

Biologie de *Pseudoplatystoma fasciatum* et *P. tigrinum* (Teleostei: Pimelodidae) dans le bassin du Mamoré (Amazonie Bolivienne)

Gérard Loubens* et Jacques Panfili**

Biology of *Pseudoplatystoma fasciatum* and *P. tigrinum* (Teleostei: Pimelodidae) in the Mamore basin (Bolivian Amazonia). We have examined 678 *Pseudoplatystoma fasciatum* and 800 *P. tigrinum* caught with various experimental fishing gears in the Trinidad region, Mamore Basin (Beni, Bolivia). Both species make up more than half of the catches of the little developed commercial fishery; this proportion exceeds those observed everywhere else. During low water, two phenomena of differential distribution are noticed: *P. fasciatum* prefers lotic surroundings while *P. tigrinum* is ubiquitous; for both species there are more males in rivers and more females in lakes. Most of the adults are ascending rivers for spawning in the preandean zone in January and February, i.e., the first part of the highwaters, but the non-migratory fraction remains in sexual rest. In spite of difficulties which are described, individual age estimation is done by examination of frontal sections of the vertebrae showing alternation of narrow translucent rings and wide opaque zones which are deposited to the rhythm of two per year. Translucent rings are formed during low water and floods; it is a period of very slow growth. Opaque zones are formed mainly during the fall of water, when the growth is faster. At that time there is an improvement of the condition and the accumulation of fat in the body cavity. Longevity is at least 10 years for *P. fasciatum* and 15 years for *P. tigrinum*. The growth in length during the first year is 29 cm (standard length) for *P. fasciatum* and 36 cm for *P. tigrinum*. For both species females are growing faster than males after the sexual maturity, which is precociously reached by males. von Bertalanffy models are proposed, but they are suitable only for ages 1 to 7 or 8. Above 40 cm SL, *Pseudoplatystoma* spp. are exclusively piscivorous with an opportunistic behavior. A critical revision of literature shows that the migratory behavior reported for *Pseudoplatystoma* is not demonstrated and that the problem of stock distinction within the huge range of both species needs to be addressed urgently.

Biología de *Pseudoplatystoma fasciatum* y *P. tigrinum* (Teleostei: Pimelodidae) en la cuenca del río Mamoré (Amazonia boliviana). El estudio se basa en el examen de 678 *Pseudoplatystoma fasciatum* y 800 *P. tigrinum* capturados con artes variados de pesca experimental en la región de Trinidad, Beni, Bolivia. Las dos especies juntas forman más de la mitad de los aportes de la pesca comercial; esta proporción sobrepasa las observadas en todas las otras regiones amazónicas. Se advierte dos fenómenos de repartición heterogénea durante el tiempo de aguas bajas: *P. fasciatum* prefiere los medios lóticos mientras *P. tigrinum* resulta ubícuo; para las dos especies los machos están mucho más numerosos en los ríos y las hembras en las lagunas. La mayoría de los adultos de las dos especies se van río arriba para reproducirse en la zona preandina en enero y febrero durante la primera parte de las aguas altas, pero la parte de ellos que no migra queda en descanso sexual. A pesar de las dificultades descritas se estima la edad individual por la observación de cortes frontales de vértebras, los cuales enseñan una alternancia de anillos hialinos estrechos y de zonas opacas anchas depositándose cada uno al ritmo de un por año. Los anillos hialinos se forman durante el estiaje y la crecida, se trata de un período de crecimiento muy débil. Las

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

** IRD, Laboratoire de Sclérochronologie des Animaux Aquatiques, B.P. 70, 29280 Plouzané, France. Email: panfili@ird.fr

zónas opacas se forman principalmente durante la decrecida; entonces el crecimiento resulta rápido y se acompaña de un mejoramiento de la condición y de acumulación de grasa en la cavidad abdominal. La longevidad es por lo menos de 10 años para *P. fasciatum* y de 15 años para *P. tigrinum*. El crecimiento durante el primer año es de 29 cm para *P. fasciatum*, y 36 cm para *P. tigrinum*. Entre las dos especies los machos alcanzan la madurez sexual con más precocidad, y las hembras crecen con más velocidad. Se propone modelos de von Bertalanffy, los cuales convienen solamente para edades de uno hasta 7 o 8 años. A partir de 40 cm las dos especies resultan únicamente ictiófagas y de comportamiento oportunista. Se deduce de la revisión crítica de la literatura que el comportamiento migratorio asignado a los *Pseudoplatystoma* es dudoso y que es urgente el emprender la discriminación y el estudio de las poblaciones que forman las dos especies en sus extensas áreas de repartición.

Introduction

La faune ichthyique de l'Amazonie bolivienne compte 153 espèces de Siluriformes constituant 39,5% de l'ensemble des poissons (Lauzanne et al., 1991). Les espèces de grande taille de ce groupe sont nombreuses puisque 9 d'entre elles dépassent 10 kg. Parmi celles-ci se trouvent *Pseudoplatystoma fasciatum* et *P. tigrinum* connus depuis longtemps des bassins de l'Amazone et de l'Orénoque. *Pseudoplatystoma fasciatum* a une distribution encore plus ample comprenant aussi le bassin du Parana où il cohabite avec la troisième espèce du genre, *P. coruscans*, et les bassins du Magdalena (Colombie), de l'Essequibo (Guyana) et du Parnaíba (Brésil). Il a été cité récemment du bassin de l'Approuague en Guyane française (Boujard et al., 1990).

Les buts de ce travail sont de présenter les résultats obtenus sur la biologie de ces deux espèces dans la partie méridionale du bassin du Mamoré (Fig. 1) et de les comparer à ceux provenant de la littérature.

Materiel et méthodes

La présentation générale des milieux aquatiques (Loubens et al., 1992) et celle des travaux entrepris (Loubens & Panfili, 1995) ont déjà été faites; quelques compléments concernant les *Pseudoplatystoma* sont nécessaires.

Échantillonnage. L'étude porte sur 678 *P. fasciatum* de 18 à 110 cm de longueur standard (LS) et sur 800 *P. tigrinum* de 17 à 127 cm. Ils ont été pris de 1983 à 1987 au cours de pêches expérimentales aux filets maillants dormants de mailles variées (10 à 140 mm de nœud à nœud). Des *P. fasciatum* en proportion notable ont été obtenus par pêche

à l'épervier (14%) et par mortalité naturelle (13%). Il s'agit principalement de grands juvéniles et d'adultes (LS d'au moins 40 cm pour *P. fasciatum*, d'au moins 60 cm pour *P. tigrinum*). La zone I (Fig. 1) a été échantillonnée de façon prolongée sur une quinzaine de kilomètres de part et d'autre du Mamoré; les autres zones sont moins connues.

Données de base et prélèvements. Outre la longueur de référence LS, on a mesuré la longueur à la fourche LF, la longueur totale LT (lobe le plus long de la caudale placé parallèlement à l'axe du corps) et le poids du corps P. Les femelles ont été réparties en 7 stades: F1, immature ou repos sexuel; F2-F4, maturation; F5, pré-ponte et ponte; F6, post-ponte; F7, régénération. Les ovaires ont été pesés pour obtenir le rapport gonadosomatique RGS, rapport du poids des gonades au poids total. Trois stades ont été définis pour les mâles: M1, immature ou repos sexuel; M2, maturation; M3, mâle mûr. Trois sortes de pièces squelettiques ont été prélevées et conservées à sec dans des enveloppes: l'operculaire gauche, le grand rayon épineux de la dorsale et les 3 à 5 premières vertèbres libres faisant suite au complexe de Weber. Les contenus stomacaux ont été examinés et les proies en bon état reconnues et mesurées.

Travaux de laboratoire. Les méthodes utilisées pour la préparation des pièces calcifiées des poissons en vue d'études sclérochronologiques sont celles exposées par Panfili (1993). La première étape a consisté à choisir un type de pièce et un mode de préparation. Les os operculaires observés in toto ont été rapidement éliminés car trop opaques, puis les autres pièces de 30 *P. fasciatum* de tailles, sexes et stades sexuels variés ont été préparées et observées de la façon suivante. Les vertèbres ont été nettoyées et examinées in toto.

Les rayons épineux ont été inclus dans de la résine polyester et sectionnés transversalement à 1 cm de leur base pour obtenir 3 tranches successives de 200 à 300 μm d'épaisseur. L'une d'entre elles a été microradiographiée, une autre colorée à l'hématoxyline d'Ehrlich après une décalcification à l'acide nitrique (1%) pendant 10 à 20 minutes, la troisième laissée telle quelle. Les résultats des examens faits par deux lecteurs sur ces 4 types de préparation ont été confrontés (vérification) et ont conduit à choisir les vertèbres car des remaniements périmédullaires font disparaître partiellement ou totalement les premières marques de croissance des tranches d'épines (Panfili, 1993).

Par la suite, toutes les séries de vertèbres de *P. fasciatum* (n=288) et de *P. tigrinum* (n=429) ont été observées à la fois in toto et en coupe frontale plongée dans un mélange de 50 % d'eau et 50 % de glycérine. Il s'est agi d'une coupe frontale horizontale pour *P. fasciatum* et d'une coupe frontale oblique pour *P. tigrinum*. Ce dernier procédé paraît meilleur car on obtient ainsi un rayon maximal de la vertèbre, plus développée dans sa moitié inférieure à ce niveau de la colonne vertébrale, ce qui permet de mieux distinguer les anneaux de croissance. Sur la coupe, la nature hyaline ou opaque du bord de la vertèbre a été notée pour l'étude chronologique de la formation des zones observées (validation semi-directe). Pour le rétrocalcul de la croissance et pour l'estimation des vitesses saisonnières de croissance, on a mesuré sur la troisième vertèbre de chaque série le rayon R de la vertèbre, du centre au bord selon l'axe indiqué, et, pour toute marque principale (anneau hyalin) de rang i, le rayon R_{i1} au début de l'anneau et le rayon R_{i2} à la fin.

Traitement des données. Il ne présente pas beaucoup de particularités par rapport à celui exposé par Loubens & Panfili (1995). L'indice d'abondance des adultes IAA est égal à la somme des prises par unité d'effort PUE (en nombre de poissons pris pendant 24 heures pour 100 m² de filet maillant dormant) des filets de 50, 60, 70, 80, 90 et 110 mm (longueur de la maille de nœud à nœud) en ce qui concerne *P. fasciatum*, des filets de 60 à 110 mm pour *P. tigrinum*. Pour les jeunes, l'indice IAJ comprend les captures des filets de 40 à 110 mm pour *P. fasciatum*, de 50 à 110 mm pour *P. tigrinum*. Les valeurs des indices sont calculées par station, ensemble des pêches faites durant 2 à 3 jours consécutifs dans un même

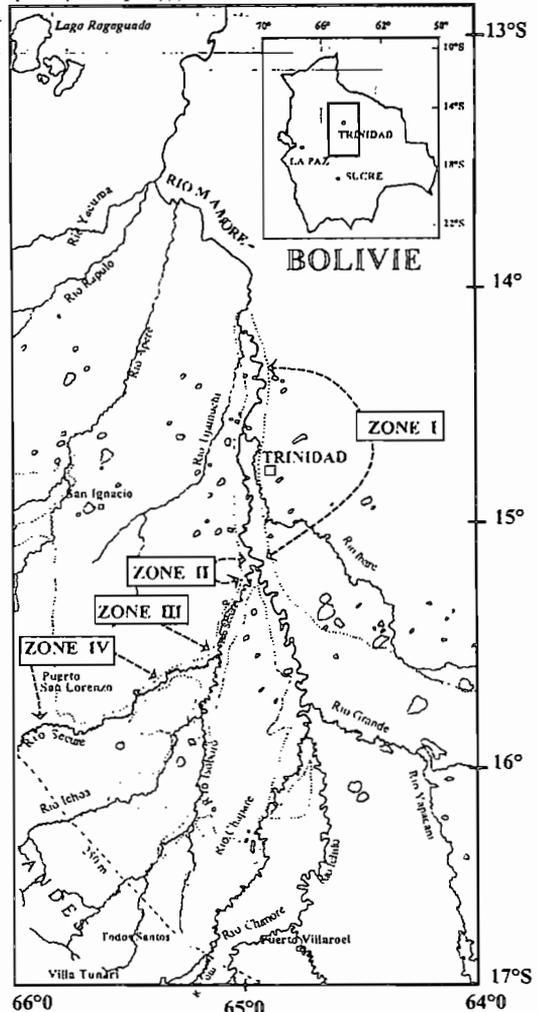


Fig. 1. Carte de la région de l'Amazonie bolivienne étudiée et zones échantillonnées. Pointillé: limite forêt-savane.

endroit. L'effort moyen par station correspond à la pose de 1,38 km de filets d'une hauteur de 2,5 m pendant 24 heures.

