

## Biologie de *Prochilodus nigricans* (Teleostei: Prochilodontidae) dans le bassin du Mamoré (Amazonie bolivienne)

Gérard Loubens\* et Jacques Panfili\*\*

**Biology of *Prochilodus nigricans* (Teleostei: Prochilodontidae) in the Mamoré basin (Bolivian Amazonia).** *Prochilodus nigricans* is abundant in the whole Amazonian basin. The biology of the population living in the mid-Mamoré river, close to Trinidad (Béni, Bolivia), was studied between 1981 and 1987. We investigated its reproduction, growth, length-weight relationship and condition indice, and estimated its abundance. *Prochilodus nigricans* has a high fecundity and a short reproduction season (January to March). Spawning occurs at the end of the flood on the lagoons banks. Hatching date was fixed to the first of February. Length and age at sexual maturity are respectively 27 cm and 2 years. Chronological regulation of spawning seems to depend of a variable maturation controlled by some genetical processes. Length reaches about 20 cm at end of first year, and 38 cm for females and 36 cm for males of at least 5-years age. Females grow faster than males and have a higher longevity. The sex-ratio rapidly decreases with size and females become dominant. Demographic structure is characterized by absence of 1+ fish, implying a downstream migration of the youngs at the end of the first year followed by an upstream migration after one year spent in the large lagoons of Northern Béni. As for other *Prochilodus* species with similar biology, it is necessary to define the population units in order to manage these abundant living resources.

**Biología de *Prochilodus nigricans* (Teleostei, Prochilodontidae) en la cuenca del río Mamoré (Amazonia boliviana).** *Prochilodus nigricans* (Teleostei, Characoidei, Prochilodontidae) es un pez abundante en toda la cuenca amazónica. Se estudia la biología de la población que vive en el río Mamore medio, cerca de Trinidad (Beni, Bolivia) con los datos obtenidos desde 1981 hasta 1987. El presente trabajo insiste particularmente en la reproducción, el crecimiento, el problema de la relación longitud-peso en relación con el índice de condición y la estimación de la abundancia. *Prochilodus nigricans* es un pez de alta fecundidad y de estación de reproducción corta. El desove se produce al final de la crecida de las aguas. El tamaño y la edad de madurez sexual son respectivamente de 27 cm y de 2 años. La regulación de la freza respecto al tiempo parece depender de una variabilidad en la maduración bajo control genético. El crecimiento es de 20 cm el primer año. Para los individuos de 5 años al menos, la talla media es de 38 cm (hembras) y 36 cm (machos). La estructura demográfica se caracteriza por la ausencia de jóvenes en su segundo año de vida, lo que implica una migración río abajo durante la crecida que sigue al nacimiento y el retorno a la región de Trinidad después de un año pasado en las grandes lagunas del Beni septentrional. Como el resto de las especies de *Prochilodus* que presentan características semejantes, hace falta definir las unidades poblacionales para llegar al manejo racional de los recursos.

- 4 AOUT 1995

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

\*\* ORSTOM, Laboratoire de Sclérochronologie des Animaux Aquatiques, BP 70, 29280 Plouzané, France.



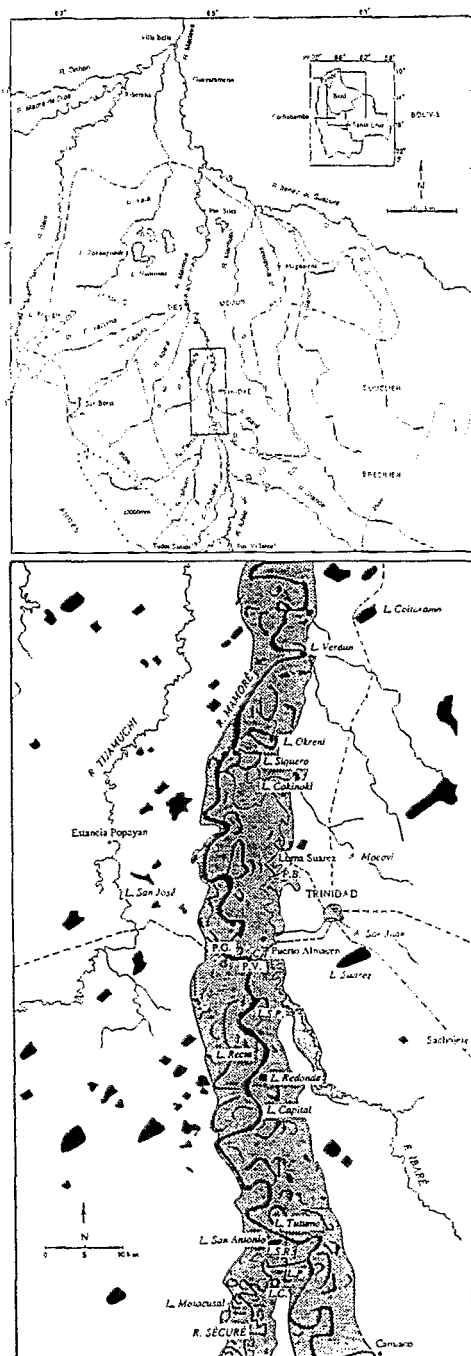


Fig. 1. Carte de la région de l'Amazonie bolivienne étudiée. Tous les sites de prélèvement sont indiqués par leur nom. En noir, les lacs orientés; lacs de méandre et rivières: en pointille, les routes; en gris, la limite des forêts-galeries du Mamoré et du Securo. A, arroyo (petit cours d'eau intermittent); L, lac; R, rivière.

## Introduction

Des observations ichthyologiques ont été effectuées de 1981 à 1987 par un groupe de travail franco-bolivien (ORSTOM, Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération; UTB., Universidad Técnica del Beni; CORDEBENI, Corporación de Desarrollo del Beni) dans le bassin du Mamoré (Amazonie bolivienne), principalement dans la région de Trinidad, capitale de la province du Beni. Au début des travaux, les connaissances ichthyologiques étaient réduites à quelques listes d'espèces incomplètes et anciennes, reposant sur les récoltes des voyageurs naturalistes.

Nous poursuivons ici l'étude de la biologie des espèces les plus importantes pour l'exploitation actuelle ou prochaine des ressources piscicoles, en commençant par *Prochilodus nigricans* Agassiz 1829. Cette espèce a été signalée dans de nombreuses régions du bassin amazonien, mais elle ne semble pas en dépasser les limites malgré certaines citations rencontrées dans la littérature (Loubens et al., 1991). Elle est abondante en Amazonie centrale où elle constitue une part importante des captures commerciales (Merona, 1990). En Amazonie bolivienne, elle reste encore quasi inexploitée, bien qu'elle forme souvent une part notable de la biomasse pisciaire (Lauzanne et al., 1991).

## Matériel et méthodes

Il est donné ici une description générale de base destinée à servir à l'ensemble des travaux sur la biologie des poissons du Mamoré.

**Zone d'étude.** Elle est située dans la partie méridionale des Llanos de Mojos (Amazonie bolivienne) entre 14°30' et 16°S, autour de l'axe forme, du nord au sud, par le Mamoré, puis par l'un de ses principaux affluents andins, le Sécuré (Fig. 1). Ses principales caractéristiques ont déjà été décrites (Guyot et al., 1991; Loubens et al., 1992).

Dans ce travail, l'expression 'Région de Trinidad' comprend le Mamoré au niveau de Trinidad et le bas Sécuré jusqu'à son confluent avec le rio Isiboro, leurs forêts-galeries et les portions de savane adjacentes.

### Echantillonnage des populations de poissons.

Des moyens variés ont été utilisés, qui sont les suivants par ordre d'importance des captures obtenues.

Filets maillants à une nappe ou araignées. Seize types de filet de mailles s'étagent de 8 à 140 mm de noeud à noeud, équipés les uns pour la surface, les autres pour le fond, ont été employés en filet dormant en eaux calmes, et, beaucoup plus rarement, en filet dérivant dans les cours d'eau. L'effort principal a été fourni avec les filets de 60 à 140 mm pour la recherche des adultes des espèces de taille moyenne ou grande (poissons de 1 kg et plus). Les temps de pose ont beaucoup varié selon les circonstances, un filet pouvant être parfois rempli de poissons en 1 ou 2 heures, ou au contraire ne rien prendre pendant plusieurs jours.

Pêche à la roténone. Douze pêches à la roténone ont été faites dans les milieux isolés ou abrités, lacustres ou fluviaux, avec des résultats très variables: de 20 à 124 espèces et de 100 à 8000 poissons. Dans quelques cas, la zone de pêche a pu être mesurée et fermée par des filets, ce qui permet d'évaluer les densités et les biomasses.

Sennes de plage. Plusieurs types de sennes ont été utilisées, depuis une petite senne de 10x1 m à mailles de 2 mm jusqu'à une grande senne de 126x5 m à mailles centrales de 25 mm. Cette senne s'est montrée difficile à mettre en oeuvre en raison des fonds souvent très mous et encombrés de bois morts. Cependant elle a fourni de bons renseignements sur les peuplements en petits poissons du Mamoré aux basses eaux.

Engins de pêche divers. Eperviers de différentes tailles et mailles, lignes à main à un hameçon appâté, épousettes, lignes de fond à gros hameçons appâtés dans les cours d'eau.

