces the stocks and complicates their study.

Biología de *Colossoma macropomum* (Teleostei: Serrasalminidae) en la cuenca del río Mamoré (Amazonia boliviana). Se estudia la biología de *C. macropomum* en la región de Trinidad, cuenca del Mamoré, y se compara los resultados con los obtenidos en otras cuencas. Aún poco explotados en Bolivia, las poblaciones de *C. macropomum* ya están en regresión en la Amazonia central. Al nivel de la especie es un pez de llanura indiferente a los dos tipos principales de aguas, las aguas blancas de origen andino y las aguas negras que se forman en las pampas. El pez resiste de una manera extraordinaria a la hipoxia por el desarrollo de expansiones en el labio inferior, lo que fue constatado varias veces en numerosos adultos. Durante las aguas altas están esparcidos en las zonas de inunda-

* Le Fanga, La Chapelle-Mouret, 24120 Terrasson, France.

** ORSTOM, Laboratoire de Sclérochronologie des Animaux Aquatiques, B.P. 70, 29280 Plouzané, France. Email panfili@orstom.fr

Fonds Documentaire ORSTOM



ción. Al comenzar la bajada de las aguas se agrupan en los lagos y a continuación van a dar al Mamoré. En la época de aguas bajas empiezan una migración anadroma de reproducción, la cual les llevan al río Sécure donde frezan cerca de las orillas durante el último trimestre. Los machos se quedan mayoritariamente en los lugares de desove mientras que las hembras entran en seguida después del desove en las zonas que se están inundando. Los tamaños de madurez sexual son de 62 cm (largo estándar) para las hembras y 60 cm para los machos. El ciclo de la condición resulta bien claro: rápido engorde durante las aguas altas y adelgazamiento empezando con la decrecida y prolongándose hasta la mitad de la crecida siguiente. Estos resultados coinciden con los que fueron obtenidos en la Amazonia central sobre la alimentación: hay un período de alimentación intensiva en tiempo de aguas altas con los frutos y las semillas que caen de los árboles; luego viene un largo ayuno sea total para los adultos sea parcial para los juveniles. Como consecuencia de este ciclo, secciones de otolitos (asteriscus) muestran una alternancia de zonas opacas anchas y de anillos hialinos que se coloran muy bien con el azul de toluidina. Esto permitió estimar con una buena precisión la edad de la mayoría de los individuos y estudiar el crecimiento, el que resulta rápido e igual para ambos sexos hasta la madurez sexual que se alcanza entre los 7 y los 10 años. Luego el crecimiento de los machos es ligeramente más débil; la diferencia entre las longitudes máximas medias queda en 2 cm (74 para hembras y 72 para machos). *Colossoma macropomum* puede vivir mucho tiempo, cuarenta años por lo menos (maximum, 65 años). Se observa al fin de la vida un largo período de crecimiento nulo característico de los stocks inexplotados. Lo conocido sobre la especie resulta aún escaso a pesar del interés científico y económico de la misma. Tiene que haber un esfuerzo grande antes de que el impacto de las actividades humanas, ya muy visible en ciertas regiones, lleguen a reducir mucho los stocks y complicar los estudios.

Introduction

L'importance de *Colossoma macropomum* (Cuvier, 1818) (Serrasalmidae: Myleinae) dans les bassins de l'Amazone et de l'Orénoque est bien connue (Eckmann, 1983; Petrere, 1978; Goulding, 1981; Lauzanne et al., 1990; Novoa et al., 1984). Bien que fragmentaires, les statistiques de débarquement montrent généralement une diminution inquiétante des captures de *C. macropomum*, ce qui a conduit, avec l'augmentation de la demande, à de nombreuses tentatives d'élevage dans plusieurs pays d'Amérique latine (Martínez Espinosa, 1984; CEPTA, 1986; Saint-Paul, 1985). Paradoxalement, les populations naturelles de ce poisson n'ont donné lieu qu'à un petit nombre de travaux qui ne permettent pas de dresser un tableau complet et cohérent de la biologie de cette espèce. Les buts de ce travail sont de présenter les résultats obtenus dans la région de Trinidad (Province du Béni, bassin du Mamoré, Bolivie) et de faire le bilan des connaissances sur l'histoire naturelle de ce poisson. L'étude de cette population du Mamoré est particulièrement intéressante car il s'agit d'un stock de *C. macropomum* inexploité au début des travaux en 1981, et encore peu exploité à l'heure actuelle.

La systématique des genres voisins *Colossoma* et *Piaractus* a été revue par Géry (1985). Les principaux noms vernaculaires sont pacu en Bolivie, tambaqui au Brésil, cachama ou cachama negra

en Colombie, gamitana au Pérou et cachama au Venezuela. Présent dans les bassins de l'Amazone et de l'Orénoque où il cohabite avec *P. brachypomus*, *C. macropomum* est absent des Guyanes, du bassin du Parana-Paraguay et des bassins du Brésil oriental.

Matériel et méthodes

La région étudiée (Fig. 1) est située dans la partie méridionale des Llanos de Mojos en Amazonie Bolivienne, autour de Trinidad, capitale de la province du Béni (14°47'S 64°47'O). Elle est divisée en quatre zones de l'aval vers l'amont, donc du nord au sud. La zone I ou zone du Mamoré est formée par ce fleuve et les milieux contigus depuis le parallèle 14°30'S jusqu'à l'embouchure du Rio Sécure. Dans cette zone, le Mamoré est encadré d'une forêt-galerie de 10 à 12 km de large, elle-même encadrée par de vastes savanes herbeuses ou arborées parsemées de lacs plats orientés. Les eaux recouvrent la plus grande partie du paysage de janvier à avril, mais les variations dans l'étendue et la durée de l'inondation annuelle sont importantes. La zone II (Bas Sécure) comprend les biefs terminaux du Sécure, principal affluent du Mamoré supérieur. Sa structure est comparable à celle de la zone II. La zone III (confluence du Sécure et de l'Isiboro) est caractérisée par une extension de la zone forestière. La

che; les rayons antérieurs de la dorsale; la paire d'otolithes de plus grande taille, c'est à dire les asteriscus.

Travaux de laboratoire. Les méthodes utilisées pour la préparation des pièces calcifiées des poissons ont été exposées en détail (Panfili, 1993); nous ne ferons qu'un bref rappel de ce qui concerne plus particulièrement *C. macropomum*.

Le choix de l'une des 3 catégories de pièces prélevées a été fait en examinant les pièces de 30 pacus de tailles variées (Panfili, 1993). Trois grosses difficultés amènent à rejeter les écailles: la macrocentrie qui concerne 43 % des écailles; la difficulté à distinguer les marques principales et les marques accessoires même chez les petits individus; la confusion des structures marginales de l'écaille dès que le poisson atteint 60 cm environ. Pour le plus grand rayon de la nageoire dorsale, le décompte des marques est rendu très délicat par les remaniements intracortical et péri-médullaire et par l'importance des cavités vasculaires qui s'agrandissent au cours de la croissance et peuvent représenter jusqu'à 50 % de la surface totale des coupes des rayons.

Les otolithes ont été examinés 'in toto', en coupe sagittale et en coupe transversale colorées ou non. Le choix s'est porté sur la coupe transversale colorée au bleu de toluidine. La coupe présente de très nets anneaux chromophiles, hyalins en l'absence de coloration, alternant avec des zones opaques larges peu ou pas colorées. Les images rétrodiffusées au microscope électronique à balayage montrent que les anneaux chromophiles sont des zones à faible teneur en calcium dont l'ultrastructure se compose de sillons resserrés très colorables (Panfili, 1993). Pour l'estimation de l'âge, on a noté la nature colorée ou non du bord de l'otolithe afin d'étudier la chronologie de formation des anneaux (validation) et on a fait le décompte de ces anneaux. Tous les otolithes ont été lus et relus séparément par les deux auteurs.

Traitement des données. L'abondance des *C. macropomum* est estimée par les prises par unité d'effort (PUE) obtenues avec les différents filets maillants et exprimées en nombre d'individus capturés en 24 heures pour 100 m² de filet. La méthode n'est pas très précise ni très exacte, de nombreux facteurs, en particulier l'abondance des autres espèces de poissons, pouvant biaiser

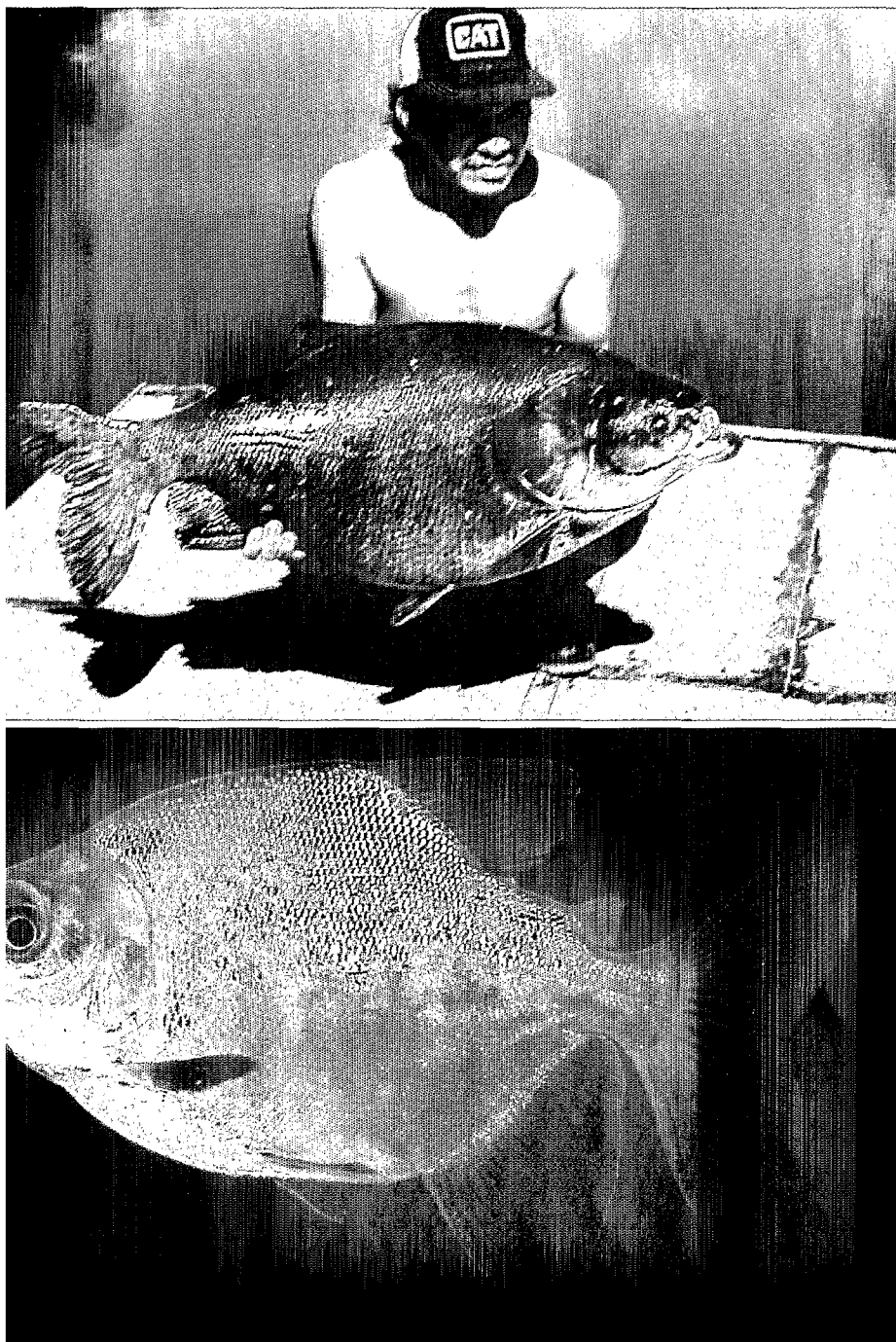
l'image de l'abondance réelle ainsi obtenue. Des variations du simple au double n'ont sans doute pas de signification, mais on verra que les variations sont d'un autre ordre de grandeur.