Pour le rétrocalcul de la croissance à partir de la longueur standard LS d'un poisson et des mesures faites sur sa vertèbre, l'hypothèse de proportionnalité basée sur la régression linéaire de LS en R est adoptée (Francis, 1990). La formule pour le calcul de la longueur d'un poisson à la fin du dépôt du *i*^{ème} anneau est donc:

$$LS_i = [(a + bR_{i2}) / (a + bR)] LS$$

a et b étant les coefficients de la droite de régression de LS en R. Cependant, pour les deux espè-

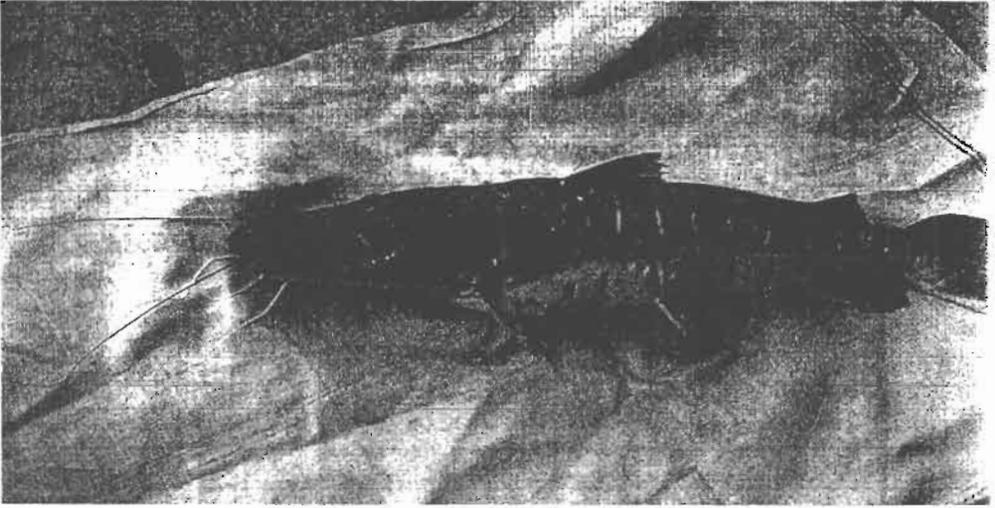


Fig. 2. *Pseudoplatystoma fasciatum*, env. 60 cm SL; Bolivie: rio Madre de Dios.



Fig. 3. *Pseudoplatystoma nigricum*, env. 120 cm SL; Bolivie: rio Mamoré.

ces, deux segments de droites sont nécessaires pour représenter correctement le nuage de points R , LS. La pente de la droite de régression pour les grands poissons est nettement plus faible que celle pour les petits. Le rétrocalcul a été fait de la façon suivante en désignant par A la relation

linéaire pour les petits poissons, par B celle des grands et par R_v la valeur limite de validité R entre A et B. Si le R du poisson considéré est inférieur à R_v , on applique la relation A. Si le poisson est supérieur à R_v , mais R_2 inférieur

on commence par calculer à l'aide de B, R et LS la longueur L_v correspondant à R_v , puis on applique au couple R_v, L_v la relation A. Si R et R_v sont tous les deux supérieurs à R_v , on applique au poisson la relation B.

Résultats

Distinction des deux espèces. Celles-ci sont souvent mélangées dans les statistiques de pêche disponibles dans la littérature, ce qui indique des difficultés d'identification. Deux caractères extérieurs portant sur la tête permettent pourtant une distinction aisée. Le museau de *P. tigrinum* se rétrécit sensiblement dans sa partie médiane ce qui se traduit par un rapport largeur tête/longueur tête plus faible: 0,47 à 0,54 (n=5) contre 0,56 à 0,60 (n=4) pour le *P. fasciatum*. En outre, la fontanelle de *P. tigrinum* est plus longue et atteint en général la base du processus occipital; le rapport longueur de la fontanelle/longueur de la tête varie entre 0,64 et 0,70 (n=5) contre 0,43 à 0,58 (n=4). Si les poissons sont étetés, on dispose du dessin des marques sur les flancs: présence chez le *P. fasciatum* de raies blanches verticales accolées à des barres noires, verticales elles aussi, plus longues que les raies blanches; absence de telles raies (traces blanchâtres possibles) et bandes noires beaucoup plus sinueuses et anastomosées chez *P. tigrinum* (Figs. 2-3).

Données générales. Les potentiels de croissance, évalués en première approximation par les tailles et poids maximums observés, sont très élevés pour les deux espèces (Tabl. 1). Les *P. fasciatum* mâles dépassent rarement 80 cm et 7,5 kg; les femelles, 95 cm et 12,5 kg. Les *P. tigrinum* mâles dépassent rarement 110 cm et 17 kg; les femelles, 120 cm et 22,5 kg. Les relations entre les longueurs et entre la longueur standard et le poids (Tabl. 1) s'accompagnent de coefficients de corrélation très élevés. Dans ces conditions, l'axe majeur réduit et la droite de régression de Y en X sont pratiquement confondus, seule l'équation de la dernière est donnée. L'exposant de la relation $P=aLS^b$ étant nettement supérieur à 3, le coefficient de condition $K=10^5 PLS^{-3}=10^5 aLS^{b-3}$ croît sensiblement avec la taille. Pour l'étude de la condition, il faudra constituer des échantillons de tailles moyennes voisines. À longueur égales, les *P. fasciatum* sont plus lourds d'environ 15% que les *P. tigrinum*.

Pêche et exploitation. La pêche commerciale dans la région de Trinidad ne porte que sur quelques grandes espèces capturées aux filets maillants dormants à grandes mailles (100 à 110 mm de nœud à nœud). La production annuelle en 1986 a été estimée à 300 tonnes dont 48% pour *P. tigrinum*, 35% pour *Colossoma macropomum* et 9% pour *P. fasciatum* (Payne, 1987).

Les résultats des pêches expérimentales faites de 1983 à 1987 donnent une image plus nuancée des ressources disponibles. Pour les filets de 60 à 140 mm capturant des poissons d'au moins 1 kg, les prises ont porté sur 7400 poissons pesant 24,5 tonnes (Tabl. 2, complété d'après Le Guennec, 1989). Les espèces les plus intéressantes pour la pêche sont au nombre de 9 car les deux Doradidae *Pseudodoras niger* et *Pterodoras granulosus* sont peu appréciés. L'importance de *Pseudoplatystoma* et surtout de *P. tigrinum* se trouve confirmée. Cependant cette importance ne pourra que diminuer dès que la pêche se développera et se diversifiera en s'adressant aux espèces de tailles moyennes et très appréciées comme *Prochilodus nigricans* et surtout *Plagioscion squamosissimus*.

La pêche est très gênée par l'abondance des prédateurs qui s'attaquent aux poissons maillés et abîment en même temps les filets. Il s'agit surtout des *Serrasalmus* spp. en milieu lentique et de *Callophrys macropterus* en milieu lotique. Dans les captures de nos pêches expérimentales aux filets maillants, 10,0% des *P. fasciatum* et 8,2% des *P. tigrinum* étaient plus ou moins dévorés, parfois réduits à l'état de squelette.

Répartition écologique. *Pseudoplatystoma fasciatum* a été rencontré en plaine dans les 4 zones mentionnées sur la Figure 1, et le long du Chaparé jusqu'à Villa Tunari dans les Andes, à environ 300 m d'altitude, au cours des pêches exploratoires faites en 1982 et 1983 (Fig. 1). Cependant l'appartenance des individus andins et des individus de plaine à une même population, peut-être à la même espèce, n'est pas assurée. Pour *Prochilodus nigricans*, une étude approfondie a permis de distinguer une espèce inféodée aux Andes, *P. labeo*, et de montrer l'existence d'individus de caractéristiques intermédiaires (Loubens et al., 1991). Une comparaison détaillée est nécessaire aussi pour le *P. fasciatum*, d'autant plus que l'un des individus capturés à Villa Tunari présentait une coloration différente caractérisée par des taches ovales ou rondes tricolores: macule noire au centre, puis anneau blanc suivi

d'un anneau noir en bordure. Contrairement à *P. fasciatum*, *P. tigrinum* ne pénètre pas dans les Andes.

Latéralement par rapport à l'axe du Mamoré, les deux espèces ont été rencontrées à la fois dans les milieux aquatiques de la forêt-galerie du Mamoré (domaine des eaux dites «blanches» car

Tableau 1. Caractéristiques de tailles et de poids, et relations usuelles chez *Pseudoplatystoma fasciatum* et *P. tigrinum*. Droites de régression de Y en X, $Y = a + bX$. LF, longueur à la fourche; LT, longueur totale; n, nombre d'individus; r, coefficient de corrélation.

longueurs standards LS (cm) et poids P (kg) maximums							
	<i>P. fasciatum</i>		<i>P. tigrinum</i>				
	LS	P	LS	P			
Mâles	93,5	10,8	115	19,5			
Femelles	104,5	19,5	127	28,0			

relations usuelles pour <i>P. fasciatum</i>							
	variables		paramètres				intervalles de LS
	Y	X	b	a	r	n	en (cm)
Tous	LF	LS	1,043	0,504	0,999	249	18-104,5
Tous	LT	LS	1,118	1,631	0,999	240	18-102
Tous	LT	LF	1,070	1,156	0,999	231	23-104,5
Tous	log P	log LS	3,167	-5,164	0,994	558	18-104,5
Mâles	log P	log LS	3,181	-5,178	0,993	240	18-102
Femelles	log P	log LS	3,206	-5,244	0,986	301	23-104,5

relations usuelles pour <i>P. tigrinum</i>							
	variables		paramètres				intervalles de LS
	Y	X	b	a	r	n	en (cm)
Tous	LF	LS	1,048	0,372	0,998	416	17-127
Tous	LT	LS	1,118	2,210	0,997	400	17-127
Tous	LT	LF	1,065	1,969	0,998	386	17-127
Tous	log P	log LS	3,150	-5,201	0,996	551	17-127
Mâles	log P	log LS	3,144	-5,191	0,991	269	39-115
Femelles	log P	log LS	3,218	-5,337	0,994	263	33-127

Tableau 2. Pourcentages en poids des principales espèces dans les captures de filets à mailles de 60 à 140 mm (pêches expérimentales de 1983 à 1987). Espèces atteignant au moins 4% dans l'un ou l'autre des filets. Dernière colonne calculée en donnant les mêmes importances aux différents filets.

	mailles des filets						
	60	70	80	90	110	140	60-140
<i>Brachyplatystoma flavicans</i>	1,0	1,1	1,3	4,5	4,6	0,4	2,2
<i>Colossoma macropomum</i>	13,4	10,8	20,4	20,2	35,8	74,7	29,2
<i>Pseudodoras niger</i>	4,0	4,3	3,4	7,4	1,9		3,5
<i>Pellona castelnaeana</i>	16,1	12,7	6,8	3,4	0,2		6,5
<i>Phractocephalus hemiliopterus</i>	0,5	0,5	0,3	0,7	3,9	13,3	3,2
<i>Piaractus brachipomus</i>	0,8	1,8	2,4	3,5	5,3	3,1	2,8
<i>Plagioscion squamosissimus</i>	19,2	17,1	14,6	10,7	0,6	1,7	10,7
<i>Prochilodus nigricans</i>	9,1	6,6	0,4	0,3			2,7
<i>Pseudoplatystoma fasciatum</i>	9,0	10,4	13,3	11,2	4,7		8,1
<i>Pseudoplatystoma tigrinum</i>	5,7	9,4	26,9	26,3	35,9	5,7	18,3
<i>Pterodoras granulosus</i>	2,5	6,1	3,2	5,2	5,2	0,5	3,8
Autres espèces	18,7	19,2	7,0	6,6	1,9	0,6	9,0

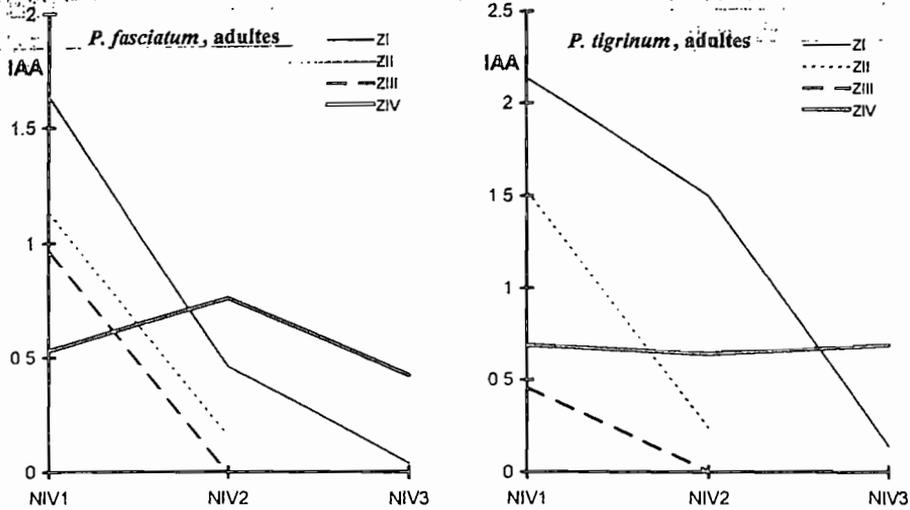


Fig. 4. Variations des indices d'abondance des *Pseudoplatystoma* adultes (IAA) avec les zones et le niveau du Mamoré dans les lacs de la forêt-galerie. ZI, ZII, ZIII et ZIV, zones selon la Figure 1; NIV1, niveau < 750 cm; NIV2, 750 à 950 cm; NIV3, niveau ≥ 950 cm. Les nombres de stations de pêche sont pour ZI, 12, 10 et 9; pour ZII, 5, 4 et 0; pour ZIII, 4, 1 et 1; pour ZIV, 1, 2 et 2.

très turbides) et dans les milieux de la savane arborée qui l'encadrent.