Mortalités naturelles. Pendant la première partie de la crue, à des dates variables selon les lieux et les années, de fortes mortalités naturelles se produisent par asphyxie. Quatre d'entre elles ont pu être étudiées partiellement.

Pêche locale. Elle a été peu utilisée, car elle est réduite, dispersée, et ne porte que sur quelques très grandes espèces. En outre, les poissons sont rapidement vidés après leur capture. Néanmoins, les statistiques de pêche rassemblées depuis 1984 par un projet anglo-bolivien fournissent d'utiles données sur ces espèces (Lauzanne et al., 1990).

L'effort total fourni peut être estimé à 200 jours de pêche pour 6 à 8 pêcheurs travaillant avec 2 à 3 petites embarcations. Malgré cet effort,

certains milieux ont été peu prospectés: le Mamoré et les grandes rivières dans leurs parties profondes à courant rapide, les zones inondées à végétation touffue où un léger courant rend la roténone peu efficace. Les milieux de forêt-galerie, plus facile d'accès, ont été visités beaucoup plus souvent que la savane qui l'encadre.

**Données de base et prélèvements.** Les données suivantes ont été recueillies juste après la capture: espèce, lieu et date de capture, type de milieu, engin de pêche, LS (longueur standard [longueur de référence]), LF (longueur à la fourche), LT (longueur totale, lobe le plus long de la caudale placé parallèlement à l'axe du corps), poids du corps, sexe, état sexuel, PG (poids des gonades, pour les femelles).

L'état sexuel a été apprécié selon une échelle de maturation comprenant, pour les femelles, 7 stades: F1, femelle immature ou adulte en repos sexuel (oocytes transparents, petits, à gros noyau); F2, femelle en début de développement (apparition d'oocytes semi-opaques plus grand); F3, femelle en maturation (les oocytes opaques ont envahi tout l'ovaire); F4, femelle en maturation avancée (oocytes de plus grande taille, ovaire volumineux); F5, ponte imminente ou en cours (ovules translucides de grande taille encore dans leurs follicules ou libres à l'intérieur de l'ovaire); F6, femelle épuisée (ovaire flasque, sanguinolent, avec parfois quelques oeufs résiduels); F7, stade composite, la ponte s'est produite récemment mais il y a cependant des oocytes opaques assez développés (femelle en récupération après la ponte, ou femelle à pontes multiples). Ces stades peuvent être regroupés en quatre catégories: A, repos sexuel; B, maturation; C, pontes; D, post-ponte. Pour les ichthyophysologistes, les stades F2, F3 et F4 correspondent à la prévitellogenèse et à la vitellogenèse; le stade F5 à la maturation, l'ovulation et l'oviposition (Legendre & Jalabert, 1988). Le stade sexuel a été évalué par examen à l'oeil nu avant et après ouverture des ovaires, examen parfois contrôlé et affiné par l'observation à la loupe binoculaire d'un fragment d'ovaire dilacéré. Quelques gonades ont été conservées dans le formol pour examen au laboratoire.

L'échelle de maturation pour les mâles comprend seulement trois stades: M1, mâle juvénile ou adulte en repos sexuel (testicule en filament grisâtre); M2, mâle en maturation (testicule blanchâtre en tout ou partie, plus développé); M3, mâle mûr (sperme fluent).

Le contenu stomacal a été noté de façon simple (fruit, zooplancton, vase, etc.) sauf pour les ichthyophages dont les proies en bon état ont été identifiées et mesurées.

Des pièces calcifiées de deux, trois et même quatre sortes différentes ont été prélevées pour l'estimation de l'âge. Pour *P. nigricans*, il s'est agi des écailles, des otolithes (*asteriscus*), du plus long rayon simple de la dorsale et de l'opercule gauche. Les pièces ont été séchées au soleil, parfois bouillies, puis conservées à sec dans des enveloppes.

**Travaux de laboratoire.** Ils s'agit essentiellement de l'estimation de l'âge individuel des poissons par l'observation des pièces dures (sclérochronologie). La validation se fait de façon semi-directe par l'étude en fonction du temps de la largeur de la marge, zone comprise entre la dernière marque de croissance et le bord de la pièce observée, et de façon indirecte, par la comparaison des résultats obtenus avec ceux fournis par l'étude des distributions de fréquence des longueurs des poissons capturés (méthodes de Petersen et ses dérivés). Les différentes étapes de cette estimation et ses résultats en ce qui concerne trois espèces importantes du bassin du Mamoré sont exposés par Panfili (1993) et Loubens & Panfili (1992).

**Traitement des données.** Domaine vital et importance dans les peuplements piscicoles. Les résultats de pêche aux différents engins, exprimés en % des captures totales en nombre et en poids, permettent de définir le domaine vital et de montrer l'importance relative de l'espèce dans les différents peuplements.

**Sexualité et reproduction.** Le sex-ratio SR est exprimé sous la forme du pourcentage de mâles dans l'ensemble des mâles et des femelles. On distingue aussi le sex-ratio chez les juvéniles SRJ et celui concernant les adultes SRA. Le rapport gonosomatique RGS est le rapport du poids des gonades au poids total du corps, en %. Il faut tenir compte de ses variations éventuelles avec la taille (West, 1990). La période d'activité sexuelle est celle pendant laquelle on observe des individus en maturation, en fraye ou en post-ponte par opposition à la période de repos sexuel où la grande majorité des individus est au stade I.

L'expression 'maturité sexuelle' sera réservée à la transformation faisant du jeune un adulte, celle de 'maturation sexuelle' au développement

cyclique, généralement annuel, des gonades chez les adultes. La taille ou la longueur moyenne de maturité sexuelle LSMS pour une espèce donnée est celle à laquelle 50 % des individus sont capables de se reproduire. Elle est estimée par excès par l'intermédiaire de la taille de première maturation. Pour cela on établit, pendant la période d'activité sexuelle, les variations avec la taille du pourcentage d'individus en activité sexuelle par rapport à l'ensemble des adultes. Il faut tenir compte parfois de l'existence d'une certaine proportion d'adultes en repos sexuel durant les périodes d'activité (Loubens, 1980a). Lorsque les données sont insuffisantes pour en donner une estimation correcte, on considère comme adultes les individus de longueur supérieure ou égale à la taille minimum de maturation IMS: dans ce cas, quelques prépubères sont mélangés aux adultes. On définit de même pour chaque espèce un âge moyen de maturité sexuelle AMS.

La période de reproduction est celle pendant laquelle on observe des individus mûrs (stades F5 et M3). Pour diverses raisons cependant, de tels individus sont assez rarement capturés. En l'absence d'individus mûrs, on peut penser que la fraye se poursuit lorsque l'on observe simultanément des individus en maturation avancée et des individus en post-ponte. Enfin on distinguera les espèces à ponte unique (une seule ponte par individu pendant la saison de reproduction) et les espèces à pontes multiples (plusieurs pontes par individu), la ponte étant l'expulsion, simultanée ou non, du lot d'ovules mûrs présents dans les ovaires. La façon dont ce lot d'ovules est expulsé - un seul acte de ponte (ponte simple), ou plusieurs actes de ponte (ponte fractionnée) - n'est pas abordée dans ce travail.

**Croissance.** Disposant des âges individuels d'une partie des poissons capturés, la croissance est évaluée de deux façons: par l'intermédiaire des longueurs dites 'observées' qui sont les longueurs des individus d'âge connu (méthode directe); et par l'intermédiaire des longueurs 'rétrocalculées' correspondant aux longueurs atteintes au moment de la formation des marques de croissance (rétrocalcul). Le rétrocalcul est fait après avoir établi la relation entre la longueur LS et le rayon R de la pièce dure choisie. La forme de cette relation peut varier selon les données expérimentales. Pour *P. nigricans*, il s'agit d'une relation linéaire (Loubens & Panfili, 1992):

$$LS = 13,48 + 2,791 R$$

Pour le calcul, poisson par poisson, des longueurs  $LS_i$  à la formation des annuli, l'hypothèse de proportionnalité basée sur la régression de  $LS$  en  $R$  est adoptée (Francis, 1990). Elle conduit, dans le cas de *P. nigricans*, à la formule:

$$LS_i = [(13,48 + 2,791 R_i)/(13,48 + 2,791 R)] LS$$

$LS$  et  $R$  étant les valeurs à la capture et  $R_i$  le rayon de la pièce dure au ième annulus. Les longueurs moyennes observées et rétrocalculées sont ensuite comparées entre elles en tenant compte du sexe (test  $t$  de Student) d'une part pour valider, au moins partiellement, le rétrocalcul, d'autre part pour étudier séparément les croissances des mâles et des femelles, très souvent différentes chez les poissons.

La croissance est modélisée selon la relation de Von Bertalanffy:

$$LS_t = LS_{\infty} [1 - \exp(-K(t-t_0))]$$

avec  $LS_t$ , longueur à l'âge  $t$ ;  $LS_{\infty}$ , longueur théorique pour laquelle l'accroissement est nul;  $t_0$ , âge théorique pour lequel la longueur est nulle;  $K$ , coefficient de croissance.

