Aquat. Living Resour., 1992, **5**, 41-56

Estimation de l'âge individuel de *Prochilodus nigricans* (Teleostei, Prochilodidae) dans le Béni (Bolivie) : protocole d'étude et application

Gérard Loubens [1] et Jacques Panfili [2]

[1] *CEMAGREF, B.P. 3, Gazinet, 33610 Cestas, France.*
(12, rue de l'Espérance, 33400 Talence, France).
[2] *CEMAGREF, Division Aquaculture et Pêche, B.P. 5095, 34033 Montpellier Cedex, France.*

Reçu le 9 septembre 1991; accepté le 31 janvier 1992.

Age determination of *Prochilodus nigricans* (Teleostei, Prochilodidae) in Beni (Bolivia): setting of a procedure and application.

4/ Loubens G., J. Panfili. *Aquat. Living Resour.*, 1992, **5**, 41-56.

Abstract

Age determination of *Prochilodus nigricans* Agassiz, 1829 was based on 840 fish samples captured between 1983 and 1987 in the main biotopes of the Mamore river (Beni, Bolivia). Comparison of several preparations, observations, and repetitive readings on different calcified structures (scales, otoliths, dorsal ray and opercular bone) led to conclude that scales, with their growth marks, were the best for aging that species. The presence of numerous regenerated scales, *i.e.* scale loss, probably caused by abundant lepidophagic *Roeboides* species, induces sampling problems. The main growth marks of microcentric scales are described, as well as major reading anomalies encoutered. Validation of chosen marks is done directly by distance measurements between the last mark and the scale edge, and indirectly, on young-of-the-year, by comparing their real length distribution measured at capture time to that obtained by back-calculation at the first mark. For all age groups, the scale major growth mark formation depends on water-lever in the Mamore river. For most fish, annulus formation occurs once a year during the lowest water level or at the beginning of the flood (September to December). Since hatching takes place around mid February, age can be assessed generally with one month precision. When studying a new species age determination, repetitive readings results are the basic way for preliminary selection of which calcified structure to remove, together with practical consideration.

Keywords : *Prochilodus nigricans*, age, sclerochronology, scale, otolith, dorsal ray, opercular bone, Bolivia, Amazonia.

Résumé

L'estimation de l'âge de *Prochilodus nigricans* Agassiz, 1829 est réalisée à partir de 840 poissons pêchés de 1983 à 1987 dans les principaux milieux du réseau hydrographique de la rivière Mamoré (Béni, Bolivie). Diverses préparations et observations de pièces calcifiées (écailles, otolithes, rayon épineux dorsal et os operculaire), ainsi que les comparaisons de plusieurs lectures, ont permis de choisir l'écaille et ses marques de croissance pour estimer l'âge. Les pertes d'écailles, entraînant la présence de très nombreuses écailles régénérées macrocentriques, paraissent dues à l'abondance des poissons lépidophages du genre *Roeboides*. Les marques principales de croissance sur les écailles microcentriques sont décrites, ainsi que les principales anomalies ayant engendré des difficultés de lecture. La validation des marques retenues est faite directement par la mesure de la distance séparant la dernière marque du bord de l'écaille, et indirectement, pour les jeunes nés dans l'année, par la comparaison de leur distribution de longueurs à la capture avec celle obtenue par rétrocalcul au moment de l'apparition de la première marque. Pour tous les groupes d'âge, la formation des marques principales de croissance sur les écailles est influencée par le niveau des eaux dans le Mamoré : la

1 - FEVR. 1993
ORSTOM Fonds Documentaire
N° : 36 to 3, ex 1
Cote : B M p25

formation des annulus se produit une fois par an lors de l'étiage ou au début de la crue (septembre à décembre), sur une grande majorité des individus. La date moyenne de naissance étant fixée au 15 février, l'âge peut être connu en général avec une précision de l'ordre du mois. Pour l'étude de l'âge chez une espèce inconnue, le choix préliminaire du type de pièce à prélever est orienté à la fois par les résultats des tests de lectures comparées et par des considérations pratiques.

Mots-clés : *Prochilodus nigricans*, âge, sclérochronologie, écaille, otolithe, rayon dorsal, opercule, Bolivie, Amazonie.

INTRODUCTION

L'estimation de l'âge des poissons est une étape indispensable pour la connaissance de la biologie et de la dynamique des populations naturelles exploitées ou non. Les méthodes de squelettochronologie (Meunier, 1988) conduisent à la connaissance de l'âge individuel en deux étapes indissociables : la mise en évidence des structures de croissance sur les pièces calcifiées, et l'étude de la chronologie de leur dépôt (validation). Si celui-ci est cyclique, l'âge peut alors être estimé.

En milieu tropical continental, les phénomènes restent difficiles à appréhender à tous les niveaux : pour la collecte des individus, car les biotopes sont souvent étendus et variés; pour la mise en évidence des structures cycliques de croissance, car les variations climatiques sont souvent atténuées; et enfin pour la validation, car les expériences de capture-marquage-recapture sont souvent irréalisables et la maintenance en élevage trop éloignée des conditions de vie des poissons. Néanmoins, de nombreuses études récentes tendent à montrer l'existence de marques de croissance relativement nettes chez beaucoup d'espèces de poissons tropicaux.

Dans le réseau amazonien, beaucoup d'espèces exploitées par une pêche artisanale locale sont encore très mal connues. C'est le cas de *Prochilodus nigricans* Agassiz, 1829 (sábalo en espagnol et curimatá en portugais), Prochilodidae largement répandu dans le bassin amazonien. Il s'agit d'une espèce limivore qui entreprend à la crue des migrations de reproduction vers l'amont des rivières (Carvalho et de Mérona, 1986). En Amazonie bolivienne, l'espèce est encore peu exploitée, mais elle est très importante pour le développement futur des pêcheries en raison de sa taille (1 à 2 kg), de son abondance, de son goût et de sa pêche relativement aisée (Lauzanne et Loubens, 1985). De plus, les caractéristiques biologiques de cette espèce, notamment celles relatives à l'âge et la croissance, sont encore inconnues.

Il est donc intéressant de présenter pour *Prochilodus nigricans* une méthodologie standard de sclérochronologie [1], qui pourrait servir de modèle pour l'étude d'une espèce dont la biologie est encore inconnue. Le protocole va d'abord porter sur le choix d'une pièce calcifiée susceptible d'offrir une bonne lisibilité, puis sur la validation des marques retenues, avec un enchaînement d'étapes précises.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Milieu de collecte

L'échantillonnage a été réalisé par un groupe de travail franco-bolivien (ORSTOM, Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération; CORDEBENI, Corporación de Desarollo del Beni; UTB, Universidad Técnica del Beni) dans la région de Trinidad, entre 14 et 16° de latitude sud (Béni, Amazonie bolivienne), de juin 1983 à juin 1987. Les captures ont eu lieu dans les principaux milieux du réseau hydrographique de la rivière Mamoré : lit principal du fleuve, affluents et lacs environnants, collections d'eaux temporaires. Il s'agit d'une zone tropicale humide présentant une alternance de hautes eaux (janvier à avril) et de basses eaux (août à octobre) bouleversant complètement la plupart des biotopes (Loubens *et al.*, à paraître). Les pêches ont été faites principalement aux filets maillants, et secondairement à la roténone, avec des résultats très variables selon les lieux et les saisons.

Prélèvement des pièces calcifiées

Chaque poisson a été mesuré (longueur standard) et plusieurs pièces calcifiées ont été prélevées et conservées à sec : écailles, otolithes, opercule et rayon de la nageoire dorsale. Les prélèvements d'écailles ont été effectués sur le flanc gauche, sous la base de la dorsale et sur 4 rangées au-dessus de la ligne latérale, pour éviter les erreurs dues à une hétérogénéité de

(1) Méthode d'estimation du temps (en particulier de l'âge) à partir de marques enregistrées et conservées par les tissus durs chez les animaux. Terme défini au colloque « Tissus durs et âge individuel chez les Vertébrés » de Bondy, 1991 (France).

croissance importante en fonction de la localisation sur le corps de l'animal (Werder et Soares, 1984). Au total, une vingtaine d'écailles par poisson a été prélevée sur 840 *Prochilodus nigricans* de 73 à 450 mm de longueur standard; la paire d'*asteriscus* ou lagénolithes – otolithes les plus volumineux chez les Characoidei (Adams, 1940) – extraite sur 500 poissons; le plus grand rayon de la nageoire dorsale prélevé sur 690; et l'os operculaire gauche sur 800 poissons. La distribution en taille des 706 individus finalement retenus pour l'estimation de l'âge figure dans le *tableau* 3.

Préparation des pièces calcifiées et analyse des structures de croissance

Les structures de croissance ont été mises en évidence, pour chaque type de pièce, grâce à une succession d'étapes comportant des observations à plusieurs niveaux (Meunier, 1988). La *figure* 1 résume ces étapes de préparations et d'observations, après un nettoyage préalable des pièces. Toutes les inclusions ont été réalisées avec de la résine polyester du commerce et leur tronçonnage avec une scie diamantée à vitesse lente (ISOMET, BUEHLER(R)). Finalement, les manipulations permettent d'observer pour un même poisson plusieurs préparations de pièces calcifiées. L'étape suivante consiste à choisir l'une d'entre elles.