Une différence de préférendum entre milieux lacustres et milieux fluviaux apparaît aux basses eaux. Si l'on compare les abondances respectives dans ces deux types de milieu, on constate que *P. tigrinum* se répartit uniformément tandis que *P. fasciatum* montre une nette préférence pour les milieux fluviaux (Tabl. 3). Cette préférence était particulièrement marquée à l'étiage d'août 1983 (niveau 200 cm): aucun *P. fasciatum* n'a été capturé dans le lac Siquero alors que, dans le Mamoré, [AA et IA] atteignaient 81 et 117.

Abondance et migration: adultes. Pour l'étude des variations d'abondance relative, 3 niveaux d'eau ont été définis: au niveau 1, le Mamoré est à moins de 750 cm sur l'échelle de crue de Puerto Ganadero près de Trinidad; le niveau 2 s'étend de 750 à 950 cm; le niveau 3 va de 950 à 1091 cm. Le battement du Mamoré a été de 11 m pour la période 1983-1987. Le niveau critique de 750 cm correspond au début des débordements généralisés du fleuve; la crue jusque là restreinte aux lits des cours d'eau et aux lacs proches commence à s'étaler largement. Au niveau 3, 90% environ du paysage est sous l'eau, tous les milieux aquatiques communiquent entre eux.

Les graphiques concernant les lacs de la forêt-galerie des zones I, II et III (Fig. 4) peuvent

s'expliquer au premier abord par ces formidables variations de l'espace vital. Au niveau 3, les indices sont très faibles ou nuls. Les deux espèces sont plus abondantes en zone I, zone du Mamoré, que dans les deux premières zones du Securé.

Les graphiques concernant la zone IV - partie du Securé encore en plaine mais proche des Andes, appelée Securé moyen - sont très différents (Fig. 4): les indices au niveau 1 sont plutôt faibles, mais contrairement aux autres zones, ils se maintiennent pendant la crue. Cela n'est possible que grâce à des arrivées importantes d'immigrants. Finalement, les variations d'abondance des adultes s'expliquent à la fois par celles de l'espace vital et par une migration anadrome conduisant une partie des adultes dans le Securé moyen.

Tableau 3. Comparaison des abondances de *Pseudoplatystoma fasciatum* et de *P. tigrinum* aux basses eaux (niveau du Mamoré < 400 cm) selon le type de milieu (4 stations en milieu fluvial, 6 stations en milieu lacustre). IAA, indice d'abondance des adultes; [AJ], indice d'abondance des jeunes.

		<i>P. fasciatum</i>	<i>P. tigrinum</i>
Milieu fluvial	IAA	26,1	4,4
	IAJ	31,5	6,8
Milieu lacustre	IAA	1,5	2,9
	IAJ	2,4	5,5

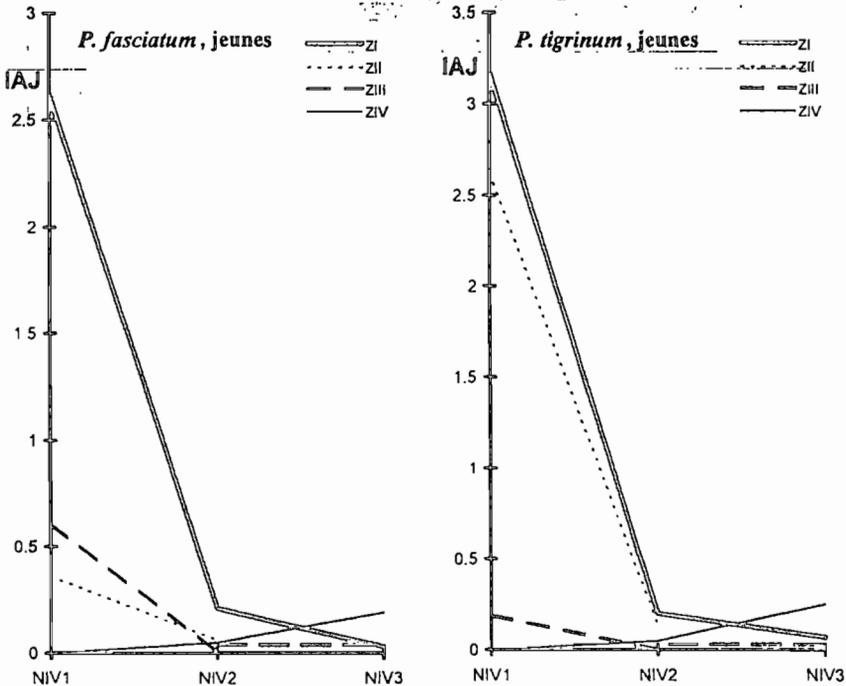


Fig. 5. Variations des indices d'abondance des *Pseudoplatystoma* juvéniles (IAJ) avec les zones et le niveau du Mamoré dans les lacs de la forêt-galerie. ZI, ZII, ZIII et ZIV, zones selon la Figure 1; NIV1, niveau < 750 cm; NIV2, 750 à 950 cm; NIV3, niveau \geq 950 cm. Les nombres de stations de pêche par zone et niveau sont les mêmes que pour la Figure 4.

Les 5 stations faites en zones I et IV en savane arborée s'inscrivent bien dans ce cycle d'abondance.

Abondance et migration: jeunes de première année. En ce qui concerne cette catégorie de juvéniles dont les longueurs standards vont jusqu'à 30-40 cm environ, il ne sera question que de la zone I, seule zone échantillonnée en toutes saisons dans les principaux milieux avec des moyens variés s'adressant à des poissons de toutes tailles.

De jeunes *P. fasciatum* d'au moins 15 cm apparaissent en avril à la fin des hautes eaux dans les chenaux, fossés et petits cours d'eau de la plaine inondée autour de Trinidad, où ils peuvent être capturés à l'épervier et à la senne. Les prises se sont poursuivies en petite quantité pendant la décrue et les basses eaux mais le nombre total d'individus capturés ($n=20$) n'est pas en rapport avec l'abondance des adultes. De même, l'observation de dizaine de milliers de poissons morts lors de deux grandes mortalités naturelles en septembre 1984 et novembre 1985 dans l'Ibaré

n'a fourni que 44 jeunes de 18 à 31 cm, et les prises aux filets maillants sont infimes.

Les résultats de pêche sont semblables pour les jeunes *P. tigrinum* mais avec des captures encore plus réduites. Les frayères et nourriceries des *Pseudoplatystoma* ne se trouvent pas dans la zone I, ce qui est confirmé par l'étude de la reproduction.

Abondance et migration: grands juvéniles (2^{ème}, 3^{ème} et 4^{ème} année). Des jeunes de 2^{ème} année, essentiellement des *P. fasciatum*, ont été pris dans les mêmes conditions que ceux de première année à la fin des hautes eaux et pendant la décrue, mais la représentativité de ces captures est difficile à évaluer.

Pour l'ensemble des grands juvéniles pris aux filets maillants, les graphiques de la Figure 5 pour les zones I à III peuvent s'expliquer, comme pour les adultes, par les variations de l'espace vital. On observe aussi une diminution d'abondance vers l'amont. Les captures en zone IV sont nulles au niveau le plus favorable pour la pêche et remontent paradoxalement avec l'arrivée de la

crue. Cela est dû au fait que des préadultes se joignent aux adultes dans leur migration anadrome: il s'agit en effet d'individus de tailles à peine inférieure aux tailles de maturité mais en repos sexuel.

Sexualité et reproduction. Sex-ratio SR (% des mâles). Chez *P. fasciatum*, si on considère les adultes (mâles ≥ 55 cm, femelles ≥ 73 cm), le sex-ratio est de 52,2%, non différent de 50%. Par contre, les mâles juvéniles paraissent moins nombreux que les femelles (SR=34,8 \pm 6,0, intervalle de confiance à 95%). Le sex-ratio varie beaucoup avec la longueur standard (Tabl. 4). Les modes dans les distributions de longueur sont bien marqués: 55 à 64 cm pour les mâles, 70 à 79 cm pour les femelles soit une différence importante de 15 cm. La proportion des mâles baisse rapidement à partir de 65 cm et s'annule pour la classe 95-99,9. SR remonte à 50% pour les très grands individus en raison de la capture de 3 grands individus d'aspect mâle de 102, 109 et 110 cm. Il pourrait s'agir d'un phénomène de sénescence avec changement de sexe, ou du moins dégénérescence de la gonade lui donnant macroscopiquement un aspect mâle.

Les résultats sont semblables pour *P. tigrinum*.

Tableau 4. Variations du sex-ratio SR avec la longueur standard LS (cm) chez *Pseudoplatystomus fasciatum* et *P. tigrinum*. n, effectif.

LS en cm	<i>P. fasciatum</i>		<i>P. tigrinum</i>	
	n	SR	n	SR
15,0-29,9	20	60,0		
30,0-39,9	27	55,6		
40,0-49,9	56	64,3		
50,0-54,9	49	67,3	30	50,0
55,0-59,9	81	77,8		
60,0-64,9	68	66,2	49	59,2
65,0-69,9	75	49,3		
70,0-74,9	58	20,7	49	57,1
75,0-79,9	62	8,1	61	63,9
80,0-84,9	24	12,5	57	64,9
85,0-89,9	22	4,5	61	63,9
90,0-94,9	16	6,2	65	66,2
95,0-99,9	4	0,0	84	56,0
100,0-104,9	6	50,0	103	43,7
105,0-109,9			77	28,6
110,0-114,9			48	4,2
115,0-119,9			16	6,3
$\geq 120,0$			9	0,0
Tous	568	46,8	709	48,9

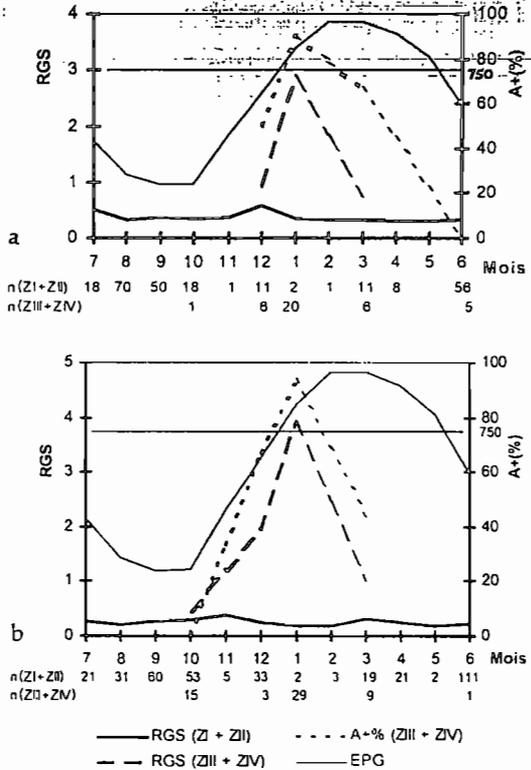


Fig. 6. Saison et zone de reproduction de *Pseudoplatystomus fasciatum* (a) et *P. tigrinum* (b). RGS, rapport gonadosomatique moyen des femelles selon les zones; A+%, pourcentage d'adultes, mâles ou femelles, en activité sexuelle; EPG, échelle de crue (cm) de Puerto Ganadero près de Trinidad (période 1983-1987); n, nombre d'adultes examinés.

num: SR=48,9 \pm 3,7; SR adultes=54,1 \pm 4,7; SR jeunes=41,1 \pm 5,7. L'évolution du sex-ratio avec la taille est la même avec un décalage de taille entre mâles et femelles plus tardif et moins important (10 cm, Tabl. 4). La présence de très grands mâles n'a pas été observée. Ces différences de taille selon le sexe s'expliquent pour les deux espèces par une croissance moins rapide des mâles. Enfin, on constate un phénomène curieux aux très basses eaux, dans le Mamoré, pour un niveau inférieur à 200 cm (échantillon d'août 1983 et 1985, de septembre 1983): on trouve chez les adultes beaucoup plus de mâles que de femelles, SR=81,4 \pm 9,1 (n=70) pour *P. fasciatum* et SR=70,0 \pm 12,7 (n=50) pour *P. tigrinum*. Les migrations induites par la décrue aboutissent aux basses eaux à des répartitions différentielles selon l'espèce (cf. répartition écologique) et le sexe.