Les pacus se prennent non seulement par effet maillant mais aussi par effet d'emmêlement de sorte que les courbes de capture des filets sont souvent bimodales: le premier mode correspond à des jeunes pris par effet maillant, le deuxième aux adultes et quelques préadultes pris par l'un ou l'autre des deux effets. L'indice d'abondance relatif aux adultes (IAA) est défini comme le nombre d'adultes capturés pendant 24 heures par 800 m² de filet (100 m² de chacune des mailles de 40, 50, 60, 70, 80, 90, 110 et 140 mm de noeud à noeud), c'est la somme des 8 PUE relatives à ces 8 types de filets. Les filets de 140 mm ne prenant que des adultes, l'indice d'abondance relatif aux jeunes (IAJ) est établi seulement à partir des filets de 40 à 110 mm. Une station est l'ensemble des pêches faites à un endroit donné pendant 2 ou 3 jours consécutifs. L'effort moyen par station avec ces filets a été de 38,3 unités, ce qui représente la pose de 1,53 km de filet de 2,5 m de hauteur pendant 24 heures.

Estimation de l'âge et croissance. Pour le nombre d'anneaux colorés à attribuer à chaque poisson, le coefficient de variation de Chang (1982) est calculé à partir des résultats des deux lecteurs. Il s'exprime dans ce travail par l'expression:

$$CV = \frac{\sqrt{(N_1 - N)^2 + (N_2 - N)^2}}{N}$$

N_1 et N_2 étant les nombres d'anneaux trouvés par les lecteurs et N leur moyenne. Si le CV est supérieur ou égal à 10 %, le poisson est rejeté; s'il est inférieur à 10 %, on fait la moyenne des deux résultats obtenus pour le nombre d'anneaux. L'âge est estimé grâce à la date moyenne de naissance fournie par l'étude de la reproduction, le nombre des anneaux colorés et la date de capture. Pour la croissance, le modèle de Von Bertalanffy est appliqué de façon classique ainsi que par la méthode de la longueur maximale moyenne LS_M (Loubens & Panfili, 1995). Enfin, pour obtenir le poids moyen d'un groupe de poissons d'âge donné, nous avons rajouté 5 % au poids correspondant à la longueur moyenne des poissons de ce groupe, selon la correction proposée par Rikker (1980).



Biología de *Colossoma macropomum*. a, adulto, río Tijamuchi, abril 1984. b, juvenil, Cuiabá (photo

Résultats

Données générales. Un *Colossoma macropomum* adulte (Fig. 2a) atteint le plus souvent 65 à 75 cm de longueur standard et 10 à 15 kg. Les tailles et poids maximums observés dans la région de Trinidad sont de 82,5 cm (LT=99,5 cm) et 23,5 kg pour les femelles, 79,5 cm (LT=95,5 cm) et 20 kg pour les mâles. Les maximums absolus semblent être ceux indiqués par Petrere (1983) à Manaus pour un individu de sexe non indiqué: 107,3 cm de longueur totale, soit environ 88 cm de longueur standard, et 32 kg.

La forme change beaucoup au cours de la croissance, les très jeunes individus ayant en particulier un corps beaucoup plus élevé (Fig. 2b). La coloration post-mortem la plus fréquemment rencontrée est celle indiquée par Géry (1985) – coloration inversée, la moitié inférieure du corps étant presque entièrement noire, la moitié supérieure étant jaune verdâtre – mais il existe aussi en Bolivie des individus avec des tâches noires éparpillées sur tout le corps. D'autres types de coloration ont été indiqués au Venezuela par Novoa (1982), de sorte que celle-ci paraît finalement assez variable. La Figure 2a représente un adulte vivant capturé en eaux claires.

On retrouve chez les individus de Bolivie certains caractères anatomiques déjà signalés: la finesse et la longueur des branchiospines rendant possible l'ingestion par les jeunes du zooplancton; la très forte dentition permettant d'écraser les

fruits et graines les plus durs; le développement provisoire en condition d'hypoxie d'excroissances à la lèvre inférieure. Ce dernier phénomène, signalé par Branson & Hake (1972), a été étudié en élevage par Braum & Junk (1982) et par Braum (1983) sur des jeunes de 18 à 50 cm. Il semble avoir été remarqué sur des adultes en pisciculture (Winemiller, 1989). Nous avons pu observer ces excroissances labiales à différents stades de développement en quatre occasions différentes sur des dizaines d'adultes de 61 à 77 cm et sur trois jeunes de 29 à 31 cm. Ces adultes étaient mélangés à des individus sans excroissances, ce qui confirme le caractère provisoire de celles-ci. Les conditions d'hypoxie étaient rendues évidentes en deux occasions par l'odeur de végétaux pourrissants et la présence de nombreux poissons morts, y compris quelques *Mylossoma duriventris* et *Piaractus brachypomus* connus pour leur résistance à l'asphyxie. Certains *C. macropomum* paraissaient étourdis et se maillaient dans les filets au moment même de la pose. En une occasion en décembre 86, de nombreux groupes de *M. duriventris* munis d'excroissances de grande taille nageaient lentement en surface aux environs.

Ces excroissances temporaires rendent plus efficace la respiration aquatique de surface (Kramer & Mehegan, 1981) décrite pour *C. macropomum* par Braum & Junk (1982). D'autres adaptations du système respiratoire ont été étudiées par Saint-Paul (1984b) concernant le sang, le rythme

Tableau 1. Relations morphométriques chez *Colossoma macropomum*. Modèle linéaire $Y = a + bX$. AMR, axe majeur réduit (GM regression de Ricker); DDR, droite de régression de Y en X; LS, longueur standard; LF, longueur à la fourche; LT, longueur totale; n, nombre d'individus; P, poids du corps (kg); r, coefficient de corrélation; M, mâle; F, femelle.

	type de droite	variables		b	a	r	n	intervalle de LS (cm)
		Y	X					
tous	AMR	LF	LS	1,100	1,219	0,998	670	6,3-82,5
–	–	LT	LS	1,209	1,150	0,997	660	7,1-82,5
–	–	LT	LF	1,100	-0,235	0,998	649	6,3-82,5
femelles	AMR	logP	logLS	2,835	-4,136	0,988	439	24,0-82,5
–	DDR	–	–	2,809	-4,087	–	–	–
mâles	AMR	logP	logLS	2,881	-4,224	0,990	363	17,2-79,5
–	DDR	–	–	2,844	-4,157	–	–	–
tous	AMR	logP	logLS	2,903	-4,258	0,997	864	6,3-82,5
–	DDR	–	–	2,891	-4,239	–	–	–
M, jeunes	AMR	logP	logLS	2,923	-4,263	0,993	27	17,2-59,5
M, adultes	–	–	–	3,480	-5,336	0,861	44	65,0-79,5
F, jeunes	AMR	logP	logLS	2,851	-4,143	0,993	30	24,0-59,5
F, adultes	–	–	–	3,667	-5,679	0,894	55	65,0-82,5

respiratoire et la surface des branchies, considérable chez cette espèce. En outre Saint-Paul & Soares (1987) ont montré que des jeunes d'une centaine de grammes pouvaient survivre à une hypoxie sévère en se plaçant sous la couverture de macrophytes flottants pour utiliser l'oxygène libéré par les racines. Grâce à toutes ces adaptations *C. macropomum* peut vivre longtemps dans des eaux contenant moins de 0,5 mg·l⁻¹ d'oxygène et utiliser des habitats rendus impropres, faute d'oxygène, à la plupart des autres espèces (Saint-Paul & Soares, 1987; Saint-Paul, 1984, 1988).

Les relations entre les différents types de longueur et entre le poids P et la longueur standard LS sont indiquées dans le Tableau 1. La longueur totale a été prise en plaçant le lobe le plus long de la caudale parallèlement à l'axe du corps. Les 4 dernières relations du Tableau 1 ont été établies selon la méthode préconisée par Ricker (1973). Comme pour *Prochilodus nigricans* (Loubens & Panfili, 1995), elles montrent clairement une modification de la relation LS/P et une augmentation de la variabilité des poids individuels après l'établissement de la maturité sexuelle.

Répartition écologique. Les pêches exploratoires faites en 1982 et 1983 dans les Andes ou leurs abords et les pêches expérimentales des années 1983-87 montrent que *C. macropomum* n'est pas un habitant des hauts bassins fluviaux du Mamo-

ré et du Béni. Le long du Sécure il ne dépasse pas les environs de Puerto San Lorenzo à quelques 60 km à vol d'oiseau des premiers contreforts andins. Il n'a pas été rencontré dans le Chaparé, prospecté une seule fois il est vrai. C'est un poisson strictement de plaine contrairement à *P. brachyomus* rencontré le long du Chaparé jusqu'à Villa Tunari (Lauzanne et al., 1991).

Latéralement par rapport à l'axe principal du Mamoré, *C. macropomum* habite la forêt-galerie ainsi qu'une bande de savane de largeur inconnue mais s'étendant de part et d'autre sur au moins une quinzaine de kilomètres. Il a été rencontré dans tous les principaux milieux, fleuves et rivières, lacs de méandre des forêts-galeries, lacs plats orientés de la savane et zones inondées. Il semble donc, au niveau de l'espèce, indifférent à la présence des deux types d'eaux principaux, les eaux blanches des cours d'eau d'origine andine et les eaux noires de la savane.

Abondance et migrations (adultes). L'indice d'abondance relatif aux *C. macropomum* adultes (IAA) présente des variations importantes en fonction des zones et des saisons (Tableau 2).

En zone I, la plus vaste et la mieux suivie, les pacus sont dispersés aux très hautes eaux dans les zones inondées; l'indice est faible. Avec le début de la décrue ils se rassemblent dans les lacs de méandre de la forêt-galerie du Mamoré où on

Tableau 2. Indices d'abondance des *Colossoma macropomum* adultes (IAA) en fonction des périodes hydrologiques et des zones d'échantillonnage. EPG, niveau d'eau en cm à l'échelle de crue de Puerto Ganadero près de Trinidad; ET, écart-type; n, nombre de stations; EXT, valeurs extrêmes de IAA.

situation hydrologique	paramètre	zone I	zone II	zone III	zone IV
très hautes eaux	IAA	0,36		5,17	0,00
EPG ≥ 1000 cm	ET	0,32			0,00
(février à avril)	n	9		1	3
	EXT	0,0-0,8			
hautes eaux, début de décrue	IAA	3,42	1,33		
980 > EPG > 740	ET	2,88	0,65		
(mars à juillet)	n	10	4		
	EXT	0,0-9,2	0,4-2,1		
fin de décrue, basses eaux	IAA	0,15	0,26		
510 > EPG > 130	ET	0,26	0,26		
(juin à septembre)	n	9	2		
	EXT	0,0-0,8	0,0-0,5		
crue	IAA	0,45	2,98	10,70	0,26
160 < EPG < 780	ET	0,51	3,50	8,13	0,30
(octobre à début février)	n	7	3	5	3
	EXT	0,0-1,6	0,4-7,9	0,0-22,0	0,0-0,7

peut les prendre alors en quantités notables; l'indice est multiplié par 10. La phase suivante est très surprenante: alors que la décrue se poursuit et que, pour la quasi totalité des espèces, les PUE augmentent fortement avec la réduction très importante de l'espace vital, les pacus deviennent très rares, IAA atteint son minimum. L'indice reste faible avec l'arrivée de la crue. Pendant toute cette période les pacus resteraient dans les parties du fleuve Mamoré inaccessibles aux engins utilisés, c'est à dire les zones profondes ou encombrées de bois mort, ou quitteraient la zone I.