Le choix est fonction des facilités d'observation des structures de croissance, du but et des coûts de l'étude. Il repose sur l'interprétation des marques observées sur les diverses pièces par 2 lecteurs séparément, et sur la confrontation de leurs résultats (vérification, Panfili et Loubens, 1991). A ce niveau, l'étude a porté sur 30 *Prochilodus nigricans* échantillonnés dans la population collectée. Les tailles, les dates de captures, les milieux d'origine et les stades sexuels étaient très variés. Deux lecteurs ont fait leurs observations de façon séparée, sans connaître les identificateurs des échantillons. Ces observations ont permis de définir, dans l'ensemble des marques, un certain type de marque, reconnaissable par tout observateur entraîné, que l'on a retenu pour l'estimation de l'âge, ainsi qu'une zone de lecture sur chaque pièce. Enfin, l'étape de vérification a fait intervenir des comparaisons pour un même lecteur (entre plusieurs méthodes ou plusieurs lectures) et des comparaisons inter-lecteurs

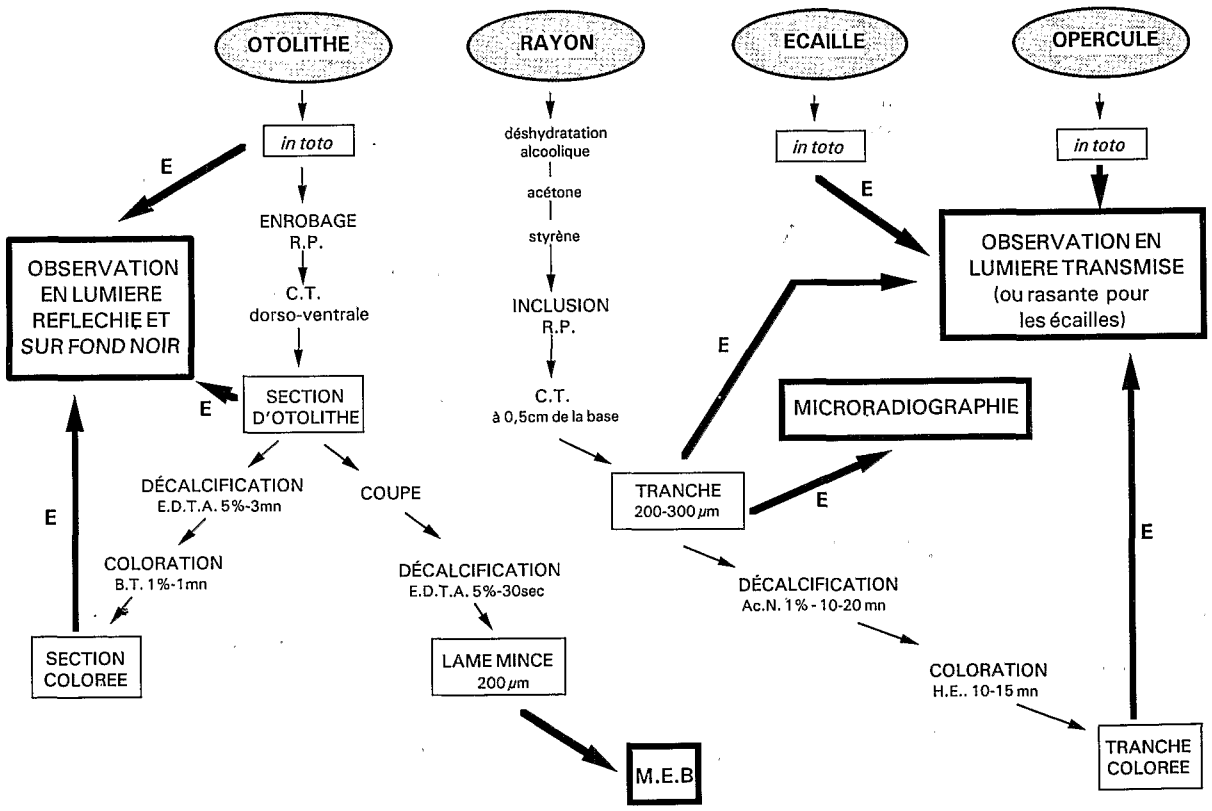

Figure 1. – Préparations et modes d'observation des pièces calcifiées de *Prochilodus nigricans* (AcN.: acide nitrique, BT: bleu de toluidine, CT: coupe transversale, E : éclaircissant, EDTA : acide éthylène diamine tétra-acétique, HE : hématoxyline d'Erhlich, MEB : microscope électronique à balayage, RP : résine polyester).

Preparations and observations of calcified structures of Prochilodus nigricans (*AcN: nitric acid, BT: toluidine blue, CT: transverse section, E: clearing, EDTA: ethylenediaminetetraacetic acid, HE: Erhlich hematoxylin, MEB: scanning electron microscope, RP: polyester resin*).

(entre la même ou plusieurs méthodes). Cette étape, ajoutée aux contraintes pratiques de l'étude, a permis de décider du choix de la pièce calcifiée utilisée pour la suite, et de sa méthode de préparation.

Trois indices ont été calculés pour procéder à la vérification : le pourcentage de concordance absolue (PCA) utilisé depuis longtemps par de nombreux auteurs; l'erreur moyenne relative (EMR) exprimée en pour cent (Beamish et Fournier, 1981); et le coefficient de variation (CV) de Chang (1982).

Si un poisson j donne lieu à R déterminations, i du nombre X de ses marques, le pourcentage de concordance relatif à ce poisson, PCA_j, est le rapport entre le nombre de déterminations identiques entre elles et le nombre total R de déterminations ($\times 100$). L'indice utilisé est la moyenne PCA des PCA_j concernant les n poissons de l'échantillon. Les R déterminations peuvent se faire à partir de préparations différentes, de lecteurs différents, ou de lectures différentes d'une même préparation par un même lecteur. Plus la valeur de PCA est forte et plus les lectures sont proches. Néanmoins, PCA présente l'inconvénient d'être fortement dépendant de l'âge des poissons examinés, comme l'expliquent Beamish et Fournier (1981).

EMR et CV s'obtiennent, comme PCA, en faisant la moyenne des n EMR_j et CV_j individuels calculés à partir du nombre moyen de marques relatif au j-ième poisson ($\bar{X}_j$) :

$$\bar{X}_j = \frac{1}{R} \cdot \sum_{i=1}^{R} X_{ij}$$

alors

$$EMR_j = \frac{100}{R} \cdot \sum_{i=1}^{R} \frac{|X_{ij} - \bar{X}_j|}{\bar{X}_j} \qquad (1)$$

et

$$CV_j = \frac{\sqrt{\dfrac{\sum_{i=1}^{R} (X_{ij} - \bar{X}_j)^2}{R-1}}}{\bar{X}_j} \qquad (2)$$

Ces deux indices ne sont pas influencés par le nombre de marques du poisson, comme l'explique Chang (1982), et plus leur valeur est faible, plus les lectures sont similaires.

Dans nos résultats (*tabl.* 1), $R = 2$ et $n = 30$ poissons.

Toutes les autres pièces du type choisi – ici les écailles – ont ensuite été examinées par le même observateur, de une à trois fois selon le degré de difficultés rencontrées, à des intervalles de temps éloignés.

Validation des marques pour l'estimation de l'âge

La validation consiste à montrer comment les marques retenues peuvent être utilisées pour estimer l'âge du poisson. En cas de succès, ces marques sont alors considérées comme des annulus (discontinuités de structure cycliques). Cette étape, absolument nécessaire, est cependant souvent négligée, comme l'ont montré Beamish et McFarlane (1983, 1987).

La validation peut se faire directement quand on étudie la chronologie de la formation des marques sur la pièce calcifiée choisie grâce à des prélèvements effectués tout au long de l'année. Mais elle peut être envisagée autrement, de manière indirecte, lorsque l'on compare les âges obtenus par d'autres méthodes (marquage, étude des distributions de fréquence des longueurs, élevage...). Sachant que l'écaille a été choisie comme pièce pour estimer l'âge, les deux méthodes ont été employées.

Méthode directe

Dans cette étude, c'est la méthode directe qui a été principalement utilisée en séparant les jeunes de première année (0 ou 1 marque) des autres poissons plus âgés. En effet, la première période de croissance, comprise entre la fraye et la formation de la première marque, n'est pas analogue aux suivantes et s'accomplit dans des conditions écologiques différentes (dispersion dans les vastes zones inondées de la région).

Sur l'une des écailles de chaque poisson prise au hasard, les rayons de l'écaille (R 1, R 2, ... à l'apparition des marques de rang 1, 2, ...) ont été mesurés, ainsi que la largeur de la marge (M), partie de l'écaille comprise entre la dernière marque et le bord (*fig.* 2 *a*). Pour les individus ayant au moins 2 marques, le volume des échantillons ne permettant pas de traiter les résultats marque par marque, la méthode utilisée consiste à calculer pour chaque poisson le pourcentage M % que représente la largeur de la marge (M) par rapport à la largeur de l'intervalle intermarques précédent, puis pour chaque échantillon, les fréquences relatives des individus qui se trouvent placés dans les différentes classes de ~~M (%)~~. Les distributions de R 1 et des intervalles $R_{i+1} - R_i$ entre les marques successives sont également étudiées.

Méthode indirecte

Une méthode indirecte a été employée, en complément, pour les jeunes de première année. En effet, ceux-ci forment un groupe bien séparé par la taille de l'ensemble des autres classes d'âge. Les distributions

Tableau 1. — Indices de comparaison pour un même lecteur et pour des lecteurs différents pour diverses préparations de pièces calcifiées de *Prochilodus nigricans* (PCA : pourcentage de concordance absolue; EMR : erreur moyenne relative; CV : coefficient de variation).

Within-reader and between-readers comparison values for several preparations of calcified structures of P. nigricans (*PCA: percent of absolute agreement; EMR: average percent error; CV: coefficient of variation*).

Prochilodus nigricans ($n=30$)		PCA (%)	EMR (%)	CV
Même lecteur (2 lectures)	Écaille *in toto*	83	15	0,024
	Otolithe *in toto*	50	15	0,217
	Otolithe coloré	60	24	0,225
	Rayon microradiographié	60	9	0,121
	Rayon coloré	70	10	0,090
2 lecteurs différents (1 lecture)	Écaille *in toto*	60	15	0,226
	Otolithe *in toto*	70	15	0,209
	Otolithe coloré	60	15	0,167
	Rayon tranche	60	17	0,157
	Rayon microradiographié	53	13	0,183
	Rayon coloré	57	22	0,147
	Opercule *in toto*	27	50	0,381

observées pour ces jeunes lors de la saison de formation de la première marque doivent être en accord avec la distribution des longueurs à l'apparition de la première marque, obtenue par rétrocalcul. Ce dernier est fait en calculant la droite de régression de la longueur standard en millimètres (L), en rayon de l'écaille en 1/20 de millimètre (R). On considère ensuite, pour chaque poisson, la droite passant par l'ordonnée à l'origine de la droite de régression et le point représentatif du poisson, et on calcule à partir de celle-ci la longueur L 1 qu'avait le poisson à la formation de la première marque.

