

STRATEGIE DE REPRODUCTION DE *MACROBRACHIUM*
AMAZONICUM EN AMAZONIE CENTRALE
(DECAPODA, CARIDEA, PALAEMONIDAE)

PAR

OLGA ODINETZ COLLART

Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), C.P. 478, 69.000 Manaus, Amazonia,
Brésil

ABSTRACT

The reproduction strategy of the Palaemonid shrimp, *Macrobrachium amazonicum*, has been studied on Carciro Island in a floodplain lake in Central Amazonia. Ovigerous females have been observed all year round. However, three periods of the hydrological cycle were significantly more favourable to gonad ripening: the middle of the rising and of the falling of the water level, as well as the low level. This suggests the direct effect of two factors: the current velocity and the phytoplankton production. At the population level, the maximum reproduction intensity has been observed during low water, and during rising water. This strategy increases the survival of planctonic larvae during the highest phytoplankton production period, and reduces the intraspecific competition, increasing the larval dispersal in the floodplain. In the lake, the percentage of ovigerous females was always higher regardless of size class of the adult prawns and of season, than in the channels or in the river, suggesting that the lacustrine environment is the more favourable to *M. amazonicum* reproduction.

In eastern Amazonia, *M. amazonicum* shows a typical reproduction pattern of littoral Palaemonids: mass spawning occurs during the falling water, increasing the larval dispersion towards the estuary. The reproduction flexibility of *M. amazonicum* explains its success in colonizing a variety of environments in a wide geographical range in South America.

INTRODUCTION

Les crevettes Palaemonidae sont connues pour présenter une grande diversité de stratégies reproductives qui va de la métamorphose complète avec éclosion de milliers de larves zoé au développement direct d'un nombre réduit de juvéniles (Ihering, 1897; Sollaud, 1923; Gurney, 1942; Williamson, 1982; Magalhaes & Walker, 1988). La fécondité, la taille des œufs et des larves, ainsi que le nombre de stades larvaires varient en fonction des caractéristiques écologiques du milieu aquatique. Les espèces des eaux continentales ont généralement développé une stratégie reproductive caractérisée par un développement direct et un nombre réduit d'œufs de grande taille, en réponse adaptative à un milieu pauvre en nutriments et en phytoplancton, alors que celles des zones littorales présentent des métamorphoses complètes, avec des larves zoé planctoniques dont le développement dépend des eaux saumâtres des estuaires (Williamson, 1972; Shokita, 1973; Jalihal & Sankolli, 1975; Powell, 1979; Gamba, 1980; Magalhaes, 1985, 1988).

Rodriguez (1981) distingue trois groupes chez les Palaemonidae du Bassin Amazonien: les espèces côtières, atlantiques et pacifiques, sous influence marine, qui dépendent du milieu saumâtre pour compléter leur développement larvaire; et les espèces typiquement continentales. Magalhaes & Walker (1988) regroupent les espèces du genre *Macrobrachium* en trois ensembles selon le type de développement larvaire: espèces côtières à métamorphose complète, espèces à large distribution et métamorphose plus ou moins complète et espèces typiquement continentales à développement direct.

Macrobrachium amazonicum appartiendrait typiquement au deuxième groupe de la dernière classification. Cette espèce est caractérisée par une distribution géographique très vaste qui recouvre les bassins de l'Orénoque, de l'Amazonie et du Paraguay (Holthuis, 1952). Les populations de la côte atlantique (Etat du Pernambuco) dépendent du milieu saumâtre pour leur développement larvaire (Guest, 1979; Bareto & Soares, 1982; Vega, 1984), alors que les populations d'Amazonie Centrale et Orientale complètent tout leur cycle en eau douce (Gamba, 1984; Magalhaes, 1985). L'étude du développement larvaire en laboratoire indique une métamorphose complète avec éclosion, après 15 à 17 jours d'incubation, d'un nombre élevé de larves zoé planctoniques qui vont passer en 21 à 33 jours par 10 à 11 stades larvaires avant d'atteindre le stade juvénile (Guest, 1979; Barreto & Soares, 1982; Gamba, 1984; Vega, 1984; Magalhaes, 1985).

L'étude de la stratégie de reproduction d'une espèce doit intégrer deux échelles d'observation: au niveau de l'individu, l'intensité de la ponte, ou fécondité, dépend de la taille de la femelle et des conditions du milieu plus ou moins favorables à la maturation des gonades; au niveau de la population, elle dépend du nombre total et de la taille des femelles ayant atteint la maturité sexuelle (Le Reste, 1978; Garcia, 1978; Lhomme & Garcia, 1984).

La reproduction des organismes aquatiques d'eau douce, principalement des poissons et des crustacés, apparaît comme un phénomène fortement saisonnier, lié à deux facteurs principaux qui sont la température et le courant (Welcomme, 1985). Dans les régions tropicales, les conditions thermiques avoisinent l'isothermie tout le long de l'année et le régime hydrologique représente le principal facteur affectant les cycles biologiques, et plus particulièrement les comportements reproductifs. La reproduction pendant la crue, stratégie favorisant la dispersion larvaire, est considérée comme une réponse adaptative aux variations des conditions hydrologiques des fleuves tropicaux. Ce comportement, largement répandu chez les poissons (Welcomme, 1985), est observé également en Amazonie Centrale chez les crevettes Palaemonidae des cours d'eau de terre ferme (Walker & Ferreira, 1985).

La fécondité de *Macrobrachium amazonicum*, les périodes favorables à la maturation des gonades, l'intensité de la reproduction au niveau de la population, ainsi que la dynamique des larves dans le milieu naturel, ont été analysées pendant tout un cycle hydrologique dans un lac de varzea en Amazonie Centrale,

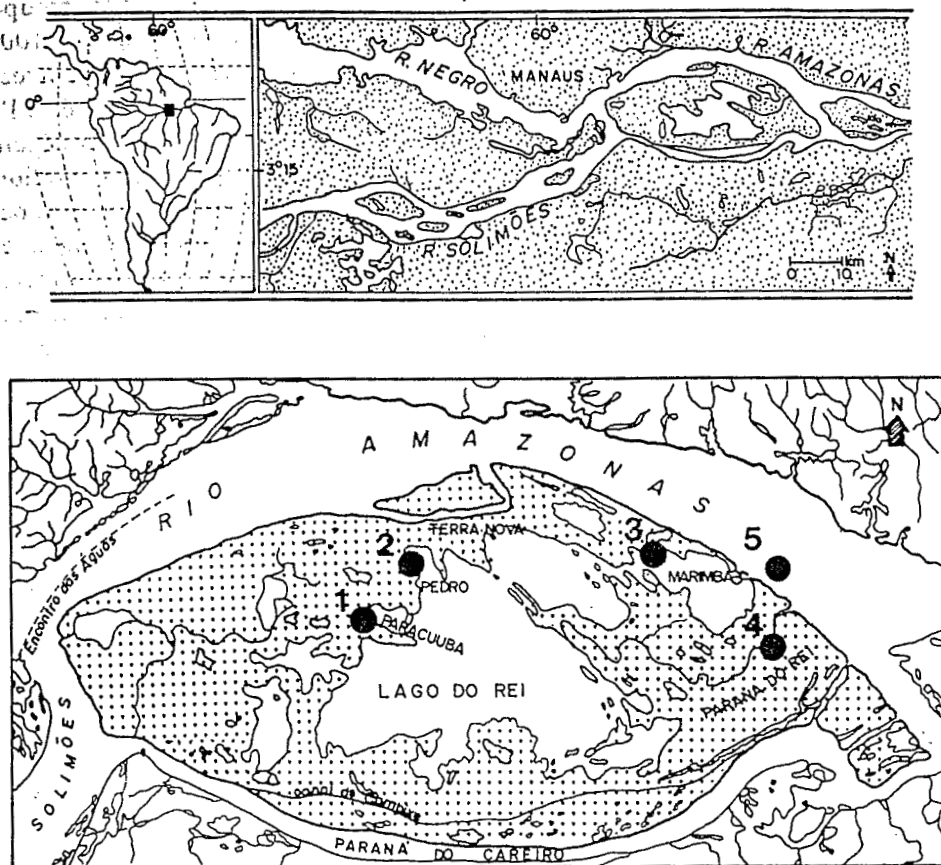


Fig. 1. Localisation géographique de l'île de Careiro et des stations d'échantillonnages.

sur l'île de Careiro. La valeur adaptative de cette stratégie de reproduction est discutée en liaison avec les variations des paramètres physico-chimiques et biologiques du milieu aquatique.