En zone II, dans le Bas Sécuré, le cycle est semblable sauf à la crue où les pacus réapparaissent parfois en abondance; IAA est multiplié par 10 par rapport aux basses eaux. Le phénomène est encore plus accentué en zone III, en particulier dans le Chimimita, arroyo de l'interfluve Isoboro-Sécuré débouchant dans l'Isoboro près du confluent de ces deux rivières: IAA est environ 50 fois plus élevé qu'aux basses eaux en zones I et II. Si les pacus de la zone I restaient sur place aux basses eaux dans le Mamoré, on les capturerait à la crue lors de leur passage dans les lacs de méandre avant leur entrée dans la forêt-galerie comme cela se produit plus en amont. L'ensemble de ces données suggère donc une migration de la plupart des adultes vers l'amont avec rassemblement dans le Sécuré au début de la crue.

Abondance et migrations (jeunes). Les jeunes de première année, de longueur standard inférieure à 20 cm, n'ont été capturés qu'en très petit nombre. Dans la zone I des pêches intensives

Tableau 3. Variations du sex-ratio chez les *Colossoma macropomum* adultes selon les zones et les périodes. SR, % des mâles; N, effectif; IS, intervalle de sécurité de SR à 95 %.

	période	mars à juillet	octobre à novembre	décembre à février
zone I	SR	53,5	42,9	65,0
	N	202	14	40
	IS	47-60	17-69	50-80
zone II	SR	50,0	9,8	
	N	56	51	1
	IS	37-63	3-22	
zone III	SR	42,9	10,0	73,3
	N	7	140	75
	IS		5-15	63-83

faites en toutes saisons avec des moyens variés complétées par des observations sur deux importantes mortalités naturelles à Puerto Almacén sur l'Ibaré près de Trinidad, ont fourni environ 100000 poissons de taille inférieure à 20 cm dont seulement 35 *C. macropomum*. Ces quelques individus ont été pris à la décrue en mai ou juin dans les mares en voie de dessèchement autour de Trinidad et ne représentent donc qu'une part infime du peuplement de ces mares. Les nourriceries de très jeunes pacus ne se trouvent pas dans la zone I. Une telle conclusion n'est pas possible pour les zones II et III, même si les captures de ces jeunes y ont été aussi très rares, car l'effort de pêche y a été beaucoup plus faible et beaucoup moins diversifié.

Les jeunes plus âgés, de 1 à 6 ou 7 ans et de 20 à 57 cm, ont été rencontrés en abondance aux hautes eaux le long du Rio Tijamuchi, rivière de plaine courant parallèlement au Mamoré dans la savane arborée (IAJ=7,6, moyenne pour 4 stations). Aux basses eaux une partie de ces jeunes restent dans les lacs plats de la savane (une seule station avec un indice de 4,0). Au contraire, dans les nombreuses stations de forêt-galerie (lacs, cours d'eau, zones inondées) les jeunes sont absents ou rares; l'indice moyen s'établit à 0,3, sans variation sensible avec les saisons. D'après ces premiers résultats les zones de savane encadrant la forêt-galerie constituent l'habitat préférentiel des jeunes.

Sexualité et reproduction. Le sex-ratio est ici le pourcentage des mâles dans l'ensemble des individus des 2 sexes. Pour tous les individus d'au moins 30 cm (reconnaissance sûre du sexe) le sex-ratio est de $45,3 \pm 3,5$ ($n=790$, intervalle de confiance à 95 %), donc théoriquement différent de 50 % mais ses variations sont importantes selon les lieux, les saisons et la longueur de sorte que cette valeur globale est très dépendante de l'échantillonnage. Chez les jeunes de 30 à 59 cm il est faiblement en faveur des mâles ($58,0 \pm 7,8$). Chez les adultes, il baisse de $45,0 \pm 4,4$ pour les individus de 60 à 73 cm à $30,8 \pm 7,9$ chez les grands adultes. Le plus grand mâle a 3 cm de moins que la plus grande femelle. Cette baisse du sex-ratio peut s'expliquer par une croissance un peu moins rapide des mâles (cf. Croissance).

Le sex-ratio des adultes varie fortement selon les lieux et les saisons, indiquant un comportement de reproduction complexe (Tableau 3). Pendant la période de repos sexuel, de mars à juillet,

mâles et femelles sont mélangés et en nombres égaux dans les captures, quelle que soit la zone considérée. En août et septembre les captures sont très faibles. En octobre et novembre le sex-ratio reste le même en zone I; par contre dans les zones II et III on capture des femelles dans la proportion de 90 %. De décembre à février en zone III, le sex-ratio s'inverse et on prend surtout des mâles.

Tailles de maturité sexuelle (TMS). La distribution des stades sexuels chez les femelles en fonction de la longueur standard pendant la période de maturation et de ponte (septembre à décembre) fournit une estimation de la TMS des femelles (Tableau 4). Comme certains adultes sont en repos sexuel pendant cette période et ne peuvent pas être distingués avec certitude des préadultes, l'estimation est faite en supposant que toutes les femelles d'au moins 68 cm sont adultes. Chez ces femelles il y a 17 individus en repos sexuel pour 104 femelles en activité ($F_B + F_C + F_D$) soit 16,3 %. Cette proportion, supposée constante dans les classes de taille inférieure, permet de faire la répartition entre adultes et jeunes. La TMS des femelles est d'environ 62 cm. La plus petite femelle en maturation avait 58 cm.

Pour les mâles les données sont insuffisantes dans les classes de taille de transition. Le plus petit mâle en maturation avait 61 cm. En pisciculture, la reproduction artificielle a été réussie avec des mâles de 6 à 7 kg, soit 55 à 58 cm (CEPTA, 1986): il s'agit d'un forçage qui accélère probablement la venue de la première reproduction. La TMS des mâles a été fixée provisoirement à 60 cm.

Saison de reproduction. Pendant les hautes eaux et la décrue de février à juillet, les *C. macropomum* sont en repos sexuel. Le RGS moyen des femelles varie très peu autour de 0,4 % (Fig. 3). La maturation commence en juillet et dure environ trois mois. Les pontes ont lieu durant le dernier trimestre, c'est à dire pendant la première partie de la crue lorsque les cours d'eau sont encore dans leurs lits et les zones inondées réduites. En janvier on n'observe plus que des femelles en repos ou en post-ponte et le RGS retombe à 0,4 %. La présence en février 86 d'un faible pourcentage de femelles en maturation ou en post-ponte montre que quelques pontes sont possibles hors saison lorsque, comme en 85-86, la montée des eaux est très lente. La proportion de mâles en maturation,

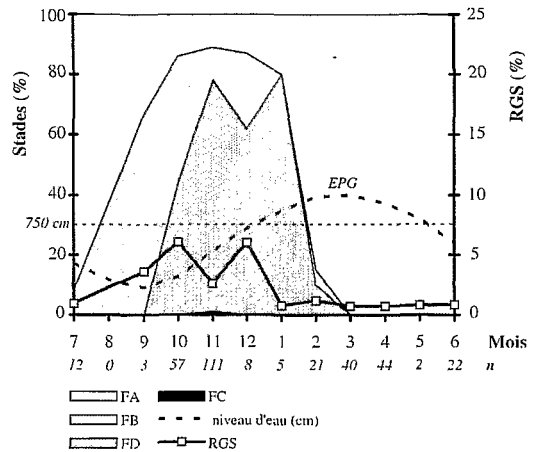


Fig. 3. Saison de reproduction de *Colossoma macropomum* dans le bassin du Mamoré: évolution mensuelle des pourcentages des stades sexuels (F_A , F_B , F_C , F_D), du rapport gonado-somatique (RGS) et du niveau d'eau à l'échelle de crue de Puerto Ganadero (EPG en cm). Le niveau 750 cm indique le niveau de débordement du Mamoré. n, effectif des échantillons.

nulle de mars à septembre, est de 76 % d'octobre à janvier et tombe à 11 % en février ($n=215$). La saison de reproduction est donc bien définie et assez courte, 3 mois environ sous réserve de l'échantillonnage réduit de décembre et janvier. La date moyenne de naissance peut être fixée au 15 novembre avec une erreur individuelle maximale de 1,5 mois.

Zone de reproduction. Les rares femelles pêchées en zone I pendant l'étiage ou le début de la crue ($n=12$ pour les mois d'août à décembre) sont soit en début de maturation, soit en post-ponte. Les

Tableau 4. Taille de maturité sexuelle des femelles de *Colossoma macropomum*: nombres d'individus aux différents stades sexuels et évolution du % d'adultes en fonction de la longueur standard LS (septembre à décembre).

LS (cm)	F_A	$F_B+F_C+F_D$	F_A adultes	F adultes	F jeunes	%F adultes
38 à 57	14				14	0
58 à 59	4	2		2	4	33
60 à 61	9	2		2	9	18
62 à 63	8	11	2	13	6	68
64 à 65	9	15	2	17	7	71
66 à 67	3	24	3	27		100
68 à 80	17	104	17	121		100

individus en maturation avancée se trouvaient tous en zones II et III. En outre les pêches importantes de petits poissons faites en zone I (cf. Abondance et migration (jeunes)) n'ont fourni qu'un très petit nombre de jeunes pacus. Les pontes dans cette zone sont très rares ou même nulles si ces quelques jeunes sont venus de l'amont. La migration des adultes vers l'amont aux basses eaux est donc une migration de reproduction. Celle-ci a lieu essentiellement dans le Sécuré en zones II et III.

Frayeres et comportement de reproduction. La fraye elle-même n'a pas été observée, mais l'emplacement des frayeres peut être déduit des pêches faites en zones II et III en octobre-novembre au début de la crue. A cette période de l'année il n'existe que trois types de milieux aquatiques ouverts aux poissons venant du Mamoré: les cours d'eau (Sécuré et Isoboro), certains lacs de méandre en communication avec eux et quelques dépressions encombrées de végétaux que la montée des eaux commence à envahir. Seuls ces lacs et dépressions ont pu être échantillonnés.

La composition des bancs de pacus qui entrent dans ces milieux présentent plusieurs caractéristiques: une grande rareté des mâles (10 % seulement) pourtant habituellement aussi nombreux que les femelles (Tableau 3); une abondance de femelles en post-ponte; des femelles en maturation à ovaires rarement proches de la ponte: un seul RGS supérieur à 10 %, alors que les données du CEPTA (1986) montrent que le RGS à la ponte varie de 10 à 17 %. Une analyse plus détaillée a pu être faite du 1 au 5 novembre 1985 dans les lacs de Motacusal en zone II en étudiant les variations de l'état sexuel des femelles en fonction de la distance de l'endroit de capture par rapport au Sécuré (Tableau 5). Un test χ^2 indique une probabilité extrêmement faible d'obtenir une

telle distribution spatiale des individus par le seul hasard. L'état sexuel des femelles est plus proche de la ponte pour le groupe d'individus capturés près du fleuve. En ce qui concerne les 9 mâles tous capturés loin du Sécuré, 5 d'entre eux étaient des préadultes de 54 à 58,5 cm et 2 seulement montraient des signes de maturation.