RÉSULTATS

Description des pièces calcifiées

L'écaille (*fig.* 2 *a*) est une écaille évoluée de type élasmoïde-cténoïde microcentrique, de forme stable au cours des différents stades. Elle peut être divisée en quatre champs possédant chacun un radius. La partie enfouie de l'écaille (antérieure) est entièrement recouverte de circulus, fins, très serrés, bien individualisés. Chez les grands individus, les circulus ne couvrent qu'une partie du champ postérieur et disparaissent au profit de ctenii peu distincts, sauf en bordure. Les marques retenues pour l'estimation de l'âge, dites principales, sont formées essentiellement par une discordance dans la disposition, normalement très régulière, des circulus complets, néoformés, parallèles au bord, recoupent des circulus plus anciens incomplets. Cette discordance n'est pas accompagnée d'une modification sensible dans l'écartement des circulus, comme c'est souvent le cas chez les poissons des régions tempérées (Baglinière et Le Louarn, 1987). Cette marque n'est retenue que si elle peut être suivie dans toute la partie enfouie, et si elle est présente dans une position analogue sur la grande majorité des écailles du poisson considéré. Les discordances sont beaucoup plus nettes dans les champs ventral et dorsal que dans le champ antérieur, d'où le choix de l'axe de mesure du centre vers le bord du champ dorsal (*fig.* 2 *a*).

L'opercule (*fig.* 2 *b*), de forme semi-ovoïde, est généralement assez translucide en lumière transmise, et présente de nombreux anneaux plus ou moins opaques à la lumière. Les structures de croissance choisies en première approche ont été les anneaux les plus opaques, observés par la face interne dans la zone indiquée *figure* 2 *b*. Les lectures ont été jugées difficiles en raison de l'impossibilité de répartir ces anneaux en catégories bien définies.

L'otolithe, ici l'*asteriscus* (*fig.* 2 *c*), est très minéralisé, avec un fort aplatissement latéral, un rostre antérieur très marqué entaillé par un *sulcus*, et présentant un dôme dorsal accentué. En lumière réfléchie et sur fond noir, on peut voir une alternance classique de zones opaques larges et d'anneaux hyalins assez fins. Ces derniers sont difficiles à observer en raison de la minéralisation. Néanmoins, ce sont eux qui ont été décomptés, en les observant du centre de l'otolithe vers le dôme dorsal, sur la face distale (*fig.* 2 *c*).

L'otolithe coupé transversalement (en passant par le centre et le dôme), puis coloré au bleu de toluidine (*fig.* 2 *d*) montre une succession d'anneaux colorés larges et bien visibles, décomptés dans le champ dorsal de la coupe.

Les zones d'accrétion (zone translucide, riche en carbonate de calcium définissant la largeur de l'accroissement journalier) définies pour la première fois par Pannella (1971), sont bien visibles sur certaines plages de lames minces d'otolithes de *P. nigricans* en lumière transmise (*fig.* 2 *e*), mais sur d'autres secteurs deviennent totalement illisibles et n'ont donc pas pu être comptabilisées sur la totalité de l'otolithe. Ces préparations visant à donner une interprétation des

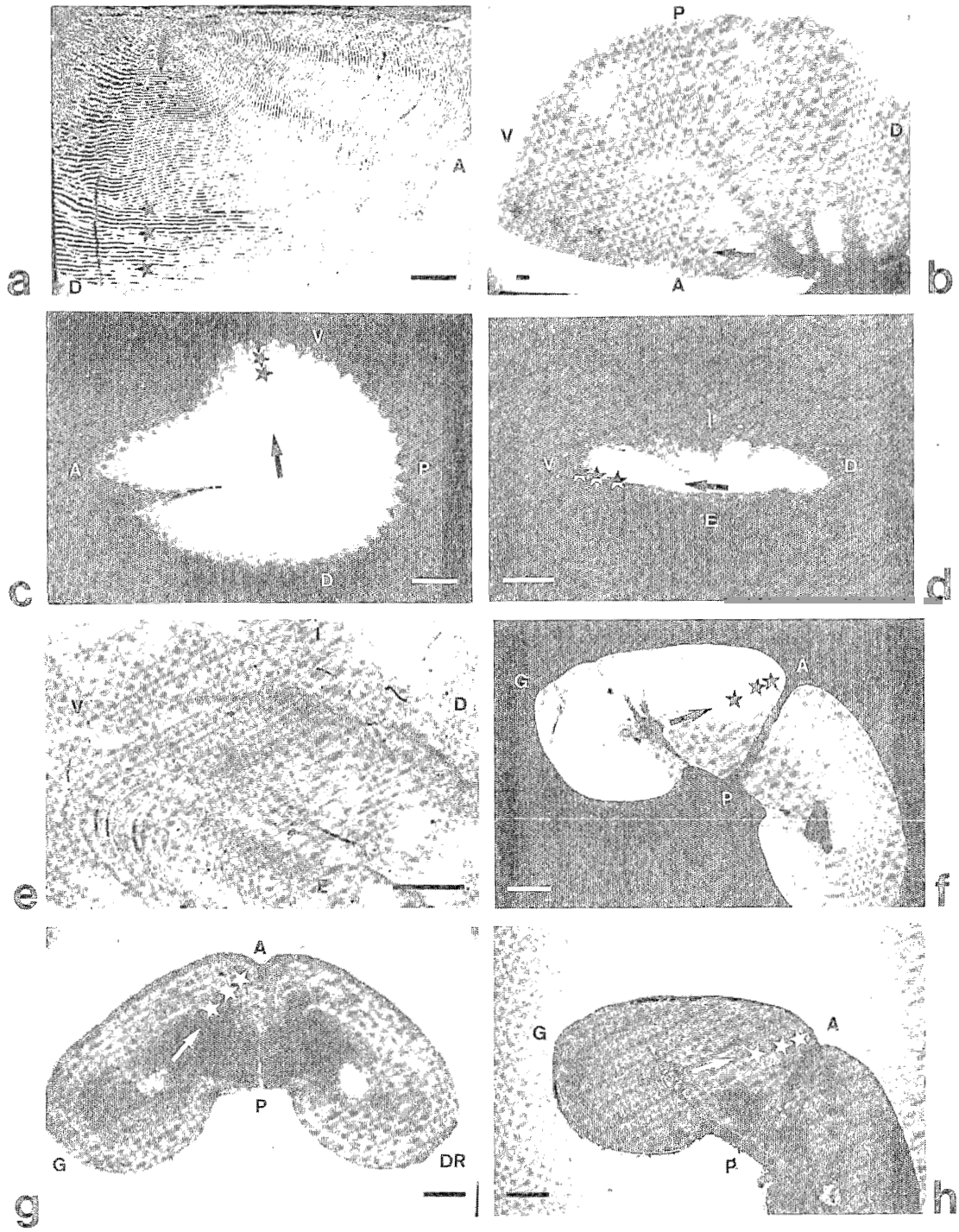

Figure 2. – Divers exemples de préparations des pièces calcifiées d'un *Prochilodus nigricans* (300 mm de longueur standard). ★ : marque de croissance choisie, → : zone de lecture et axe de mesure. Orientation des faces, A : antérieure, D : dorsale, DR : droite, E : externe, G : gauche, I : interne, P : postérieure, V : ventrale. Barre = 1 mm (sauf pour *e* où barre = 50 µm). *a* : Écaille *in toto* en lumière transmise. *b* : Os operculaire *in toto* en lumière transmise. *c* : Otolithe *in toto* en lumière réfléchie sur fond noir. *d* : Otolithe en coupe transversale colorée au bleu de toluidine. *e* : Otolithe en lame mince observé en lumière transmise. *f* : Section microradiographiée du rayon de la nageoire dorsale. *g* : Section du rayon de la nageoire dorsale observée en lumière transmise. *h* : Section du rayon de la nageoire dorsale colorée à l'hématoxyline d'Erhlich. Pour l'otolithe (*c* et *d*), les faces V (ventrale) et D (dorsale) doivent être inversées.

Several examples of calcified structure preparations for the same P. nigricans (300 *mm standard length*). ★*: growth pattern chosen,* →*: reading zone and measure axis. Face orientations, A: anterior, D: dorsal, DR: right, E: external, G: left, I: internal, P: posterior, V: ventral. Scale* = 1 *mm* (*scale* = 50 µm *for e*). *a: Whole scale in transmitted light. b: Whole opercular bone in transmitted light. c: Whole otolith under reflected light and dark background. d: Toluidine blue coloured transverse section of otolith. e: Otolith Section in transmitted light. f: Microradiograph of dorsal fin ray slice. g: Dorsal fin ray Section observed in transmitted light. h: Hematoxylin coloured dorsal fin ray section. For the otolith* (*c et d*), *V* (*ventral*) *and D* (*dorsal*) *faces should be inversed.*

microstructures des otolithes en terme de cycles nycthéméraux n'ont donc pas été retenues pour l'étude sclérochronologique.