DESCRIPTION DE LA ZONE D'ETUDE

L'île de Careiro, 41 km de long sur 17 km de large dans ses dimensions maximales, est la première île alluvionnaire de varzea située après la confluence du Solimoens avec le Rio Negro, à une dizaine de kilomètres de Manaus (fig. 1). Elle est caractérisée par une température moyenne annuelle de l'air de 26°C , une humidité relative de 80 % et des précipitations annuelles d'environ 2 000 mm, les valeurs mensuelles maximales de ces dernières étant observées en février-mars et les valeurs minimales en juillet-août.

Le Lago do Rei, où s'est déroulée l'étude, occupe la partie centrale de l'île de Careiro, et présente une superficie d'environ 100 km² pendant la crue, formant alors un réseau hydrologique complexe avec les nombreux petits lacs adjacents. Le lago do Rei est relié toute l'année à l'Amazone par un exutoire unique, le Parana do Rei. Le niveau de l'eau dépend essentiellement de celui du Solimoens, qui varie en fonction des précipitations affectant la partie haute du bassin amazonien. Pendant les basses eaux, en octobre-novembre, le lac est partiellement asséché et la profondeur moyenne avoisine 1 m. Les eaux montent jusqu'à mi-juin pour y atteindre une hauteur maximale de 10 à 12 m pendant la crue, qui s'étend jusqu'à la mi-août en moyenne.

D'après Odinetz Collart & Moreira (1987), les eaux du lac présentent les caractéristiques physico-chimiques suivantes:

- une isothermie importante tout le long de l'année avec une moyenne annuelle en surface de $28^{\circ} \pm 2^{\circ}\text{C}$ en milieu ouvert et $29^{\circ}3 \pm 1^{\circ}\text{C}$ dans les habitats marginaux;

- une forte variation saisonnière de la teneur en oxygène dissous dans les eaux de surface, avec des valeurs supérieures à la saturation (9-11 mg/l) en janvier-février, de même que pendant la décrue en septembre-octobre, et des valeurs minimales (2-3 mg/l) en mars-avril, lors de l'entrée de l'eau du Solimoens dans le lac de varzea;

- une variation saisonnière de la conductivité avec des valeurs minimales (46 μS) pendant l'étiage et maximales (72 μS) pendant la crue;

- une variation saisonnière du pH avec des valeurs minimales (5.2) pendant les hautes eaux, et maximales (7.1) pendant la crue.

METHODOLOGIE

L'étude de la reproduction de *Macrobrachium amazonicum* a été réalisée sur la base de collectes bimensuelles effectuées d'avril 1986 à septembre 1987. Les crevettes adultes ont été capturées avec des casiers traditionnels, décrits dans une précédente étude (Odinetz Collart, 1987). Les échantillonnages ont été effectués:

- dans le lac de Paracuuba (St. 1) et le lac Pedro (St. 2), à l'extrémité du Lago do Rei; et dans le lac de Marimba (St. 3) plus près de la sortie. Dans chacune de ces trois stations, les crevettes ont été prélevées dans deux habitats marginaux typiques de la varzea: au bord du tapis flottant des macrophytes aquatiques et dans la forêt inondée de varzea (appelée igapó dans le texte);

- dans le Parana do Rei (St. 4) à 100 m de la confluence avec l'Amazone, et dans le fleuve Amazone (St. 5) lui-même, à quelques 50 m en amont de l'embouchure du Parana do Rei.

Cinq casiers, considérés comme des sous-échantillons, ont été déposés dans chaque station, à une distance de 10-30 m. Les détails de la méthode de capture ont été présentés dans une étude du potentiel aquacole de *M. amazonicum*

(Odinetz Collart & Moreira, sous presse). Pour chaque crevette, ont été déterminés le sexe et la longueur céphalothoracique (Lc, en mm), mesurée au millimètre le plus près, de la cavité orbitale au bord postérieur de la carapace.

Les larves de *M. amazonicum* ont été capturées avec un filet à zooplancton de 425 μ m de maille, par des traits horizontaux effectués en surface et à 2 m de profondeur. Les échantillonnages ont été réalisés tous les mois, de février 1987 à juin 1988, le soir entre 21 h et 23 h, dans le Lago do Pedro (St. 2), dans les deux habitats marginaux typiques: la forêt inondée et le bord du tapis des macrophytes aquatiques. La dynamique des larves ayant fait l'objet d'une étude séparée (Moreira & Odinetz Collart, sous presse), dans ce travail, les échantillons des deux profondeurs ont été regroupés, et les différents stades larvaires n'ont pas été discriminés.

RESULTATS

Fécondité

En milieu lacustre (St. 1-3), la plus petite femelle ovigère collectée mesure 7 mm Lc et la plus grande, 18 mm Lc. Les crevettes récoltées à l'extérieur du lac (St. 4, 5) présentent des tailles supérieures: la plus petite femelle ovigère mesure 10 mm Lc et la plus grande 21 mm Lc. La courbe de fécondité a été établie à partir de l'analyse d'un échantillon de 32 femelles ovigères provenant du Lago do Rei (7 mm < Lc < 18 mm). Le nombre d'œufs dénombrés varie entre 150 (femelle de 7 mm Lc) et 2165 (18 mm Lc). La relation entre la longueur céphalothoracique et le nombre d'œufs est significative sous la forme suivante ($r = 0.93$; $p < 0.01$) (fig. 2): $\text{Log Fécondité (n œufs)} = 2.922 \text{ Log Lc mm} - 0.9341$.

Taille à la première maturation

La taille théorique à la première maturation a été déterminée en considérant uniquement les femelles ovigères sans tenir compte de l'aspect des ovaires ni du diamètre des ovocytes, ce qui conduit à une sous-estimation de la proportion des femelles mûres dans la population. Un pourcentage élevé de femelles ovigères ayant été observé toute l'année, tous les échantillons récoltés au cours de la période d'étude dans les cinq stations (St. 1-5), ont été regroupés pour calculer le pourcentage de femelles ovigères en fonction de la classe de taille (fig. 3). L'influence moyenne du milieu au cours de l'année est donc intégrée et cette intégration est supposée bonne pour toutes les classes de taille. Le pourcentage de femelles ovigères augmente rapidement de 7 à 13 mm Lc. Au-delà, il présente des fluctuations irrégulières, suggérant un mélange de populations non homogènes. La droite de regression ajustant la relation présente la forme linéaire suivante: % femelles ov. = $3.013 \text{ Lc mm} - 6.87$ ($r = 0.634$; $0.01 < P < 0.05$).