Tailles de maturité sexuelle, TMS. Des individus en maturation n'ont été rencontrés que dans les zones III et IV. L'échantillonnage dans ces zones est trop réduit dans les classes de transition jeunes-adultes pour qu'une évaluation statistique des TMS soit possible. On prendra pour tailles provisoires de maturité sexuelle les longueurs standards des plus petits individus en maturation observés, soit pour *P. fasciatum* 55 cm pour les mâles et 73 cm pour les femelles, pour *P. tigrinum* 81 cm pour les mâles et 99 cm pour les femelles.

Saison et zones de reproduction, *P. fasciatum* (Fig. 6a). Aucun individu à un stade quelconque de maturation (F2 à F7 pour les femelles, M2 et M3 pour les mâles) n'a été pêché en zone I, la mieux suivie, et 2 seulement en zone II. En zone I, le RGS mensuel moyen des femelles adultes reste compris toute l'année entre 0,26 et 0,50; le maximum individuel est de 0,63.

On trouve des individus en maturation en zone III en décembre mais le RGS reste faible (0,92). La reproduction a lieu dans le Securé moyen en zone IV où l'on prend simultanément, comme à la fin de janvier 1986, des individus en maturation avancée et des femelles en postponte. Au début du mois de mars 1985, il n'y avait plus que des femelles F7. Ces données encore réduites conduisent à adopter le 1^{er} février comme date moyenne de naissance. En outre, la migration anadrome mise en évidence précédemment est une migration de reproduction.

Saison et zones de reproduction, *P. tigrinum* (Fig. 6b). Les résultats sont presque identiques. Le RGS mensuel moyen des femelles en zones I et II reste compris entre 0,18 et 0,39, légèrement plus faible que celui de *P. fasciatum*. Ce RGS atteint son maximum à 3,9 en zone IV fin janvier. Pour *P. tigrinum* aussi, il y a migration anadrome de reproduction et la date moyenne de naissance peut être fixée au 1^{er} février.

Pour les deux espèces, la fraie a donc lieu durant la deuxième partie de la crue, lorsque les eaux dépassent le niveau critique 750 cm des débordements généralisés. Les frayères elles-mêmes restent inconnues car aucune femelle en préposte (RGS très élevé et ovules redevenant translucides) n'a été pêchée.

On peut conclure de ces résultats et de ceux sur l'abondance et les migrations que de nombreux adultes accompagnés de quelques préadultes quittent le Mamoré et le bas Securé pour

se reproduire dans le Securé moyen pendant la deuxième partie de la crue. La maturation commence dès la fin du mois d'octobre chez les individus les plus précoces et dure environ 3 mois. Certains adultes restent en zones I et II sans participer chaque année à la reproduction, mais leur proportion ne peut être estimée avec les données disponibles.

Estimation de l'âge individuel chez les *Pseudoplatystoma*: description des zones observées sur les vertèbres et problèmes de lecture et de mesure (Figs. 7-8). Les vertèbres entières observées en lumière réfléchie montrent à partir du centre une succession de zones opaques blanches larges et d'anneaux hyalins plus sombres et plus étroits (Fig. 7a,c). Cette succession se retrouve en coupe frontale dans les 4 corps vertébraux périphériques d'os compact qui entourent la partie centrale formée d'os spongieux (Fig. 7b,d). Les anneaux hyalins constituent les marques principales retenues pour l'estimation de l'âge. Ils peuvent être simples – une seule bande hyaline nette et large – ou plus souvent composés de plusieurs bandes hyalines rapprochées et plus ou moins accentuées (Fig. 7d, 8a-b). Des marques secondaires formées de bandes faiblement hyalines ou/et étroites sont souvent présentes et dispersées sans ordre apparent. Pour chaque poisson, il a été fait plusieurs lectures portant sur 3 ou 4 vertèbres.

Les difficultés les plus fréquentes proviennent de l'impossibilité de classer objectivement une marque en principale ou secondaire, ce qui se produit surtout à partir du 3^{ème} ou 4^{ème} anneau. Il reste possible d'utiliser pour le rétrocalcul les mesures faites sur les premiers anneaux. D'autres difficultés proviennent de la présence d'anneaux très rapprochés – 1 ou 2 marques principales ? – ou au contraire, très écartés (Fig. 8c-d) – marque absente ? – et, chez les individus âgés dans la partie distale des vertèbres, de la présence d'une succession de bandes et de zones plus ou moins opaques où il n'est pas possible d'introduire de coupures (Fig. 8e-f). Enfin, quelquefois, même si la présence d'une marque principale est incontestable, les mesures ne sont pas possibles lorsque les limites de l'anneau sont trop floues. Ces difficultés entraînent un pourcentage de succès de l'estimation du nombre d'anneaux internes (compte non tenu de la nature du bord) qui, d'abord égal à 100%, baisse avec la taille, devient faible chez les grands poissons – un tiers seule-

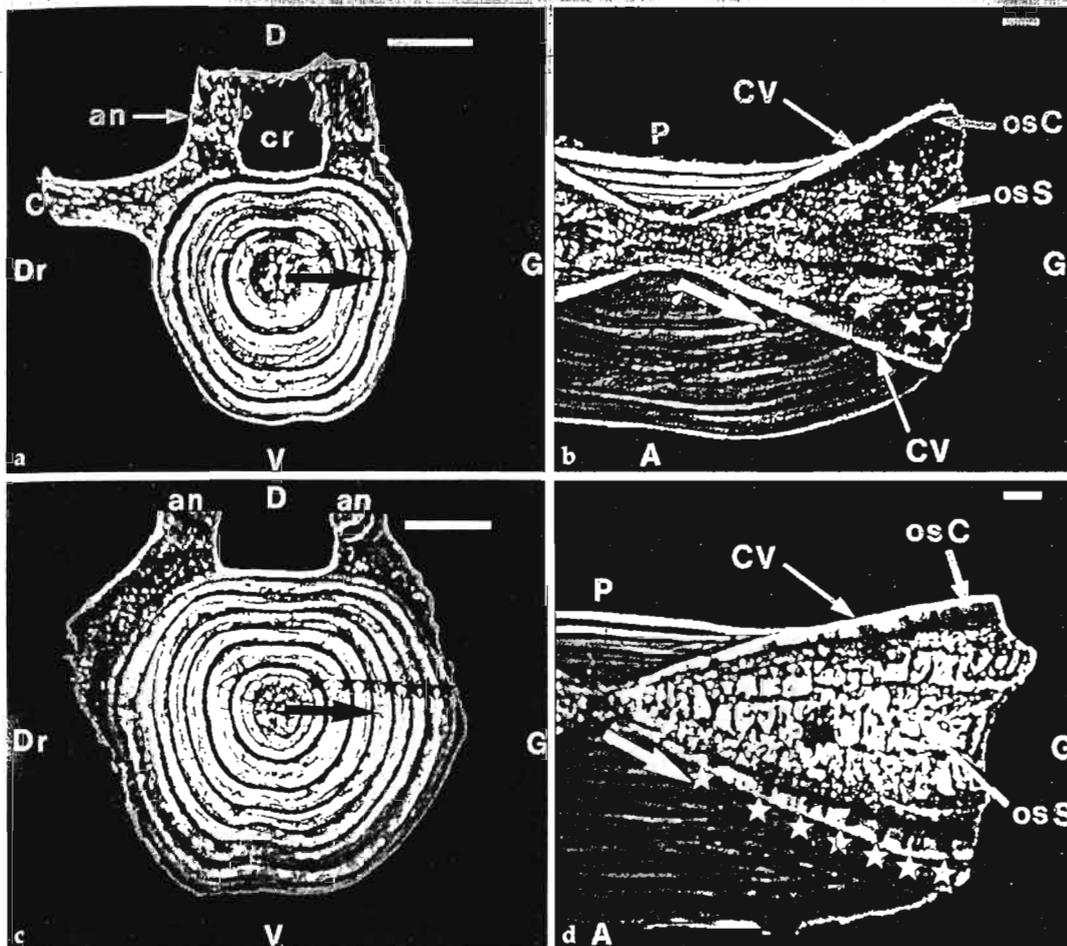


Fig. 7. Vertèbres de *Pseudoplatystoma fasciatum*. A, face antérieure; an, arc neural (sectionné); C, côte (sectionnée); cr, canal rachidien; CV, corps vertébral; D, face dorsale; Dr, droite; G, gauche; osC, os compact; osS, os spongieux; P, face postérieure; V, face ventrale. a, Vertèbre entière d'un individu de 64 cm présentant 3 anneaux hyalins (★) sur l'axe de lecture (flèche). Barre 5 mm. b, Coupe frontale de la vertèbre précédente observée en lumière réfléchie sur fond noir. Les marques de croissance hyalines et opaques ne sont visibles que dans les corps vertébraux, l'os spongieux étant rempli de lacunes vasculaires. Les marques principales (☆) sont des bandes d'os hyalin composées: 4 sont dénombrées le long de l'axe de lecture (flèche). La quatrième très marginale était peu visible sur la vertèbre entière. Barre 1 mm. c, Vertèbre entière d'un individu de 83 cm présentant 7 anneaux hyalins (★) le long de l'axe de lecture (flèche). Barre 5 mm. d, Coupe frontale de la vertèbre précédente, observée en lumière réfléchie. La sixième marque est composée de 3 bandes hyalines. Barre 1 mm.

ment pour *P. fasciatum*, la moitié pour *P. tigrinum* – et même nul chez les plus grands (Tabl. 5). Il en résulte, pour l'évaluation de la croissance des grands individus, un biais probable d'importance inconnue, puisque, plus la croissance est rapide, plus les anneaux se détachent mieux les uns des autres et plus le pourcentage de succès doit être élevé: la croissance de ces poissons est sans doute surévaluée.

Chronologie de formation des anneaux: validation semi-directe. La nature hyaline ou opaque du bord des vertèbres peut être observée sans problème dans la majorité des cas chez les petits individus, mais le pourcentage de réussite baisse avec la taille, plus rapidement chez *P. tigrinum* que chez *P. fasciatum* (Tabl. 5).