Le plus grand rayon de la nageoire dorsale est formé de deux hémirayons réunis par des tissus ligamentaires (*fig.* 2 *f*). Chaque hémirayon est formé d'un tissu osseux pseudolamellaire, cellulaire, pratiquement avasculaire, avec peu de remaniements. La cavité médullaire est plus ou moins développée et la minéralisation de l'os paraît assez hétérogène, rendant difficiles les interprétations des structures de croissance. Les zones hyperminéralisées, qui sont claires sur les microradiographies aux rayons X (Meunier, 1984; Mugiya *et al.*, 1985), ne sont pas très nettes et n'apparaissent pas sous forme de lignes d'arrêt de croissance comme chez d'autres Téléostéens, mais plutôt sous la forme de zones d'épaisseur variable. Pour toutes les préparations des rayons, l'axe de lecture est défini par le centre de la cavité médullaire et la pointe antéro-médiane de l'hémirayon gauche (*fig.* 2 *f*, *g*, *h*). Les structures de croissance retenues sont : pour la tranche du rayon microradiographiée, les anneaux clairs, opaques aux rayons X, donc minéralisés (*fig.* 2 *f*); pour la tranche observée en lumière transmise, les anneaux hyalins (*fig.* 2 *g*); et pour la tranche colorée à l'hématoxyline d'Erhlich, les anneaux hématoxylinophiles (*fig.* 2 *h*).

Choix d'une pièce calcifiée

La vérification par les indices de comparaisons est résumée dans le *tableau* 1. Il montre que plusieurs préparations peuvent être utilisées, mais que l'écaille *in toto* est un choix possible, qui est en compétition avec le rayon coloré. De plus, le CV pour un lecteur donné est très faible pour l'écaille, ce qui est favorable à la suite de l'expérimentation. C'est une pièce dont le temps de préparation est réduit au minimum puisqu'elle est observée en entier, en lumière rasante et dans l'eau. Les facilités qu'offre cette pièce nous ont finalement conduit au choix des écailles observées *in toto* pour l'estimation de l'âge individuel de *Prochilodus nigricans*.

Description des problèmes de lecture des écailles

Les écailles macrocentriques (fig. 3)

Ces écailles sont appelées aussi *régénérées*, par référence à la cause de leur macrocentrie : elles tombent et sont remplacées par de nouvelles écailles à croissance très rapide dont l'ornementation superficielle est très différente de celle des écailles normales. Il ne semble pas qu'il existe des écailles macrocentriques originelles, c'est-à-dire apparaissant à la lépidogenèse.

Les écailles régénérées de *P. nigricans* (*fig.* 3) ont un aspect semblable à celui décrit par Sire (1982) pour *Hemichromis bimaculatus :* une partie centrale sans circulus à crêtes vermiculaires fines sans direction privilégiée, souvent incluses dans des polygones formés par des sillons; une partie médiane à circulus largement espacés; enfin une partie périphérique à circulus normalement écartés, et pouvant présenter des marques principales. Les deux premières parties occupent la place de l'ancienne écaille. La partie centrale, ou focus régénéré, a une taille très variable. La partie médiale ne montre jamais de marques principales, comme on peut le voir par comparaison avec des écailles normales du même poisson. C'est d'ailleurs la preuve, en l'absence de travaux expérimentaux comme ceux de Sire (*op. cit.*), qu'elle fait bien partie de la portion régénérée de l'écaille de remplacement.

Nous avons été très gênés par l'abondance des écailles macrocentriques chez *P. nigricans*. Le pourcentage d'écailles normales (microcentriques), tous poissons confondus, varie en fonction de la longueur standard (*tabl.* 2) : de 70 % pour les jeunes de 90 à 120 mm, à 14 % pour des subadultes de 200 à 250 mm, puis se maintient approximativement à 14 % pour les individus plus grands. Les variations individuelles sont fortes. Deux phénomènes sont à souligner : le nombre finalement très réduit d'écailles normales, 1/6 seulement pour des poissons supérieure à 200 mm, indiquant une desquamation considérable chez les immatures; l'arrêt de cette dernière chez les adultes. Ces données ne tiennent pas compte, pour un locus donné, de la perte successive éventuelle de plusieurs écailles.

Cette desquamation conduit à prélever une dizaine d'écailles chez les jeunes, contre une trentaine chez les adultes pour disposer de plusieurs écailles microcentriques. Dans nos échantillons de poissons de plus de 150 mm, 18 % des individus ont dû être rejetés fautes d'écailles microcentriques ou très faiblement macrocentriques.

Difficultés d'interprétation des écailles

Outre les marques principales, les écailles présentent souvent de nombreuses petites discordances appelées « marques accessoires ». Elles sont généralement faciles à distinguer par leur position inconstante et leur faible extension. Les problèmes de lecture des écailles ont entraîné le rejet de 144 poissons (20,4 %) sur les 706 poissons à écailles microcentriques conservés pour l'étude.

- Marques faibles (*fig.* 4 *a*). La discordance dans la disposition des circulus est peu accentuée, discontinue, absente ou peu visible sur une partie des écailles de la série. La décision de la considérer comme une marque principale ou accessoire paraît arbitraire. Il s'agit de la difficulté la plus fréquemment rencontrée : elle est source de 68,8 % des échecs dans l'interprétation des marques d'un poisson.
- Marques rapprochées (*fig.* 4 *b*). On observe parfois deux discordances très proches l'une de l'autre, ceci à la fois par référence à l'écartement habituellement observé pour des marques de ce rang, et à la

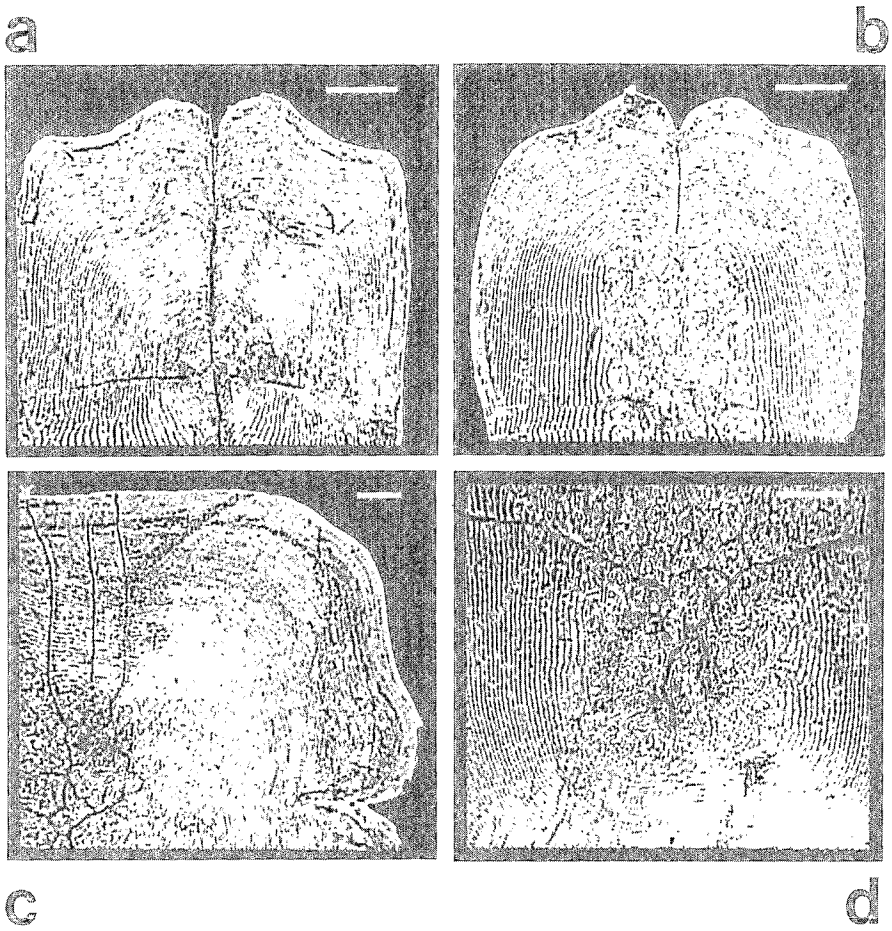

Figure 3. – Écailles macrocentriques chez *P. nigricans*. Barre = 1 mm. *a* et *b* : Champs antérieurs de deux écailles d'un poisson de 165 mm (longueur standard), avec pour *a*, une très faible macrocentrie et pour *b*, une forte macrocentrie faisant disparaître la première marque. *c* et *d* : Parties d'une écaille macrocentrique d'un poisson de 362 mm (longueur standard), avec pour *c*, le champ antérieur gauche, et pour *d*, un détail du centre de l'écaille.

Regenerated scales for P. nigricans. *Scale* = 1 *mm. a and b: Anterior fields of two scales from the same fish* (165 *mm standard length*). *a: Very weak regeneration. b: Strong regeneration in the central part which eliminates the first mark. c and d: Parts of a regenerated scale from a large fish* (362 *mm standard length*). *c: Left anterior field. d: Detail of the scale centre.*

Tableau 2. – Variation du pourcentage d'écailles microcentriques en fonction de la longueur chez *Prochilodus nigricans* (classe de taille : 30 mm).

Non-regenerated scale percent variation with the standard length of P. nigricans (*size class:* 30 *mm*).