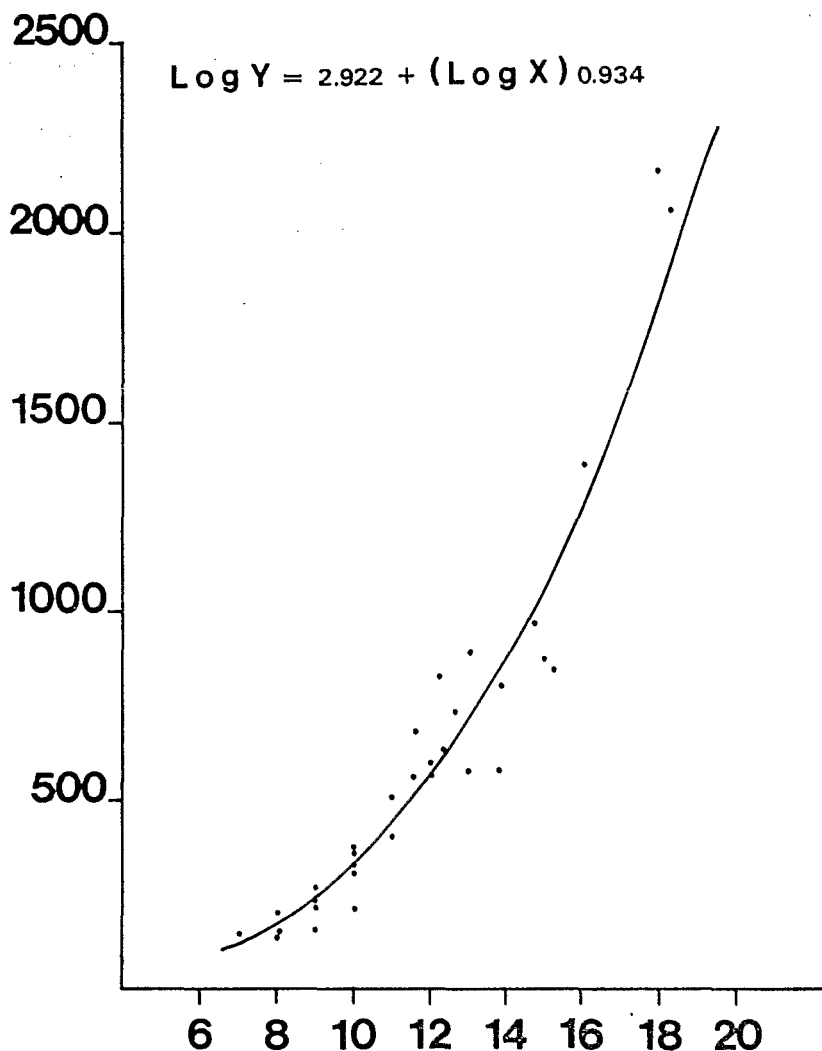


Fig. 2. Courbe de fécondité de *Macrobrachium amazonicum*: nombre d'œufs en fonction de la taille des femelles ovigères.

* L'estimation de la taille théorique à la première ponte est donnée par l'abscisse à l'origine de la droite de régression, soit $L_c = 2.28$ mm. L'incohérence de cette valeur avec la taille à première ponte observée dans les échantillons confirme l'inadéquation du modèle, basé sur l'hypothèse d'une influence moyenne du milieu identique sur toutes les classes de taille de l'échantillon global.

Aussi, dans un deuxième temps, les deux milieux, lacustre et fluvial, ont été étudiés séparément. Seuls les échantillons provenant du Lago do Rei (St. 1-3;

bord des macrophytes et igapo) ont été considérés pour le tracé de la courbe B. Le pourcentage de femelles ovigères augmente rapidement à partir de 8 mm Lc. Au-delà de 16 mm Lc, les effectifs sont trop faibles pour donner une signification à la valeur du pourcentage. L'abscisse à l'origine de la droite de régression: %femelles ov. = $10.09 \text{ Lc (mm)} - 59.96$ ($r = 0.93$; $N = 10$; $P < 0.01$), ajustant la relation est $\text{Lc} = 5.9 \text{ mm}$. Sur la troisième courbe (3C), portant sur les échantillons extérieurs au lac (St. 4-6), le pourcentage de femelles ovigères augmente régulièrement de 10 à 17 mm Lc, puis semble se stabiliser au-delà de 18 mm. L'abscisse à l'origine de la droite de régression: %femelles ov. = $6.06 \text{ Lc (mm)} - 57.27$ ($r = 0.95$; $N = 12$; $P < 0.01$), ajustant la relation est $\text{Lc} = 9.4 \text{ mm}$.

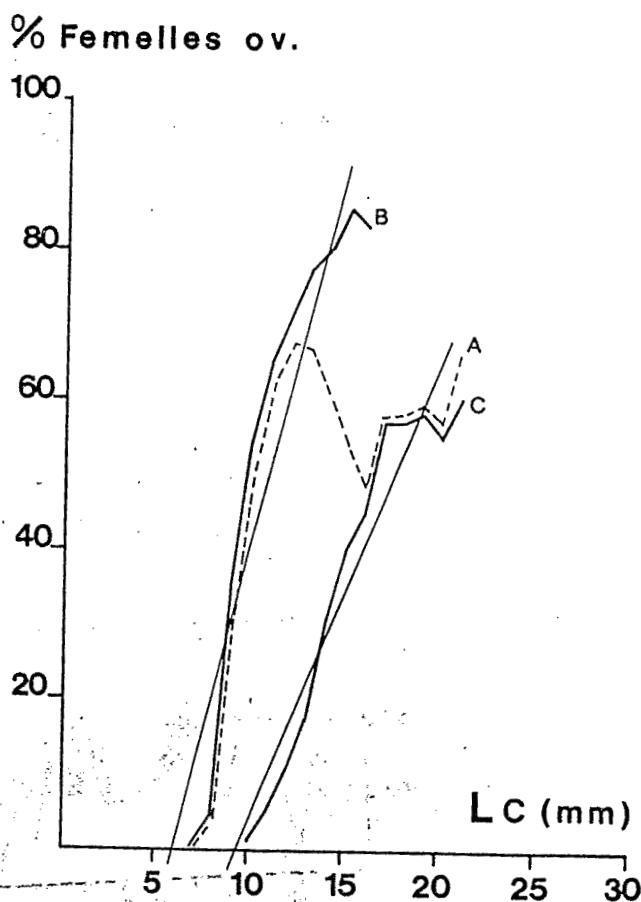
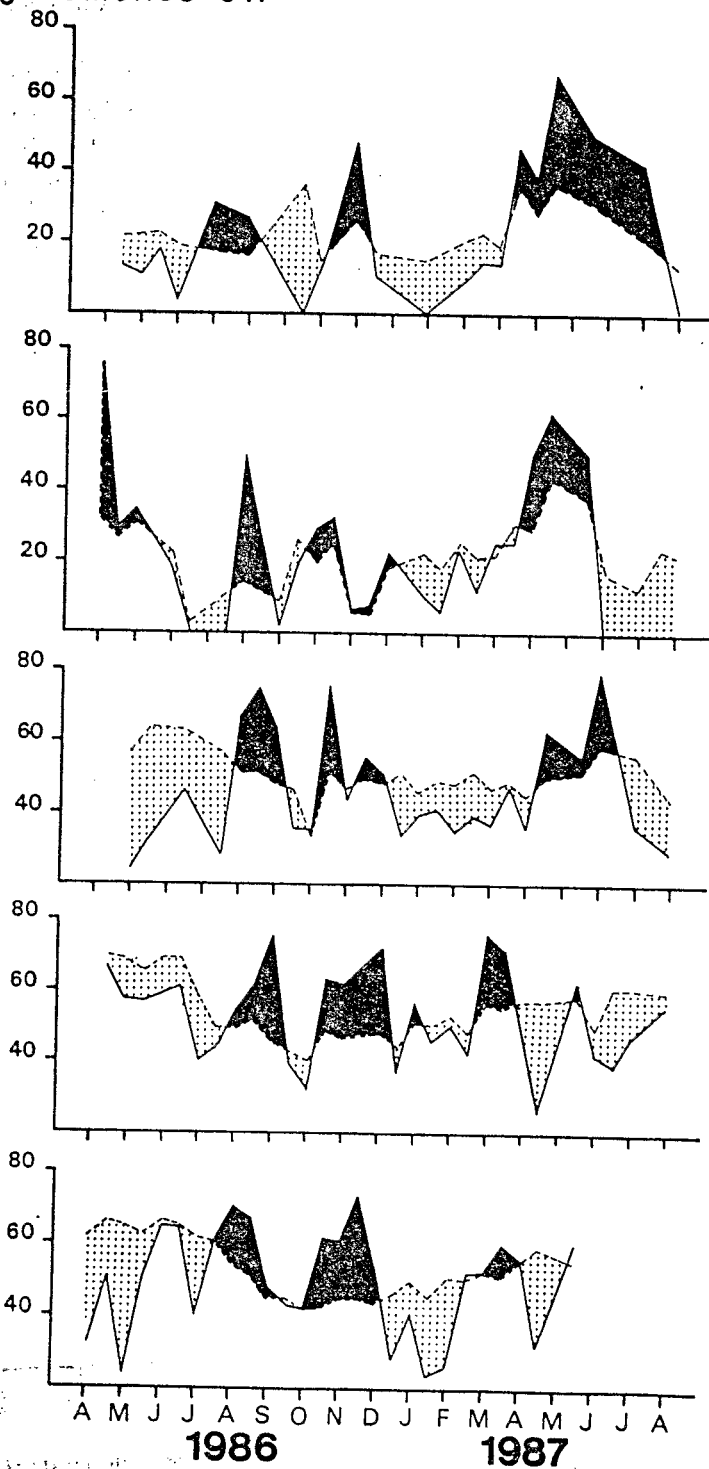