On sait que les valeurs de  $t_0$  et  $LS_{\infty}$  n'ont généralement pas de signification biologique.  $LS_{\infty}$  en particulier dépend essentiellement de la composition de l'échantillon introduit pour le calcul (Le Guen, 1971; Durand, 1978). Pour obtenir un bon ajustement à tous les âges, il est préférable de prendre comme valeur asymptotique du modèle la longueur maximale moyenne  $LS_M$  évaluée d'après les longueurs des individus les plus vieux (Loubens, 1980b). Cela est souvent possible dans le cas des stocks boliviens, peu ou pas exploités. L'équation de Von Bertalanffy s'écrit alors:

$$LS_M - LS_t = e^{Kt_0} \cdot e^{-Kt}, \text{ ou encore } Y = A \cdot e^{-Kt}$$

On calcule pour chaque poisson  $y = LS_M - LS_t$  et on ajuste les  $y$  à cette fonction exponentielle par la méthode des moindres carrés. Cette méthode, exposée par Loubens (1980b), sera appelée 'méthode de la longueur maximale observée'. Elle peut être appliquée aux données observées ou aux données rétrocalculées. Dans le cas des *P. nigricans* de Bolivie, nous avons utilisé les données rétrocalculées en donnant un poids égal à chaque âge tout en respectant la variabilité

observée, de façon à représenter au mieux la croissance moyenne d'un poisson à tous les âges.

Comme cette méthode est peu répandue et difficile à appliquer aux stocks exploités chez qui les vieux adultes sont absents ou très rares, il est utile de donner aussi la relation de Von Bertalanffy établie de façon classique d'après des données observées (Logiciel Statgraphics, 'Non linear regression' minimisant la somme des carrés des écarts par rapport au modèle selon la méthode de Marquardt).

Condition et relation poids - longueur. Les variations d'embonpoint des individus d'une espèce donnée sont étudiées grâce au coefficient de condition  $K = 10^5 P \cdot L^{-3}$  ( $P$  en gramme ou kilo,  $L$  en mm ou cm). Ce coefficient dépend de la longueur lorsque la valeur de  $b$  dans la relation  $P = a \cdot L^b$  entre le poids et la longueur est différente de 3 (Le Cren, 1951). Or il est très difficile de savoir si les coefficients  $b$  obtenus pour les espèces de la région de Trinidad sont significativement ou non différents de 3, pour des raisons particulières d'échantillonnage - la représentativité des échantillons obtenus au cours de ces pêches exploratoires est médiocre - et des raisons générales de méthodes statistiques: les discussions se poursuivent sur le type de ligne de régression à adopter et sur les tests à appliquer (Laurent & Moreau, 1973; Ricker, 1973; Fréon, 1979; Jensen, 1986; Cone, 1989; Bolger & Connolly, 1989; Murphy et al., 1991; Patterson, 1992). Nous ne comparerons donc que des poissons de longueurs semblables, ou des échantillons ayant des distributions de longueurs voisines.

D'autre part, utiliser des variables telles que  $K$ , qui sont des rapports de variables, peut conduire à des résultats erronés en raison des modifications dans la structure des données (Atchley et al., 1976). Bolger & Connolly (1989) ont trouvé pour  $K$  des distributions obliques et très leptokurtiques, ce qui auraient de graves inconvénients pour des analyses multivariées.

Cependant, nous n'utiliserons dans ce travail que la comparaison des moyennes dont les distributions d'échantillonnage tendent rapidement vers la normalité quelle que soit la forme des distributions parentes. Cette comparaison reste donc possible par le test  $t$  habituel pour des effectifs suffisants ( $n \geq 30$ ).

En ce qui concerne la relation poids - longueur, nous suivrons les recommandations de Ricker (1973) qui préconise, dans tous les cas, l'emploi

de l'axe majeur réduit (GM regression). Cependant la droite de régression de  $\log P$  en  $\log L$  reste très employée pour le calcul de  $P$  en fonction de  $L$ . Les équations de ces deux types de droite seront donc fournies.

Répartition écologique, abondance et migrations. L'abondance des stades de développement dans les différents milieux constituant le domaine vital et les phénomènes de déplacements et migrations sont étudiés par l'intermédiaire des prises par unité d'effort de pêche (PUE), et, dans quelques cas, par la mesure de la densité absolue (pêches à la rotenone). Pour les filets maillant dormant (FM), les PUE sont exprimées en nombre ou en poids par 24 heures et pour 100 m<sup>2</sup> de filet. Un filet est resté posé un, deux ou trois jours par station de sorte que le résultat par station efface les éventuelles variations nycthémérales. Pour chaque stade (en général deux seulement, les jeunes et les adultes) les courbes de capture des filets (distributions des longueurs des poissons capturés) permettent de déterminer le ou les filets susceptibles de capturer le stade en question, on établit ensuite l'indice d'abondance en faisant la moyenne des PUE relatives à ces filets. Pour *P. nigricans* par exemple, la connaissance des tailles de maturité sexuelle et des courbes de captures montre que les adultes se capturent essentiellement dans les filets de 50, 60 et 70 mm. On établit donc pour chaque station les PUE relatives aux FM 50, 60 et 70; l'indice d'abondance sera la moyenne de ces trois PUE.

## Résultats

**Données générales.** Les adultes de *P. nigricans* (Fig. 2) sont des poissons de forme allongée atteignant 27 à 40 cm de longueur standard et 0,6 à 1,8 kg. Le caractère anatomique le plus frappant est la bouche protractile portant sur les lèvres de très nombreuses petites dents torsadées (environ 300 sur la lèvre supérieure) servant à râper la couverture biologique du fond ou des plantes immergées (Loubens et al., 1991). Ce sont des poissons vifs, rapides, se déplaçant souvent en banc et difficiles à capturer par les méthodes passives. L'espèce a été rencontrée dans les quatre principaux bassins de l'Amazonie bolivienne (Lauzanne et al., 1991).

Les relations entre les différents types de longueur, et entre le poids  $P$  et la longueur  $LS$  sont indiquées dans le Tableau 1. Les relations  $P = a \cdot LS^b$  pour les mâles et les femelles ne sont pas différentes. En regroupant tous les individus on obtient un coefficient  $b$  très proche de 3, ce qui indiquerait une croissance isométrique. Il s'agit en réalité d'un artefact, car si l'on sépare les jeunes et les adultes en construisant deux échantillons selon la méthode préconisée par Ricker (1973) -  $n$  individus (ici 4) par classe de  $LS$  et  $n$  individus par classe de  $P$  de façon à avoir un échantillon symétrique - on obtient deux droites de pentes significativement différentes ( $t=2,76, p<0,05$ ). La maturité sexuelle, atteinte vers 27 cm, se traduit par une modification sensible de la loi de croissance relative entre le poids et la longueur. Enfin,

**Tableau 1.** Relations morphométriques chez *Psectrodon nigricans*. Modèle linéaire  $Y = a + bX$ . AMR, axe majeur réduit; DDR, droite de régression de  $Y$  en  $X$ ; LS, longueur standard; LF, longueur à la fourche; LT, longueur totale; n, nombre d'individus mesurés; P, poids du corps, r, coefficient de corrélation.

	type de droite	Variables		b	a	r	n	intervalle de LS (cm)
		Y	X					
tous	AMR	LF	LS	1,077	0,746	0,999	219	7,3-43,3
-	-	LT	LS	1,173	1,429	0,997	184	8,1-41,6
-	-	LT	LF	1,097	0,468	0,998	163	9,3-44,0
femelles	AMR	$\log P$	$\log LS$	3,046	-4,620	0,994	579	11,5-45,0
-	DDR	-	-	3,029	-4,595	-	-	-
mâles	AMR	$\log P$	$\log LS$	3,072	-4,665	0,994	355	11,3-41,6
-	DDR	-	-	3,054	-4,640	-	-	-
tous	AMR	$\log P$	$\log LS$	2,999	-4,551	0,996	1116	7,3-45,0
-	DDR	-	-	2,987	-4,534	-	-	-
jeunes	AMR	$\log P$	$\log LS$	2,794	-4,110	0,994	102	7,3-25,8
adultes	AMR	$\log P$	$\log LS$	3,102	-4,706	0,938	104	28,0-45,0

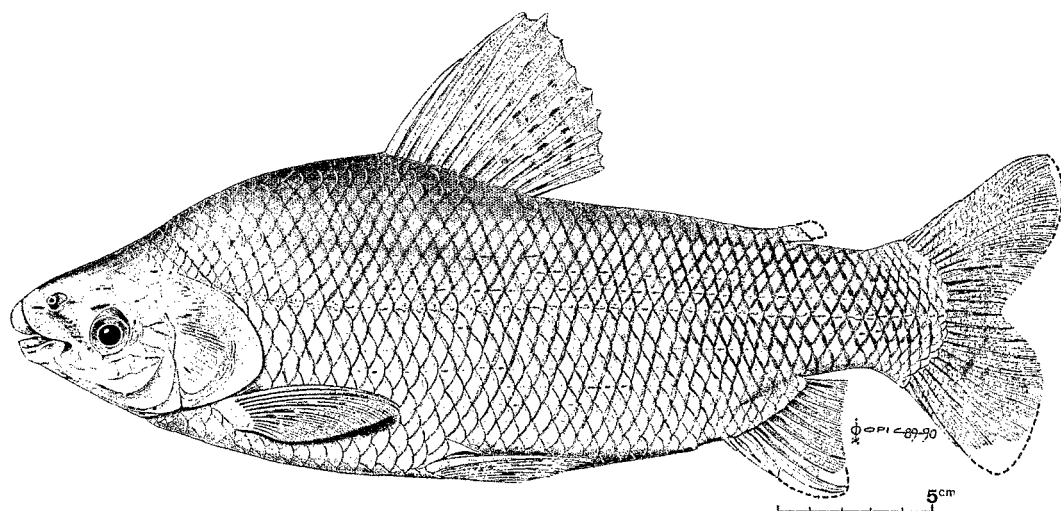


Fig. 2. Morphologie de *Prochilodus nigricans*.

le coefficient de corrélation  $r$  est beaucoup plus faible chez les adultes, indiquant une plus forte variabilité des poids individuels.

