

Température et incubation chez l'Atipa, *Hoplosternum littorale* (Teleostei, Siluriforme)

Gérard Hostache⁽¹⁾, Michel Pascal⁽²⁾, Marc Kernen⁽¹⁾ et Christian Tessier⁽¹⁾

⁽¹⁾ INRA, Laboratoire d'Hydrobiologie, BP 709, 97385 Kourou Cedex, France.

⁽²⁾ INRA, Département d'Hydrobiologie et de Faune Sauvage, 35042 Rennes Cedex, France.

⁽²⁾ Adresse de correspondance.

Reçu le 2 décembre 1991, accepté le 11 février 1992.

Incubation and thermic conditions in *Hoplosternum littorale* (Teleostei, Siluriforme).

Hostache G., M. Pascal, M. Kernen, C. Tessier. *Aquat. Living Resour.*, 1992, 5, 31-39.

Abstract

Two sets of experiments have been undertaken, some in ponds and others in laboratory, in order to relate thermic conditions with the duration of incubation for Atipa [*Hoplosternum littorale* (Hancock, 1828)]. In laboratory conditions, 36°C would be the upper thermic limit allowing hatching. 24°C was the minimum temperature tested but it is not the lower limit, since hatching is still excellent at this temperature. Minimum incubation duration computed is 36 hours at 33.6°C. Minimum energy required from the environment to reach hatching is 1201 degrees-hours (°C×h) at 31.3°C. A typology of embryonic development of the species, directly issued from Ballantyne's description, is proposed taking into account the energy required at each stage expressed in degrees-hours. In ponds, incubating thermic conditions are an average of 2°C higher than the air temperature. At the same time they are close to the temperature recorded in the water surface of the pond, and quite stable under a wide range of climatic conditions (average varying between 27 and 29°C). Incubation duration recorded over 9 Atipa nests varied from 47 to 54 hours. For an equal duration of the incubation, the required number of degrees-hours to reach hatching is usually greater in ponds than in the laboratory. The part played by the nest in the reproductive strategy of the species is discussed.

Keywords : *Hoplosternum littorale*, Teleostei, Siluriforme, temperature, incubation, field conditions, laboratory conditions.

Résumé

Deux séries d'expériences ont été menées, les unes en étang de pisciculture, les autres en laboratoire, pour déterminer la relation entre conditions thermiques et durée de l'incubation chez l'Atipa [*Hoplosternum littorale* (Hancock, 1828)]. En milieu contrôlé, 36°C constituerait la limite supérieure de la température d'incubation permettant la survie des œufs. La température minimum testée, 24°C, ne constitue pas la limite inférieure permettant la survie des œufs. La durée minimale d'incubation, évaluée à 36 heures, serait obtenue pour une température d'incubation de 33,6°C. La quantité minimum d'énergie fournie par l'environnement pour obtenir l'éclosion est exprimée en degrés-heures et s'élèverait à 1201°C×h pour la température d'incubation de 31,3°C. Une typologie du développement embryonnaire de l'espèce, directement inspirée de celle de Ballantyne (1930), a été calée sur une échelle exprimée en °C×h. En étangs, les conditions de température au sein de la ponte, plus élevées que celles de l'air, sont sensiblement identiques à celles de l'eau environnante et relativement stables d'une expérience à l'autre (27 à 29°C en moyenne). Le temps d'incubation observé sur l'ensemble des 9 nids équipés de capteurs varie de 47 à 54 heures. A temps d'incubation égal, le nombre de degrés-heures nécessaires pour obtenir l'éclosion est plus important en étang qu'en milieu contrôlé. La discussion porte sur le rôle du nid dans la reproduction de l'espèce.

Mots-clés : *Hoplosternum littorale*, Teleostei, Siluriforme, température, incubation, milieu naturel, milieu confiné.

INTRODUCTION

Dans les bassins de l'Amazone, de l'Orénoque et jusqu'à Trinidad, l'Atipa, *Hoplosternum littorale*, Siluriforme à plaques osseuses de la famille des Callichthyidés, est présent et recherché pour sa consommation. En Guyane Française, il fréquente les marais sub-côtiers et il est exploité par la pêche artisanale dans les marais de Kaw qui communiquent avec l'embouchure de l'Approuague (Boujard *et al.*, 1988; Luquet *et al.*, 1989).

Certaines de ses caractéristiques biologiques font de ce poisson un candidat de choix pour l'aquaculture. Très rustique, il présente une grande tolérance à l'hypoxie grâce à sa respiration annexe intestinale (Carter et Beadle, 1931) dont l'intensité est modulée par le cycle nyctéméral, tout comme l'activité locomotrice (Boujard *et al.*, 1990) et la prise alimentaire (Boujard *et al.*, 1991). Il manifeste un comportement reproducteur complexe dont un des aboutissements est la construction d'un nid en surface qui autorise une collecte aisée des œufs.