Fig. 3. Evolution du pourcentage de femelles ovigères de *M. amazonicum* en fonction de la taille, considérant: (A) les échantillons de toutes les stations (St. 1-5); (B) les échantillons du Lago do Rei (St. 1-3) et (C) les échantillons du milieu fluvial (St. 4-5).

% Femelles ov.



La comparaison des deux courbes B et C montre que le pourcentage de femelles ovigères dans la population lacustre est supérieur à celui observé en milieu fluvial, quelle que soit la taille considérée. Les tailles théoriques à la première ponte sont voisines des valeurs observées dans les deux milieux. La taille théorique de la reproduction massive, pour laquelle 50% des femelles de la population sont ovigères, est de 10.89 mm Lc dans le Lago do Rei et 17.70 mm Lc dans le fleuve.

Période de maturation des gonades

A l'échelle annuelle, la reproduction de *M. amazonicum* apparaît comme un phénomène continu. Dans le lac, le pourcentage moyen de femelles ovigères, considérant toute la période d'étude, est de l'ordre de 50%, aussi bien au bord du tapis de macrophytes que dans la forêt inondée. Il est significativement plus faible dans le Parana do Rei (16%) et dans le rio Amazonas (17%).

Néanmoins les fluctuations saisonnières du pourcentage de femelles ovigères, dans toutes les stations d'échantillonnage, suggèrent l'existence de périodes pendant lesquelles les conditions du milieu sont plus favorables à la maturation des gonades. Pour vérifier cette hypothèse, le pourcentage théorique de femelles ovigères a été établi pour chaque échantillon, à partir des deux dernières relations linéaires décrites ci-dessus, en se basant uniquement sur la taille moyenne des femelles dans chaque échantillon. Cette courbe théorique, représente donc une valeur moyenne, correspondant à une influence du milieu identique tout le long de l'année. Les deux courbes, variations saisonnières du pourcentage de femelles ovigères observé, et théorique, ont été représentées sur le même graphique (fig. 4): pour chaque localité du Lago do Rei d'une part (St. 1-3), en regroupant les échantillons provenant du bord des macrophytes avec ceux de l'igapo, et d'autre part pour les localités extérieures du lac (St. 4, 5).

La comparaison des deux courbes montre une similitude entre les populations du fond du lac (St. 1, 2). Trois périodes d'anomalie positive, pendant laquelle la reproduction observée est supérieure à la valeur théorique, peuvent être clairement identifiées: (1) au début de la décrue, en août-septembre; (2) pendant les basses eaux, en novembre-décembre; (3) au milieu de la crue, de mars à avril.

Ces trois pics de reproduction sont observés chez les crevettes du lac de Marimba et des stations extérieures au lac, avec néanmoins un déphasage de la troisième période qui commence un mois plus tard.

Fig. 4: Variations saisonnières du pourcentage de femelles mûres observées (—) et de celui qu'il devrait y avoir en se basant uniquement sur la taille moyenne des femelles adultes (- - -).
Du bas en haut, Sta. 1 à 5.

Intensité de ponte ou fécondité de la population

Au niveau de la population, l'intensité de la ponte dépend non seulement du pourcentage de femelles ovigères, mais de la distribution de leurs tailles et de l'abondance réelle du stock (Le Reste, 1977; Garcia, 1978; Lhomme & Garcia, 1984). Dans les trois stations du lac, la taille moyenne des femelles (échantillons de l'igapo et des macrophytes regroupés) montre un modèle de variations saisonnières avec des valeurs supérieures à la moyenne d'avril à août et des valeurs inférieures à la moyenne le reste de l'année, le minimum étant observé en octobre et le maximum en avril-mai (fig. 5, courbe A). Les deux stations extérieures présentent un modèle identique sur lequel se superpose en septembre-octobre des individus de grande taille ($L_c = 13.5$ mm dans le Parana et $L_c = 15$ mm dans l'Amazone), migrant du lac vers le cours principal du fleuve pendant la décrue.

Le sex-ratio montre une prédominance très forte des femelles aussi bien dans les populations lacustres que dans celles des stations extérieures au lac. Le pourcentage de femelles au sein de la population présente des variations saisonnières dans les trois stations du lac, aussi bien au bord des macrophytes que dans l'igapo, avec des valeurs maximales de septembre à mars — période de plus grande abondance de la population (Odinetz Collart & Moreira, sous presse). L'abondance relative des femelles, estimée par le rendement moyen d'un casier par nuit de pêche (n individus/casiers/nuit) présente donc un modèle de variations saisonnières très marqué, avec des valeurs supérieures à la moyenne d'octobre à avril, dans toutes les stations étudiées et des valeurs inférieures à la moyenne le restant de l'année (fig. 5, courbe B). Le pic d'abondance est toujours observé au début de la crue, de novembre à février, sauf à l'entrée du lac (St. 3) où il apparaît pendant les basses eaux, de septembre à novembre. Les abondances maximales sont observées au fond du lac (St. 1-2), et les captures minimales — dans le Parana et l'Amazone.