**Pêche et exploitation.** Les captures commerciales de *P. nigricans* sont réduites dans la région de Trinidad. Aux basses eaux, quelques pêcheurs s'efforcent d'encercler les bancs à l'aide de sennes de rivage dont l'usage tend à se développer. Une technique plus ancienne consiste à coincer un banc entre la rive et les pirogues, puis à effrayer les poissons qui sautent et retombent dans les embarcations (Le Guennec, 1989). L'importance de l'espèce dans la région ne peut être évaluée que grâce aux pêches expérimentales.

Les pêches orientées vers la capture des petits poissons et des mortalités naturelles ont permis d'observer en toutes saisons et dans la plupart des milieux des dizaines de milliers de poissons. Les jeunes *P. nigricans* sont absents ou peu nombreux, moins de 1 % en général du nombre total de poissons observés, sauf lorsque l'on peut repérer les bancs qui se forment à la décrue et aux basses eaux. Les captures sont alors énormes et pourraient intéresser des pêcheurs professionnels malgré la petite taille des poissons (10-20 cm).

Les adultes ont constitué une part notable des prises aux filets maillants dormants à mailles de 50, 60 et 70 mm, respectivement 5 %, 12 % et 9 % en nombre (Le Guennec, 1989). Lors des pêches à la roténone en milieu isolé ou abrité faites en basses eaux (9 pêches, 23 500 poissons), *P. nigricans*

a formé 1 % des captures en nombre, mais 24 % en poids, car il s'agissait surtout d'adultes. *Prochilodus nigricans* fait partie avec *Pellona castelneana* et *Plagioscion squamosissimus* du groupe des 3 espèces de tailles moyenne (1 à 3 kg), de bonne valeur commerciale, formant une biomasse importante encore inexploitée (Lauzanne et al. 1990).

**Sexualité et reproduction.** Sex-ratio et dimorphisme sexuel. Le sex-ratio des juvéniles n'est pas significativement différent de 50 % ( $SRJ=48,4 \pm 3,4$  % pour  $n=211$ ). En revanche, il y a seulement un mâle pour deux femelles chez les adultes ( $SRA=35,0 \pm 1,8$  % pour  $n=665$ ). Au moment de la fraye cependant, les mâles semblent aussi nombreux que les femelles, mais il n'y a qu'un échantillon (Tableau 2). Les variations avec la longueur (Tableau 3) montrent que le sex-ratio se maintient à 50 % chez les jeunes adultes de 27 à 31 cm pour baisser ensuite jusqu'à 7 % seulement chez les plus grands individus.

Il n'y a pas de caractère sexuel secondaire externe, mais les femelles atteignent une taille plus élevée que les mâles. Les maxima sont de 45 cm et 2,65 kg pour les femelles; 42 cm et 2,05 kg pour les mâles.

Stades sexuels et RGS. L'échelle générale proposée précédemment peut être complétée de la façon suivante pour *P. nigricans*. Stade F1: oocytes transparents de 0,03 à 0,3 mm de diamètre, RGS variant de 0,2 à 0,7 %. Stade F2:

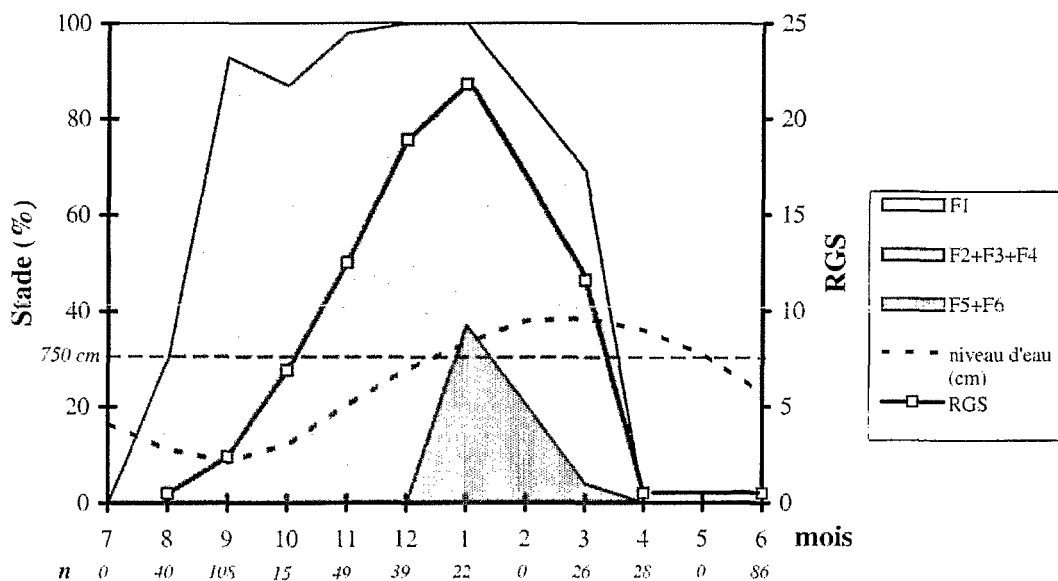


Fig. 3. Cycle sexuel des *Prochilodus nigricans* femelles dans la région de Trinidad. n. nombre de femelles; 750 cm, niveau d'inondation

apparition d'oocytes semi-opaques de 0,24 à 0,50 mm (le noyau restant visible par transparence), RGS ne dépassant pas 1,0 %. Stade F3: outre les catégories précédentes, on trouve des oocytes opaques (noyau invisible) mesurant de 0,5 à 1 mm. Le mode diamétral atteint des valeurs variables selon le degré de maturité, de même que le RGS qui se situe entre 1 et 7 %. Stade F4: oocytes opaques de grande taille atteignant jusqu'à 1,2 mm. Le RGS moyen est de 16 % (maximum à 36 %). Stade F5: grands oocytes translucides faisant jusqu'à 1,4 mm. Aux stades F3, F4, F5, la distribution des oocytes comprend deux groupes nettement séparés correspondant le premier aux petits oocytes de réserve, le second aux oocytes en maturation (5 observations). Cette caractéristique est propre aux espèces à ponte

Tableau 2. Variations du sex-ratio chez les *Prochilodus nigricans* adultes (SRA) avec le stade de maturation et l'échantillon.

stade de maturation	SRA par échantillon (%)
repos sexuel	44,2-23,8-18,2
début de maturation	15,6-29,8
milieu de maturation	41,2
maturation avancée	30,8-38,8-34,9
traye	50,0 (n=44)

unique ou à pontes très espacées.

Tailles de maturité sexuelle. Elles ont été estimées à 27 cm pour les mâles comme pour les femelles. Les tailles minimales de maturation sont de 26 cm pour les mâles et de 26,2 cm pour les femelles.

Saison de reproduction (Fig. 3). Dans la région de Trinidad, la maturation des ovaires commence chez une partie des femelles au début des basses eaux, durant la deuxième quinzaine d'août. Elle se poursuit durant la fin de l'étiage et la crue. En

Tableau 3. Variations du sex-ratio SR (pourcentage des mâles dans l'ensemble des mâles et des femelles) avec la longueur standard LS chez *Prochilodus nigricans*. n, nombre d'individus examinés.

LS (cm)	n	SR
11 à 24	200	51,0
25 à 30	124	52,4
31	75	49,3
32	91	42,9
33	89	33,7
34	84	31,0
35	87	29,9
36	76	22,4
37	44	15,9
38	23	13,0
≥ 39	41	7,3



décembre, toutes les femelles sont en maturation avancée (RGS entre 11,1 et 21,3 %). Les pontes ont lieu principalement en janvier, mais peuvent se poursuivre jusqu'en mars. Le retour au repos sexuel se fait en avril, fin de la période des hautes eaux. Il y a donc une seule saison de reproduction, assez courte, commençant avec le début des grandes inondations lorsque le fleuve sort de son lit (niveau 750 cm). Le date moyenne de naissance peut être fixée au premier février. Les 221 mâles examinés s'inscrivent dans un cycle identique. Ils sont tous en maturation ou mûrs de novembre à mars.

Durée de la maturation. Elle peut être estimée, grâce à la série d'échantillons prélevés en 1985, en suivant l'évolution des femelles les plus précoces. Ces femelles ont commencé leur maturation en août pour l'achever en novembre, mois durant lequel certains RGS dépassaient 15 % et étaient comparables aux RGS des femelles mûres observées en janvier 1984. La maturation dure donc environ 3 mois.