Tous les auteurs s'accordent pour signaler que l'entrée en reproduction de l'Atipa dans le milieu naturel coïncide avec le début de la saison des pluies. Du sud au nord de son aire de répartition, Carter et Beadle (1931) l'ont observé à partir d'octobre au Paraguay, Tuma (1978) en décembre-janvier dans le delta de l'Amazone, Machado-Allison et Zaret (1984) en mai-juin au Vénézuéla. En Guyane Française, des observations réalisées en élevage (Hostache *et al.*, 1990) ont montré que la période de ponte commence à la mi-novembre et peut parfois se prolonger jusqu'en août. Elle s'étale donc alors sur 6 à 7 mois, contre 3 à 4 dans le milieu naturel (Planquette, 1989). En bassins, la fréquence des pontes présente deux pics marqués, l'un en décembre-janvier, l'autre en avril-mai.

La reproduction débute par la construction, à la surface de l'eau, d'un nid constitué de divers débris végétaux agglomérés entre eux par des bulles de mucus (Vipan, 1886; Carter et Beadle, 1931; Machado-Allison et Zaret, 1984; Winemiller, 1987). L'acteur principal de cette construction est le mâle. A la suite de parades complexes, la femelle collecte le sperme dans sa bouche pour le transférer sous le nid avant d'y déposer ses ovules (Gauthier *et al.*, 1988).

Dix femelles pourraient pondre dans un même nid et Boujard *et al.*, (1988) estiment la production maximale d'une génitrice au cours d'un cycle annuel à 20 000 œufs, émis en plusieurs épisodes. Novoa (1982), au Vénézuéla, cite des chiffres plus bas de 900 à

2 500 œufs. Plus récemment, Hostache *et al.* (1990) ont observé en pisciculture guyanaise qu'une femelle de 200 g peut pondre en une dizaine de fois au cours du cycle annuel, 350 g d'œufs représentant 90 g d'ovules matures, soit près de 100 000 œufs. Ces œufs, plus denses que l'eau, coulent sans le support du nid (Machado-Allison et Zaret, 1984).

La durée d'incubation, varie selon les auteurs de 48 à 120 heures. Singh (1978) a observé, en laboratoire, des éclosions 3 à 4 jours après la ponte, sans préciser la valeur de la température. Machado-Allison et Zaret (1984) signalent avoir observé, après 72 heures d'incubation à 25°C, des œufs à l'embryon mobile et bien visible. Machado-Allison (1986) estime qu'une incubation à la température de 25°C dans de l'eau contenant 7 mg/l d'oxygène entraîne l'éclosion des œufs en 96 à 120 heures. Breder et Rosen (1966) parlent d'une durée d'incubation de 96 heures à 27°C. Pour sa part, Planquette (1989) estime qu'en milieu naturel, elle se situe, pour la population de Guyane Française, entre 48 et 72 heures selon la température.

Les valeurs attribuées par la littérature à la durée d'incubation des œufs de l'Atipa sont donc relativement hétérogènes. Elles proviennent pour l'essentiel d'observations en milieu naturel et semblent plutôt traduire la durée d'existence du nid (3 à 5 jours, soit 72 à 120 heures) que celle de l'incubation proprement dite. Par ailleurs, les quelques informations relatives à des expériences menées en captivité ne livrent pas les conditions expérimentales de façon précise.

Ballantyne (1930) a établi une typologie très complète du développement embryonnaire de cette espèce distinguant 39 stades, de l'œuf fécondé à l'alevin de 20 mm. Cette typologie, réalisée sur du matériel biologique fixé, n'est cependant pas calée dans le temps.

Dans la perspective d'un développement aquacole de l'Atipa, des expériences ont été menées en milieu contrôlé afin de déterminer la durée de l'incubation à diverses températures. Parallèlement, des mesures ont été effectuées en bassins de pisciculture afin de cerner l'environnement thermique des œufs en conditions semi-naturelles. Enfin, une typologie succincte, inspirée de celle de Ballantyne (1930), a été établie et calée dans le temps.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Incubations en milieu contrôlé

Des nids ont été récoltés sur divers étangs de la pisciculture de Soukoumou (Guyane Française) entre

le 15 janvier et le 15 juin 1991. Seuls ont servi aux expériences ceux contenant des œufs au stade « collant », critère caractéristique d'une ponte émise dans l'heure précédant la récolte (Hostache *et al.*, 1990). Quatre lots d'environ 8 g, soit approximativement 2 300 œufs, ont été constitués à partir de chaque ponte et ont été soumis simultanément à quatre températures différentes d'incubation.