L'intensité de la ponte au niveau de la population à un moment donné correspond à la fécondité totale de l'ensemble des femelles ovigères. L'indice de fécondité, proposé par Le Reste (1977), a été calculé en utilisant les quatre paramètres suivants: (1) l'abondance relative des crevettes (n individus/casier/nuit); (2) le sex-ratio en pourcentage de femelles; (3) le pourcentage de femelles ovigères; (4) la fécondité individuelle moyenne (théorique) des femelles ovigères, fonction de leur structure en taille et de la relation de fécondité décrite dans la première équation (1).

L'indice de fécondité illustrant l'intensité de ponte présente l'évolution saisonnière suivante (fig. 5, courbe C): (1) dans les deux stations les plus internes du lac (St. 1, 2), la reproduction est intense pendant la crue, de décembre à avril, avec un maximum en décembre et un autre en mars; un pic secondaire est observé en juin pendant les hautes eaux; (2) dans la station proche de la sortie (St. 3), la reproduction présente une intensité maximale pendant

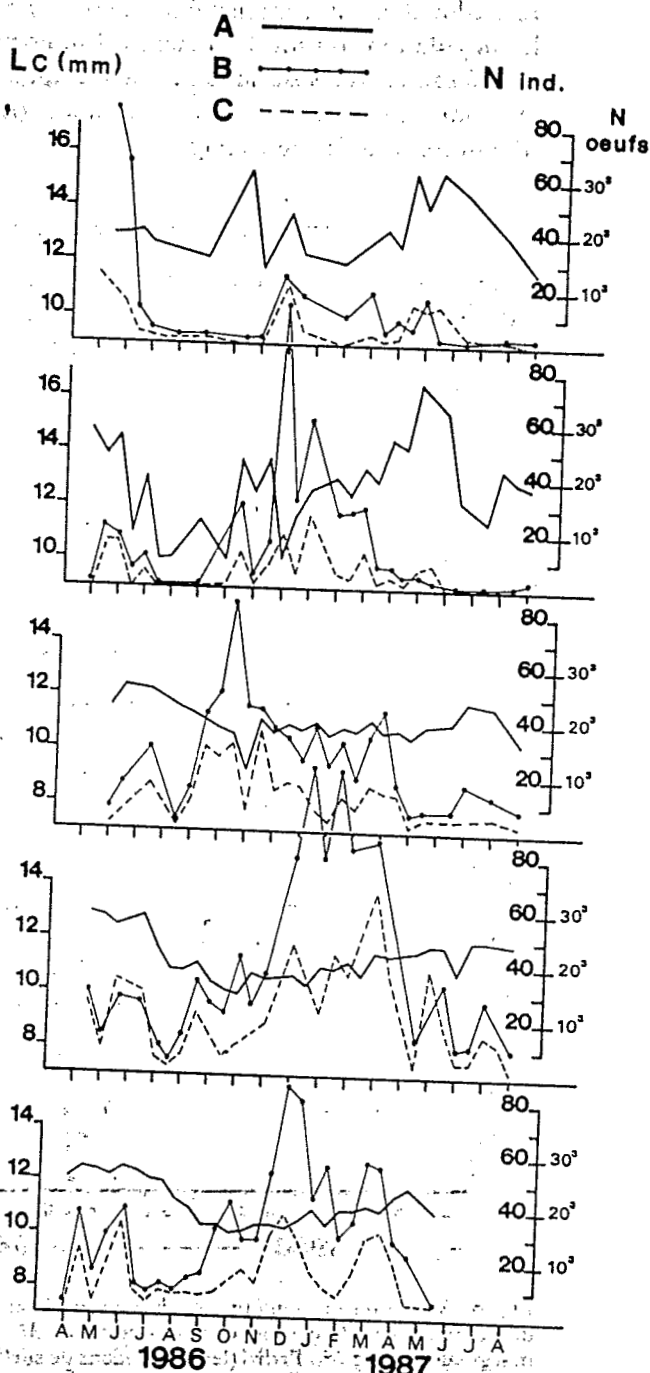


Fig. 5. Variations saisonnières de: (A) la taille moyenne des femelles; (B) l'abondance relative des femelles (N , individus/casiers/nuits) et (C) l'indice de fécondité illustrant l'intensité de ponte (n , œufs/casiers/nuits). Du bas en haut, Sta. 1 à 5

l'étiage; d'août à décembre; juin et mars, correspondent à deux pics secondaires. Globalement, l'intensité de la ponte y est inférieure à celles observées chez les populations du fond du lac; (3) l'importance de la reproduction est encore plus faible dans les stations extérieures au lac (St. 4, 5) où les valeurs maximales sont également observées en mars pendant la crue, et en novembre-décembre à la fin de l'étiage.

Variation saisonnière de l'abondance des larves

La courbe de variation saisonnière d'abondance des larves de *M. amazonicum* dans le Lago do Pedro a été établie en regroupant les échantillons de surface avec ceux prélevés à 2 m de profondeur, au bord du tapis des macrophytes d'une part, et d'autre part dans l'igapo, puis en calculant une valeur moyenne, supposée caractériser l'abondance des larves dans la zone marginale étudiée. Trois pics peuvent être clairement identifiés, correspondant à deux périodes différentes (fig. 6): (1) la fin de la crue, soit en avril-juin 87 et mars-avril 88; (2) la fin de la décrue, de mi-août à octobre.

Aucun échantillonnage n'a pu être réalisé en novembre-décembre 87, étant donné l'importance de l'étiage de cette année.

DISCUSSION

La question fondamentale concernant la régulation du cycle de reproduction porte sur le mécanisme de contrôle de la maturation des gonades, qui fait inter-

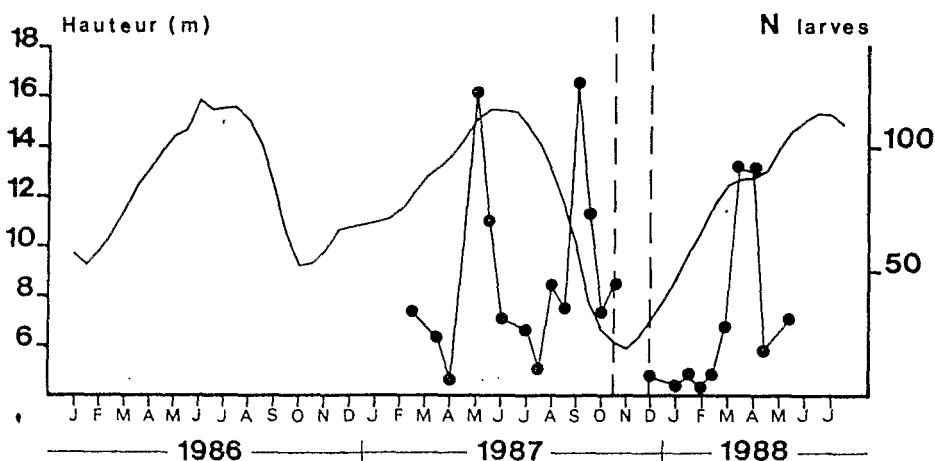


Fig. 6. Variation saisonnière: (A) du niveau d'eau (côte en m) dans le Paraná do Rei; et (B) de l'abondance relative moyenne des larves de *M. amazonicum* (n, larves/50 m³) dans la zone marginale du Lago do Pedro (les échantillons de surface et de 2 m de profondeur ont été regroupés pour chaque habitat, puis une valeur moyenne a été calculée entre le bord des macrophytes et la forêt inondée).

venir des facteurs physiologiques, internes aux individus, des facteurs externes liés à l'environnement de la population, et plus probablement une combinaison des deux.