La fraye a donc lieu très probablement dans les cours d'eau. Les mâles restent en majorité sur les frayeres dans l'attente des femelles; celles-ci rentrent après la ponte dans les lacs et dépressions en compagnie de quelques femelles non encore prêtes, d'où le sex-ratio très déséquilibré en leur faveur observé dans les stations de pêche en octobre-novembre et le RGS moyen peu élevé, n'atteignant pas 3 %, donc fort loin d'un RGS de frayerie. Avec la montée des eaux et la fin de la fraye, les mâles quittent à leur tour les frayeres fluviales en compagnie des dernières femelles venant de pondre tandis que la majorité d'entre elles a déjà pénétré dans la forêt inondée: le sex-ratio s'inverse alors en faveur des mâles.

Nombre de pontes et nombre d'oeufs par saison de reproduction. Après la ponte les femelles sont très maigres (cf. Relations trophiques et condition) et leur RGS est redescendu à 1,1 en moyenne; en outre la maturation nécessite environ 3 mois. Une deuxième maturation pour des individus très amaigris qui ne pourront se nourrir en abondance qu'en décembre au plus tôt, n'est pas possible avant la fin de la saison de reproduction. La ponte est donc unique et totale chez *C. macroponum*. Les oeufs sont nombreux, un à deux millions pour une femelle de 10 à 15 kg (Martínez Espinosa, 1984).

Relations trophiques et condition. Le régime alimentaire qualitatif de *C. macroponum* étant déjà assez bien connu (Goulding, 1980; Goulding & Carvalho, 1982), nous avons simplement vérifié la nature essentiellement végétarienne de ce régime par l'examen de 27 individus de 21 à 76 cm pêchés aux hautes eaux. Tous les estomacs étaient pleins de fruits, de graines et beaucoup plus rarement, de tiges de plantes aériennes.

Le cycle de la condition chez les adultes est bien marqué (Fig. 4). Le coefficient de condition $K=10^5 P \cdot LS^{-3}$ (P en kg et LS en cm), calculé sur les individus d'au moins 60 cm, est minimum en novembre ou décembre après la fraye, donc après la perte des produits sexuels. Il s'élève rapidement pendant la deuxième partie de la crue, at-

Tableau 5. Localisation des frayeres: nombres de femelles en fonction de leur état sexuel et de leur distance de capture au Sécuré (zone II, lacs de Motacusal, 1-5 novembre 1985). $\chi^2 = 10,9$. Probabilité = 0,05

stades sexuels	distance au Sécuré		total
	0,2 km	1,5 à 3 km	
FA	3	13	16
F _B + F _C	5	2	7
F _D	20	10	30
total	28	25	53

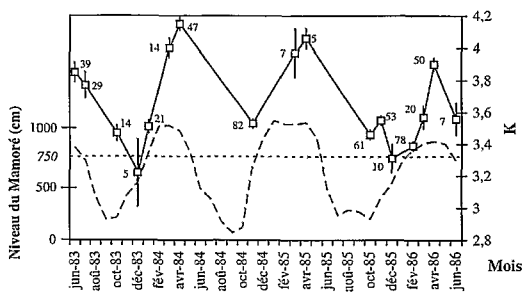


Fig. 4. Variation saisonnière du coefficient de condition K (moyenne, erreur standard et effectifs) des *Colossoma macropomum* et du niveau du Mamoré. Le niveau 750 cm indique le niveau de débordement du fleuve.

teint son maximum à la fin des très hautes eaux en avril et baisse ensuite rapidement avec la décrue et les basses eaux. Il y a une bonne corrélation entre le début de l'élévation de K et le moment où le fleuve Mamoré atteint le niveau 750 cm qui correspond au début des débordements généralisés. Ces derniers permettent aux pacus d'accéder à l'abondante nourriture fournie par les arbres de la forêt-galerie et de la savane arborée qui l'encadre. On observe aussi que la petite crue de 1986 se traduit par un embonpoint plus faible et un amaigrissement plus rapide.

Les écarts entre les minimums et les maximums de K sont importants et se traduisent pour un adulte moyen de 70 cm de longueur standard par une différence de 2,5 kg dont, pour les femelles, 1,5 kg correspond à la perte des produits génitaux et le reste au déficit énergétique de la période mai-décembre.

Pour les jeunes de 20 à 59 cm (Tableau 6), il a fallu regrouper les années en raison du volume des échantillons, mais le cycle de la condition est semblable: excellent embonpoint aux haute eaux, puis amaigrissement aboutissant au minimum de novembre-décembre. Il ne s'agit pas d'une

influence de la longueur sur K moyen car les longueurs moyennes ne varient que très peu dans les deux groupes de longueur.

Quelle que soit la taille, il y a donc un cycle net de la condition marqué par un minimum en fin d'année et un maximum de hautes eaux. La période d'amaigrissement est en corrélation étroite avec la formation des anneaux colorés, et celle d'engraissement avec la formation des zones opaques blanches (cf. âge).

Estimation de l'âge individuel. Elle a été tentée pour 455 *C. macropomum* de 9 à 82,5 cm (30 % de jeunes et 70 % d'adultes) en observant la coupe transversale colorée au bleu de toluidine de l'un des deux asteriscus, généralement le droit.

Description des zones observées et problèmes de lecture (Fig. 5). La coupe transversale est examinée principalement dans sa partie dorsale, la plus développée, où l'alternance des anneaux chromophiles, hyalins en l'absence de coloration, et des zones opaques peu ou pas colorées est la mieux visible (Fig. 5a-b). La partie ventrale de la coupe est parfois utile pour les premiers anneaux lorsque ceux-ci sont mal définis sur la partie dorsale, mais les anneaux de rang plus élevé y deviennent souvent coalescents. La zone du sulcus est généralement assez claire et peut être une aide dans les cas difficiles.

Les premiers anneaux à partir du nucleus sont larges (100 à 400 μm), composites (Fig. 5c), et souvent peu colorés (Fig. 5d-e), à limites mal définies. Ils sont séparés par des zones opaques blanches beaucoup plus larges que les anneaux. Anneaux colorés et zones opaques blanches deviennent progressivement plus fins et finissent par avoir approximativement la même largeur, environ 50 μm (Fig. 5b). Le début de l'anneau est souvent marqué par une bande fortement colorée. La partie centrale de la coupe est moins co-

Tableau 6. Variations du coefficient de condition K chez les jeunes *Colossoma macropomum*. \bar{K} coefficient moyen de condition; ES, erreur standard; \bar{L} , longueur moyenne des poissons.

groupe de longueur	20-39 cm				40-59 cm			
	2 à 4	6-7	8 à 10	11-12	2 à 4	6-7	9-10	11-12
\bar{K}	4,28	3,74	3,75	3,56	4,11	3,76	3,55	3,52
ES	0,05	0,18	0,07	0,06	0,06	0,07	0,06	0,05
N	51	3	7	9	55	21	14	26
\bar{L}	32,3	35,2	34,0	33,8	48,9	51,2	51,1	55,0

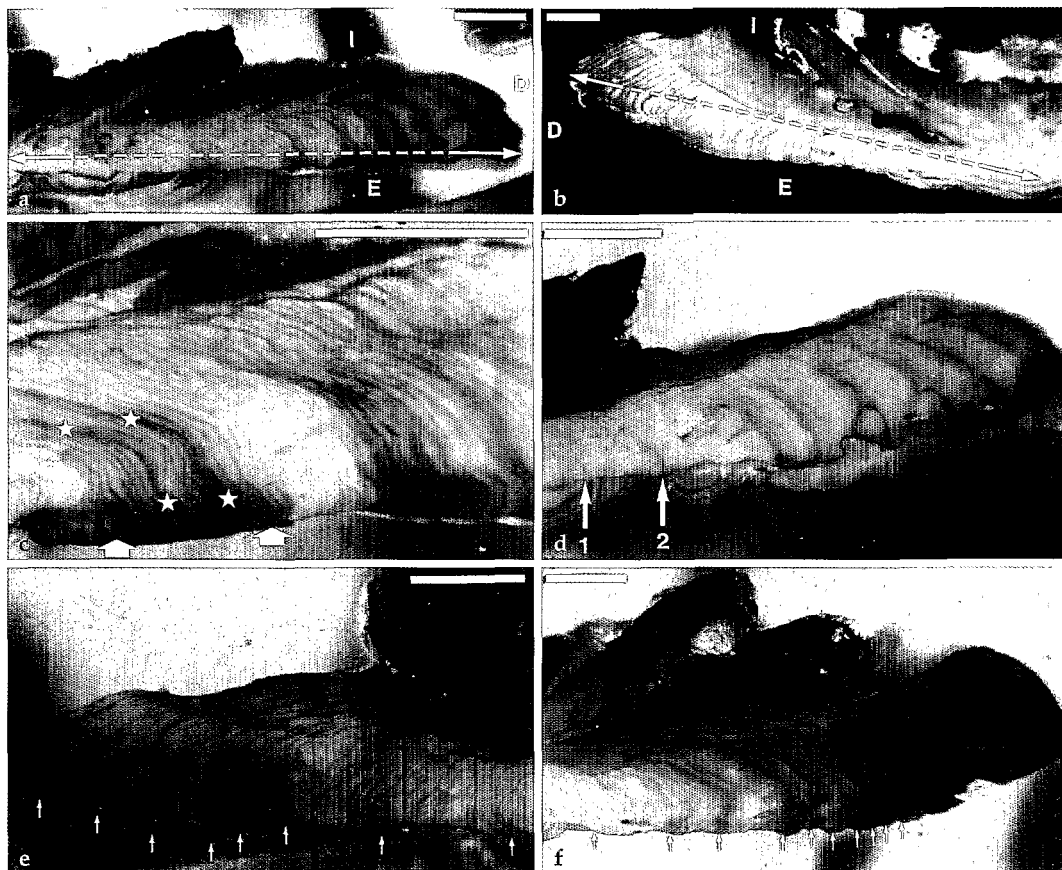


Fig. 5. Coupes transversales colorées d'otolithes de *Colossoma macropomum*. D, face dorsale; E, face externe; I, face interne. Barre, 1 mm. a, Axe de lecture (double flèche) et marques principales (anneaux colorés) utilisées pour estimer l'âge (poisson de 64,5 cm LS). 8 anneaux colorés. b, Axe de lecture le long du bord externe de l'otolithe (double flèche) pour un gros poisson (75,5 cm LS). 34 anneaux colorés. c, Aspect des anneaux colorés et anneaux multiples sur l'otolithe d'un poisson de 60,0 cm LS. Les anneaux sont complexes et constitués de plusieurs fines lignes colorées. Les flèches montrent les limites du premier anneau: il est considéré comme une marque double car il possède deux marques de coloration principales (☆) rapprochées l'une de l'autre. d, Premiers anneaux difficilement identifiables sur l'otolithe d'un poisson de 57,5 cm LS montrant 8 anneaux colorés. Le premier anneau (1) est très faiblement marqué alors que le second (2) l'est légèrement plus mais moins que les suivants. e, Otolithe d'un poisson de 68,5 cm LS montrant 8 anneaux colorés assez larges et espacés (flèches). Les premiers anneaux sont les moins visibles. f, Otolithe d'un poisson de 69,5 cm LS sur lequel 28 anneaux colorés étroits et resserrés ont été comptés (les 10 premiers sont indiqués par des flèches).

lorée que la partie distale où les zones opaques peuvent aussi se colorer, quoique beaucoup moins que les anneaux (Fig. 5f): la distinction zone-anneau reste facile, mais une zone de rang élevé, 10 ou plus, pourra être plus colorée que le ou les premiers anneaux du même poisson.