Longueur standard (mm)	Nombre de poissons	Nombre d'écailles	% d'écailles microcentriques	% individuel d'écailles microcentriques		
				moyenne	écart-type	extrêmes
90 - 119	13	343	70	72	16,8	46-100
120	30	497	51	56	23,9	3-100
150	31	557	39	48	25,6	0-100
200	11	269	14	19	21,3	0-71
250	35	604	20	19	16,4	0-63
300	224	4531	17	17	18,9	0-93
350 - 399	146	2458	14	13	17,1	0-81
≧400	16	266	18	13	21,6	0-91

séquence observée sur le poisson considéré. Souvent, l'une des deux est beaucoup plus forte que l'autre. Une complication supplémentaire se produit lorsque leur écartement varie beaucoup selon la portion de

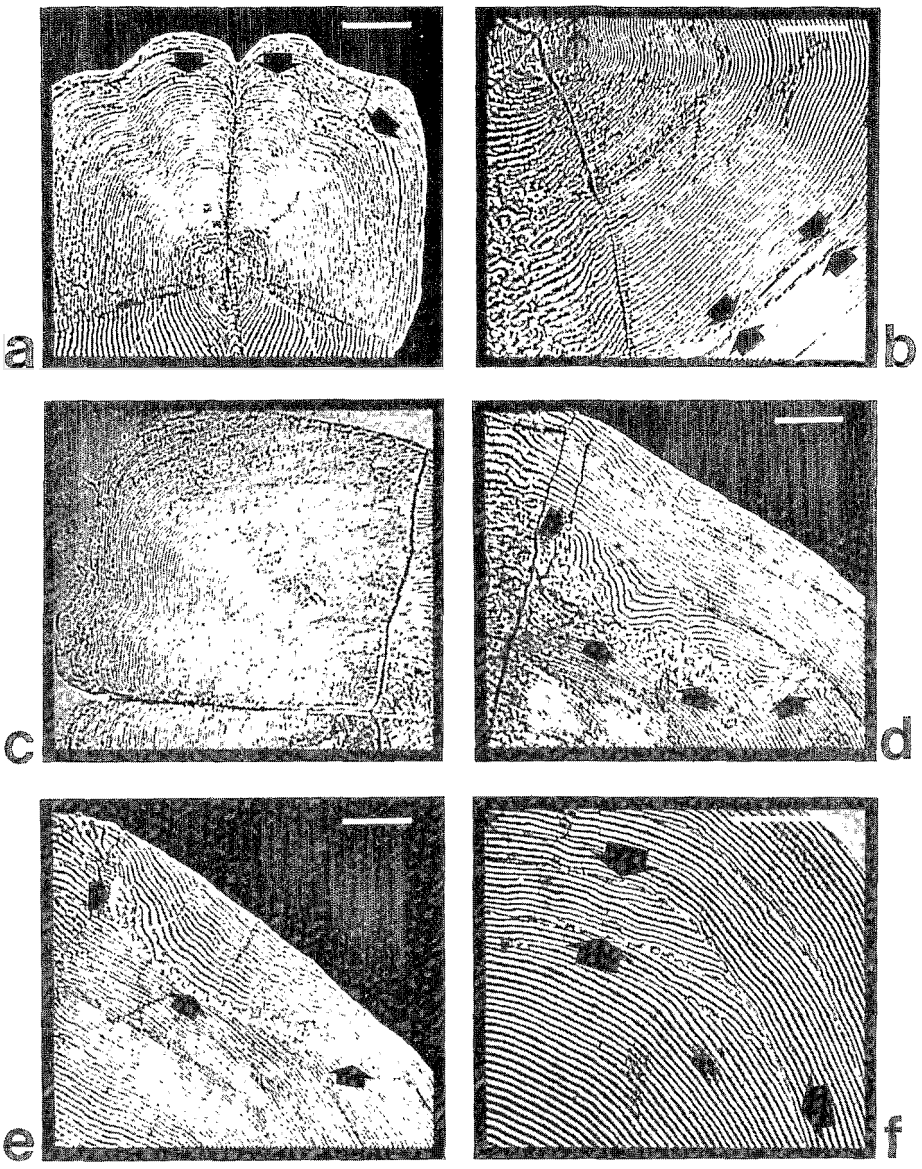

Figure 4. — Exemples de difficultés rencontrées pour la lecture des écailles de *P. nigricans*. Les flèches indiquent la localisation des problèmes. Barre = 1 mm. *a* : Marque partielle; elle est visible dans les champs dorsal et antérieur, mais elle disparaît dans le champ ventral. *b* : Marques rapprochées dans le champ dorsal et antérieur. *c* : Absence de marque malgré la grande taille d'une écaille. *d* : Marque de résorption à l'intérieur du champ ventral. *e* : Marque de résorption en bordure du champ ventral. *f* : Marque dorsale unique se dédoublant dans le champ antérieur.

Some reading difficulties encountered for the P. nigricans *Scales. The arrows indicate where the problems occur. Scale* = 1 *mm. a: Partial mark; it is visible in the dorsal and anterior field, but disappears in the ventral field. b: Closed marks in the anterior dorsal field. c: Lack of mark in spite of the big size of scale. d: Resorption mark in the ventral field. e: Resorption mark at the edge of the ventral field. f: Simple dorsal mark dividing into two in the anterior field.*

l'écaille considérée. Cette source de rejet de lecture a entraîné 11,1 % des échecs.

• Marque absente (*fig.* 4 *c*). Malgré la grande taille du poisson et de ses écailles, aucune discontinuité principale n'est visible, ou bien une marque semble manquer dans la séquence observée. Cette absence peut se produire aussi pour des marques de deuxième ou troisième rang, ~~due au~~ ralentissement de la croissance (9,7 % des rejets).

• Marque de résorption (*fig.* 4 *d*, *e*). Les phénomènes de résorption sont assez fréquents mais ne concernent généralement qu'une fraction de l'écaille et n'empêchent pas l'estimation du nombre d'annulus. Des résorptions peuvent concerner le bord de l'écaille qui est alors épais, le liseré sans circulus habituel ayant disparu. Une résorption ancienne et importante peut être suivie d'une régénération, visible par les circulus plus largement écartés. Dans ce cas, elle peut

mais il est beaucoup plus difficile d'en être sûr, étant donné le

faire disparaître une marque principale (3,5 % des rejets).

- Dédoublement d'une marque (*fig.* 4 *f*). L'interprétation est alors délicate pour une marque de rang élevé (3,5 % des rejets).

Dans quelques cas, nous avons observé des marques en nombre variable selon le champ observé, ou des annulus placés dans des positions différentes selon l'écaille examinée (3,5 % des échecs).

Les difficultés décrites entraînent un pourcentage d'échecs croissant avec la taille (*tabl.* 3). Ce pourcentage, nul pour les petits individus, atteint environ 50 % pour les plus grands (>359 mm). Cependant, la marque douteuse est rarement la première de sorte que les observations et mesures faites sur ces séries restent partiellement utilisables.

Tableau 3. – Bilan des lectures d'écailles : pourcentage de succès dans la détermination du nombre de marques principales et nombre de marques observées en fonction de la longueur standard du poisson.

Final scale readings: success percent for the determinations of the main marks and the number of marks in relation to the length.

Longueur standard (mm)	73-119	120-149	150-199	200-249	250-299	300-329	330-359	360-389	≧390	Total
Nombre de poissons	59	58	99	35	65	166	142	67	15	706
Nombre de lectures avec succès	59	55	97	32	56	129	91	36	7	562
% de lectures avec succès	100,0	94,8	98,0	91,4	86,2	77,7	64,1	53,7	46,7	79,6
0 marque	58	40	75	3						176
1 marque	1	15	22	24	17	3				82
2 marques				5	32	68	18	3		126
3 marques					7	48	50	14	1	120
4 marques						9	17	7	3	36
5 marques						1	5	9	2	17
6 marques								3		3
7 marques							1			1
8 marques									1	1
Nombre moyen de marques	0,02	0,26	0,23	1,06	1,82	2,51	3,14	3,86	4,71	

Validation des marques principales sur l'écaille

Quelques données concernant la biologie de *P. nigricans* sont indispensables pour la compréhension des phénomènes. Les travaux sur la reproduction (Loubens et Aquim, 1986), ont montré que la fraye de *P. nigricans* a lieu de janvier à mars, période qui correspond dans le bassin du Mamoré à la fin de la crue et à la première partie des hautes eaux. Les jeunes de l'année, d'abord dispersés dans les vastes zones inondées, peuvent être capturés, en quantités notables, de juin à novembre (pendant la deuxième partie de la décrue, les basses eaux et la première partie de la crue).

Le retrait des eaux entraîne la formation de nombreuses collections d'eau, aux caractéristiques différentes, et de peuplements variés quant à la nature des espèces et aux tailles des poissons présents. Un exemple extrême est montré dans le *tableau* 5 pour le mois d'août 1985 : les *P. nigricans* de l'année (aucune marque sur les écailles) de 75 à 125 mm proviennent de mares résiduelles en voie d'assèchement tandis que ceux de 150 à 205 mm ont été pêchés dans le Mamoré. Il est donc très difficile d'avoir une bonne représentation de la classe d'âge de l'année. Néanmoins, même si les distributions de longueur des individus capturés varient sensiblement avec l'engin de capture et le milieu, ces jeunes forment des groupes bien séparés par la taille de l'ensemble des autres classes d'âge.

Validation de la première marque

La méthode directe par observation des écailles (*tab.* 4) indique que la première marque apparaît essentiellement de septembre à novembre. Pour ce dernier mois, la plupart des 26 % de jeunes sans marque montrait néanmoins des discordances partielles en bordure de l'écaille correspondant probablement à l'apparition de la première marque.

Tableau 4. – Apparition de la première marque chez les jeunes *Prochilodus nigricans* de première année.

First mark apparition for the young P. nigricans *born in the year.*

Mois	Longueur standard (mm)	Nombre de poissons	Pourcentage de juvéniles avec 0 marque	Pourcentage de juvéniles avec 1 marque au bord
Avril	132-155	4	100	0
Mai	92-120	3	100	0
Juin	73-195	71	100	0
Juillet	100-154	3	67	33
Août	83-205	58	100	0
Septembre	140-165	5	0	100
Octobre		1	0	100
Novembre	120-195	39	26	74

La méthode indirecte fait appel aux tailles des poissons rétrocalculées à partir de la relation entre la

longueur standard du poisson en mm (L) et le rayon R de l'écaille (1/20 mm). L'équation de cette relation est :

$$L = 2{,}791\,R + 13{,}48$$

avec un coefficient de corrélation, $r = 0{,}98$ ($n = 562$), de valeur élevée, qui permet l'utilisation du rétrocalcul sans risque de biais importants, malgré les discussions récentes sur le sujet (Francis, 1990). La comparaison des distributions de longueur des poissons capturés (L) avec la distribution de L 1, longueur rétrocalculée à la formation de la première marque (*tabl.* 5 et *fig.* 5), montre une bonne cohérence entre une date moyenne de naissance en février, des classes modales à 120-135 mm en juin (individus sans marque) et des classes modales de L 1 à 150-185 mm en septembre-novembre. La distribution des individus sans marque, pêchés principalement en juin, et celle rétrocalculée pour une marque (*fig.* 5 *a*) sont significativement différentes pour $p < 0{,}01$ (*test t* de Student de comparaison de moyennes). La distribution de L 1 est plus étalée et plus régulière car elle est basée sur des individus d'âges variés ayant subi des conditions de vie diverses pendant leur première croissance. On observe cependant une petite proportion d'individus à croissance très forte (>229 mm) : il s'agit probablement de poissons dont la première marque n'est pas visible, mais qui n'ont pas été éliminés de l'échantillon. La distribution de longueur des individus à une marque et la distributin de L 1 (*fig.* 5 *b*) ne sont pas significativement différentes ($p < 0{,}01$, test *t* de Student sur les moyennes).