Frayères. A la mi-janvier 1984, des *P. nigricans* en train de frayer ont pu être repérés et pêchés dans une zone herbeuse, calme et peu profonde, récemment envahie par les eaux, située en bordure du lac Okréni. Les poissons menaient grand bruit sous une pluie battante. Des femelles en maturation très avancée (RGS > 20 %) ont été également observées en décembre 85, mars 86 et décembre 86 dans la région de Trinidad. Les frayères sont donc situées dans la région habituellement occupée par les adultes. En amont de la région de Trinidad, dans le Sécuré moyen, l'état sexuel des *P. nigricans* n'est pas en phase avec celui des individus de Trinidad, puisque la majorité des adultes sont en repos sexuel de décembre à mars (n=29).

Variabilité interannuelle de la saison de reproduction. La chronologie de la maturation est peu variable en fonction des années et conduit à des RGS moyens élevés en novembre, décembre et janvier quelle que soit la forme de la crue. La fin de la période de reproduction paraît plus changeante si l'on se réfère aux états sexuels très différents constatés en mars 86 et en mars 87 (RGS moyens respectivement égaux à 16,5 et 0,5 %).

Nombre de pontes et d'oeufs. A l'approche ou au moment de la fraye (échantillons de décembre et janvier), les ovaires ne renferment, en dehors des oocytes mûrs, que des oocytes de très petite taille (cf. stades sexuels et RGS). Etant donné la durée de la maturation, il ne semble pas

qu'une femelle puisse pondre une deuxième fois au cours de la même saison, sauf si la première ponte est particulièrement précoce. La ponte est donc unique chez *P. nigricans*. Le nombre d'oeufs est d'environ 200 000 pour une femelle de 1 kg (estimation d'après la taille des oeufs et le RGS).

Variabilité de l'état sexuel. Chez des femelles prises en même temps et au même endroit, l'état sexuel peut être assez différent. L'échantillon du 1 au 7 novembre 1985 par exemple, provenant du lac Motacusal (Bas Sécuré), comprenait des femelles F1 à F4 avec des RGS variant de 0,6 à 18,3 % (n=43). Le démarrage de la maturation ne se produit qu'en octobre et même novembre pour les femelles les plus tardives. La fin de la vitellogénèse s'étale du mois de novembre au mois de janvier. Cet étalement, auquel on peut ajouter une pause en fin de vitellogénèse dans l'attente des conditions favorables à l'ovulation et à la ponte, explique la possibilité de pontes en arrière saison. Ces pontes tardives sont nécessaires lorsque la crue n'a lieu qu'avec beaucoup de retard, comme en 1986, de sorte que les herbiers des rives sont encore à sec en janvier.

**Croissance.** La date moyenne de naissance des *P. nigricans* a été fixée au 1er février. De plus, la période de formation des marques de croissance sur les écailles est annuelle et se situe lors de l'étiage ou au début de la crue, de septembre à décembre (Loubens & Panfili, 1992). Au moment de la formation de la première marque les poissons ont donc 7 à 11 mois; pour la deuxième marque, 19 à 23 mois; la troisième, 31 à 35; etc. Ce sont donc les individus de ces intervalles d'âge qui seront pris pour comparer les longueurs observées aux longueurs rétrocalculées.

Avec la méthode de terrain utilisée, on commence à reconnaître le sexe des poissons à partir de 11 cm dans une proportion croissante jusqu'à 18 cm, taille à laquelle les cas douteux sont exceptionnels. En outre les femelles sont reconnues plus précocement que les mâles. Ils s'en suit que, pour l'âge 1 (première marque, poissons de 7 à 11 mois), le seul échantillon non biaisé relatif aux données observées est celui qui regroupe tous les individus, qu'ils soient mâles, femelles ou de sexe inconnu. Pour les âges et les tailles plus élevés ce biais méthodologique est négligeable ou nul.

La comparaison des longueurs moyennes observées et rétrocalculées (Tableau 4) montre des différences non significatives dans 4 cas sur 9,

des différences en faveur des moyennes observées dans 4 cas, et en faveur des moyennes rétrocalculées dans 1 cas. Les moyennes observées sont établies sur des effectifs faibles avec, du fait des hasards de la pêche, une classe annuelle généralement fortement dominante, tandis que les moyennes rétrocalculées le sont d'après plusieurs classes sur des effectifs plus élevés; en outre les conditions trophiques varient beaucoup d'une année à l'autre en fonction de l'importance et de la chronologie de la crue: les différences constatées ne sont donc pas anormales. Les moyennes rétrocalculées représentent mieux la croissance moyenne de la population de la région.

**Tableau 4.** *Prochilodus nigricans*: comparaison des longueurs moyennes (cm) des sexes à chaque âge et des longueurs moyennes 'observées' et 'rétrocalculées' pour chaque sexe. Pour les données observées: âge 1 = 7-11 mois, âge 2 = 19-23 mois, âge 3 = 31-35 mois, âge 4 = 43-47 mois, âge 5 = 55-59 mois. Moy., moyenne; ET, écart-type; t, valeur du t de Student; n, nombre d'individus; \*, différence significative ( $p < 0.05$ ).

	n	Moy	ET	n	Moy	ET	
Femelles vs mâles							
	femelles			mâles			t
<b>Données observées</b>							
âge 2	18	26.6	3.2	21	24.0	2.5	2.9*
âge 3	27	32.2	2.6	23	31.4	1.5	1.3
âge 4	38	34.2	2.5	17	32.8	1.6	2.2*
âge 5	4	37.9	2.4	6	34.7	2.3	1.9
<b>Données rétrocalculées</b>							
âge 1	251	17.2	2.8	174	16.7	2.7	1.6
âge 2	202	25.9	2.8	132	24.8	2.4	3.5*
âge 3	115	29.9	2.8	73	28.9	2.5	2.7*
âge 4	34	32.9	3.0	23	31.4	2.2	2.0*
âge 5	12	35.1	3.4	10	33.4	2.2	1.4
Observées vs Retrocalculées							
	observées			rétrocalculées			t
Tous							
âge 1	119	15.2	3.3	425	17.0	3.0	-5.5*
<b>Femelles</b>							
âge 2	18	26.6	3.2	202	25.9	2.8	1.0
âge 3	27	32.2	2.6	115	29.9	2.8	3.8*
âge 4	38	34.2	2.5	34	32.9	3.0	2.0*
âge 5	4	37.9	2.4	12	35.1	3.4	1.5
<b>Mâles</b>							
âge 2	21	24.0	2.5	132	24.8	2.4	-1.5
âge 3	23	31.4	1.5	73	28.9	2.5	4.6*
âge 4	17	32.8	1.6	23	31.4	2.2	2.1*
âge 5	6	34.7	2.3	10	33.4	2.2	1.1

La comparaison de la croissance des femelles et des mâles (Tableau 4; Fig. 4) montre une croissance un peu plus rapide des premières, incontestable dès l'âge 2 (1.75 ans). La différence atteint 1.5 cm à l'âge 4 et 2.4 cm pour les longueurs moyennes maximales calculées sur les individus d'au moins 60 mois: 38,3 cm pour les femelles (n=10) et 35,9 cm pour les mâles (n=8). L'âge maximum observé est de 8,5 ans pour une femelles de 41,0 cm. Les tailles moyennes de maturité sexuelle étant toutes les deux de 27 cm, la première reproduction a lieu à l'âge de 2 ans environ.

Les deux modélisation de la croissance proposées (Tableau 5) donnent des résultats un peu différents, mais chacune est en accord avec les données qu'elles doivent représenter sauf en ce qui concerne les tailles au premier annulus obtenues par la méthode classique. Pour ce premier annulus l'échantillonnage a porté presque uniquement sur l'année 1985 (98 individus sur 119) ce qui peut être, avec le biais méthodologique signalé précédemment, à l'origine des différences constatées. Le LS<sub>1</sub> obtenu pour les mâles est trop élevé. Le K des femelles est toujours supérieur à celui des mâles, mais dans des proportions différentes selon les modèles.

**Condition.** L'étude du coefficient de condition n'a pas permis de mettre en évidence un cycle net de l'état d'embonpoint des *P. nigricans* en raison de l'insuffisance de l'échantillonnage par rapport à la grande variabilité de cet état. Il est certain néanmoins (observations visuelles) que les *P. nigricans* capturés à la décrue sont en général très gras, et que ces graisses abdominales disparaissent progressivement pendant l'étiage et la crue au profit des produits sexuels.