La reproduction de la plupart des crevettes Palaemonidae apparaît comme un phénomène saisonnier aussi bien chez les espèces dites littorales, qu'elles soient américaines, comme *Macrobrachium acanthurus* (Wiegmann, 1836) (cf. Hedgpeth, 1949; Coelho, 1967; Melo Filho, 1971; Carvalho et al., 1979), *M. iheringi* (Ortmann, 1897) (cf. Favaretto, 1975), *M. carcinus* (L., 1758) (cf. Lewis et al., 1966), *M. holthuisi* Genofre & Lobao, 1978 (cf. Lobao et al., 1978), *M. borellii* (Nobili, 1896) et *M. potiuna* (Müller, 1880) (cf. Bond & Buckup, 1982), *M. ohione* (Smith, 1874) (cf. Truesdale & Mermilliod, 1979), *Palaemonetes pugio* Holthuis, 1949 (cf. Little, 1968), ou africaines, comme *Macrobrachium vollenhovenii* (Herklots, 1857) (cf. Ville, 1972; Marioghae, 1982), *M. macrobrachion* (Herklots, 1851) (cf. Marioghae, 1982), *M. felicinum* Holthuis, 1951 (Inyang, 1984), que chez les espèces dites continentales comme *Palaemonetes amazoniensis* Tiefenbacher, 1978, *Macrobrachium nattereri* (Heller, 1862), *M. inpa* Kensley & Walker, 1982 ou *Euryrhynchus* spp. (Walker & Ferreira, 1985).

Chez les Palaemonidae littoraux, la saison de reproduction s'étend généralement sur une période de 4 à 5 mois, avec un pic bien prononcé de un à deux mois, une même femelle pouvant produire plusieurs pontes successives (Truesdale & Mermilliod, 1979; Marioghae, 1982; Inyang, 1984; Donatti, 1986). Cette période de reproduction correspond généralement à l'abondance maximale de la population dans laquelle les femelles prédominent (Coelho, 1967; Melo Filho, 1971; Ville, 1972; Carvalho et al., 1979; Odinetz Collart, 1987).

La maturation des gonades peut être reliée à divers facteurs de l'environnement. Dans les zones dites tempérées, caractérisées par une grande amplitude des variations thermiques annuelles, la photopériode, ou la combinaison de celle-ci avec une augmentation de la température, apparaît déterminante pour la reproduction de *M. iheringi* (cf. Favaretto, 1975), *M. borellii*, *M. potiuna* (cf. Bond & Buckup, 1982), *M. olfersii* (Wiegmann, 1836), *M. heterochirus* (Wiegmann, 1836) (cf. Coelho, 1963). Ce modèle a été vérifié chez *Palaemonetes pugio* où des pontes hors saison ont été provoquées en laboratoire, en réponse à une augmentation de la température, combinée avec une modification de la photopériode (Little, 1968). Donatti (1986) propose la température comme facteur principal responsable de la maturation des gonades de *Palaemonetes argentinus* Nobili, 1901. Cependant, cette hypothèse est rejetée par Truesdale & Mermilliod (1979), qui n'observent pas de lien direct entre la température et la maturation des gonades de *M. ohione*, celle-ci ayant lieu au printemps avant les températures maximales. Le modèle inverse est décrit au Brésil chez *M. holthuisi*, qui se reproduit pendant une période de température et d'insolation minimales (Lobao et al., 1978).

Dans les zones tropicales, caractérisées par une isothermie importante, la maturation des gonades semble dépendre étroitement du cycle hydrologique:

la période de reproduction est observée pendant la saison des pluies chez *M. acanthurus* (cf. Melo Filho, 1971; Coelho, 1967; Carvalho et al., 1979), *M. felicinum* (cf. Inyang, 1984), *M. carcinus* (cf. Lewis et al., 1966), *M. vollenhovenii* (cf. Ville, 1972). Le stimulus de la maturation des gonades peut agir à travers différents facteurs physico-chimiques de l'eau comme la conductivité — le lessivage des sols par les pluies entraînant une surcharge de matière en suspension — ou le courant, la vitesse de celui-ci augmentant avec le débit. La relation entre le courant et la reproduction, tant au niveau des individus que de la population, a été mise en évidence chez *M. amazonicum* dans le rio Tocantins (Odinetz Collart, 1987): l'abondance maximale de femelles ovigères y est observée trois mois après les hautes eaux, au milieu de la décrue, quand le courant présente une vitesse maximale. Des pontes massives synchronisées avec la saison des pluies ou la décrue du fleuve, présentent une double valeur adaptative pour les Palaemonidae littoraux: au niveau de la dispersion larvaire dans les zones d'estuaires, et de la disponibilité en aliments pour les larves planctoniques — l'arrivée des nutriments favorisant la production de phytoplancton dans les zones aval.

En Amazonie Central, *M. amazonicum* est caractérisé par une reproduction continue, des femelles ovigères pouvant être observées toute l'année. Néanmoins, certaines périodes sont significativement plus favorables à la maturation des gonades: le milieu de la crue, en mars-avril, le milieu de la décrue, en août-septembre, et pendant l'étiage en novembre-décembre. Ces données sont confirmées par l'apparition massive de larves dans les habitats marginaux environ un mois après, à la fin de la crue ou de la décrue. Le Lago do Rei étant caractérisé par une profondeur moyenne, une isothermie importante et une photopériode identique tout le long de l'année, le cycle de reproduction va dépendre des variations des facteurs liés au régime hydrologique. Le milieu de la crue, et de la décrue, correspond à une vitesse maximale du courant, qui inonde la plaine alluviale ou se retire vers le lit principal du fleuve. Dans les fleuves tropicaux, la fin de l'étiage présente généralement des conditions favorables à une production maximale de phytoplancton (Welcomme, 1985). Ce phénomène est vérifié dans les lacs de varzea d'Amazonie Centrale (Schmidt, 1973). Deux facteurs semblent donc stimuler la maturation des gonades de *M. amazonicum*: la vitesse du courant et la production de phytoplancton. Par ailleurs, il apparaît nettement que le milieu lacustre soit plus favorable à la reproduction que le milieu fluvial pour les populations d'Amazonie Centrale, le pourcentage de femelles ovigères dans le lac de varzea étant toujours supérieur à celui observé dans le chenal ou dans le fleuve principal, quelle que soit la classe de taille considérée ou l'époque de l'année. Dans le lac de varzea, en revanche, les tapis de macrophytes aquatiques semblent offrir des conditions comparables à celles de la forêt inondée, les populations des deux habitats présentant le même pourcentage élevé de femelles ovigères et un sex ratio identique, à forte prédominance des femelles. Les plus fortes densités de crevettes

observées au bord des macrophytes (Odinetz Collart, sous presse) illustrent sans doute une plus grande disponibilité en aliments, liée elle-même à une plus grande complexité spatiale de l'habitat; néanmoins, ce phénomène n'intervient pas au niveau de la reproduction des individus, suggérant que la nourriture n'est pas un facteur limitant pour les communautés du lac de varzea.