Validation des marques de rang 2 *à* 5

Les distributions des largeurs relatives de la marge (M %) sont étalées en toute saison (*tabl.* 6). Des distributions bimodales apparaissent de septembre à décembre, caractérisées par un pourcentage notable d'individus à marge très étroite ou nulle (classe 0-5 %). Aux hautes eaux (janvier à avril), la marge est large. La période d'apparition des marques de rang 2 à 5 est donc approximativement la même que celle de la première marque, tout en étant encore plus étalée (septembre-décembre).

L'évolution du pourcentage moyen de la marge dans le temps (*fig.* 6) indique clairement, malgré l'irrégularité des échantillonnages en 1984, une diminution pendant les derniers mois de chaque année. Cela confirme l'observation précédente de l'apparition d'une marque vers la fin de l'année.

Il n'est pas certain qu'il se forme obligatoirement une seule marque par an sur chaque poisson (*tabl.* 6). L'observation des écailles (*fig.* 4 *c*) et la distribution de L 1 (*fig.* 5) avaient déjà montré que certains poissons pouvaient ne pas former de marque certaines années. De même la longueur de la période d'apparition des marques, et l'existence de marques rapprochées (*fig.* 4 *b*) permettent de penser à la formation de deux marques principales par an sur quelques individus. Cependant, ces phénomènes semblent peu fréquents statistiquement car les distributions de R 1, R 2 − R 1, R 3 − R 2 et R 4 − R 3 sont régulières et unimodales (*fig.* 7). La seule irrégularité consiste en un étalement exagéré vers les valeurs élevées, indiquant là encore qu'une marque n'a pas été vue ou n'est pas visible chez une faible fraction des individus.

Tableau 5. — Distributions de longueurs des jeunes *P. nigricans* capturés (L) et distribution de longueur rétrocalculée à l'apparition de la première marque (L 1).

Length distribution of the captured young P. nigricans (*L*) *and back-calculated length for the first mark* (*L* 1).

Classes de longueur L (mm)	Nombre de poissons capturés									L 1 (mm) Longueur rétrocalculée
	1983			1985			1986		1987	
	Ju/Juil.	Sept.	Avr.	Ju.	Août	Nov.	Mai	Ju/Juil.	Ju.	
73 − 87	1				1			2		
88 − 97					23		1	5		1
98				4	55			11		1
108				48	24	1	1	9	1	9
118	1			412	8	8	1	3	2	16
128	2		2	486		13				32
138	3	4	1	271		7			1	41
148	3		1	145	5	5			3	56
158	3	1		41	12	5			1	45
168	1			35	13	4				54
178				1	7	5				47
188				1	7	4				34
198					3	3				20
208										8
218 − 227										5
>227										11
Total	14	5	4	1 444	158	55	3	30	8	380

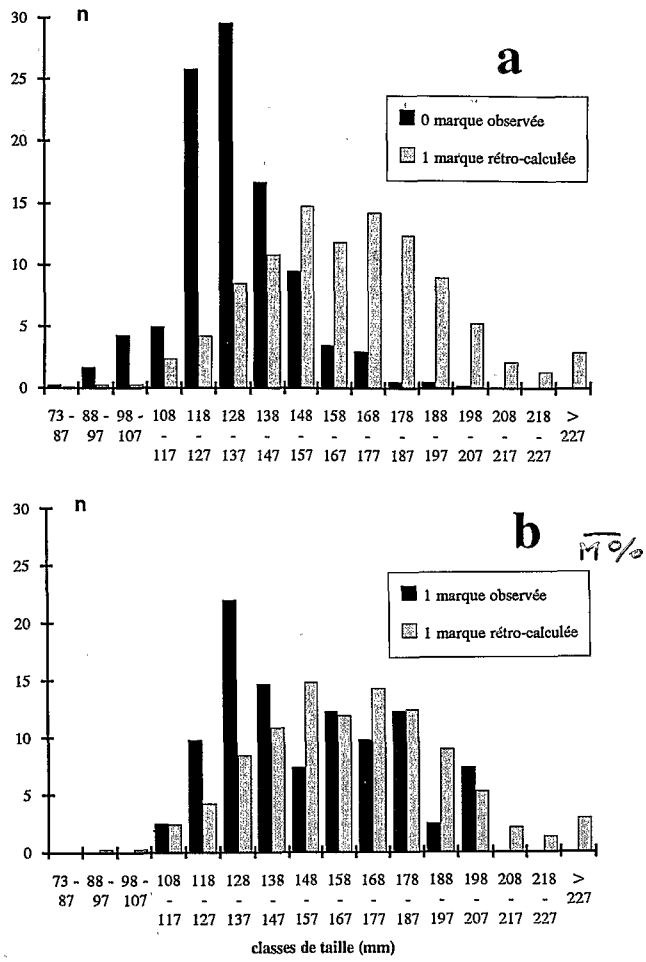

Figure 5. – Comparaison des distributions de longueur des jeunes de première année avec celle rétrocalculée des poissons au moment de la formation de la première marque. *a* : jeunes sans marque pêchés principalement en juin; *b* : jeunes avec une marque pêchés de août à décembre.

Comparison of length distributions of first year fish with that of back-calculated lengths for the first mark. a: Juveniles with O mark principally in June; b: Juveniles with one mark fished from August to December.

Tableau 6. – Fréquences relatives de la largeur relative de la marge M% ~~(%)~~ de l'écaille chez les individus ayant de 2 à 5 marques (de 1983 à 1987).

M% relative frequencies (width of margin, see text) for the 2-5 marks fishes (1983 to 1987).

Classes de M% ~~largeur de la marge M (%)~~	Fréquences par périodes de plusieurs mois			
	Janvier/ Avril	Juin/ Août	Septembre/ Octobre	Novembre/ Décembre
0 – < 5		0,9	6,6	13,5
5	4,1	0,9	8,2	5,8
10	6,8	2,8	3,3	5,8
20	11,0	1,9	3,3	13,5
30	16,4	25,0	14,8	21,1
50	24,7	25,9	19,6	11,5
70	24,7	10,2	21,2	15,4
90 – < 120	4,1	22,2	16,4	9,6
≧120	8,2	10,2	6,6	3,8
Nombre	73	108	61	52
~~(M moyen (%))~~ M%	60	74	63	49
Erreur standard	4,4	3,9	5,2	5,6
Ecart-type (%)	37	40	40	40
Longueur moyenne des poissons (mm)	319	333	324	317

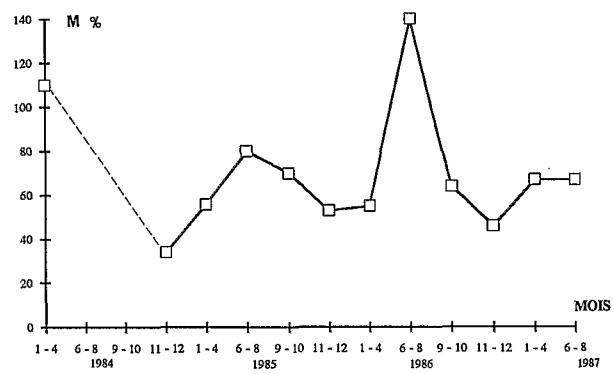

Figure 6. – Évolution du pourcentage moyen de la marge de l'écaille (M%, *voir* texte) dans le temps au cours des années 1984 à 1987 (En pointillés : échantillonnage irrégulier en 1984).

Time evolution of the relative margin width of the scale (M%, see text) from 1984 to 1987 (dotted curve: irregular samples for 1984).

La validation reste donc imparfaite et nécessiterait un échantillonnage plus étoffé. Néanmoins, dans la majorité des cas, il se forme une marque par an au cours du dernier trimestre. Les marques principales peuvent être considérées comme des annulus de périodicité annuelle.

Estimation de l'âge d'un *P. nigricans* (en mois)

Il faut distinguer deux cas en fonction de la période de formation des annulus.

• *Poisson capturé en dehors de la période de formation des annulus* (de janvier à août). L'âge est connu avec une bonne précision à l'aide des 3 éléments suivants : la date moyenne de naissance, fixée au 15 février d'après les observations faites sur la reproduction (Loubens et Aquim, 1986); le nombre d'annulus (n) et la date de capture. Si d est la durée écoulée, en mois, entre la date de capture, compte non tenu de l'année, et le 1er janvier, l'âge (A) en mois du poisson est obtenu grâce aux égalités suivantes :

Poisson sans annulus

$$A = d - 1{,}5$$

Poisson ayant n annulus

$$A = 10{,}5 + 12(n-1) + d$$

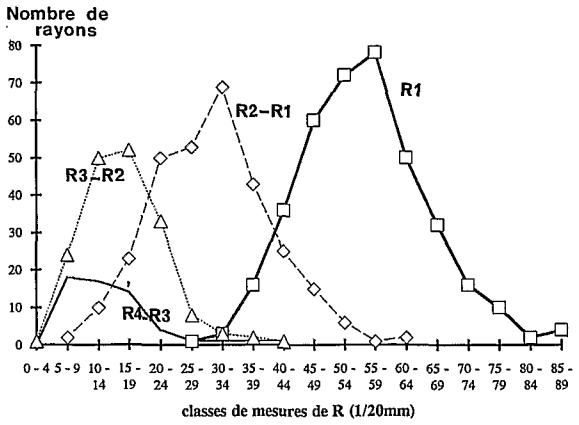

Figure 7. – Distributions du rayon de l'écaille à l'apparition de la première marque R 1, et des intervalles intermarques R 2-R 1, R 3-R 2 et R 4-R 3 (1 unité = 0,05 mm).