Les difficultés proviennent de l'existence de marques colorées d'intensité intermédiaire, de marques qui se rejoignent ou se dédoublent, de

marques incomplètes, ou de marques très rapprochées pouvant être comptées pour 1 ou 2 anneaux (Fig. 5c). Ces difficultés ont entraîné des différences d'appréciation notables entre les deux lecteurs (coefficient de variation CV supérieur ou égal à 10 %) dans 25 % des cas. Cette proportion croît avec la taille de 11 % pour les plus petits à 33,5 % pour les plus grands adultes d'au moins 70 cm.

En ce qui concerne la nature colorée ou non du bord de l'otolith, il existe plusieurs possibilités d'erreurs ou d'incertitude: pour l'apparition d'un anneau, coloration du bord faible ou discontinue pouvant être aussi bien le signe d'une marque secondaire que d'un anneau; pour l'apparition d'une zone blanche, bord estimé coloré par illusion d'optique due à la couleur intense de l'anneau précédent ou de l'interface résine-otolith faisant suite au bord et où le colorant s'accumule. Les désaccords entre lecteurs ont porté sur 19,1 % des otolithes dont 11,4 % chez les jeunes et 22 % chez les adultes.

Validation. Les proportions mensuelles d'individus à bord coloré (C %), à bord non coloré (N %) et à bord indéterminé (I %), calculées par rapport à l'ensemble C+N+I ont été portées dans la Figure 6 en même temps que les niveaux d'eau du Mamoré pendant les sorties de pêche (NS) et les niveaux moyens mensuels sur la période 1981-87 (NM). Les niveaux de sortie NS sont des niveaux pondérés en fonction des nombres de poissons pêchés chaque année pour un mois donné.

La formation des zones blanches a lieu essentiellement pendant les hautes eaux, celle des anneaux colorés pendant les basses eaux et la première partie de la crue. Pendant la décrue en juin-juillet, les otolithes montrent souvent une large zone blanche en marge mais on hésite au sujet de l'apparition du prochain anneau. De même en janvier-février, l'apparition de la zone blanche est parfois difficile à remarquer. A part quelques exceptions toujours possibles, il se forme une zone blanche et un anneau coloré par an.

Causalité. Les variations de température sont très faibles (Loubens et al., 1992), la formation des marques de croissance sur les otolithes est directement liée aux variations quantitatives de l'alimentation. En effet, la formation de la zone blanche est en corrélation étroite avec la période d'accès des pacus à leur nourriture principale, les fruits et graines des arbres des zones inondées, et avec l'élévation du coefficient de condition; la formation de l'anneau coloré, avec la période de jeûne, la migration des adultes et la reproduction. Il faut remarquer aussi que les niveaux des sorties NS sont bien inférieurs aux niveaux moyens NM en janvier et février (Fig. 6): il est donc probable que, en général, les pacus ont accès plus tôt à leur nourriture principale, et que la

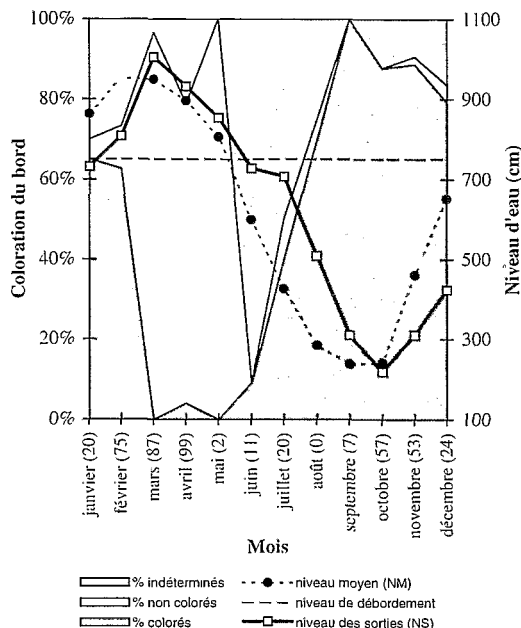


Fig. 6. Variations mensuelles du pourcentage d'otolithes à bord coloré, non coloré et indéterminé chez *Colossoma macropomum* et du niveau du Mamoré. Les effectifs sont indiqués entre parenthèses.

période de formation de la zone blanche est plus longue. Au contraire, en juin et en juillet, NS est bien supérieure à NM ce qui a pu retarder ou rendre plus difficile l'observation de l'apparition de l'anneau coloré. Enfin, il y a un certain délai entre le moment où le Mamoré commence à envahir tout le paysage (niveau 750 cm) et la généralisation de l'apparition de la zone blanche, en mars dans nos observations: il faut quelques semaines au moins pour que le niveau d'eau s'élève, que les pacus puissent arriver sous les arbres, commencent à s'alimenter abondamment, et que leurs otolithes réagissent à cette modification du métabolisme.

Calcul de l'âge. Pour chacun des 342 pacus dont le nombre d'anneaux a pu être estimé, l'âge peut être calculé en mois, puis exprimé dans le système décimal en nombre d'années, à l'aide de la date de naissance fixée au 15 novembre, du nombre d'anneaux colorés internes, c'est à dire compte non tenu de la zone de croissance en cours de dépôt, et de la date de capture. Le calcul est généralement simple, quelquefois un peu plus compliqué comme dans le cas suivant pris com-

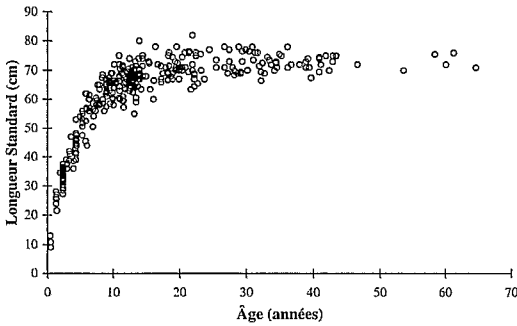


Fig. 7. Courbe de croissance des *Colossoma macropomum* (tous individus) dans le bassin du Mamoré (Amazonie bolivienne).

me exemple, celui d'un pacu capturé un 15 février d'une année X et présentant un bord coloré. Ce bord coloré représente l'anneau qui a commencé à se former à la décrue ou aux basses eaux précédentes, donc l'année X-1. Le dernier anneau interne s'est formé l'année X-2. L'âge A en mois, si ce poisson avait N anneaux, sera alors $N \times 12 + 15$,

15 représentant le nombre de mois entre le 15 novembre de l'année X-2 et le 15 février de l'année X.

L'erreur faite sur les estimations d'âge a deux composantes. La première dépend de la date réelle de naissance du poisson qui est inconnue mais elle ne peut dépasser 1,5 mois. La deuxième provient de l'adoption, comme nombre d'anneaux du poisson, de la moyenne des deux comptages. Compte tenu de ce que le poisson est rejeté si le CV est supérieur à 10 %, cette deuxième composante est nulle jusqu'à l'âge de 7 ans et ne dépasse pas 7 % au delà.

Longévité. Nos échantillons comportant de nombreux grands adultes montrent que *C. macropomum* a une grande longévité: une quinzaine d'individus dépassent 40 ans; l'âge maximum est de 65 ans pour un mâle de 71 cm. Ces âges très élevés demandent à être vérifiés par une autre méthode, car il n'est pas impossible, compte tenu de la Figure 6, qu'il se forme deux anneaux par an chez une petite partie des poissons, en particulier chez les plus âgés en raison de phénomène

Tableau 7. Croissance comparée des mâles et des femelles de *Colossoma macropomum* et estimation des longueurs maximales moyennes (LS_M). Moy., moyenne; ET, écart-type; t, valeur du t de Student; *, différence significative ($p < 0,05$); ♀, femelle; ♂, mâle.

age (an)	n	♀ moy.	ET	n	♂ moy.	ET	test t	♀ + ♂ moy.
0,5								10,1
1,3	4	25,9	1,43	4	24,5	2,04	1,4	25,2
2,3	17	33,1	2,91	15	34,0	1,32	1,1	33,5
3,1	4	39,4	1,60	3	38,2	2,09	1,7	38,8
4,2	5	44,0	2,83	15	43,6	4,34	0,2	43,7
5,3	2	54,0	1,00	6	52,2	2,68	0,8	52,6
6,1	3	54,8	6,91	8	56,7	5,61	0,4	56,2
7,2	1	60,5	0,00	6	55,6	2,68	1,3	56,3
8,0	6	60,7	3,10	4	65,1	3,03	2,0	62,5
9,1	17	63,3	3,19	7	62,9	2,47	0,3	
10,1	6	66,7	2,51	9	63,2	4,01	1,8	
11,1	6	68,4	4,05	9	65,6	4,69	1,1	
12,1	12	65,9	4,10	5	63,8	4,62	0,9	
13,0	13	65,9	4,10	14	66,0	3,67	0,1	
14,0	12	71,0	4,07	3	67,2	2,72	1,4	
15,0 à 19,9	15	72,2	3,36	16	68,2	3,35	3,2*	
20,0 à 24,9	15	72,4	4,10	11	69,7	4,17	1,6	
25,0 à 29,9	12	74,2	2,40	8	69,4	0,73	5,2*	
30,0 à 34,9	9	73,7	2,23	15	72,4	3,34	2,5*	
≥ 35,0	23	73,7	2,01	17	71,4	1,70	2,2*	
Estimation des LS_M								
≥ 30,0	32	73,7	2,08	32	71,9	2,65	3,0*	

nes de sénescence. Cela réduirait la longévité qui resterait néanmoins élevée, de l'ordre d'une quarantaine d'années.

Croissance. Les données brutes âge – longueur standard (méthode directe) obtenues par la lecture des otolithes sont complétées par la taille moyenne des 33 petits pacus de 6,3 à 14,5 cm capturés en mai, au début de la décrue, et ayant donc en moyenne 6 mois (Tableau 7). Il n'apparaît pas de différence de croissance entre les mâles et les femelles jusqu'à la maturité sexuelle atteinte vers 8 ou 9 ans (Tableau 7). Par la suite les femelles ont, dans toutes les classes d'âge sauf une, des tailles moyennes supérieures à celles des mâles, et les différences finissent par être significatives à partir de 15 ans. La différence de 2 cm entre la longueur maximale moyenne LS_M des femelles (74 cm) et celle des mâles (72 cm), calculée à partir des individus d'au moins 30 ans, est hautement significative. Il y a donc chez les mâles une croissance légèrement moins rapide que chez les femelles à partir de la maturité sexuelle.

La modélisation de la croissance est présentée dans le Tableau 8 et la Figure 7. Le modèle logistique appliqué à l'ensemble des données fournit un coefficient de détermination R^2 légèrement inférieur à celui obtenu avec le modèle de Von Bertalanffy (0,93 contre 0,94). De même un modèle linéaire appliqué aux jeunes de moins de 8 ans donne un R^2 inférieur à celui d'un modèle de Von Bertalanffy (0,89 contre 0,92) qui a été finalement adopté. La méthode de la longueur maximale moyenne a été mise en oeuvre avec les LS_M estimées du Tableau 7 à partir des individus de 15 ans au plus puisque, pour les calculs, $LS_M - LS_i$ doit être positif.

Les deux méthodes employées fournissent des résultats semblables. La croissance en poids est maximale entre 3 et 7 ans avec des accroissements annuels de 1,3 kg; elle diminue sensiblement avec l'acquisition de la maturité sexuelle qui se fait, compte tenu de la variabilité de la croissance, entre 7 et 10 ans. Il y a arrêt de la croissance vers 30 ans, suivi d'un long plateau de croissance nulle pendant la sénescence.