L'aspect en coupe du bord des vertèbres a été suivi mois par mois en regroupant les deux an-

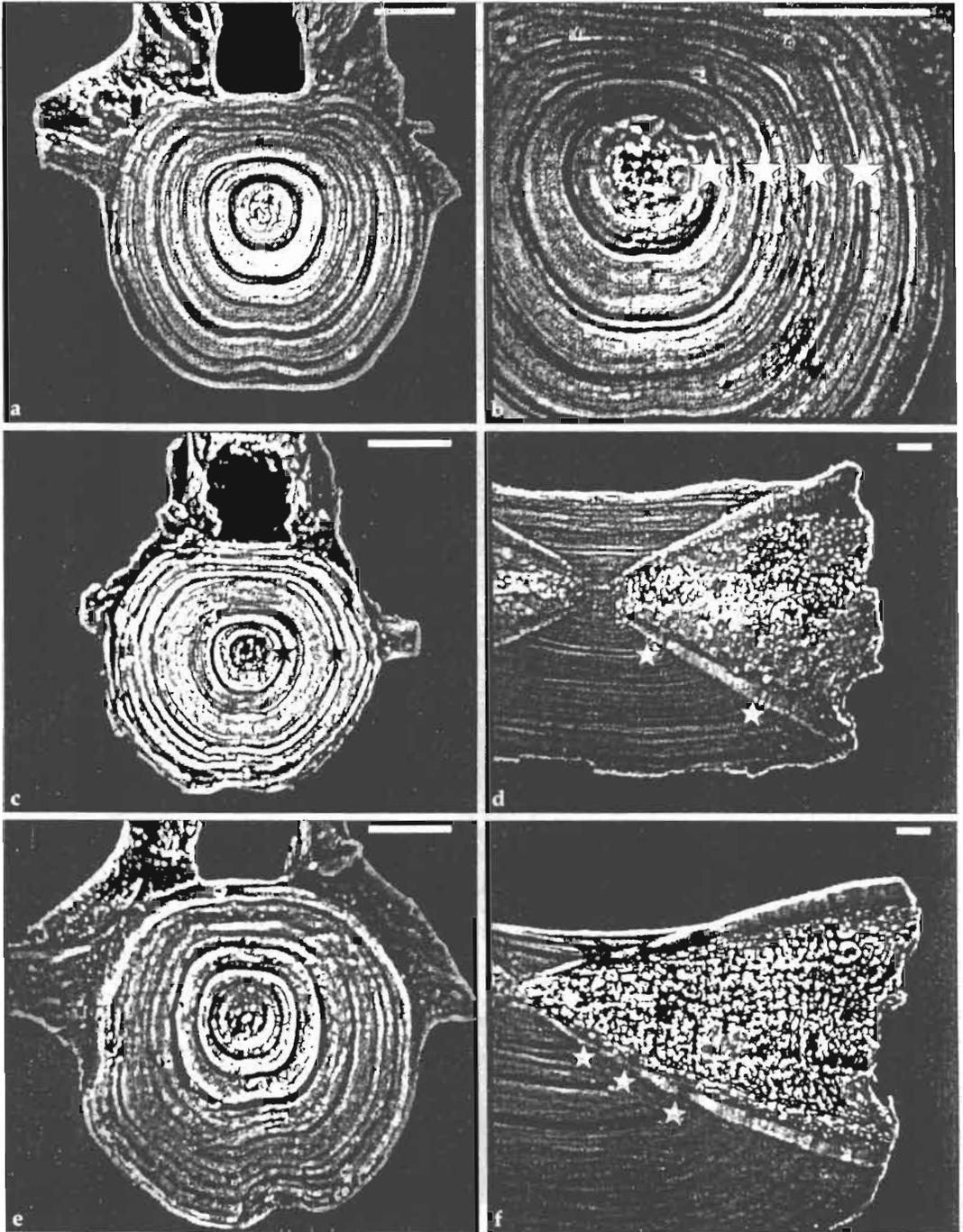


Fig. 8. Quelques problèmes d'interprétation des vertèbres de *Pseudoplatystoma fasciatum*. Barre: 5 mm pour a-c.e et 1 mm pour d,f. a-b, Vertèbre entière d'un individu de 79 cm présentant des marques multiples (☆) considérées comme des marques principales: 4 marques sont multiples sur un total de 5. c-d, Vertèbre entière (c) et sectionnée (d) d'un individu de 65,5 cm. La distance entre les deux premières marques (☆) est anormalement grande. e-f, Vertèbre entière (e) et sectionnée (f) d'un individu de 83 cm présentant 3 marques principales nettes (☆) en partant du centre et des marques beaucoup plus ambiguës avec une présence de bandes hyalines plus ou moins isolées.

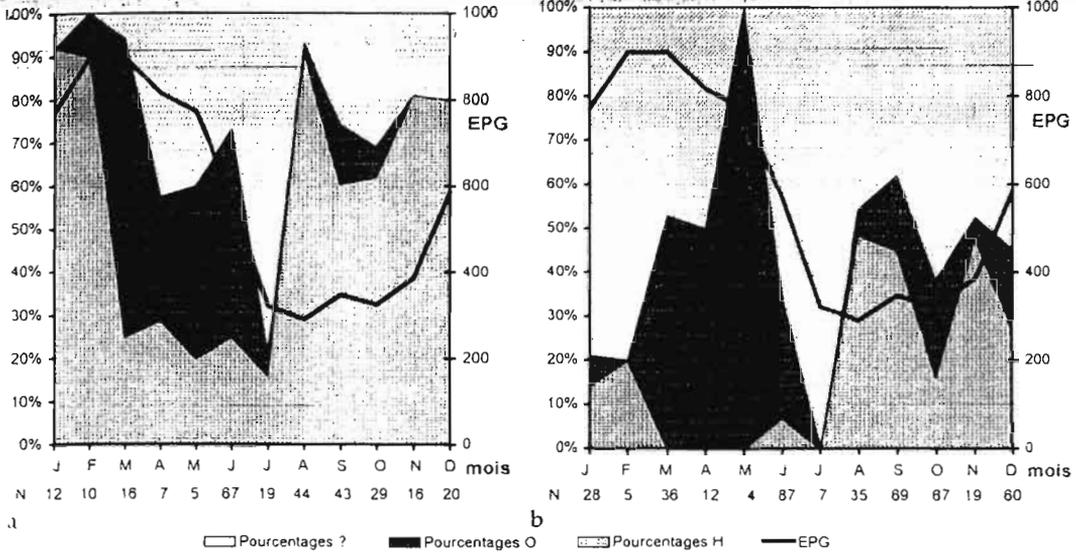


Fig. 9. Formation des zones de croissance chez *Pseudoplatystoma fasciatum* (a) et *P. tigrinum* (b); pourcentages mensuels d'individus dont le bord des vertèbres est hyalin (H), opaque (O), inconnu (?); N, effectif; EPG, échelle de crue du Mamoré à Puerto Ganadero, près de Trinidad (période 06/1985-06/1987, en cm).

nées de prélèvement (juin 1985 à juin 1987) (Fig. 9a-b). Outre les nombres mensuels parfois élevés d'individus à bord inconnu, un obstacle important apparaît dans l'interprétation: l'aspect hyalin du bord de la vertèbre ne permet pas toujours de décider s'il s'agit d'une marque principale à retenir ou d'une marque secondaire à rejeter, car l'aspect est le même, qu'il s'agisse d'une marque secondaire ou du début de dépôt d'un anneau. Les pourcentages d'individus à bord hyalin de la Figure 9 sont donc supérieurs aux pourcentages d'individus en train de former réellement un anneau hyalin. Il apparaît néanmoins un rythme

net de dépôt: les anneaux hyalins se forment principalement d'août à février (basses eaux, crues et début des hautes eaux); les zones opaques de mars à juin, c'est à dire pendant la deuxième partie des hautes eaux et la décrue. Les données sont insuffisantes pour le mois de juillet.

Se forme-t-il une seule zone opaque et un seul anneau hyalin par an sur tous les poissons? La Figure 9 ne permet pas d'exclure pour une petite partie des individus, soit la formation de plus d'un anneau par an, soit l'absence de formation d'un anneau certaines années. Des arguments complémentaires sont nécessaires.

Tableau 5. Pourcentage de succès, selon la longueur standard LS, dans l'estimation du nombre d'anneaux NA et de l'aspect du bord B des vertèbres de *Pseudoplatystoma fasciatum* et *P. tigrinum*.

<i>P. fasciatum</i>				<i>P. tigrinum</i>			
LS (cm)	n	NA	B	LS (cm)	n	NA	B
< 50	33	100	73	< 60	19	100	84
50-59	58	97	97	60-69	39	92	87
60-69	77	62	79	70-79	65	69	52
70-79	70	64	77	80-89	70	69	51
80-89	29	45	52	90-99	91	56	33
≥ 90	21	33	38	100-109	107	59	31
> 100	3	0	0	≥ 110	38	50	21
				> 125	3	0	0

Chronologie de formation des anneaux: validation indirecte. Au cours des mortalités naturelles de poissons du 30 septembre 1984 et du 21 novembre 1985 déjà signalées, les longueurs des *P. fasciatum* récoltés, non sujettes aux biais dus à la pêche aux engins, se sont réparties en deux groupes de tailles: 1^{er} groupe, n=44, 18 à 31 cm, moyenne des LS=24,0 cm; 2^{ème} groupe, n=9, 39 à 48 cm, moyenne des LS=42,3. Compte tenu des dates de captures, il s'agit de poissons pris pendant la formation du premier et du deuxième anneau selon la chronologie proposée. Ces caractéristiques de taille sont en assez bon accord avec celles obtenues par rétrocalcul des longueurs à la fin de la formation des anneaux hyalins quelques

mois plus tard (Tabl. 6, données rétrocalculées, âge 1 et 2).

Un deuxième argument consiste dans la forme des distributions des valeurs de R_{11} et R_{12} . Il s'agit de distributions en cloche assez régulières, sans mode secondaire comme cela serait le cas si une proportion notable d'individus ne formait aucun ou au contraire 2 anneaux par an. La seule irrégularité notable est une dissymétrie fréquente en faveur des valeurs très élevées de R_{11} ou R_{12} pouvant indiquer, chez une faible fraction des individus, l'absence de formation d'un anneau certaines années.

Il ne s'agit cependant que d'indices et la validation devra être approfondie par l'observation des vertèbres de nombreux jeunes individus ou par d'autres méthodes (par exemple des marquages).

Calcul de l'âge individuel, longévité. La date moyenne de naissance est fixée au 1^{er} février selon les résultats sur la reproduction et on admet qu'il se forme un anneau hyalin par année de vie entre août et février. Le nombre d'anneaux internes, c'est à dire compte non tenu de la nature opaque ou hyaline du bord de la vertèbre, est désigné par NA; le numéro du mois de capture (1 à 12) par NM. L'âge en mois est alors évalué par les formules suivantes:

$$\text{Si } NA=0, \text{ AGE} = NM - 1 \quad (1)$$

$$\text{Si } NA \geq 1,$$

$$\text{AGE} = 11 + (NA - 1)12 + NM = 12NA + NM - 1 \quad (2)$$

Il y a quelques cas particuliers à interpréter comme, par exemple, celui d'un poisson à un anneau avec un bord opaque et capturé en novembre. Si ce bord est très étroit, on considère que l'anneau vient juste de se déposer et on applique la formule (1). Si le bord est très large, on considère que l'anneau s'est déposé l'année précédente et on applique la formule (2). Très rarement, la décision est impossible et le poisson est éliminé.

Les *P. fasciatum* atteignent couramment 6 à 8 ans. Le plus vieil individu rencontré est une femelle de 100 cm et de 8,7 ans. Toutefois l'âge des plus grands n'a pu être estimé; la longévité est certainement supérieure à 10 ans. Les *P. tigrinum* dépassent assez souvent 10 ans; le maximum observé est de 18 ans pour une femelle de 111 cm, mais le rythme de dépôt peut se modifier chez les très vieux poissons. D'autre part, là encore, l'âge des plus grands n'est pas connu. La longévité serait d'au moins 15 ans.

Croissance. La croissance est évaluée par la méthode directe en utilisant les données observées, c'est à dire les valeurs des couples âge-longueur obtenus par l'observation des vertèbres, et par le rétrocalcul. Les résultats concernant les données

Tableau 6. Croissance en longueur de *Pseudoplatystoma fasciatum*. LS, longueur standard moyenne (cm); ET, écart-type; n, effectif; t, valeur du t de Student dans la comparaison mâles-femelles. *, différence significative ($p < 0.05$); LSM, longueur maximale moyenne.