Scale radius distribution for the first mark R 1, and for intermark distances R 2-R 1, R 3-R 2 and R 4-R 3 (1 unit = 0.05 mm).

La seule imprécision, de l'ordre du mois au maximum, vient de l'écart entre la date réelle de naissance du poisson considéré et la date moyenne du 15 février.

• *Poisson capturé pendant la période de formation des annulus.* (de septembre à décembre). Pour des poissons ayant des annulus, il faut faire intervenir la largeur de la marge qui indique si l'annulus de l'année de capture s'est déjà déposé ou non.

Poisson sans annulus

$$A = d - 1{,}5 = d'$$

Poisson à n annulus et marge étroite

$$A = d' + 12\,(n-1)$$

Poisson à x annulus et marge large

$$A = d' + 12\,n$$

La notion de marge étroite ou large n'offre pas d'ambiguïté pour les individus à 1 annulus, étant donné la vitesse élevée de croissance. Pour les individus plus âgés, on peut utiliser le paramètre M (%) mais le ralentissement et la variabilité de la croissance ne permettent pas toujours une solution. Si M est inférieur à 20 %, on estimera que la marge est étroite; si M est supérieur à 50 %, la marge sera considérée comme large. Il est prudent de laisser de côté les individus à marge intermédiaire.

DISCUSSION

Choix d'une pièce calcifiée pour l'estimation de l'âge

La comparaison de plusieurs pièces calcifiées est souvent nécessaire avant d'entreprendre les estimations de l'âge (Meunier, 1988). Pour faire un choix entre diverses préparations de pièces calcifiées, interprétées plusieurs fois par un ou deux lecteurs, l'utilisation des valeurs statistiques de comparaisons reste toujours délicate. Kimura et Lyons (1991) pensent que le coefficient de variation est la valeur la plus utile, alors que le pourcentage de concordance absolue n'est pas un très bon paramètre de comparaison. Néanmoins, les valeurs seuil à admettre sont difficiles à établir. Prince *et al.* (1985) citent un seuil de 10 % pour EMR et pour un niveau de précision acceptable; Laine *et al.* (1991) estiment qu'au-dessus de 5 % et de 0,05, les valeurs respectives de EMR et CV ne sont pas bonnes, mais ce résultat dépend aussi de l'importance de l'échantillon envisagé. Finalement, la seule observation des paramètres statistiques de lecture pour plusieurs pièces ne permet pas toujours de conclure, mais laisse plusieurs choix possibles selon le coût pratique et financier des diverses opérations (prélèvement, préparations... etc) et en fonction de l'utilisation des résultats et de la précision souhaitée. Pour notre étude, l'écaille, en plus de ses bonnes valeurs de comparaisons, est un choix très pratique. Laine *et al.* (1991) rappellent les avantages liés à l'utilisation de l'écaille pour estimer l'âge des poissons et choisissent donc cette pièce squelettique.

Le problème de la macrocentrie des écailles

La présence d'écailles de remplacement ou « macrocentriques » a été signalée chez de très nombreuses espèces de poissons (Daget et Le Guen, 1975), mais l'importance quantitative du phénomène ne semble pas avoir été étudiée. Les pertes d'écailles chez les poissons, entraînant secondairement la macrocentrie, peuvent être divisées en quatre catégories : les pertes dues à un environnement comportant des aspérités dures, cas des milieux coralliens (Loubens, 1978); celles dues à un comportement particulier (creusement, combats...); celles dues à des maladies ou des parasites; ou encore à l'action de poissons lépidophages. Les milieux dulçaquicoles de la région de Trinidad ne présentent que des fonds mous; les individus malades ou parasités sont rares; le comportement de *P. nigricans* n'offre aucune particularité de cet ordre. L'hypothèse permettant le mieux d'expliquer cette desquamation importante est la présence dans ces milieux, en quantité notable, de poissons lépidophages du genre *Roeboides*, dont il existe trois espèces dans la région de Trinidad (Lauzanne *et al.*, 1991). Selon Sazima (1984), les poissons lépidophages attaquent des poissons aussi grands ou plus grands qu'eux, la limite supérieure étant probablement déterminée par la taille des écailles des proies et par l'habileté du prédateur. Les *Roeboides* de la région de Trinidad dépassent rarement 15 cm de longueur standard. D'autre part, les *P. nigricans* sont des poissons rapides couverts de grandes écailles. L'action prédatrice des *Roeboides*, d'abord intense sur les très jeunes

P. nigricans, s'atténuerait rapidement avec l'augmentation de la taille de la proie et disparaîtrait vers 200 mm.

Causalité de la formation des annulus

Les variations de la température de l'eau dans la région de Trinidad sont faibles. Seuls des fronts froids venant du sud-est de juin à septembre peuvent abaisser sensiblement la température de surface pendant quelques jours (Loubens *et al.*, à paraître). L'hydrologie est le facteur essentiel de modification des biotopes et des peuplements.

Les décrues, très variables dans leur chronologie et leur importance, provoquent l'isolement de nombreux plans d'eau à partir d'une hauteur d'eau d'environ

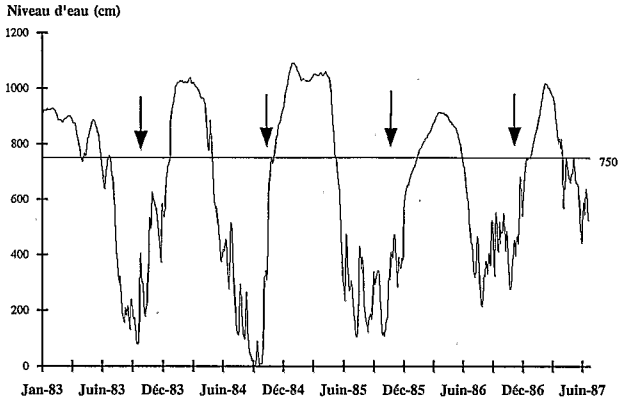

Figure 8. – Variation du niveau d'eau (cm) du Mamoré à Trinidad de 1983 à 1987 (moyennes journalières). Les flèches indiquent la position des échantillons présentant un pourcentage important d'individus à marge nulle ou très faible sur les écailles. Le niveau d'eau 750 cm indique la limite d'isolement de nombreux plans d'eau.

Water level variations of the Mamoré river in Trinidad from 1983 *to* 1987 (*daily averages, cm*). *Arrows show sample positions with an important percentage with no or very small margin on scales. The* 750 *cm level shows the isolation limit for many of the stretches of water.*

750 cm (*fig.* 8). Aux basses eaux, les superficies en eau se trouvent réduites dans une proportion considérable (de 10 à 1), très variable selon les années. Par exemple, le niveau moyen en août-septembre-octobre a été de 400 cm en 1986, contre seulement 114 en 1984 : cette différence est très importante pour des plans d'eau généralement peu profonds. Il s'en suit que, selon les années, un même plan d'eau va se trouver isolé à des dates et pour des durées très variables. Aux plus basses eaux, l'espace vital disponible aux poissons est réduit et les densités très fortes. Une partie d'un bras secondaire du Mamoré, d'une profondeur moyenne de 1 m, a été traitée à la roténone en septembre 1983 : la densité atteignait 10 000 poissons à l'hectare, pour un poids de 700 kg; 124 espèces étaient présentes, dont *P. nigricans* représentait 28 % du poids total (Loubens, *comm. pers.*). Un tel environnement se caractérise par une très forte compétition alimentaire, un comportement perturbé, pour les limivores comme *P. nigricans*, par l'abondance des compétiteurs, ou simplement par la densité des poissons présents, en particulier les nombreux Locariidae et les Potamotrigonidae vivants sur le fond. Il faut aussi, dans un milieu restreint, éviter les attaques des prédateurs tels que les *Serrasalmus* sp. et les grands Pimelodidae. Dans le Mamoré lui-même et à cette époque de l'année, les densités sont également très fortes si l'on se réfère aux rendements énormes obtenus aux basses eaux avec des filets maillants (Lauzanne *et al.*, 1990).

Il semble donc possible d'expliquer les arrêts de croissance qu'impliquent les discordances observées sur les écailles de *P. nigricans* par les difficiles conditions de vie que doivent supporter les poissons au moment des plus basses eaux (*fig.* 8), puisque la période d'apparition des annulus correspond chaque année avec la fin des basses eaux. Les crues provoquent une brusque mais courte augmentation de l'espace vital et peuvent être à l'origine des marques multiples observées. D'autre part, une partie des *P. nigricans* pourrait ne pas connaître des conditions aussi défavorables, par exemple ceux habitant les plus grands lacs de méandre; leurs écailles ne porteraient certaines années que des marques faibles ou même aucune marque discernable. Enfin les variations du régime hydrologique et la diversité des plans d'eau aux caractéristiques changeantes d'une année à l'autre, permettent de comprendre l'étalement sur tout un quadrimestre, à l'échelle pluriannuelle, de la période de formation des annulus. Tout cela complique l'étude de la dynamique des populations et spécialement au niveau de la représentativité de l'échantillon.