Considérant l'ensemble de la population, la période d'intensité maximale de reproduction commence à la fin de l'étiage et se prolonge pendant la crue, la valeur maximale de l'indice de fécondité étant observée pendant les basses eaux. Pendant l'étiage, la survie des larves planctoniques est favorisée par une disponibilité maximale du phytoplancton, unique aliment des premiers stades larvaires (Magalhaes, 1988). Des pontes massives au début de la crue diminuent la compétition intraspécifique en favorisant la dispersion larvaire dans la plaine alluviale où la nourriture n'est plus un facteur limitant. En effet, l'extension des zones marginales, habitat typique de *M. amazonicum*, augmente brutalement avec l'inondation de la plaine alluviale, et l'entrée massive des eaux du fleuve, riches en nutriments, accélère non seulement la croissance de ces macrophytes, mais aussi du périphyton associé dont les crevettes vont s'alimenter.

Des pontes massives pendant la crue correspondent à une stratégie de reproduction largement répandue dans les communautés aquatiques d'Amazonie Centrale. Un modèle identique a été rapporté par Walker & Ferreira (1985) chez les Palaemonidae suivants de cours d'eau de terre ferme: *Macrobrachium inpa* Kensley & Walker, 1982, *Euryrhynchus amazoniensis* Tiefenbacher, 1978, *E. burchelli* Calman, 1907 et *Pseudopalaemon chryseus* Kensley & Walker, 1982. Les auteurs interprètent ce rythme de reproduction, non pas comme un caractère génétique fixé par sélection, mais comme une réponse directe aux conditions écologiques rencontrées dans les cours d'eau de terre ferme. Ces espèces habitent des eaux très pauvres en phytoplancton et présentent un développement direct (Magalhaes & Walker, 1988). La disponibilité en aliments dans le milieu n'apparaît donc plus comme un facteur direct de contrôle de maturation des gonades, qui semble dépendre plus de facteurs liés à la dynamique hydrologique et la densité des populations dans le milieu.

Pour Pianka (1976), "chaque variation de stratégie de reproduction correspond à un optimum local qui maximise le succès reproductif des cycles individuels dans leur environnement particulier". Les crevettes Palaemonidae présentent une grande diversité de stratégies reproductives, qui illustre autant les contraintes écologiques des différentes espèces que la grande variété des milieux colonisés. Cette variabilité peut être également observée au niveau de l'espèce entre différentes populations. En Amazonie orientale, *Macrobrachium amazonicum* montre une reproduction très saisonnière avec des pontes massives au milieu de la décrue (Odinetz Collart, 1987), stratégie typique des Palaemonidae littoraux. Déjà en Amazonie centrale, l'intensité maximale de la reproduction de la population coïncide avec la crue du fleuve principal. Au Véné-

zuela, Romero (1982) décrit une reproduction également continue avec néanmoins deux maxima, l'un en février-mars pendant la décrue, et l'autre pendant les pluies en juin-juillet. La vitesse du courant apparaît donc comme l'un des principaux facteurs stimulant la maturation des gonades, la dispersion larvaire se faisant soit longitudinalement vers l'aval, soit latéralement vers la plaine alluviale. Le développement larvaire de *M. amazonicum* — une métamorphose complète d'un nombre important de larves zoé planctoniques — suggère une affinité marine très forte chez cette espèce, qui complète néanmoins son cycle entièrement en eau douce dans la quasi-totalité de son aire de distribution. Cette capacité d'adaptation écologique dans des milieux différents permet d'expliquer les répartitions géographiquement très étendues des espèces ubiquistes. Au niveau de la famille des Palaemonidae, cette variabilité des stratégies de reproductions a permis la colonisation de tous les types d'eaux continentales.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé à l'Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) dans le cadre du projet Careiro (ORSTOM/INPA/Max Planck Institut), avec le financement de la C.E.E. L'auteur remercie le Département de Biologie Aquatique pour son appui technique, les pêcheurs Alcides Guedes dos Santos et Jurandir Pina do Nascimento pour leur assistance sur le terrain et Carlos Palacio pour la réalisation des dessins.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BARRETO, A. DO V. & C. M. A. SOARES, 1982. Produção de postlarves de *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) (Decapoda, Palaemonidae), sub condições controladas de laboratório. *Revista Brasileira Zool.*, 1 (1): 51-53.
- BOND, G. & L. BUCKUP, 1982. O ciclo reprodutor de *Macrobrachium borelli* (Nobili, 1896) e *Macrobrachium potiuna* (Müller, 1880) (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae) e suas relações com a temperatura. *Revista Brasil. Biol.*, 42 (3): 473-483.
- CARVALHO, H. A. DE, M. G. GOMES, A. Q. GONDIM & M. C. PEREIRA, 1979. Sobre a biologia do pitú — *Macrobrachium acanthurus* (Wiegmann, 1836) em populações naturais da ilha de Itaparica. *Universitas, Salvador*, 24: 25-45.
- COELHO, P. A., 1963. Observações preliminares sobre a biologia e a pesca dos camarões do gênero *Macrobrachium* Bate, 1868 (Decapoda, Palaemonidae) no Estado de Pernambuco, Brasil. *Trab. Inst. Oceanogr., Recife*, 3/4: 75-81.
- , 1967. Os Crustáceos Decápodos de alguns Manguezais Pernambucanos. *Trab. Inst. Oceanogr. Univ. Fed. Pernambuco, Recife*, 7/8: 71-90.
- DONATI, O. S., 1986. Alguns aspectos bioecológicos del camarón *Palaemonetes argentinus* (Nobili, 1901) en el embalse San Roque, Córdoba (Argentina). *Rev. Hydrobiol. Trop.*, 19 (1): 45-60.
- FAVARETTO, L., 1975. Aspectos físico-ecológicos do camarão de água doce *Macrobrachium iheringi* (Ortmann, 1897) (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae). *Biologica Riberão Preto*, 1 (1): 48-49.
- GAMBA, A. L., 1980. Desarrollo larval abreviado del camaron de agua dulce *Macrobrachium jelskii* (Miers, 1877). *Mem. del. Simp. Commemorativo X Aniversario U.S.B., Caracas, Venezuela*: 169-189.