Cycles vitaux. En résumant les résultats précédents on peut tenter de décrire les cycles vitaux de *C. macropomum* en séparant les jeunes et les adultes. Les dates indiquées peuvent varier d'un ou deux mois d'une année à l'autre.

Cycle vital annuel des adultes. En phase I (hautes eaux, janvier à avril), les pacus adultes sont dispersés dans toute la région. Ils sont en repos sexuel, se nourrissent abondamment et grossissent rapidement. En phase II (mai et juin), les pacus quittent les zones inondées en voie de dessèchement et se rassemblent dans les collections d'eau permanentes. Ils sont encore en repos sexuel et commencent à maigrir. Pendant la phase III (fin de décrue et basses eaux, juillet à septembre), ils rejoignent en majorité le Mamoré où ils sont très peu vulnérables aux engins de pêche. Quelques uns restent dans les lacs de forêt-galerie ou de savane. Ils mûrissent leurs gonades et continuent à maigrir. En fin de phase III ils entament probablement leur migration de reproduc-

Tableau 8. Modèles de Von Bertalanffy appliqués à la croissance de *Colossoma macropomum*. Longueurs en cm; âges en année et croissance moyenne en longueur et en poids (kg).

méthode de la longueur maximale moyenne $LS_M - LS_i = Ae^{-Kt}$ avec $A = LS_M e^{Kt_0}$				
	LS_M	K	t_0	n
Femelles	74,0	0,212	-0,432	105
Mâles	72,0	0,201	-1,067	108
méthode classique $LS_i = LS_{\infty}[1 - e^{-K(t-t_0)}]$				
	LS_{∞}	K	t_0	n
Tous (1)	72,3	0,209	-0,592	342
Femelles	74,0	0,195	-0,777	166
Mâles	70,5	0,216	-0,609	163
croissance d'après (1) (méthode classique, tous)				
âge	LS	ΔLS annuel	P	ΔP annuel
0,5	10,1		0,05	
1	20,4	20,4	0,36	0,36
2	30,2	9,8	1,15	0,79
3	38,1	7,9	2,25	1,10
4	44,6	6,5	3,56	1,31
5	49,8	5,2	4,90	1,34
6	54,0	4,2	6,20	1,30
7	57,5	3,5	7,44	1,24
8	60,3	2,8	8,54	1,10
9	62,5	2,2	9,48	0,94
10	64,4	1,9	10,34	0,86
15	69,5	1,0	12,90	0,51
20	71,3	0,4	13,90	0,20
30	72,2	0,1	14,41	0,05
40	72,3	0,0	14,46	0,00

tion vers l'amont. La phase IV est la pleine saison de reproduction (octobre-novembre, fin des basses eaux et début de crue) dans le Sécuré et sans doute aussi dans l'Isiboro. Les mâles restent en permanence sur les frayères fluviales. Les femelles ne font qu'y passer et entrent après la ponte dans les zones qui viennent d'être inondées. La condition est à son minimum. En phase V (crue, décembre - janvier), la reproduction se termine; les mâles entrent à leur tour en grand nombre dans les zones inondées avec les dernières femelles. Les résultats assurés s'arrêtent là et l'on voit que le cycle n'est pas bouclé puisque les adultes se retrouvent alors en majorité dans les plaines inondées des zones II et III.

Cycle vital annuel des jeunes. Pour les individus d'au moins 1 an, soit environ 20 cm de longueur standard, les données encore médiocres sont en accord avec un cycle simple: dispersion aux hautes eaux dans les zones inondées avec préférence pour la savane et rassemblement dans les collections d'eau permanentes pendant les basses eaux. A l'approche de la maturité sexuelle, les préadultes semblent se joindre, au moins partiellement, aux adultes.

En ce qui concerne les jeunes de première année, leur naissance dans certains milieux fluviaux du Sécuré et de l'Isiboro au début de la crue, puis leur dispersion dans les zones inondées des zones II et III sont très probables mais demandent à être constatées, et les biotopes constituant les nourriceries pérés.

Discussion

Pêche et exploitation. La pêche locale est peu développée dans la région de Trinidad. En ce qui concerne *C. macropomum* elle se pratique principalement avec des araignées fixes de surface, de longueur variable autour de 25 m, de 2 à 5 m de hauteur, à mailles de 100 à 120 mm de noeud à noeud. Ces filets capturent à 96 % trois grandes espèces, *Pseudoplatystoma tigrinum*, *P. fasciatum* et *C. macropomum*. En 1985 et 1986, le pacu a formé environ 30 % des 300 tonnes annuelles transitant par Trinidad; il domine dans les captures pendant les hautes eaux et devient beaucoup plus rare à l'étiage (Mander, 1987; Payne, 1987), ce qui est en accord avec nos résultats.

Une autre méthode de pêche, moins importante, se pratique aux hautes eaux lorsque les

pacus viennent chercher sous les arbres les fruits et les graines qui en tombent. Le pêcheur commence par imiter pendant quelques minutes, avec une courte ligne munie d'un poids, le bruit que font ces fruits en tombant dans l'eau; puis il jette la vraie ligne appâtée avec un fruit.

Les pêches expérimentales aux filets mailants faites de 1983 à 1987 et portant sur 26 tonnes de poissons ont permis d'obtenir des PUE très variables mais, en moyenne, élevées: entre 12 et 17 kg/100 m²/24h pour les filets à mailles de 60 à 140 mm, les plus intéressants pour l'exploitation (Le Guennec, 1989). La part du pacu dans ces captures croît avec la taille de la maille et atteint 75 % pour les filets de 140 mm. Cette part est de 36 % pour les filets de 110 mm, maille correspondant aux filets locaux les plus courants, ce qui est en bon accord avec les 30 % indiqués précédemment, et confirme l'importance de ce poisson dans l'exploitation actuelle. Toutefois cette part ne pourra que diminuer au fur et à mesure que se développera l'exploitation d'espèces abondantes et appréciées, mais de taille plus modeste (1 à 4 kg) comme *Prochilodus nigricans*, *Plagioscion squamosissimus* et *Pellona castelnaeana* (Lauzanne & Loubens, 1985).

La pêche en Amazonie centrale est beaucoup plus diversifiée (Petrere, 1978; Smith, 1981; Goulding, 1981). Comme en Bolivie, *C. macropomum* est capturé principalement avec des filets mailants à grandes mailles (73 % des apports de pacu au marché de Manaus en 1976), mais on le prend aussi en eaux basses et moyennes avec des filets tournants (18 %), à l'étiage avec des sennes de plages (4 %) et aux hautes eaux avec des palangres de 10 à 50 m amarrés aux arbres de la forêt inondée et portant quelques hameçons flottants appâtés avec des fruits (5 %). Les débarquements de *C. macropomum* au marché de Manaus, qui étaient d'environ 13000 tonnes (40 à 45 % du total) en 1975 et 1976, n'étaient plus que de 7000 tonnes (30 %) une dizaine d'années plus tard (Petrere, 1978; CEPTA, 1986). La part du pacu dans les apports au marché d'Iquitos (Pérou) est proportionnellement moins importante mais là encore, calculée par rapport à l'ensemble des characoides, elle a diminué de 11,2 % en 1971 à 1,8 % en 1980 (Eckmann, 1983). Enfin Novoa et al. (1984) indique aussi une baisse relative des apports qui sont passés de 38,6 à 21,5 % entre 1981 et 1984 dans le secteur de Caicara (Orénoque moyen). Il ne semble pas exister de données récentes publiées, mais ces travaux indiquent une

baisse générale des stocks et expliquent les études de plus en plus nombreuses faites en pisciculture pour arriver à maîtriser l'élevage de cette espèce de grande valeur.

La fragilité des stocks de *C. macropomum* est certaine: obligés de sortir de leurs zones fluviales de refuge pendant la période de basses eaux pour rejoindre les frayères, les bancs de pacus sont alors très vulnérables aux senues et filets tournants pour des pêcheurs expérimentés comme ceux de Manaus. De telles équipes de pêcheurs n'existent pas encore dans le Mamoré, mais pour combien de temps ? Le stock de pacus de la région de Trinidad serait alors très menacé. Une mesure essentielle d'aménagement serait l'interdiction, ou du moins le contrôle très strict de ces pêches de basses eaux sur les bancs de reproducteurs, et la mise en réserve des frayères du Sécuré et de l'Isiboro d'octobre à décembre.

Sexualité et reproduction. Comparaison avec les autres régions. La reproduction des *C. macropomum* dans la nature a donné lieu à quelques observations en Amazonie centrale et dans l'Orénoque mais les résultats certains sont encore très réduits. En Amazonie centrale, les plus petites femelles en maturation avaient 56 cm dans le Madeira comme dans le Solimões (Goulding & Carvalho, 1982) ce qui est proche des 58 cm trouvés en Bolivie. Petrere (1983) indique brièvement que *C. macropomum* fraye de la mi-novembre à la mi-février, soit durant la première partie de la crue, comme dans le Mamoré. La migration de reproduction vers l'amont aux basses eaux et au début de la crue, au cours de laquelle les bancs de reproducteurs en maturation sont capturés à la senne, a été constatée dans l'Amazonie et le Madeira par Goulding (1981) et Goulding & Carvalho (1982). Les frayères n'ont pas été repérées mais la reproduction se ferait dans les cours d'eau d'eaux blanches. Dans l'Orénoque la reproduction a lieu de mai à juillet avec un maximum en juin (Novoa, 1982). Etant donné le décalage de 6 mois environ dans les régimes fluviaux, il s'agit là encore de la première partie de la crue. Novoa n'a pas constaté de migration anadrome de reproduction et indique 80,7 cm de LT (65,8 cm en LS) comme taille minimale de maturation, ce qui paraît très élevé, mais l'importance de l'échantillonnage est inconnue.

Sex-ratio. *Colossoma macropomum* appartient au groupe d'espèces majoritaire en Amazonie boli-

viennne chez lequel les femelles atteignent une taille plus élevée que les mâles. Sur les 40 espèces étudiées dans la région de Trinidad seuls les 2 Cichlidae, *Astronotus crassipinnis* et *Cichla monoculus*, ont un sex-ratio qui tourne en faveur des mâles avec l'augmentation de la taille (données non publiées). Si on fait pour chaque espèce et par sexe, les moyennes des longueurs et des poids atteints par les plus grands individus, les différences entre les sexes exprimées en % par rapport à la plus petite des 2 moyennes, varient entre 2 et 41 % pour les longueurs et entre 9 et 175 % pour les poids (données non publiées). Les différences concernant *C. macropomum* sont faibles, 4 et 16 %, et s'expliquent par la croissance un peu plus rapide des femelles à partir de la maturité sexuelle.

Variabilité du sex-ratio et des stades sexuels. Les résultats obtenus montrent à quel point il est difficile d'avoir une bonne estimation de l'état sexuel moyen d'une population. Sex-ratio et stades sexuels varient non seulement dans le temps – toutes les études ichtyologiques en tiennent compte – mais aussi, à un moment donné, dans l'espace. Idéalement, il faudrait, après avoir repéré les frayères, faire une série d'échantillonnages en fonction de la distance à ces frayères, au moins pendant la période d'activité sexuelle. Outre une meilleure appréciation de l'état sexuel de la population, on obtient ainsi des renseignements sur le sens de circulation des poissons.