	âge (année)	femelles			mâles			t
		n	LS	ET	n	LS	ET	
Données rétrocalculées	1	131	29,0	4,1	101	28,8	4,1	0,4
	2	109	43,0	5,0	82	43,0	4,4	0,0
	3	80	55,6	6,3	52	53,1	4,4	2,7*
	4	42	65,8	4,3	19	61,2	5,0	3,4*
	5	17	71,7	4,2	8	67,3	4,3	2,3*
Données observées	3	15	59,9	7,2	28	57,2	4,9	1,3
	4	22	67,2	7,7	25	61,7	4,9	2,9*
	5	21	72,9	6,7	8	68,7	4,3	2,0*
	6	19	79,3	5,7	7	71,6	5,4	3,0*
	7	3	85,1	6,4	1	74,5		
	≥ 8	6	91,5	7,6				
Évaluation de LSM	6,0 à 7,0	5	89,4	1,0	3	75,5	3,3	
	7,0 à 8,0	3	85,7	9,2				
	8,0 à 9,0	4	92,0	7,6				
	6,0 à 9,0	12	89,4	6,8				
	LSM		90,0			75,0		

Tableau 7. Croissance en longueur de *Pseudoplatystoma tigrinum*, LS, longueur standard moyenne (cm); ET, écart-type; n, effectif; t, valeur du t de Student dans la comparaison mâles-femelles; *, différence significative ($p < 0,05$).

	âge (année)	femelles			mâles			t
		n	LS	ET	n	LS	ET	
Données rétrocalculées	1	175	36,0	4,2	173	35,4	4,0	1,4
	2	148	48,7	6,1	153	47,0	4,9	2,7*
	3	112	58,9	7,5	120	57,7	7,1	1,3
	4	86	69,8	9,2	72	67,8	8,5	1,4
	5	60	79,0	9,5	46	76,1	9,6	1,6
Données observées	3	8	61,4	8,6	8	60,2	7,6	0,3
	4	9	70,5	3,9	18	66,8	5,4	1,8
	5	20	77,1	8,4	19	75,9	5,6	0,5
	6	24	89,4	8,8	21	84,4	8,2	2,0*
	7	21	94,6	10,3	21	92,2	7,0	0,9
	8	12	99,2	8,0	16	95,2	7,0	1,4
	9	14	107,0	8,6	14	98,2	4,7	3,4*
	10	14	107,4	4,7	6	101,3	2,1	2,9*
	11	8	112,3	4,5				
	≥ 12	4	110,5	4,3	3	105,3	2,5	

observées sont obtenus en regroupant les individus par périodes de 12 mois centrées sur le 1^{er} février (date moyenne de naissance).

Pour le rétrocalcul, nous avons constaté au préalable l'absence de phénomène de Lee (Ricker, 1980) sur les mesures concernant le premier anneau. Les relations linéaires $LS = f(R)$ adoptées sont, avec R en vingtième de mm et LS en cm:

P. fasciatum:

$R < 160$ $n = 121$ $LS = 8,523 + 0,3613R$ $r = 0,979$

$R \geq 160$ $n = 156$ $LS = 17,40 + 0,2968R$ $r = 0,921$

P. tigrinum:

$R < 240$ $n = 181$ $LS = 13,826 + 0,3162R$ $r = 0,959$

$R \geq 240$ $n = 130$ $LS = 39,493 + 0,2126R$ $r = 0,828$

La fin de la période de dépôt des anneaux hyalins se situant en février, les longueurs L_{i-1} , longueurs à la fin du dépôt de l'anneau de rang i, correspondent approximativement à des nombres entiers d'année de vie. En outre, les longueurs L_{i-1} , longueurs au début du dépôt de l'anneau de rang i, et L_{i-2} permettent d'obtenir par différence les accroissements en longueur durant la formation des zones opaques et des anneaux hyalins et les vitesses de croissance correspondantes.

Les données observées et rétrocalculées (Tableaux 6-7) fournissent des résultats très voisins sauf pour les longueurs moyennes à 3 ans des *P. fasciatum* ($t = 2,2$ pour les femelles et 3,7 pour les mâles). Pour les deux espèces, les femelles

grandissent plus vite que les mâles. La différence de longueur devient sensible au moment de l'acquisition de la maturité sexuelle chez les mâles qui a lieu à partir de 3 ans chez *P. fasciatum* et de 5 ans chez *P. tigrinum*. La maturité sexuelle des femelles est plus tardive, à partir de 5 ans chez *P. fasciatum* et 8 ans chez *P. tigrinum*.

La croissance est rapide durant les périodes de formation des zones opaques (fin des hautes eaux et décrue) et très lente au contraire pendant la formation des anneaux hyalins (basses eaux et crue) (Tableau 8). Les rapports indiqués ne sont que des ordres de grandeur car les durées respectives de formation de zones opaques et des anneaux

Tableau 8. Accroissements moyens mensuels (cm) pendant les périodes de dépôt des zones opaques (ZO) (mars à juillet) et des anneaux hyalins (AH) (août à février) chez *Pseudoplatystoma fasciatum* et *P. tigrinum*.

	année	ZO	AH	ZO/AH
<i>P. fasciatum</i>	1	4,5	0,32	14,1
	2	2,3	0,34	6,8
	3	1,8	0,33	5,5
	4	1,5	0,27	5,6
	5	0,8	0,27	3,0
<i>P. tigrinum</i>	1	5,5	0,41	13,4
	2	1,9	0,37	5,1
	3	1,7	0,31	5,5
	4	1,7	0,29	5,9
	5	1,4	0,26	5,4

hyalins sont encore mal connues, mais ils sont cependant significatifs, car même divisés par 2, ils indiquent une croissance beaucoup plus rapide durant la formation des zones opaques.

La croissance pendant la formation des zones opaques diminue rapidement avec l'âge tandis que celle correspondant aux anneaux reste à peu près stable; le rapport des vitesses passe de 13-14 à 1 an à 3-5 à l'âge de 5 ans. Ce rapport doit continuer à baisser avec l'âge ce qui explique que chez les très vieux poissons, compte tenu aussi des marques secondaires, il ne soit plus possible de distinguer les anneaux les uns des autres.

La croissance en poids des *P. fasciatum*, d'abord relativement lente (300 g à 1 an) atteint son maximum de 2 à 6 ans pour les femelles (environ 1,5 kg par an), de 2 à 5 ans pour les mâles (1,2 kg par an). Celle des *P. tigrinum* est nettement plus forte (500 g à 1 an) avec un maximum plus tardif de 3 à 8 ans pour les femelles (2,1 kg par an) et 3 à 7 ans pour les mâles (1,8 kg par an).

Modélisation de la croissance en longueur. Des modèles de von Bertalanffy (VB) sont appliqués aux données observées, soit de façon classique, soit avec introduction de longueurs maximales moyennes LSM estimées préalablement (Tabl. 9). Pour *P. fasciatum*, les LSM peuvent être évaluées à partir des données observées (Tabl. 6). En outre, le décalage de 15 cm entre les deux LSM correspond bien au décalage constaté dans les modes de distribution de longueur par sexe. Pour *P. tigrinum*, la longueur maximale observée est de 130 cm. Compte tenu de la variabilité de la croissance - écart-type de l'ordre de 5 cm pour les poissons âgés (Tabl. 7) - il est raisonnable de fixer la longueur maximale moyenne à 2 écart-types du maximum, soit 120 cm.

Les coefficients de détermination obtenus par les deux méthodes sont voisins les uns des autres mais les valeurs des paramètres sont assez différentes sauf pour les mâles de *P. fasciatum* où il y a une bonne concordance des résultats (Tabl. 9). Dans les 3 autres cas, les modèles VB ne conviennent pas pour la première année puisque les longueurs à l'origine des temps sont élevées (Figs. 10-11): la croissance est plus rapide que celle prévue par le modèle. Toutefois la méthode de la longueur maximale moyenne A est plus proche de la réalité. La méthode classique B ne convient pas non plus très bien pour les grands poissons et fournit des L_{∞} très élevés, particulièrement pour *P. tigrinum* chez qui les L_{∞} sont supérieures aux longueurs maximales observées. Cette méthode ne convient que pour les âges moyens de 1 à 7 ou 8 ans. Finalement, la croissance peut être divisée en 3 phases: la première année à étudier séparément, la phase bien représentée par un modèle VB, la sénescence caractérisée par une croissance pratiquement nulle.

Condition et matières de réserve. Celle-ci est étudiée en regroupant préadultes et adultes, c'est-à-dire pour *P. fasciatum* les mâles de plus de 50 cm et les femelles de plus de 65 cm, et pour *P. tigrinum* les mâles de plus de 70 cm et les femelles de plus de 85 cm. On observe pour les deux espèces une nette augmentation de la condition pendant la décrue. Pour *P. fasciatum*, la moyenne de K passe de 1,33 en mars-avril à 1,50 en août ($t = 6,6$). Pour *P. tigrinum*, la moyenne de K passe de 1,16 en mars à 1,30 en juin ($t = 4,5$). Le reste du cycle n'est pas clair en raison d'un échantillonnage trop dispersé pour ce caractère de grande variabilité. Cette prise d'embonpoint correspond assez bien à la période de formation

Tableau 9. Modèles de von Bertalanffy appliqués à la croissance en longueur (cm) de *Pseudoplatystoma nuscatum* et *P. tigrinum*, A, méthode de la longueur maximale moyenne; B, méthode classique; n, effectif; C, coefficient de détermination.

			LSM	L_{∞}	K	t_0	n	C
<i>P. fasciatum</i>	Femelles	A	90		0,335	-0,181	92	0,86
		B		103,1	0,237	-0,485	98	0,85
	Mâles	A	75		0,468	0,014	92	0,88
		B		77,0	0,439	-0,019	94	0,87
<i>P. tigrinum</i>	Femelles	A	120		0,197	-0,830	140	0,82
		B		131,8	0,151	-1,303	141	0,83
	Mâles	A	110		0,223	-0,633	129	0,82
		B		119,8	0,172	-1,135	129	0,83

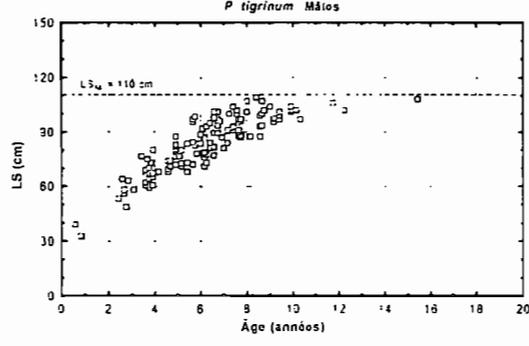
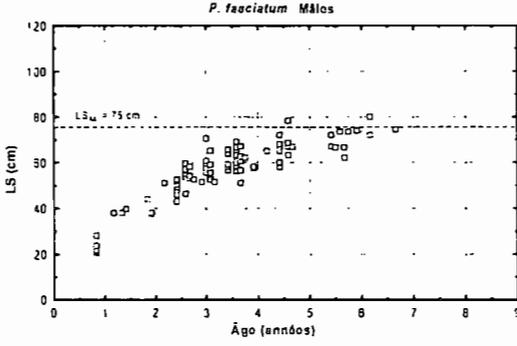
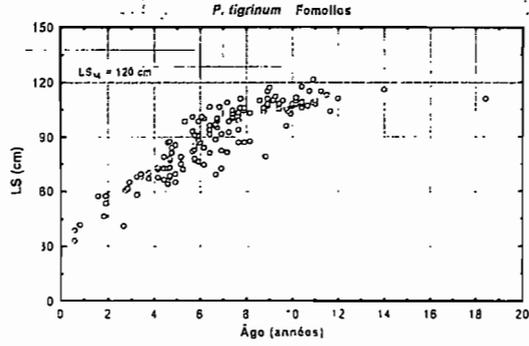
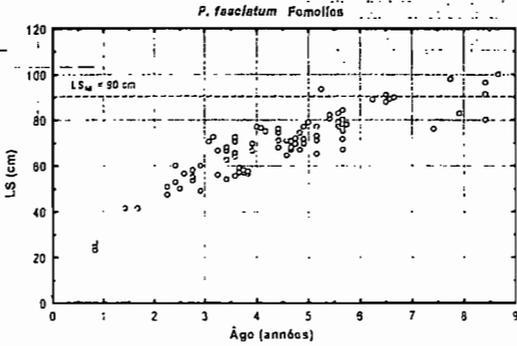


Fig. 10. Croissance en longueur de *Pseudoplatystoma fasciatum*.

Fig. 11. Croissance en longueur de *Pseudoplatystoma tigrinum*.

des zones opaques sur les vertèbres qui est aussi la période de croissance rapide.

L'amélioration de la condition s'accompagne de l'accumulation dans l'abdomen de réserves grasses qui forment un manchon autour du tube digestif. Ce manchon adhère au péritoine sur lequel on tire pour enlever et peser l'ensemble. Cela permet de définir le RPS, rapport du poids de la graisse péritonéale au poids du corps en %. Les résultats préliminaires obtenus (Tabl. 10) indiquent un cycle assez clair avec un minimum en janvier pendant la reproduction et un maximum en juin pour *P. tigrinum* ou en septembre pour *P. fasciatum*.