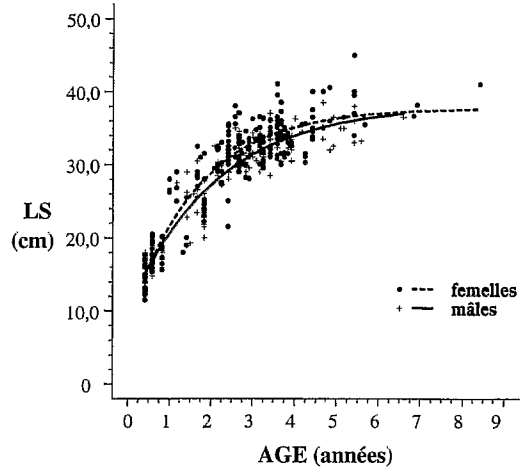
**Répartition écologique, abondance et migrations, comportement.** Pour l'étude de ces problèmes le cycle hydrologique peut être divisé schématiquement en deux périodes principales: la période d'inondation caractérisée par le débordement du Mamoré hors de son lit à partir du niveau 750 et la mise en relation générale des milieux aquatiques, qui dure environ 5 mois de janvier à mai; la période de retrait des eaux pendant laquelle les milieux aquatiques se rétrécissent considérablement, s'isolent totalement ou partiellement et acquièrent des caractéristiques plus variées différentes des précédentes. On distinguera trois types de milieux (Fig. 1): les

milieux fluviaux (Mamoré, Bas Sécuré et affluents); les lacs de méandre et les zones inondées de la forêt-galerie; les lacs plats et zones inondées de la savane qui encadrent cette forêt (voir Loubens et al., 1992, pour revue).

Phase adulte. Après la reproduction dont l'essentiel a lieu en janvier, les adultes se dispersent dans les immenses zones d'inondation, les captures sont très faibles ou nulles (Tableau 6). Avec la décrue et le retrait des eaux les captures deviennent beaucoup plus fréquentes et abondantes. L'espèce est présente dans tous les milieux y compris les lacs de savane assez éloignés du Mamoré comme les lacs Coitaramo et Suarez, malgré les caractéristiques différentes des eaux de cette zone (eaux dites 'noires'). Une partie des individus se trouve confinée à l'étiage dans les nombreuses collections d'eau isolées du système central constitué par le Mamoré et ses grands lacs de méandre adjacents (pêches à la roténone). La crue libère tous ces individus et permet le rassemblement des adultes mûrs dans les zones herbeuses récemment envahies par les eaux.

**Tableau 5.** Modèles de Von Bertalanffy appliqués à la croissance de *Prochilodus nigricans* (longueurs en cm, âge en année).

méthode de la longueur maximale moyenne: $LS_M - LS_t = Ae^{-Kt}$ données rétrocalculées échantillonnées		méthode classique $LS_t = LS_\infty [1 - \exp(-K(t-t_0))]$ données observées		
femelles	mâles	femelles	mâles	
$LS_M$	38,3	$LS_\infty$	37,9	38,3
K	0,526	K	0,588	0,464
A	31,0	$t_0$	-0,436	-0,662
n	40	n	246	189
années longueurs atteintes à:				
âge 1				
0,75	17,4	17,6	19,0	18,4
1,0	20,0	19,8	21,6	20,6
âge 2				
1,75	26,0	25,0	27,4	25,8
2,0	27,5	26,3	28,4	27,2
âge 3				
2,75	31,0	29,4	32,1	30,4
3,0	31,9	30,2	32,9	31,3
âge 4				
3,75	34,0	32,0	34,3	33,4
4,0	34,5	32,5	35,1	33,9



**Fig. 4.** Courbes de croissance des femelles et des mâles chez *Prochilodus nigricans* d'après les données observées. LS, longueur standard en cm.

Pour une approche du comportement grégaire ou solitaire des poissons, on examine les captures par pêche élémentaire, c'est à dire la pêche d'un seul filet entre deux visites, ce qui représente un effort de 0,5 unité environ (Tableau 7). Presque toujours dispersés aux hautes eaux, les *P. nigricans* forment ensuite beaucoup plus fréquemment des groupes dont la nature (foule, agrégat ou banc) ne peut être précisée, mais dont la densité peut

**Tableau 6.** Distribution des PUE moyennes par station (n/100m<sup>2</sup>/24h) en fonction des milieux et des périodes hydrologiques, relatives aux *Prochilodus nigricans* adultes. I, période d'inondation; R, période de retrait.

classes de PUE	forêt-galerie		savane		fleuve	total
	I	R	I	R		
0,0	17	4	5	1		27
<0,5	6	6				12
0,5 à <1,0					1	1
1,0 à <2,0	1					1
2,0 à <3,0						
3,0 à <4,0						
4,0 à <5,0		2				2
5,0 à <10,0		3		1	2	6
10,0 à <15,0		1			1	2
15,0 à <20,0		1				1
≥20,0		2			1	3
total	24	19	5	2	5	55
effort moyen						
par station	15,5	7,5	4,2	1,8	3,2	10,1
effort total	373	143	21	3,6	16	556,6

être extrêmement élevée (PUE maximum de 2200).

En amont de la région de Trinidad, dans le Sécure moyen, peu de *P. nigricans* ont pu être capturés (PUE inférieure à 0,5 ou nulle pour 5 stations sur 6). D'autre part la reproduction est réduite dans cette zone. Plus en amont encore, *P. nigricans* est progressivement remplacé par *P. labeo*. Le Sécure moyen constitue la limite méridionale, sur cet axe, de l'aire de répartition de cette espèce.

**Phase juvénile.** Les très jeunes *P. nigricans* de quelques centimètres n'ont pu être repérés; ils sont probablement dispersés dans les vastes zones inondées durant leurs premiers mois d'existence. Les jeunes un peu plus âgés apparaissent à la décrue, à partir du mois de mai, de deux façons différentes: soit en petit nombre, mélangés à de nombreuses autres espèces dans les foules qui fuient les zones inondées en dessèchement ou qui se trouvent bloquées dans les dépressions; soit en bancs monospécifiques chassés par les prédateurs dans les embouchures des lacs ou dans le Mamoré. Leurs tailles, assez différentes selon les milieux (Tableau 8), varient entre 8 et 20 cm.

Les individus de deuxième année (20 à 28 cm) n'ont été capturés qu'en très petit nombre, quelques dizaines seulement pendant toute la période d'échantillonnage, nombre sans rapport avec l'abondance des jeunes de première année et des adultes. Il y a donc une importante lacune dans la structure démographique qu'il faudra tenter d'interpréter (cf. Discussion).

**Relations trophiques.** *Prochilodus nigricans* est microphage. Les quelques contenus stomacaux examinés au microscope montraient un mélange de grains de sables, d'algues microscopiques et de débris de formes variées.

C'est un poisson fourrage très important pour les grands Pimelodidae, en particulier *Pseudoplatystoma tigrinum* et *P. fasciatum* très abondants dans

la région, chez lesquels il constitue le tiers des proies (80 estomacs, 112 proies reconnues). Il entre encore pour une part notable dans le régime alimentaire des ichthyophages de taille moyenne, *Plagioscion squamosissimus*, *Pellona castelnacana* et *Pirurampus pirinampu* (7 % des proies reconnues dans 167 estomacs). Ces derniers avalent uniquement des jeunes de l'année tandis que les grands Pimelodidae capturent aussi des adultes dans une proportion de 24 %.

## Discussion et conclusion

**Sexualité et reproduction.** Sex-ratio. L'existence d'un sex-ratio devenant favorable aux femelles avec l'augmentation de la taille est très fréquent chez les poissons d'eau douce tropicaux, sauf chez les Cichlidae où c'est l'inverse. Dans le genre *Prochilodus*, les femelles atteignent des tailles supérieures aux mâles pour toutes les espèces étudiées jusqu'à présent: *P. reticulatus*, Colombie (INDERENA, 1973); *P. scrofa*, Brésil (Godoy, 1959); *P. lineatus*, Argentine (Carrozza & Cordivola, 1991). Dans le cas des *P. nigricans* de la région de Trinidad, il y a égalité des sexes jusqu'à 31 cm, puis réduction importante du nombre relatif de mâles. Leur proportion n'est que de 28 % pour les adultes d'au moins 32 cm. Cette proportion se retrouve approximativement dans tous les échantillons sauf au moment de la fraye (Tableau 2); ce n'est donc pas un problème de répartition différentielle des sexes dans les différents milieux. En outre, aucun détail anatomique ne conduit à penser que les mâles seraient moins capturables que les femelles. Enfin l'explication par la croissance n'est pas possible puisque la rareté des grands mâles n'est pas compensée par un sur-nombre des petits. On est donc amené à l'hypothèse d'une fragilité plus grande des mâles entraînant une mortalité supérieure à celle des femelles.

**Tableau 7.** Distribution de fréquence des pêches élémentaires en fonction du nombre de *Prochilodus nigricans* adultes capturés (FM 50, 60 et 70 mm).

période hydrologique	nombre de poissons capturés par pêche élémentaire									total
	0	1	2	3	4	5-9	10-14	15-19	> 20	
inondation	664	24	8	6	1	1		2		706
retrait	305	33	15	12	5	9	8	3	5	395
total	969	57	23	18	6	10	8	5	5	1101

Mode de reproduction. *Prochilodus nigricans* fait partie, comme les autres espèces de *Prochilodus* (Godoy, 1959; INDERENA, 1973; Goulding, 1981; Carvalho & Mérona, 1986; Carroza & Cordiviola, 1991), de l'important groupe d'espèces tropicales à courte saison de reproduction et ponte unique se produisant pendant la crue (Welcomme, 1979; Albaret, 1982; Benech & Quensièrre, 1985; Lowe-McConnell, 1987). On peut distinguer dans ce groupe deux sous-groupes en fonction de la période hydrologique précise pendant laquelle a lieu la reproduction. Pour les *P. nigricans* de Trinidad, il s'agit de la fin de la crue, au moment où les vastes zones inondées deviennent disponibles, d'abord pour la fraye, puis pour le développement des oeufs, des larves et des alevins. Dans l'autre sous-groupe, la fraye a lieu plus tôt, avant que le fleuve ne déborde; la première écophase est fluviale (Durand & Loubens, 1970, 1971). Les conditions de survie et les modes de dispersion des oeufs et des larves sont très différentes dans les deux sous-groupes et encore très peu connus.