- , 1984. Different egg-associated and larval development characteristics of *Macrobrachium jelskii* and *Macrobrachium amazonicum* (Arthropoda: Crustacea) in a venezuelan continental lagoon. *Int. Journal Invertebrate Reproduction Development*, 7: 135-142.
- GARCIA, S., 1978. Bilan des recherches sur la crevette rose, *Penaeus duorarum notialis*, de Côte d'Ivoire et conséquences en matière d'aménagement. *Doc. Scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan*, 9 (1): 1-41.
- GUEST, W. C., 1979. Laboratory life history of the palaemonid shrimp *Macrobrachium amazonicum* (Heller) (Decapoda, Palaemonidae). *Crustaceana*, 37: 141-152.
- GURNEY, R., 1942. *Larvae of Decapod Crustacea*. Ray Society, London, 129: i-vi, 1-306.
- HOLTHUIS, L. B., 1952. A general revision of the Palaemonidae (Crustacea, Decapoda, Natantia) of the Americas. II The subfamily Palaemoninae. *Occ. Pap. Allan Hancock Found.*, 12: 1-396, pls. 1-55.
- HEDGPETH, J. W., 1949. The North American species of *Macrobrachium* (river shrimps). *Texas Journ. Sci.*, 1 (3): 28-38.
- IHERING, H. VON, 1897. Os camarões de água doce do Brasil. *Rev. Mus. Paulista*, 2: 421-432.
- INYANG, N. M., 1984. On the biology of *Macrobrachium felicinum* Holthuis in Lower Niger River of South-eastern Nigeria. *Rev. Zool. Afr.*, 98 (2): 440-449.
- JALIHAI, D. R. & K. N. SANKOLLI, 1975. On the abbreviated metamorphosis of the freshwater prawn *Macrobrachium hendersodayanum* (Tiwari), in the laboratory. *Karnatak Journ. Sci.*, 20: 283-291.
- LE RESTE, L., 1978. Biologie d'une population de crevettes *Penaeus indicus* H. Milne Edwards sur la côte nord-ouest de Madagascar. *Travaux et documents de l'ORSTOM*, 99: 1-291.
- LEWIS, J. B., J. WARD & A. McIVER, 1966. The breeding cycle, growth and food of the freshwater shrimp *Macrobrachium carcinus* (L.). *Crustaceana*, 10: 48-52.
- LHOMME, F. & S. GARCIA, 1984. Biologie et exploitation de la crevette péneïde *Penaeus notialis* (Perez Farfante, 1967) au Sénégal. In: J. A. GULLAND & B. J. ROTHSCHILD (eds.) *Penaeid shrimp: their biology and management*: 111-141. (Fishing News Books Ltd., Farnham, UK).
- LITTLE, G., 1968. Induced winter breeding and larval development in the shrimp *Palaemonetes pugio* Holthuis (Caridea, Palaemonidae). *Crustaceana*, 2: 19-26.
- LOBAO, V. L., P. SAWAYA & L. E. SANTOS, 1978. Influência da temperatura, precipitação pluviométrica e insolação na reprodução de *Macrobrachium holthuisi* Genofre & Lobao, 1976 (Crustacea, Decapoda). *Boletim Inst. Pesca*, 5 (2): 109-118.
- MAGALHAES FILHO, C. U., 1985. Desenvolvimento larval obtido em laboratório de palaemonídeos da região Amazonica. I. *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) (Crustacea, Decapoda). *Amazoniana*, 9 (2): 247-274.
- , 1988. The larval development of Palaemonid shrimps from the Amazon region reared in the laboratory: II. Extremely abbreviated larval development in *Euryrhynchus* Miers, 1877 (Decapoda, Euryrhynchinae). *Crustaceana*, 55 (1): 39-52.
- MAGALHAES FILHO, C. U. & I. WALKER, 1988. Larval development and ecological distribution of central amazonian Palaemonid shrimps (Decapoda, Caridae). *Crustaceana*, 55 (3): 279-292.
- MARIOGHAIE, I. E., 1982. Notes on the biology and distribution of *Macrobrachium vollenhovei* and *Macrobrachium macrobrachion* in the Lagos Lagoon (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae). *Rev. Zool. Afr.*, 96 (3): 494-508.
- MELO FILHO, N. R., 1971. Contribuição ao estudo do camarão verdadeiro *Macrobrachium acanthurus* (Wiegmann, 1836) do Rio Grande do Norte. *Boletim Inst. Biol. Mar. Univ. Fed. Rio Grande do Norte*, 5: 129-136.
- MOREIRA, L. C. & O. ODINETZ COLLART, sous presse. Migração vertical das larvas de *Macrobrachium amazonicum* num lago de várzea na Amazônia Central, ilha do Careiro, Brasil. *Amazoniana*.
- ODINETZ COLLART, O., 1987. La pêche crevettière de *Macrobrachium amazonicum* (Palaemonidae) dans le Bas Tocantins, après la fermeture du barrage de Tucuruí (Brésil). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 20 (2): 131-144.
- ODINETZ COLLART, O. & L. C. MOREIRA, 1989. Quelques caractéristiques physico-chimiques d'un lac de várzea en Amazonie centrale (Lago do Rei, île de Careiro). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 22 (3): 191-199.

- & —, sous presse. Potencial pesqueiro de *Macrobrachium amazonicum* na Amazônia Central (ilha do Careiro): variação de abundância e do comprimento. Amazoniana.
- PAIVA, M. P. & V. A. BARRETO, 1960. Notas sobre a biologia do camarão "Sossego", *Macrobrachium jelskii* (Miers, 1877) Chace & Holthuis, 1948, numa pequena bacia potamográfica do nordeste Brasileiro. Rev. Bras. Biol., Rio de Janeiro, 20 (2): 121-129.
- POWELL, C. B., 1979. Suppression of larval development in the African freshwater shrimp *Desmocariscus trispinosus* (Decapoda, Palaemonidae). Crustaceana, (suppl.) 5: 185-194.
- RODRIGUEZ, G., 1981. Decapoda. In: S. H. HURLBERT, G. RODRIGUEZ & N. D. SANTOS (eds.) Arthropoda. Aquatic biota of tropical South America, 1: 41-51 (San Diego State University, San Diego, California).
- ROMERO, M. E. DE, 1982. Preliminary observations on potential of culture of *Macrobrachium amazonicum* in Venezuela. In: M. B. NEW (ed.), Giant prawn farming: 411-416. (Elsevier Scientific Publishing Company)
- SHOKITA, S., 1973. Abbreviated larval development of the freshwater prawn, *Macrobrachium shokitai* Fujino et Baba (Decapoda, Palaemonidae) from Oriomote Island of the Ryukyus. Annot. zool. Japon., 46 (2): 111-126.
- SCHMIDT, G. W., 1973. Primary production of phytoplankton in the three types of Amazonian waters. III. Primary productivity of phytoplankton in a tropical flood-plain lake of central Amazonia, Lago do Castanho, Amazonas, Brazil. Amazoniana, 4 (4): 379-404.
- SOLLAUD, E., 1923. Le développement larvaire des "Palaemoninae". I. Partie descriptive. La condensation progressive de l'ontogénèse. Bull. Biol. France Belgique, 57: 509-603.
- TRUESDALE, F. M. & W. J. MERMILLIOD, 1979. The river shrimp *Macrobrachium ohione* (Smith) (Decapoda, Palaemonidae): its abundance, reproduction, and growth in the Atchafalaya river basin of Louisiana, U.S.A. Crustaceana, 36 (1): 61-73.
- VEGA, L. A., inédit. Desenvolvimento larval de *Macrobrachium heterochirus* (Wiegmann, 1836), *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) e *Macrobrachium brasiliense* (Heller, 1862) (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae), em laboratório. Ph.D. Thesis, 1984, Instituto Oceanográfico, Universidade de São Paulo, Brasil. 277 pp.
- VILLE, J. P., 1972. Cycle ovarien saisonnier chez *Macrobrachium vollenhovenii* (Herklots, 1851), Décapode, Palaemonidae, en Côte d'Ivoire. Ann. Univ. Abidjan, (E, Ecologie), 5 (1): 563-576.
- WALKER, I. & M. J. N. FERREIRA, 1985. On the population dynamics and ecology of the shrimp species (Crustacea, Decapoda, Natantia) in the Central Amazonian river Taruma-Mirim. Oecologia, 66: 264-270.
- WILLIAMSON, D. I., 1972. Larval development in a marine and a freshwater species of *Macrobrachium* (Decapoda, Palaemonidae). Crustaceana, 23: 282-298.
- , 1982. Larval morphology and diversity. In: L. G. ABELE (ed.), The Biology of Crustacea, 2: 43-110.
- WELCOMME, R. L., 1985. River Fisheries. F.A.O. Fish. Tech. Pap., 262: 1-330.