Relations trophiques. Les coefficients de vacuité stomacale sont très élevés pour les deux espèces, 95 % pour *P. fasciatum*, 94 % pour *P. tigrinum*. La digestion est rapide chez les carnivores et des méthodes de pêche instantanée suivies d'examen immédiats de contenus stomacaux sont nécessaires pour mettre en évidence des variations quantitatives saisonnières.

Des proies ont été trouvées dans 26 estomacs de *P. fasciatum* d'au moins 50 cm et dans 42 estomacs de *P. tigrinum* d'au moins 40 cm. Il y avait en moyenne 1,5 proie par estomac de *P. fasciatum*, 1,7 proie par estomac de *P. tigrinum*. Les deux espèces, à ces tailles, sont exclusivement ichthyophages.

Tableau 10. Variations du RPS chez *Pseudoplatystoma fasciatum* et *P. tigrinum*, n, effectif; ET, écart-type.

	<i>P. fasciatum</i>				<i>P. tigrinum</i>			
	RPS	n	ET	intervalle	RPS	n	ET	intervalle
janvier	0,64	11	0,58	0,0-2,0	1,16	12	0,94	0,0-3,2
juin	1,09	8	0,69	0,0-2,4	2,9	24	1,70	0,0-6,4
septembre	1,54	14	1,57	0,0-4,8	1,72	15	1,20	0,2-4,7
octobre	1,30	5	0,87	0,6-2,9	1,55	6	0,62	1,0-2,9

Les principaux poissons fourrage sont pour *P. fasciatum*, *Prochilodus nigricans* (36 %, tailles de 11 à 26 cm), plusieurs espèces de Curimatidae (19 %, 10 à 22 cm) et au moins 5 espèces de Siluriformes (36 %, 8 à 23 cm). La répartition des 53 proies reconnues chez *P. tigrinum* est un peu différente: *P. nigricans* (26 %, 11 à 33 cm), Curimatidae (36 %, 10 à 23 cm), *Mylossoma* spp. (15 %, 11 à 23 cm), Anostomidae (10 %, 19 à 27 cm). Au total, une vingtaine d'espèces ont été notées pour seulement 89 proies, ce qui indique une alimentation très variée de type opportuniste.

Discussion

Pêche, exploitation, abondance régionale. On a vu l'importance des *Pseudoplatystoma* spp. dans la pêche commerciale de la région de Trinidad. Une telle importance ne se retrouve pas en Amazonie centrale dans les statistiques de débarquement récoltées par Eckmann (1983) et Guerra et al. (1990) à Iquitos, par Arboleda (1989) dans le moyen Caqueta (Colombie), par Goulding (1981) à Porto Velho, par Petrere (1978) et Mérona (1990) à Manaus, par Smith (1981) à Itacoatiara, par Isaac et al. (1996) à Santarem et par Mérona (1990) dans le bas Tocantins. Bien entendu la pêche en Amazonie centrale est beaucoup plus diversifiée que dans la région de Trinidad et s'adresse à de nombreuses espèces de sorte que les pourcentages dans les débarquements ne sont pas directement comparables pour évaluer l'abondance. Cependant, traduites en valeurs absolues, les quantités débarquées restent faibles. Pour ne considérer que le principal port de pêche, Manaus, qui draine les captures d'une très vaste région, sur les 30 200 tonnes débarquées en 1976 il n'y avait que 21 tonnes de *P. fasciatum* et 2,1 tonnes de *P. tigrinum* (Petrere, 1978). L'exploitation autour de Manaus est beaucoup plus ancienne et intense qu'à Trinidad et les *Pseudoplatystoma* sont de gros poissons très appréciés et aussi très vulnérables en raison de leurs 3 grandes épines denticulées. Selon l'hypothèse de Goulding (1981) leurs stocks chuteraient rapidement avec l'intensification de la pêche, mais les statistiques manquent sur ce point; c'est pourquoi l'évolution de la situation à Trinidad sera intéressante à suivre. On peut penser aussi que les *Pseudoplatystoma* spp. sont tout simplement peu abondants en Amazonie centrale, car leur faible abondance se retrouve aussi dans les autres par-

ties de l'Amazonie centrale moins exploitées que dans la région de Manaus.

Les *Pseudoplatystoma* semblent plus abondants dans l'Orénoque moyen (secteur de Caicara-Cabruta) où ils constituent selon les années entre 13 et 25 % des captures commerciales (Novoa et al., 1984), et dans son affluent, le rio Apure (Reid, 1983). De même, dans le Mato Grosso (bassin du Parana), *P. fasciatum* et *P. coruscans* forment ensemble 28,3 % des 4000 tonnes débarquées à Cuiaba (Petrere, 1989). Finalement c'est bien dans le bassin du rio Mamoré que le genre *Pseudoplatystoma* paraît le plus important pour la pêche.

Répartition écologique. Reid (1983) avait déjà remarqué la rareté de *P. fasciatum* aux basses eaux dans les lacs des llanos du rio Apure (Orénoque) ce qui est en accord avec le préférendum lotique mis en évidence, pour cette période hydrologique, dans la région de Trinidad. Il estime en outre que cette espèce préfère d'une façon générale les zones comportant de nombreux abris (trunks d'arbres, végétation aquatique, excavations) tandis que *P. tigrinum* se tient plus souvent dans les zones ouvertes et dégagées (plages, zones centrales des lacs).

Sexualité et reproduction. Des études sur certains aspects de la sexualité et de la reproduction de *P. fasciatum* ont été faites en Colombie pour le bassin du Magdalena (INDERENA, 1973; Valderrama et al., 1988), celui du rio Caqueta, Amazonie (Arboleda, 1989), et au Venezuela pour le bassin de l'Orénoque (Reid, 1983; Reyes & Huq, 1990; Kossowski & Madrid, 1986). Comme en Bolivie, les femelles sont nettement plus grandes que les mâles et la reproduction se produit pendant la crue mais les cycles restent mal connus. Dans le lac Grande, près de Maturin (bas Orénoque), le maximum du RGS a lieu en juillet-août soit avec un décalage de 6 mois avec la région de Trinidad correspondant bien au décalage des régimes fluviaux. Les tailles minimales de maturation, exprimées en longueur standard, varient selon les auteurs de 39 à 52 cm pour les mâles et de 39,5 à 65 pour les femelles. L'homogénéité des observations n'est pas assurée. Kossowski & Madrid ont réussi en 1984 sur 2 couples la fécondation artificielle à sec après injections d'hormones hypophysaires. Dans ces expériences une femelle de 81 cm a produit 606 000 œufs; une autre de 54 cm 104 000 œufs. La fécondité est donc élevée.

Les seuls renseignements concernant *P. tigrinum* sont ceux de Reid (1983) pour les individus du rio Apure, affluent de l'Orénoque. Les femelles sont également plus grandes que les mâles et la reproduction a lieu pendant la crue. Les tailles minimales de maturation sont très basses par rapport à celles constatées en Bolivie: 48 cm pour les mâles, 46 pour les femelles.

Pour les 2 espèces, les observations de Reid sur la répartition différentielle des individus des deux sexes sont complétées par les nôtres; il a trouvé en effet au basses eaux beaucoup plus de femelles que de mâles (93 % pour *P. fasciatum* avec $n = 42$, 84 % pour *P. tigrinum* avec $n = 297$) dans les lacs, alors que nous trouvons beaucoup plus de mâles dans le fleuve. Ce phénomène propre aux périodes d'étiage se trouve donc confirmé.

Relations trophiques, matières de réserve. Des différents travaux de Goulding (1980, 1981), de Reid (1983), de Zuanon (1990), d'Arboleda (1989), de Barthem & Goulding (1997) et de celui-ci, il ressort que le coefficient de vacuité est toujours élevé et varie entre 63 et 95 %. Même avec des pêches instantanées comme celles de Reid (gafies, sennes, éperviers) les coefficients de vacuité atteignaient 64 % pour *P. fasciatum* et 77 % pour *P. tigrinum*. Sans connaissance des vitesses de digestion l'interprétation des résultats est difficile. *Pseudoplatystoma tigrinum* serait plus nocturne que *P. fasciatum*. En aquarium les jeunes chassent principalement à la tombée de la nuit (Mancini, 1990).

Les deux espèces sont exclusivement piscivores à partir de 40 cm de longueur standard. Les espèces proie signalées sont nombreuses et indiquent que les *Pseudoplatystoma* ne sont pas strictement benthiques et chassent dans toute la colonne d'eau. On remarque dans le régime de *P. tigrinum* l'importance des Gynnotiformes dans les résultats de Reid (1983) et de Zuanon (1990): ces poissons étant réputés nocturnes, cela confirmerait le comportement surtout nocturne de *P. tigrinum*. Cependant cette importance ne se retrouve ni dans les résultats de Barthem & Goulding (1997) ni dans les nôtres. Selon Reid, les crevettes jouent un rôle notable dans l'alimentation des jeunes de 20-40 cm tandis que ceux de moins de 10 cm sont entomophages.

Junk (1985) a analysé les teneurs en eau, en graisses et en minéraux de 40 espèces de poisson de la région de Manaus. Pour *P. fasciatum* et

P. tigrinum il a travaillé uniquement sur les filets pour lesquels il ne constate pas de variations saisonnières. Les teneurs moyennes en lipides sont de 0,3 % pour *P. fasciatum* et de 0,5 % pour *P. tigrinum*, les filets sont très maigres. Deux hypothèses ont été formulées par cet auteur au sujet des variations éventuelles des matières de réserve: forte accumulation de graisses dans le foie et/ou dans la cavité abdominale, comme cela a été observé chez *Colossoma macropomum*, *Piaractus brachipomus* et *Phractocephalus hemiliopterus*; pas d'accumulation de graisses en raison de la possibilité pour les ichtyophages de se nourrir toute l'année y compris pendant les basses eaux grâce à la concentration de très nombreux poissons dans les eaux résiduelles. Nos résultats préliminaires indiquent une réalité intermédiaire avec une accumulation modérée de lipides, inférieure à celle des trois espèces citées: le RPS de *Colossoma macropomum* atteint 10 % aux hautes eaux (Junk, 1985) contre 1,5 % et 2,9 % pour les *Pseudoplatystoma* lors des maximums (Tabl. 10).

Âge et croissance. L'alternance de zones opaques correspondant à une croissance rapide et d'anneaux étroits correspondant à une croissance lente est bien connue en squelettechronologie, mais les études sur les vertèbres des Osteichthyens sont encore peu nombreuses (Meunier, 1988; Castanet et al., 1992), et celles sur le squelette des poissons amazoniens très rares. La seule tentative d'estimation de l'âge individuel chez *P. fasciatum* et *P. tigrinum* semble avoir été celle de Reid (1983) à partir des anneaux observés sur la première vertèbre libre de 44 *P. fasciatum* et 30 *P. tigrinum*. Ces anneaux, dont l'aspect et la nature ne sont pas précisés, sont bien marqués et se formeraient surtout à la fin de la saison sèche et au début des pluies.

En ce qui concerne les *Pseudoplatystoma* de Trinidad, la causalité de formation des zones de croissance n'apparaît pas encore clairement sur toute la durée du cycle annuel. A la décrue la correspondance entre la formation des zones opaques, l'augmentation de la condition et de l'adiposité abdominale, la concentration des proies due à la croissance des jeunes de l'année et à la réduction de l'espace vital est bonne; mais à partir du mois d'août il y a apparition de nombreux *Pseudoplatystoma* dont le bord de la vertèbre est hyalin, alors que la disponibilité des proies reste très élevée. Les variations de tempé-

ration sont très faibles (Loubens et al., 1992). Peut-être y a-t-il effet de foule bloquant le comportement de ces grands prédateurs, ou absence d'abris les empêchant de chasser à l'affût, comportement observé en aquarium (Vogt, 1975). Pendant la première partie de la crue, la poursuite d'une croissance faible peut s'expliquer par la migration anadrome et la reproduction.