Comparaison avec les travaux antérieurs

En Amazonie centrale, selon des travaux préliminaires, le marquage naturel des écailles de *P. nigricans* est complexe, variant selon les individus d'une absence totale de marque à des marques bien visibles (de Mérona, *comm. pers.*). Werder et Soares (1984) ont appliqué à des *P. nigricans* de 4 cm des résultats mis au point sur de très jeunes *Brycon cf. melanopterus* conservés en aquarium. Selon ces auteurs, il se formerait un circulus tous les deux jours, ce qui permet d'estimer à la fois l'âge et la date de naissance. Il faudrait cependant démontrer qu'il en est de même pour les jeunes *P. nigricans*. D'autre part, le rythme de formation des circulus peut être différent chez les adultes. En effet, Szedlmayer *et al.* (1991) ont montré par des expériences de marquage vital qu'il se forme quotidiennement un circulus sur les écailles de *Cynoscion regalis*, mais uniquement pour une faible gamme de taille d'individus très jeunes; les individus plus âgés ayant des dépôts à rythme plus lent.

Deux espèces voisines de *P. nigricans* systématiquement et biologiquement ont été étudiées par différents

auteurs : *P. lineatus* (=*platensis*) du rio Pilcomayo (Bolivie, bassin du Paranà) par Bayley (1973) et par Payne et Harvey (1989); *P. lineatus* du Paranà moyen par Cordiviola (1971); *P. scrofa* du rio Mogi Guassu (Brésil, bassin du Paranà) par Godoy (1959). Ces auteurs ont décrit des marques sur les écailles du même type (discordance des circulus) de celui observé sur *P. nigricans*. L'âge a été évalué en faisant l'hypothèse, validée indirectement dans le cas de *P. lineatus* du rio Pilcomayo, du dépôt d'une marque annuelle lors des basses eaux. Cette hypothèse est très vraisemblable car, dans ces régions situées plus au sud, à l'influence des basses eaux s'ajoute celle d'un hiver déjà bien marqué, et aussi, pour les *P. lineatus* du rio Pilcomayo, celle de la migration de reproduction vers les Andes. Une validation directe devrait être tentée au moins une fois, pour établir définitivement la périodicité des annulus. Dans l'état actuel des connaissances, cette périodicité et le principal facteur en cause, la réduction de l'espace vital aux basses eaux, paraissent être les mêmes que pour *P. nigricans*.

CONCLUSION

Il est proposé ici de commencer les opérations d'estimation de l'âge pour une espèce encore inconnue par des préparations et des examens détaillés de plusieurs types de pièces squelettiques, avant le début de l'échantillonnage. Ceci évite soit la récolte d'un/type seul de pièce, selon un choix fondé sur des raisons de commodité ou autres qui s'avèrerait insuffisant par la suite; soit la collecte simultanée de plusieurs types de pièces — cas de *P. nigricans* du Béni qui augmenterait le travail de prélèvement et d'interprétation. Le premier terme de l'alternative présente le risque de se trouver au moment de la lecture, devant des problèmes insurmontables : c'est ainsi que chez certains Lutjanidae et Lethrinidae du lagon néo-calédonien, les premiers annulus passent souvent inaperçus sur les écailles (Loubens, 1978); chez cette dernière famille, les rayons épineux de la nageoire dorsale surestiment souvent l'âge (Meunier *et al.*, 1979). Le deuxième cas augmente considérablement le travail de terrain et entraîne concrètement une réduction du nombre de poissons traités; or, une bonne validation, par observation de la séquence d'apparition des structures de croissance, demande la disposition d'échantillons importants et bien répartis tout au long de l'année. Le choix préliminaire de la meilleure pièce par lectures comparées a cependant ses limites, car les tests de comparaison peuvent laisser plusieurs possibilités équivalentes — c'est encore le cas de *P. nigricans* — et une lecture correcte demande un certain entraînement. Après le premier tri fourni par les tests, le choix final dépendra de la facilité des prélèvements de terrain, de l'importance des travaux de laboratoire nécessaires à la préparation des pièces calcifiées et de la précision souhaitée.

Remerciement

Nous tenons à remercier F. Meunier (Laboratoire d'Anatomie Comparée, Univ. Paris 7) pour son aide dans la préparation et l'interprétation de certaines pièces squelettiques.

RÉFÉRENCES

Adams L. A., 1940. Some characteristic otoliths of American Ostariophysi. *J. Morph.*, **66**, 497-527.

Baglinière J. L., H. Le Louarn, 1987. Caractéristiques scalimétriques des principales espèces de poissons d'eau douce de France. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, **306**, 1-39.

Bayley P. B., 1973. Studies on the migratory characin, *Prochilodus platensis* Holmberg 1889, (Pisces, Characoidei) in the river Pilcomayo, South America. *J. Fish Biol.*, **5**, 25-40.

Beamish R. J., D. A. Fournier, 1981. A method for comparing the precision of a set of age determination. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **38**, 982-983.

Beamish R. J., G. A. McFarlane, 1983. The forgotten requirement for age validation in fisheries biology. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **112**, 735-743.

Beamish R. J. G. A. McFarlane, 1987. Current trends in age determination methodology. *In*: The age and growth of fish, R. C. Summerfelt, G. E. Hall éd., The Iowa State Univ. Press, Ames, Iowa, 15-42.

Carvalho J. L. de, B. de Mérona, 1986. Estudos sobre dois peixes migratorios do baixo Tocantins, antes do fechamento de barragem de Tucurui. *Amazoniana*, **9**, 595-607.

Chang W. Y. B., 1982. A statistical method for evaluating the reproductibility of age determination. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **39**, 1208-1210.

Cordiviola E., 1971. Crecimiento de peces del Parana medio, I: "Sabalo" (*Prochilodus platensis* Holmberg) (Pisces, Tetragonopteridae). *Physis*, **30**, 483-504.

Daget J., J.-C. Le Guen, 1975. Les critères d'âge chez les poissons. *In:* Problèmes d'écologie : la démographie des populations de Vertébrés, M. Lamotte, F. Bourlière éd., Masson, 253-289.

Francis R. I. C.C., 1990, Back-calculation of fish length: a critical review. *J. Fish Biol.*, **36**, 883-902.

Godoy M. Pereira de, 1959. Age, growth, sexual maturity, behavior, migration, tagging and transplantation of the

Curimbatá (*Prochilodus scrofa* Steindachner, 1881) of the Mogi Guassu river, Sao Paulo State, Brasil. *An. Acad. Brasil Cienc.*, **31**, 447-477.

Kimura D. K., J. J. Lyons, 1991. Between-reader bias and variability in the age-determination process. *Fish. Bull.*, **89**, 53-60.

Laine A. O., W. T. Momot, P. A. Ryan, 1991. Accuracy of using scales and cleithra for aging northern pike from an oligotrophic Ontario lake. *N. Am. J. Fish. Manage.*, **11**, 220-225.

Lauzanne L., G. Loubens, 1985. Peces del rio Mamoré. *Trav. doc. ORSTOM*, **192**, 116 p.

Lauzanne L., G. Loubens, B. Le Guennec, 1990. Pesca y biología pesquera en el Mamore 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.

Loubens G., 1978. Biologie de quelques espèces de poissons du lagon néo-calédonien. I. Détermination de l'âge (otolithométrie). *Cah. ORSTOM, Sér. Océanog.*, **16**, 263-283.

Loubens G., J. L. Aquim, 1986. Sexualidad y reproducción de los principales peces de la cuenca del rio Mamoré, Beni, Bolivia. *ORSTOM-CORDEBENI-UTB*, Informe, **5**, 45 p.

Loubens G., L. Lauzanne, B. Le Guennec, 1992. Les milieux aquatiques de la région de Trinidad (Béni, Amazonie bolivienne). *Rev. Hydrobiol. Trop.* (sous presse).

Meunier F. J., 1984. Étude de la minéralisation de l'os chez les Téléostéens à l'aide de la microradiographie quantitative, résultats préliminaires. *Cybium*, **8**, 43-49.

Meunier F. J., 1988. Détermination de l'âge individuel chez les Ostéichthyens à l'aide de la squelettochronologie : historique et méthodologie. *Acta Oecologica, Oecol. Gener.*, **9**, 299-329.

Meunier F. J., M. Pascal, G. Loubens, 1979. Comparaison de méthodes squelettochronologiques et considérations fonctionnelles sur le tissu osseux acellulaire d'un Osteichthyen du lagon néo-calédonien, *Lethrinus nebulosus* (Forskal, 1775). *Aquaculture*, **17**, 137-157.

Mugiya Y., S. Hirabayashi, T. Ohsawa, 1985. Microradiography of otoliths and vertebral centra in the flatfish *Limanda herzensteini:* hypermineralization in the hyaline zone. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, **51**, 219-225.

Panfili J., G. Loubens, 1991. Mise en évidence des structures de croissance pour l'estimation de l'âge individuel des poissons. Exemple de *Prochilodus nigricans* (Prochilodidae, Characiforme). Actes Coll. « Tissus durs et âge individuel des Vertébrés », Bondy 1991, France, sous presse.

Pannella G., 1971. Fish otoliths: daily growth layers and periodical patterns. *Science*, **173**, 1124-1127.

Payne A. I., M. J. Harvey, 1989, An assessment of the *Prochilodus platensis* Holmberg population in the Pilcomayo river fishery, Bolivia, using scale-based and computer-assisted methods. *Aquacult. Fish. Manage.*, **20**, 233-248.

Prince E. D., D. W. Lee, J. C. Javech, 1985. Internal zonations in sections of vertebrae from Atlantic bluefin tuna, *Thunnus thynnus*, and their potential use in age determination. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **42**, 938-946.

Sazima T., 1984. Scale-eating in characoids and other fishes. *In*: Evolutionary ecology of neotropical freshwater fishes, T. M. Zaret éd., W. Junk Publ., The Hague, 9-23.

Sire J.-Y., 1982. Régénération des écailles d'un Cichlidé, *Hemichromis bimaculatus* (Gill) (Téléostéen, Perciforme). I. Morphogenèse, structure et minéralisation. *Ann. Sc. Nat., Zool., Paris*, 13e *Sér.*, **4**, 153-169.

Szedlmayer S. T., Able K. W., Musick J. A., M. P. Weinstein, 1991. Are scale circuli deposited daily in juvenile weakfish, *Cynoscion regalis*? *Environ. Biol. Fish.*, **31**, 87-94.

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.