Frayères. Est-il possible de préciser le type de milieu fluvial propice à la fraye ? La très grande rareté des petits pacus capturés en zone I malgré les pêches intensives montre que très peu d'oeufs et de larves sont entraînés par le courant depuis les frayères jusqu'en zone I malgré des distances peu élevées, d'environ une centaine de kilomètres, et une vitesse du courant de 3 à 5 km·h⁻¹ au début de la crue. La fraye a lieu très probablement dans les milieux de bordure où le courant est très ralenti, devient parfois tourbillonnaire à l'abri d'une échancrure de la rive et peut même être orienté vers l'amont. Larves et alevins entreraient donc directement et latéralement dans les zones inondées, poussés par la crue.

L'avantage à cette période de l'année (octobre, novembre et décembre) d'une ponte en milieu fluvial est clair: la crue est rarement régulière, le fleuve peut baisser d'un ou deux mètres pendant plusieurs jours en pleine période théorique de

crue et les zones récemment inondées s'assèchent ou se transforment en eaux stagnantes désoxygénées (Loubens et al., 1992). En 1983 par exemple, le Mamoré a baissé de 2,2 m entre le 22 octobre et le 3 novembre et à nouveau de 2,5 m entre le 25 novembre et le 21 décembre. Quant aux lacs permanents ils offrent alors peu d'abris et sont peuplés d'une riche faune de prédateurs de toutes sortes.

Mode de reproduction. A l'occasion de l'étude de la biologie de *Prochilodus nigricans* (Loubens & Panfili, 1995), nous avons distingué parmi les poissons tropicaux se reproduisant pendant la crue deux sous-groupes en fonction de la relation entre la fraye et le niveau de l'eau. Dans le sous-groupe de *P. nigricans* (sous-groupe B), la reproduction a lieu pendant la deuxième partie de la crue lorsque le fleuve dépasse le niveau des berges et que les poissons sont à l'abri d'une rechute du niveau fluvial. La reproduction a lieu en milieu lentique dans les zones inondées; oeufs et larves profitent de l'abri des macrophytes et de l'abondant périphyton. *Colossoma macropomum* est un exemple du sous-groupe A, sans doute moins nombreux, caractérisé par une reproduction en milieu fluvial pendant la première partie de la crue. Dans ce sous-groupe, contrairement aux espèces comme *Aleste baremoze* du Tchad (Durand & Loubens, 1970) qui se reproduisent en plein courant, ce qui assure une vaste dispersion des oeufs et des larves, *C. macropomum* fraye dans les milieux fluviaux de bordure; la nécessaire dispersion des jeunes se ferait plus tard de façon active.

Reproduction en pisciculture. En ce qui concerne la maîtrise de la reproduction pour les besoins de la pisciculture, il n'est pas étonnant que les tentatives de fraye en milieu contrôlé aient échoué jusqu'à présent (Saint-Paul, 1991) car les modalités de la reproduction paraissent complexes et les conditions de milieu propices à la fraye difficiles à recréer artificiellement. C'est pourquoi la voie choisie jusqu'à présent et appliquée dans plusieurs pays d'Amérique du Sud (stimulation d'individus en maturation avancée par des injections d'extraits d'hypophyse ou d'hormones de synthèse; Saint-Paul, 1992) semble la plus pratique et la plus économique.

Relations trophiques et condition. Chez les adultes, les résultats obtenus par l'étude du coef-

ficient de condition (K) sont en excellent accord avec ceux de Goulding & Carvalho (1982) en Amazonie centrale sur les contenus stomacaux. Ces auteurs ont montré que le coefficient moyen de réplétion, évalué par rapport à un estomac plein, s'élevait à 72 % aux hautes eaux (n=96), mais n'était plus que de 1 à 2 % aux basses eaux (n=294), aussi bien pour les individus des lacs que des cours d'eau. La nourriture était constituée à 94 % des fruits et graines tombant des arbres et arbustes de la forêt inondée.

Dans la région de Trinidad, la période des débordements généralisés permet aux pacus d'entrer dans la forêt et la savane pendant 4 à 5 mois par an de janvier à avril ou mai, mais on ignore si des fruits et graines sont consommés par les pacus durant toute cette période, en fonction des périodes de maturations des fruits et de leur acceptation par les pacus. Il semble en être ainsi selon la Figure 4 qui montre une élévation de K en janvier 1984, et à un degré moindre en février 1986, dès que le niveau de débordement du Mamoré est atteint. Cependant d'autres sources d'alimentation que ces fruits et graines sont peut-être disponibles à certains moments, en particulier à la crue lorsque les eaux envahissent de vastes terrains sur lesquels s'est développée depuis la décrue une abondante végétation.

L'accord entre nos travaux et ceux de Goulding & Carvalho (1982) est moins bon en ce qui concerne les jeunes. D'après ces auteurs, le coefficient moyen de réplétion baisse de 62 à 34 % chez des individus de 13 à 51 cm du lac Managuri (bas Solimões) entre les hautes eaux et les basses eaux; la baisse de ce coefficient est moins importante dans la région de Calama (Rio Madeira), de 41 à 28 % pour des jeunes de 16 à 39 cm. Travaillant également sur des individus d'une trentaine de cm du lac Managuri, Saint-Paul (1984a) ne trouve pas de variations saisonnières de K, mais un écart important entre janvier-février 1979 et janvier-février 1980. D'après ces premiers résultats, les jeunes pacus d'Amazonie centrale continuent à s'alimenter de zooplancton et de fruits et graines pendant les basses eaux; il n'y a pas de jeûne pratiquement total comme chez les adultes. C'est peut-être ce qui expliquerait, chez les individus boliviens, la faible netteté des premiers anneaux colorés formés sur les otolithes, correspondant à une alimentation certes réduite mais encore notable. Quoiqu'il en soit l'étude de l'alimentation et de la condition des juvéniles devrait être reprise de façon plus

approfondie avec des échantillons beaucoup plus importants et en considérant plusieurs groupes de longueur, car les résultats de Goulding & Carvalho (1982) indiquent plusieurs changements progressifs dans l'alimentation des jeunes.

Croissance. Le modèle de Von Bertalanffy, employé de façon classique, donne de bonnes estimations des longueurs maximales moyennes, car l'échantillon comprend beaucoup de vieux individus; par contre le coefficient K des mâles est plus élevé que celui des femelles, ce qui n'est pas satisfaisant puisque la vitesse de croissance des mâles est plus faible que celle des femelles. Cela vient de ce que l'ajustement se fait conjointement sur les deux paramètres K et t_0 . Il est préférable de prendre pour valeurs de K celles obtenues par la longueur maximale moyenne qui impose pour LS_∞ des valeurs réelles. Comme il est d'observation courante (Loubens, 1980; inter alia), le modèle de Von Bertalanffy n'est valable qu'à partir de 1 an puisque la longueur serait de 8,4 cm pour un t nul. Il est excellent au delà puisqu'il extrait plus de 90 % de la variabilité, 94 % pour la relation (1) concernant tous les individus (Tableau 8).

Croissance en Amazonie centrale. Malgré l'importance de l'espèce, la croissance de *C. macropomum* est encore très peu connue. Werder & Soares (1984) ont proposé une méthode d'estimation de l'âge de jeunes pacus de première année basée sur le nombre de circulus présent sur les écailles d'une zone particulière du corps. Ils ont estimé qu'il se formait un circulus par jour et donne la formule âge en jour = $n+14$, n étant le nombre de circulus et 14 la durée estimée entre la fécondation et la formation du premier circulus. Malheureusement la méthode n'est basée que sur l'examen de 3 exemplaires de 4 à 4,5 cm nés en éclosure.

Bayley (1988) a tenté d'évaluer la croissance chez des individus de moins de 15 cm par des pêches bimensuelles avec une senne de plage de 25x6 m dans plusieurs zones d'Amazonie centrale près de Manaus. La méthode utilisée est celle de la filiation des modes observés dans les distributions de longueur. Il obtient ainsi des croissances très faibles: environ 10 g à 6 mois et 170 g à 1 an contre 50 g à 6 mois et 360 g à 1 an dans nos résultats. Les biotopes littoraux échantillonnés par Bayley sont en constante transformation du fait des variations du niveau de l'eau – plus de 8

m entre le minimum et le maximum – et rien n'est connu des flux migratoires modifiant fréquemment les peuplements de poissons de ces biotopes de sorte que la correspondance entre les structures en longueur observées et les structures réelles des populations est inconnue.

Le seul travail concernant la croissance des grands juvéniles et des adultes semble être celui de Petrere (1983) d'après des mesures de longueur totale prises sur les individus débarqués à Manaus durant le dernier trimestre de 1977 ($n=1628$) et celui de 1978 ($n=1442$). A cette époque de l'année qui correspond aux basses eaux ou au tout début de la crue, les pacus sont capturés à la fois par des filets maillants dormants, des filets tournants et des sennes de plage (Petrere, 1978). La décomposition des distributions de longueur en distributions normales a fourni la séquence suivante, transposée en longueur standard, des longueurs moyennes atteintes aux âges $n, n+1, n+2, n+3$: 52,5 - 59,3 - 65,7 - 70,3 (moyennes des 2 estimations de 1977 et 1978). Cette croissance est environ deux fois plus rapide que celle du Tableau 8. Les résultats de Petrere (1983) présentent toutefois plusieurs incertitudes importantes: échantillons réduits pour l'application d'une telle méthode; représentativité inconnue des distributions par rapport au stock exploité; normalité non vérifiée des classes d'âge; décomposition en segments des courbes presque rectilignes obtenues sur papier probit subjective. On constate en particulier que les distributions obtenues en 1977 et 1978 sont très différentes l'une de l'autre, ce qui peut difficilement être une conséquence d'une modification soudaine de la structure du stock. La distribution pour 1978 est en réalité un histogramme quasi symétrique avec un seul mode à 55-58 cm. Enfin l'estimation de K (0,227) souffre d'une importante surélévation de la longueur maximale moyenne choisie égale à 88 cm (LS) et correspondant à la longueur du plus grand *C. macropomum* jamais vu dans la région. Or la variabilité de la croissance conduit en fin de vie à des écarts individuels de longueur et de poids importants. Dans nos résultats pour les femelles par exemple, LS_M est de 74 cm alors que la plus grande femelle mesurait 82,5 cm.

Croissance en pisciculture. L'élevage de *C. macropomum* a été tenté depuis déjà une vingtaine d'années et plusieurs revues des résultats obtenus ont paru (Martínez Espinoza, 1984; CEPTA, 1986; Saint-Paul, 1986, 1991). Comme le souli-

gnent Kohla et al. (1992), les résultats sont très variables et difficiles à comparer du fait d'un manque de normalisation dans les plans d'expérience et les formules des aliments artificiels fournis. Dans les cas les plus favorables on a pu obtenir des pacus de 1 à 1,5 kg en 1 an à partir d'individus de 25 g (soit environ 8 cm et 5 mois). Ces croissances sont nettement supérieures à celles constatées dans la nature en Bolivie, ce qui est bien normal étant donné l'alimentation régulière et abondante fournie. Les recherches se poursuivent en ce qui concerne le meilleur régime à adopter (Merola & Cantelmo, 1987; Günther & Boza Abarca, 1992). Il ne semble pas y avoir eu de résultats publiés concernant les grands juvéniles d'au moins 2 kg et correspondant dans la nature à l'accroissement pondéral annuel maximum (Tableau 8).