Dans le bassin du Madeira au Brésil, les bancs de *P. nigricans* en migration de reproduction apparaissent en abondance de la mi-décembre à la mi-janvier dans les zones de confluence du Madeira et de ses affluents, mais la fraye elle-même n'a pas été observée (Goulding, 1981).

Régulation de la chronologie de la fraye en milieu instable. L'un des problèmes essentiels de la biologie des poissons en milieu tropical est de comprendre comment ils réussissent à frayer malgré les fortes variations hydrologiques qui peuvent modifier sensiblement, d'une année à l'autre, la date d'occurrence des conditions de milieu propices à la fraye. Pour les *P. nigricans* de la région de Trinidad par exemple, ces conditions favorables ont été réunies dès la fin de novembre pour le cycle 84-85, mais seulement fin-janvier,

soit deux mois plus tard, pour le cycle 85-86.

Un des processus de régulation déjà observé est la possibilité pour certaines espèces de se reproduire dans des conditions assez différentes: les *Alestes baremoze* du Tchad se reproduisent principalement dans le fleuve Chari en pleine crue, mais ils peuvent aussi frayer, quoiqu'avec beaucoup moins d'intensité, en milieu lacustre. Cette plasticité n'a pas été constatée chez les *P. nigricans*, mais n'est pas à écarter car la fraye est souvent difficile à observer dans la nature. Une autre voie de recherche est la mise en corrélation du démarrage de la gamétogénèse avec un facteur du milieu qui jouerait le rôle de signal (Benech & Ouattara, 1990). Cette voie ne semble pas devoir être fructueuse dans le cas des *P. nigricans* de Trinidad, car les variations chronologiques de la fin de la crue paraissent sans rapport avec les conditions du milieu subies par les poissons plusieurs mois auparavant. Un troisième mécanisme de régulation pourrait être hormonal: il y aurait la possibilité d'un arrêt provisoire de la gamétogénèse au stade de maturation avancée dans l'attente des conditions propices à la fraye. Ce phénomène a été constaté chez les *Clarias gariepinus* du lac Sibaya (Bruton, 1979, in Legendre & Jalabert, 1988).

Nos données sont en accord avec une quatrième hypothèse: une variabilité innée du démarrage de la gamétogénèse faisant arriver à maturation à des périodes différentes, différentes fractions de la population. Selon les années hydrologiques la fraye sera possible pour telle ou telle fraction plus ou moins précoce de la population, ce qui est suffisant pour les espèces à forte fécondité comme *P. nigricans*. En effet, on a constaté au cours du cycle 85-86 un démarrage de la gamétogénèse chez les femelles étalé sur deux mois (fin août à fin octobre). De façon plus précise, une pêche à la roténone a été faite le 22 septembre 1983 dans un petit lac de forêt-galerie

Tableau 8. Longueur des *Prochilodus nigricans* de première année pêchés en 1985 pendant la décrue et les basses eaux. LS, longueur standard moyenne en cm; ET, écart-type; n, effectif.

date	milieu	LS	ET	intervalle	n
25/4	lac de Siquero	14,0	0,9	13,0-15,5	4
7-8/6	mare près de Trinidad	13,8	1,1	11,5-16,5	19
12-16/6	bancs à l'entrée du lac de Siquero	13,5	1,3	10,0-19,5	1444
3-15/8	mares près de Trinidad	10,4	0,8	8,5-12,5	111
20-24/8	Mamoré	17,5	1,4	15,0-20,5	47
1/11	mare du Bas Sécuré	13,7	1,3	11,5-18,0	35
5/11	anse d'un lac du Bas Sécuré	17,9	1,5	15,0-20,0	20

isolé par la décrue depuis environ deux mois. Les femelles adultes de *P. nigricans* capturées à cette occasion avaient subi par conséquent des conditions de vie identiques. Néanmoins, certaines étaient encore en repos sexuel tandis que d'autres avaient un RGS supérieur à 5%. Ce mécanisme n'exclut pas évidemment les autres processus envisagés.

**Croissance.** L'estimation de l'âge des *P. nigricans* de la région de Trinidad est difficile pour les grands individus: il y a 50% d'échecs chez les poissons d'au moins 36 cm (Loubens & Panfili, 1992). Cela pourrait entraîner un biais, l'âge des poissons à croissance rapide (donc à annulus plus faciles à distinguer) étant obtenu plus souvent que celui des individus à croissance lente. Cependant, nos deux méthodes de traitement des données de base annulent cette possibilité de biais puisque, dans la méthode directe, les poissons âgés ont peu de poids, et dans la méthode de la longueur maximale, l'asymptote de la courbe est imposée par la détermination préalable de la longueur maximale; or celle-ci ne dépend pas d'une connaissance précise de l'âge des vieux poissons.

Nous n'avons connaissance que d'une seule étude sur la croissance de *P. nigricans*, celle de Werder & Soares (1984). Ces auteurs ont estimé les dates de naissance et les croissances des jeunes spécimens de quelques centimètres provenant du rio Negro, juste en amont de Manaus, en comptant le nombre de circulus sur les écailles et en évaluant leur vitesse de formation. La croissance est d'environ 2 cm par mois pour les deux premiers mois d'existence, ce qui est en accord avec nos résultats (20 cm la première année).

Il existe dans le bassin du Parana-Paraguay une espèce très voisine de *P. nigricans* par sa morphologie, sa biologie et son abondance, *P. lineatus*, dont la croissance a donné lieu à plusieurs publications: Bayley (1973) et Payne & Harvey (1989) pour des individus du Pilcomayo en Bolivie; Cordiviola (1971) et Carrozza & Cordiviola (1991) pour le rio Parana en Argentine. Si l'on traduit tous les résultats en terme de longueur standard, on obtient des croissances très semblables à 2 ans: 28 cm pour *P. nigricans* (méthode classique, mâles et femelles); 28 cm pour les *P. lineatus* du Pilcomayo (moyenne des 5 estimations fournies par Payne & Harvey); 25 cm pour ceux du Parana. Par la suite, la croissance des adultes de *P. lineatus* est un peu plus rapide et

aboutit à des tailles maximales observées un peu plus élevées, 48 cm pour les *P. lineatus* du Parana, 45 cm pour *P. nigricans*. Pour expliquer que les femelles adultes soient en moyenne plus grandes que les mâles, Bayley (1973) fait appel à la fois à la croissance et à la longévité; Payne & Harvey (1989) à la longévité seulement. Celle-ci est semblable pour les deux espèces, 7 à 8 ans.

**Structure démographique et migrations.** Dans l'état encore rudimentaire des données disponibles, les résultats obtenus dans la région de Trinidad pour les adultes de *P. nigricans* peuvent s'interpréter sans faire intervenir l'existence de migrations. D'une part la reproduction a lieu dans la région elle-même, d'autre part les variations de PUE peuvent s'expliquer par le simple phénomène de contraction-dilatation de l'espace vital provoqué par la crue. Il en est de même pour les jeunes de première année. Par contre la grande rareté des individus de deuxième année (20 à 28 cm environ) implique une migration des jeunes en fin de première année, pendant la crue qui suit leur naissance, et leur retour comme prépubères ou jeunes adultes pendant l'étiage suivant où ils se mêleraient aux adultes plus âgés restés sur place. Cette migration ne peut avoir lieu vers l'amont qui marque la limite de l'aire de répartition de l'espèce, tandis que vers l'aval les zones inondées sont très vastes et sont parsemées de lacs plats permanents couvrant au total plusieurs centaines de kilomètres carrés.

Ce schéma n'est pas en désaccord avec celui proposé par Carvalho & Merona (1986) pour les *P. nigricans* du Tocantins avant la fermeture du barrage de Tucuruí. Les adultes en maturation avancée ont été observés presque exclusivement dans la partie amont du rio Tocantins, entre Tucuruí et l'embouchure du rio Araguaia. Il faut donc que les individus de la partie aval (de Tucuruí à l'embouchure du rio Para) entreprennent une migration de reproduction vers l'amont à un stade (préadulte ou adulte) qui ne peut être précisé. Ceci n'exclut pas la présence dans cette dernière zone d'une fraction sédentaire. Dans le cadre d'un schéma de ce type la région de Trinidad correspondrait à la partie amont du rio Tocantins. Goulding (1980, 1981) décrit des mouvements et des migrations complexes chez les *P. nigricans* du rio Madeira, mais les preuves ne sont pas fournies.

Selon les travaux déjà cités auxquels on peut ajouter ceux de Boneffo et al. (1971) et les

compilations de Novoa (1982) et Petrere (1985), toutes les espèces de *Prochilodus* sont plus ou moins migratrices avec une tendance générale chez les adultes à entreprendre une migration de reproduction vers l'amont pendant la montée des eaux. Cependant, l'importance et la composition par classe d'âge de la fraction migratrice par rapport à l'ensemble de la population restent inconnues. Les limites géographiques des populations étudiées sont également inconnues. L'ignorance de ces données rend illusoire toute tentative sérieuse d'aménagement des ressources. Au sujet des *P. nigricans* du Mamoré, il apparaît que les observations devraient couvrir une zone beaucoup plus étendue vers l'aval pour tenter de mettre en évidence une unité populationnelle dont on pourrait alors faire une étude approfondie.