Des relations de von Bertalanffy sont fournies pour les deux espèces par Payne (1987) pour la région de Trinidad et par Ruffino & Isaac (1995) pour la région de Santarem. Il s'agit de l'analyse par décomposition des distributions de longueurs (logiciel ELEFAN) obtenues sur quelques centaines à un millier d'individus par espèce sans distinction des sexes. La représentativité des échantillons est malheureusement inconnue. Les longueurs L_{∞} sont supérieures de beaucoup aux longueurs maximales observées et les K varient du simple au double selon la région (0,12 et 0,15 à Trinidad; 0,28 et 0,30 à Santarem). Il n'est légitime d'employer ce logiciel qu'avec une base de données de longueurs susceptible de représenter sans trop de biais les stocks étudiés. Il faut donc tenir compte des caractéristiques biologiques des espèces, toujours complexes, portant sur la variabilité du recrutement; la répartition différentielle des individus selon leur longueur, leur sexe, leur état sexuel dans les différents milieux ouverts à la pêche en fonction des saisons hydrologiques; les migrations. A cela s'ajoutent les sélectivités des engins employés, et finalement les problèmes d'échantillonnage des apports au marché. Enfin le logiciel lui-même présente un défaut important: il attribue la même importance dans le repérage des modes à des portions de distribution dont les effectifs sont très différents les uns des autres. On ne peut donc accorder de valeur aux résultats obtenus avec cette méthode que si toutes ces questions ont été examinées attentivement.

Migrations et stocks. Nous avons mis en évidence, pour les *Pseudoplatystoma* de la région de Trinidad, des migrations anadromes de reproduction de faible amplitude – environ 300 km par le cours des rivières – rapprochant les adultes en maturation du piedmont andin. Dans les documents de synthèse, les trois espèces de *Pseudoplatystoma* sont également considérées comme des espèces migratrices (Welcome, 1979; Chapman, 1981; Lowe Mc Connell, 1984, 1987; Ruffino & Isaac, 1995). Force est de constater cependant que

la lecture des travaux originaux ne permet pas une telle conclusion (Cordiviola, 1966; INDERENA, 1973; Reid, 1983; Goulding, 1979, 1980, 1981; Arboleda, 1989).

En effet, trois voies peuvent être utilisées pour montrer qu'une espèce est migratrice: les marquages, l'observation directe et les variations d'abondance. Selon les travaux précédents et la révision de Petrere (1985) il n'y a pas eu de marquages de *Pseudoplatystoma*. L'observation directe fournit des renseignements intéressants pour certaines espèces de *Prochilodus*, *Semaprochilodus*, *Brycon* chez les characoides, pour *Brachyplatystoma flavicans* chez les siluroïdes: ils apparaissent brusquement en bancs et, dans certains endroits, on peut les voir remonter le courant en faisant de grands sauts. Les *Pseudoplatystoma* ne donnent pas lieu à de telles observations; ce sont des poissons discrets que l'on peut voir parfois chasser au crépuscule en eaux calmes et peu profondes mais qui ne sautent jamais hors de l'eau. On n'observe pas non plus de bancs, mais seulement des concentrations en certains endroits privilégiés où les proies abondent: embouchures d'arroyos à la décrue, ou biefs en bas de certains rapides comme ceux de Teotônio en amont de Porto Velho sur le rio Madeira (Goulding, 1979, 1980, 1981). Dans ce dernier cas, le plus étudié, *P. fasciatum* et *P. tigrinum* sont capturés principalement avec des éperviers pendant les basses eaux, de juillet à novembre, dans les eaux tourbillonnaires en bas des chutes. Il s'agit de quelques centaines d'individus par an pour chaque espèce, si on traduit les données présentées en nombres de poissons. Les endroits de capture et les quantités pêchées, peu importantes pour un fleuve de cette envergure, n'impliquent pas de mouvements migratoires importants avec franchissement des rapides. Il peut s'agir simplement de concentrations d'individus ces stocks locaux attirés par l'abondance des proies, car il y a durant toute cette période des passages de nombreux characoides migrateurs dont la densité doit être particulièrement élevée juste avant l'obstacle des rapides. Quant au fait que les estomacs de ces *Pseudoplatystoma* seraient habituellement vides (ce qui pourrait indiquer qu'ils ne viennent pas se nourrir mais sont en migration anadrome), le coefficient de vacuité est élevé dans tous les travaux faits jusqu'à présent, y compris dans les résultats de Goulding relatifs à d'autres zones que celles des rapides. Outre la rapidité de digestion des carnivores, il est proba-

ble que les individus repus sont en repos et donc peu vulnérables aux engins de pêche. L'analyse des autres travaux cités conduit aussi à la possibilité d'expliquer les résultats par des concentrations locales. Le problème des migrations des *Pseudoplatystoma* est à reprendre de façon approfondie en relation avec le problème des populations. Goulding signale chez *P. fasciatum* la présence de nombreux types de coloration ce qui est plutôt en faveur de l'existence d'assez nombreuses populations à l'intérieur de la vaste aire de répartition de l'espèce.

En ce qui concerne la région de Trinidad, les recherches doivent se poursuivre vers l'aval pour repérer la limite septentrionale de la population qui vient se reproduire dans la zone préandine. Il faudra reprendre dans cette zone les études sur la reproduction pour repérer les frayères et les nourriceries, et pour mieux définir le cycle sexuel des adultes. Enfin la chronologie de dépôt des zones de croissance doit être approfondie et confrontée à une autre méthode d'estimation de l'âge. On disposera ainsi d'un ensemble de connaissances permettant de proposer des mesures d'aménagement de la pêche pour ces deux espèces de grande valeur commerciale.

Remerciements

Nous remercions Laurent Lauzanne (ORSTOM, La Paz) pour les photos, les pêcheurs Pedro Vaca et Fabian Sotelo dont les mains expertes ont démêlé des filets avec beaucoup d'habileté les épines acérées des *Pseudoplatystoma*, et Pierre Campana et Eric Dabas (ORSTOM, LASAA, Centre de Brest) pour leur appui technique lors de la rédaction du manuscrit.

Littérature citée

Arboleda, A. L. 1989. Biología pesquera de los grandes bagres del río Caqueta. Bol. Ecotrópica, 20: 3-54
 Barthem, R. & M. Goulding. 1997. The catfish connection. Columbia University Press, New York, 144 pp.
 Boujard, T., M. Pascal & F. Meunier. 1990. Microrépartition spatio-temporelle du peuplement ichthyologique d'un haut bassin fluvial de Guyane, l'Ara-taye. Rev. Ecol., Terre Vie, 45: 357-373.
 Castanet, J., F. Meunier & H. Francillon-Viellot. 1992. Squeletteochronologie à partir des os et des dents chez les vertébrés. Pp. 257-280 in J.-L. Baglinière, J. Castanet, F. Conand & F. Meunier (eds.), Tissus

dur et âge individuel des vertébrés. Orstom-Inra, Colloques et séminaires, Paris, 457 pp.
 Chapman, D. W. 1981. Practical fisheries assessment in a tropical floodplain. Fisheries, 6: 2-6.
 Cordiviola, E. 1966. Nuevos aportes al conocimiento de la biología pesquera del Surubi (*Pseudoplatystoma coruscans*) en el Parana medio (Pisces, Siluriformes). Physis, 26: 237-244.
 Eckmann, R. 1983. The fisheries situation in the Peruvian amazon region. An. Res. Develop., 21: 59-86.
 Francis, R. I. C. C. 1990. Back calculation of fish length: a critical review. J. Fish Biol., 36: 883-902.
 Goulding, M. 1979. Ecologia da pesca do rio Madeira. Conselho nacional de desenvolvimento científico e tecnológico (INPA), Manaus, 172 pp.
 — 1980. The fishes and the forest. University of California Press, Berkeley, 280 pp.
 — 1981. Man and fisheries on an amazon frontier. Junk, The Hague, 137 pp.
 Guerra, H., F. Alcantara, J. Maco & H. Sanchez. 1990. La pesquería en el Amazonas peruano. Interciencia, 15: 469-475.
 INDERENA. 1973. Operación subienda, 1973. Investigación pesquera. Instituto de desarrollo de los recursos naturales renovables, Bogota, 133 pp.
 Isaac, V. J., A. Milstein & M. L. Ruffino. 1996. A pesca artesanal no baixo Amazonas: análise multivariada de captura por espécie. Acta Amazonica, 26: 185-208.
 Junk, W. J. 1985. Temporary fat storage, an adaptation of some fish species to the water level fluctuations and related environmental changes of the Amazon river. Amazoniana, 9: 315-351.
 Kossowski, C. & F. Madrid. 1986. Ensayo de la reproducción inducida en bagre rayado cabezon *Pseudoplatystoma fasciatum* (Linnaeus) 1766 (Pisces, Siluriformes). Acta Cient. Venez., 36: 284-285.
 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'ichtyofaune du bassin du Mamoré (Bolivie); référence aux sardinons: *Pellona castelnueana* et *Pellona flavipinnus* (Pisces, Clupeidae). Thèse, Inst. Nat. Polytechn., Toulouse, 294 pp.
 Loubens, G., L. Lauzanne & J. Géry. 1991. Contribution à la systématique des *Prochilodus* boliviens (Pisces, Characiformes, Prochilodidae). Rev. Hydrobiol. Trop., 24: 217-239.
 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.

- Lowe-Mc Connell, R. H. 1984. The status of studies on South American freshwater food fishes. Pp 139-156 in T. M. Zaret (ed.), *Evolutionary ecology of neotropical freshwater fishes*. Junk, The Hague, 175 pp.
- 1987. *Ecological studies in tropical fish communities*. Cambridge University Press, Cambridge, 384 pp.
- Mancini, A. 1990. Le genre *Pseudoplatystoma* Bleeker, 1862 (Siluriformes, Pimelodidae) dans la nature et dans l'aquarium. *Aquarama*, 116: 19-20.
- Mérona, B. de. 1990. Amazon fisheries: general characteristics based on two case-studies. *Interciencia*, 15: 461-468.
- Meunier, F. J. 1988. Détermination de l'âge individuel chez les ostéichthyens à l'aide de la squeletteochronologie: historique et méthodologie. *Acta Oecol., Oecol. Gener.*, 9: 299-329.
- Novoa, R., F. Ramos & E. Cartaya. 1984. Las pesquerías artesanales del Río Orinoco, sector Caicara-Cabruta. Parte I. *Mem. 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, Trav. Doc. Microfich.*, Paris, 456 pp.
- 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 (supl. 2): 1-54.
- 1985. Migraciones de peces de agua dulce en América latina: algunos comentarios. *FAO, Copescal / OP I, Roma*, 16 pp.
- 1989. River fisheries in Brazil: a review. *Regulated Rivers Res. Managmt.*, 4: 1-16.
- Reid, S.-1983. La biología de los bagres rayados *Pseudoplatystoma fasciatum* y *P. tigrinum* en la cuenca del rio Apure, Venezuela. *Rev UNELLEZ Cien. Tecnol.*, 1: 13-41.
- Reyes, A. & M. F. Huq. 1990. Algunos aspectos reproductivos del bagre rayado *Pseudoplatystoma fasciatum* Linnaeus, 1776 (Pisces: Pimelodinae) en la laguna Grande, Maturin, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente*, 29: 133-140.
- Ricker, W. E. 1980. Calcul et interprétation des statistiques biologiques des populations de poissons. *Bull. Fish. Res. Board. Can.*, 191F: 1-409.
- Ruffino, M. L. & V. J. Isaac. 1995. Life cycle and biological parameters of several brazilian Amazon fish species. *Naga*, 18: 41-45.
- Smith, N. J. H. 1981. *Man, fishes and the Amazon*. Columbia University Press, New York, 180 pp.
- Valderrama, M., M. Zarate, G. Vera, C. Moreno, P. Caraballo & J. Martinez. 1988. Determinación de la talla media de madurez y análisis de la problemática con referencia a las tallas medias de captura del bagre rayado (*Pseudoplatystoma fasciatum*) Linnaeus, 1766 (Pisces: Pimelodidae) en la cuenca del rio Magdalena, Colombia. *Tranea. Act. Cient. Tecn. INDERENA*, 2: 537-549.
- Vogt, D. 1975. Les poissons-chats. Pp 340-373 in B. Grzimek (ed.), *Le monde animal en 13 volumes*. Vol. 4. Stauffacher, Zurich.
- Welcomme, R. L. 1979. *Fisheries ecology of floodplain rivers*. Longman, London, 317 pp.
- Zuanon, J. A. S. 1990. Aspectos da biologia, ecologia e pesca de grandes bagres (Pisces: Siluroidei) na area da ilha de Marchantaria, rio Solimões. *AM. Dissert., INPA, Manaus*, 186 pp.

Reçu le 10 décembre 1998
Révisé le 19 avril 1999
Accepté le 14 septembre 1999