Remarques générales sur la croissance. *Colossoma macropomum* est remarquable du triple point de vue de son potentiel de croissance, de la vitesse avec laquelle ce potentiel est atteint et des conditions de milieu qui en permettent la réalisation. Le potentiel de croissance, évalué par le poids maximum moyen correspondant à LS_M ou à défaut par le poids maximum individuel observé, est parmi les plus élevés en eaux tropicales continentales. En Bolivie, sur les 389 espèces récoltées (Lauzanne et al., 1991), le pacu n'est dépassé que par les 4 grands Pimelodidae, *Phractocephalus hemiliopterus*, *Pseudoplatystoma tigrinum*, *Brachyplatystoma filamentosum* et *Paulicea lutkeni*, tous carnivores, et donc moins intéressants pour la pisciculture. En Afrique tropicale pour laquelle on dispose d'une revue sur la croissance des poissons (Mérona et al., 1988), seul *Lates niloticus* a un potentiel supérieur.

Ce potentiel se réalise très rapidement: une croissance de 20 cm et 0,36 kg en un an est très élevée pour un poisson; par la suite elle augmente encore et se maintient à un niveau élevé jusqu'à la maturité sexuelle, et cela malgré une longue période de jeûne partiel ou total chaque année. On peut donc s'attendre – cela a déjà été réalisé en partie – à des croissances encore plus fortes avec une alimentation régulière, abondante et bien adaptée. Des individus de 15 à 19 kg auraient été obtenus en 4 ans seulement dans un lac artificiel du Ceará, Brésil (Da Silva, in Saint-Paul, 1986).

Enfin *C. macropomum* est une espèce eurybio-

te: il s'adapte à un large spectre de milieux en ce qui concerne l'oxygénation, la turbidité, la composition de l'eau; les juvéniles sont omnivores jusqu'à 45 cm environ. Seule la résistance au froid, c'est à dire à des températures inférieures à 20° C, laisse à désirer, ce qui a conduit récemment à la production d'hybrides de *C. macropomum* × *Piaractus mesopotamicus* pour tenter de l'améliorer (Saint-Paul, 1991).

Conclusion. Bien que quelques aspects supplémentaires de la biologie de *C. macropomum* aient pu être éclaircis dans ce travail, l'état des connaissances sur cette espèce reste encore rudimentaire. Préciser les conditions exactes de la reproduction pourrait avoir une grande importance pour la pisciculture en permettant de simplifier ou d'améliorer les techniques de reproduction artificielle actuellement assez coûteuses et nécessitant un personnel entraîné. Au point de vue des migrations, seule la migration anadrome de reproduction a pu être mise en évidence, le cycle vital complet reste inconnu. Les études sur la croissance en sont à leur début. Enfin on ne sait rien sur l'existence éventuelle au sein de l'aire de répartition de l'espèce, de plusieurs populations, de leurs limites, de leurs importances et des échanges qu'elles peuvent avoir entre elles. Ces travaux sont urgents car l'impact de la pêche et des activités humaines, déjà très sensible en Amazonie centrale, va les rendre encore plus difficiles.

Remerciements

Nous remercions Pierre Campana et Eric Dabas (Orstom, Centre de Brest, France) pour leur appui technique.

Littérature citée

- Bayley, P. B. 1988. Factors affecting growth rates of young tropical floodplain fishes: seasonality and density-dependance. *Env. Biol. Fish.*, 21: 127-142.
- Branson, B. A. & P. Hake. 1972. Observations on an accessory breathing mechanism in *Piaractus nigripinnis* (Cope) (Pisces: Teleostomi, Characidae). *Zool. Anz.*, 189: 292-297.
- Braum, E. 1983. Beobachtungen über eine reversible Lippen-extension und ihre Rolle bei der Notatmung von *Brycon spec.* (Pisces, Characidae) und *Colossoma macropomum* (Pisces, Serrasalminidae). *Amazoniana*, 7: 355-374.

- Braum, E. & W. J. Junk. 1982. Morphological adaptation of two amazonian characoids (Pisces) for surviving in oxygen deficient waters. *Int. Revue Ges. Hydrobiol.*, 67: 869-886.
- CEPTA (Centro de Pesquisa e Treinamento em Aquicultura). 1986. Síntese dos trabalhos realizados com espécies do gênero *Colossoma*. Ministerio de agricultura, São Paulo, Brasil, 38 pp.
- Chang, W. Y. B. 1982. A statistical method for evaluating the reproductibility of age determination. *Can. J. Fish. Aquatic Sci.*, 39: 1208-1210.
- Durand, J. R. & G. Loubens. 1970. Observations sur la sexualité et la reproduction des *Alestes baremoze* du bas Chari et du lac Tchad. *Cah. ORSTOM, Sér. Hydrobiol.*, 4: 61-81.
- Eckmann, R. 1983. Zur Situation der Fischerei im peruanischen Amazonasgebiet. *Arch. Hydrobiol.*, 97: 509-539.
- Géry, J. 1985. Notes de characologie néotropical. 1. Progrès dans la systématique des genres *Colossoma* et *Piaractus*. *Rev. Fr. Aquariol.*, 12: 97-102.
- Goulding, M. 1980. The fishes and the forest. Univ. California Press, Berkeley, 280 pp.
- 1981. Man and fisheries on an Amazon frontier. Junk, The Hague, 137 pp.
- Goulding, M. & M. L. Carvalho. 1982. Life history and management of the tambaqui (*Colossoma macropomum*, Characidae): an important Amazonian food fish. *Rev. Brasil. Zool.*, 1: 107-133.
- Günther, J. & J. Boza Abarca. 1992. Growth performance of *Colossoma macropomum* (Cuvier) juveniles at different feed rations. *Aquacult. Fish. Mngt.*, 23: 81-93.
- Guyot, J. L., D. Corbin, J. Quintanilla & H. Calle. 1991. Hydrochimie des lacs dans la région de Trinidad (Amazonie bolivienne). Influence d'un fleuve andin: le Río Mamoré. *Rev. Hydrobiol. Trop.*, 24: 3-12.
- Hanagarth, W. & J. Sarmiento. 1990. Reporte preliminar sobre la geoecología de la sabana de Espiritu y sus alrededores (Llanos de Moxos, Departamento del Beni, Bolivia). *Ecología en Bolivia*, 16: 47-75.
- Kohla, U., U. Saint-Paul, J. Friebe, D. Wernicke, V. Hilge, E. Braum & J. Gropp. 1992. Growth, digestive enzyme activities and hepatic glycogen levels in juvenile *Colossoma macropomum* Cuvier from South America during feeding, starvation and re-feeding. *Aquacult. Fish. Mngt.*, 23: 189-208.
- Kramer, D. L. & J. P. Mehegan. 1981. Aquatic surface respiration, and adaptive response to hypoxia in the guppy, *Poecilia reticulata* (Pisces, Poeciliidae). *Env. Biol. Fish.*, 6: 299-313.
- Lauzanne, L. & G. Loubens. 1985. Peces del Río Mamoré. Travaux et documents n°192, ORSTOM, Paris, 116 pp.
- Lauzanne, L., G. Loubens & B. Le Guennec. 1990. Pesca y biología pesquera en el Mamoré medio (Región de Trinidad, Bolivia). *Interciencia*, 15: 452-460.
- Lauzanne, L., G. Loubens. & B. Le Guennec. 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 sardinons: *Pellona castelnaeana* et *Pellona flavipinnis* (Pisces, Clupeidae). Thèse Doctorat, Institut National Polytechnique Toulouse, 294 pp.
- Loubens, G. 1980. Biologie de quelques espèces de poissons du lagon néo-calédonien. III. Croissance. *Cah. Indo-Pacifique*, 2: 101-153.
- 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. 1995. Biologie de *Prochilodus nigricans* (Teleostei: Prochilodontidae) dans le bassin du Mamoré (Amazonie bolivienne). *Ichthyol. Explor. Freshwaters*, 6: 17-32.
- Mander, B. 1987. O.D.A. fisheries project, Trinidad, Bolivia. End of contract report covering the period January 1984 to June 1987. Misión británica, Trinidad, Bolivia, 13 pp.
- Martínez Espinosa, M. 1984. El cultivo de las especies del genero *Colossoma* en America latina. FAO, Serie RLAC/84/41-PES 5, Santiago, Chile, 47 pp.
- Merola, N. & O. A. Cantelmo. 1987. Growth, feed conversion and mortality of cage-reared tambaqui, *Colossoma macropomum*, fed various dietary feeding regimes and protein levels. *Aquaculture*, 66: 223-234.
- 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. ORSTOM, Paris, Trav. Doc., 216: 1-508.
- Novoa, D. (ed.). 1982. Los recursos pesqueros del Río Orinoco y su explotación. Editorial Arte, Caracas, 386 pp.
- Novoa, D., F. Ramos & E. Cartaya. 1984. Las pesquerías artesanales del Río Orinoco sector Caicara-Cabruta. Parte I. Memoria Soc. Cienc. Nat. La Salle, 121: 163-215.
- Panfili, J. 1993. Estimation de l'âge individuel des poissons: méthodologies et applications à des populations naturelles tropicales et tempérées. ORSTOM, Paris, Trav. Doc. Microfich., 112: 1-456.
- Payne, A. I. 1987. A preliminary stock assessment survey of the fishery at Trinidad on the rio Mamoré. Overseas Development Administration, London, 34 pp.
- Petrere, M. 1978. Pesca e esforço de pesca no Estado do Amazonas. 2. Locais, aparelhos de captura e estatísticas de desembarque. *Acta Amazonica*, 8: 1-54.
- 1983. Yield per recruit of the Tambaqui, *Colossoma macropomum* Cuvier in the Amazonas State, Brasil. *J. Fish Biol.*, 22: 133-144.

- Ricker, W. E. 1973. Linear regression in fishery research. *J. Fish. Res. Board Can.*, 30: 409-434.
- 1980. Calcul et interprétation des statistiques biologiques des populations de poissons. *Bull. Fish. Res. Board Can.*, 191F: 409 pp.
- Saint-Paul, U. 1984a. Investigations on the seasonal changes in the chemical composition from the neotropical characoid fish *Colossoma macropomum* (Serrasalminae). *Amazoniana*, 9: 147-158.
- 1984b. Physiological adaptation to hypoxia of a neotropical characoid fish *Colossoma macropomum*, Serrasalminae. *Env. Biol. Fish.*, 11: 53-62.
- 1985. The neotropical Serrasalminid *Colossoma macropomum*, a promising species for fish culture in Amazonia. *Anim. Res. Dev.*, 22: 7-35.
- 1986. Potential for aquaculture of South American freshwater fishes: a review. *Aquaculture*, 54: 205-240.
- 1988. Diurnal routine O_2 consumption at different O_2 concentrations by *Colossoma macropomum* and *Colossoma brachypomum* (Teleostei, Serrasalminae). *Comp. Biochem. Physiol.*, 89A: 675-682.
- 1991. The potential for *Colossoma* in Latin America. *Infofish Int.*, 1991 (2): 49-53.
- 1992. Status of aquaculture in Latin America. *J. Appl. Ichthyol.*, 8: 21-39.
- Saint-Paul, U. & G. M. Soares. 1987. Diurnal distribution and behavioral responses of fishes to extreme hypoxia in an Amazon floodplain lake. *Env. Biol. Fish.*, 20: 91-104.
- Smith, N. J. H. 1981. *Man, fishes and the Amazon*. Columbia Univ. Press, New York, 180 pp.
- Werder, U. & G. M. Soares. 1984. Age determination by sclerite numbers and scale variations in six fish species from the central Amazon (Osteichthyes, Characoidei). *Amazoniana*, 8: 395-420.
- Winemiller, K. O. 1989. Development of dermal lip protuberances for aquatic surface respiration in South American characoid fishes. *Copeia*, 1989: 382-390.

Reçu le 13 juin 1996
Révisé le 9 octobre 1996
Accepté le 27 octobre 1996