### Remerciements

Nous remercions chaleureusement R. I. C. C. Francis, Ministry of Agriculture and Fisheries, Wellington, New Zealand, pour son aide précieuse dans la manière de procéder au rétrocalcul.

### Littérature citée

- Albaret, J. J. 1982. Reproduction et fécondité des poissons d'eau douce de Côte d'Ivoire. *Rev. Hydrobiol. Trop.*, 15: 347-371.
- Atchley, W. R., C. T. Gaskins & D. Anderson. 1976. Statistical properties of ratios. I. Empirical results. *Syst. Zool.*, 25: 137-148.
- 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.
- Benech, V. & S. Ouattara. 1990. Rôle des variations de conductivité de l'eau et d'autres facteurs externes dans la croissance ovarienne d'un poisson tropical, *Brycinus leuciscus* (Characidae). *Aquat. Living Res.*, 3: 153-162.
- Benech, V. & J. Quensière. 1985. Stratégies de reproduction des poissons du Tchad en période de Tchad normal (1966-1971). *Rev. Hydrobiol. Trop.*, 18: 227-244.
- Bolger, T. & P. L. Connolly. 1989. The selection of suitable indices for the measurement and analysis of fish condition. *J. Fish Biol.*, 34: 171-182.
- Bonetto, A. A., C. Pignalberi, E. Cordiviola & O. Oliveros. 1971. Informaciones complementarias sobre migraciones de peces de la Cuenca del Plata. *Physis*, 30: 505-520.
- Carozza, C. & E. Cordiviola. 1991. Estudios ictiológicos en la laguna La Cuarentena (Isla Carabajal), río Paraná, Argentina: edad y crecimiento del 'sábalo', *Prochilodus lineatus* (Val.), período 1984-1985 (Pisces, Curimatidae). *Rev. Hydrobiol. Trop.*, 24: 119-129.
- Carvalho, J. L. & B. de Mérona. 1986. Estudos sobre dos peixes migratorios do baixo Tocantins, antes do fechamento da barragem de Tucuruí. *Amazoniana*, 9: 595-607.
- Cone, R. S. 1989. The need to reconsider the use of condition indices in fishery science. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 118: 510-514.
- Cordiviola, E. 1971. Crecimiento de peces del Parana medio. I. 'Sábalo' (*Prochilodus platensis* Holmberg), (Pisces, Tetragnopteridae). *Physis*, 30: 483-504.
- Durand, J. R. 1978. Biologie et dynamique des populations d'*Alestes baremoze* (Pisces, Characidae) du bassin tchadien. *Travaux et Documents de l'ORSTOM*, 98: 332 pp.
- Durand, J. R. & G. Loubens. 1970. Observations sur la sexualité et la reproduction des *Alestes baremoze* du bas Chari et du lac Tchad. *Cah. ORSTOM, Sér. Hydrobiol.*, 4: 61-81.
- 1971. Développement embryonnaire et larvaire des *Alestes baremoze*. *Cah. ORSTOM, Sér. Hydrobiol.*, 5: 53-61.
- Francis, R. I. C. C. 1990. Back-calculation of fish length: a critical review. *J. Fish Biol.*, 36: 883-902.
- Fréon, P. 1979. Relations tailles-poids, facteurs de condition et indices de maturité sexuelle. *Doc. Scient. Centre Rech. Océanogr., Dakar-Thiaroye*, 68: 144-171.
- Godoy, M. P. 1959. The age, growth, sexual maturity, behavior, migration, tagging and transplantation of the curimatá (*Prochilodus scrofa* Steindachner 1881) of the Mogi Guassu River, São Paulo State, Brasil. *An. Acad. Brasil. Ciên.*, 31: 447-477.
- Goulding, M. 1980. The fishes and the forest. Univ. California Press, Berkeley, 280 pp.
- 1981. Man and fisheries on an Amazon frontier. Junk, The Hague, 137 pp.
- Guyot, J. L., D. Corbin, J. Quintanilla & H. Calle. 1991. Hydrochimie des lacs dans la région de Trinidad (Amazonie bolivienne). Influence d'un fleuve andin: le Rio Mamoré. *Rev. Hydrobiol. Trop.*, 24: 3-12.
- INDERENA (Instituto de desarrollo de los recursos naturales renovables). 1973. Operación subienda, 1973. Investigación pesquera, Bogota, 133 pp.
- Jensen, A. L. 1986. Functional regression and correlation analysis. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 43: 1742-1745.
- Laurent, M. & G. Moreau. 1973. Influence des facteurs écologiques sur le coefficient de condition d'un Téléostéen (*Cottus gobio* L.). *Ann. Hydrobiol.*, 4: 211-228.
- Lauzanne, L., G. Loubens & B. Le Guennec. 1990. Pesca y biología pesquera en el Mamore medio (region de Trinidad, Bolivia). *Interciencia*, 15: 452-460.
- 1991. Liste commentée des poissons de l'Amazonie bolivienne. *Rev. Hydrobiol. Trop.*, 24: 61-76.

- Le Cren, E. D. 1951. The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch (*Perca fluviatilis*). *J. Anim. Ecol.*, 20: 201-219.
- Legendre, M. & R. Jalabert. 1988. Physiologie de la reproduction. Pp 153-187 in: Lévêque, C., M. N. Bruton & G. W. Ssentonzo (éd.), *Biologie et écologie des poissons d'eau douce africains*. ORSTOM, Paris.
- Le Guen, J. C. 1971. Dynamique des populations de *Pseudokribia (Fonticulus) elongatus* (Bowd. 1825). Poissons. Sciaenidae. Cah. ORSTOM. Sér. Océanogr., 9, 3-84.
- Le Guennec, B. 1989. Contribution a la connaissance de l'ichtyofaune du bassin du Mamoré (Bolivie): référence aux sardinons: *Pellona castelnacana* et *Pellona flavipinnis* (Pisces, Clupeidae). Thèse Doct., Inst. Nation. Polytechnique Toulouse. 294 pp.
- Loubens, G. 1980a. Biologie de quelques espèces de poissons du lagon néo-calédonien. II. Sexualité et reproduction. Cah. Indo-Pacifique, 2: 41-72.
- 1980b. Biologie de quelques espèces de poissons du lagon neo-calédonien. III. Croissance. Cah. Indo-Pacifique, 2: 101-153.
- Loubens, G., L. Lauzanne & J. Géry. 1991. Contribution a la systematique des *Prochilodus* boliviens (Pisces, Characiformes, Prochilodidae). *Rev. Hydrobiol. Trop.*, 24: 217-239.
- Loubens, G., L. Lauzanne & B. Le Guennec. 1992. Les milieux aquatiques de la région de Trinidad (Béni, Amazonie bolivienne). *Rev. Hydrobiol. Trop.*, 25: 3-21.
- Loubens, G. & J. Pantili. 1992. Estimation de l'âge individuel de *Prochilodus nigricans* (Teleostei, Prochilodidae) dans le Béni (Bolivie): protocole d'étude et application. *Aquat. Living Res.*, 5: 41-56.
- Lowe-McConnell, R. H. 1987. *Ecological studies in tropical fish communities*. Cambridge University Press, Cambridge, 384 pp.
- Mérona, B. de. 1990. Amazon fisheries: general characteristics based on two case-studies. *Interciencia*, 15: 461-468.
- Murphy, B. R., D. W. Willis & T. A. Springer. 1991. The relative weight index in fisheries management: status and needs. *Fisheries*, 16: 30-38.
- Novoa, D. 1982. Los recursos pesqueros del rio Orinoco y su exploración. Corporación venezolana de Guayana. Caracas, 385 pp.
- Pantili, J. 1993. Estimation de l'âge individuel des poissons: méthodologies et applications à des populations naturelles tropicales et tempérées. ORSTOM. Travaux et Documents Microfiches, 456 pp + annexes.
- Patterson, K. R. 1992. An improved method for studying the condition of fish, with an example using Pacific sardine *Sardinops sagax* (Jenyns). *J. Fish Biol.*, 40: 821-831.
- 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.
- Petrere, M. Jr. 1985. Migraciones de peces de agua dulce en America latina: algunos comentarios. Comisión de pesca continental para América latina. COPE-SCAL/OP1, 17 pp.
- Ricker, W. E. 1973. *Linear regression in fishery research*. *J. Fish. Res. Board Can.*, 30: 409-434.
- Welcomme, R. L. 1979. *Fisheries ecology of floodplain rivers*. Longman, London, 317 pp.
- Werder, U. & G. M. Soares. 1984. Age determination by sclerite numbers, and scale variations in six fish species from the central Amazon (Osteichthyes, Characoidei). *Amazoniana*, 8: 395-420.
- West, G. 1990. Methods of assessing ovarian development in fishes: a review. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, 41: 199-222.

Reçu le 17 juillet 1994  
 Révisé le 30 novembre 1994  
 Accepté le 17 janvier 1995