Afin de permettre une bonne oxygénation, la masse de 8 g d'œufs a été fractionnée en une dizaine de sous agrégats de 0,6 à 1 g, avant d'être plongée dans un incubateur conique (hauteur : 46 cm; diamètre maximum : 11,5 cm; volume : 1,5 l), placé dans un aquarium de 125 l localisé dans une pièce climatisée à 20°C. Les températures expérimentales ont été maintenues au dixième de degré grâce à un thermostat type Polystat 22. Le brassage des œufs est réalisé par des aérateurs placés au fond des incubateurs et assurant un débit d'air de 0,30 l/min, valeur retenue après divers essais.

Les incubateurs ont été alimentés par un mélange d'eau en provenance des étangs et du fleuve Kourou afin d'obtenir un pH proche de la neutralité, des expériences menées au préalable avec de l'eau du Kourou au pH inférieur à 5 s'étant soldées par l'éclatement des œufs.

La durée d'incubation de 30 lots a été établie pour dix températures s'échelonnant de 24° à 38°C (fig. 1).

La survie des larves a été appréciée de façon qualitative par un indice à 4 niveaux : mortalité nulle (3), mortalité de 100 à 200 larves (2), forte mortalité se soldant par la survie à terme de quelques 200 à 300 larves (1), mortalité totale pendant la durée de l'incubation ou dans l'heure qui a suivi l'éclosion des quelques larves survivantes (0).

Description de l'ontogenèse précoce

L'observation a été effectuée à la loupe binoculaire à partir de matériel vivant. Pour 9 étapes de l'incubation caractérisées par un nombre de degrés-heure donné, une dizaine de larves provenant des bacs thermostatés entre 28 et 34°C ont été examinées.

Outre la recherche des caractères morphologiques établis par Ballantyne à partir de matériel fixé, des critères de pigmentation, de mouvement et de circulation sanguine ont été notés systématiquement.

Environnement thermique des œufs dans le nid

Des atipas ont été récoltés dans le milieu naturel (marais de Kaw) au cours du mois de juillet 1989. Mâles et femelles ont été élevés séparément jusqu'au mois de novembre 1989, puis appariés. Les mâles pesaient alors entre 250 et 350 g, les femelles 200 à 300 g. Au cours de la saison de reproduction, 22

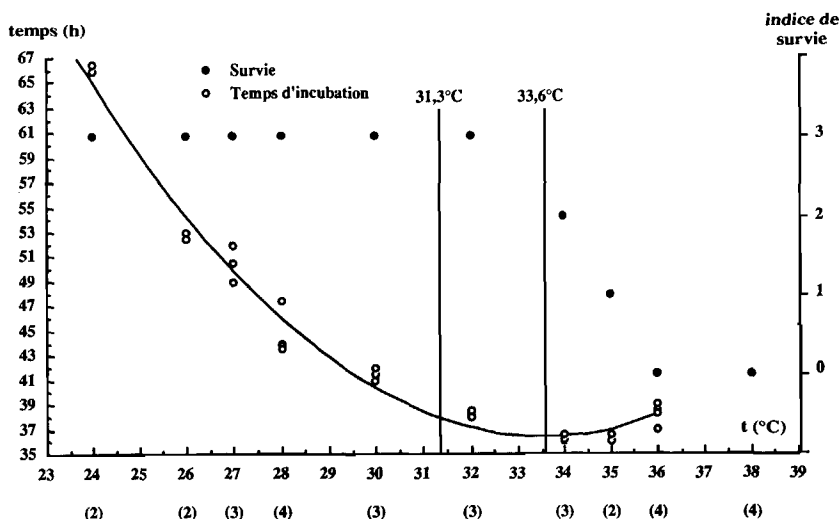


Figure 1. — Évolution de la durée d'incubation en heures et de l'indice de survie (échelle de 0 à 3) en fonction de la température d'incubation. Les chiffres entre parenthèses correspondent au nombre de répliquats réalisés pour une température donnée. Équation de régression polynomiale du deuxième degré du temps d'incubation en fonction de la température d'incubation :

$$y = 0,31065x^2 - 20,874x + 387,03, \quad r^2 = 0,976.$$

Le temps minimal d'incubation serait de 36,4 h à la température de 33,6°C.

Incubation time (hours) and survival index (scale 0 to 3) related to incubation temperature. Digits in parentheses show number of replicates for a given temperature. Second degree polynomial regression equation for incubation duration against incubation temperature.

$$y = 0,31065x^2 - 20,874x + 387,03, \quad r^2 = 0,976.$$

Minimum incubation duration would be 36.4 hours for a 33.6°C incubating temperature.

Les limites de cette plage de valeurs sont les températures maximales et minimales observées dans les nids de la pisciculture au cours de plusieurs nycthémes.

couples ont été chacun logés isolément dans un vivier cylindrique de 1,2 m de diamètre et 1,2 m de profondeur de filet de maille 5 mm. Ces viviers ont été placés

dans un étang de 500 m². Trois fois par semaine, de l'herbe fraîchement coupée y a été déposée afin de permettre la construction des nids. Cette situation recouvre ce qui dans la suite du texte sera baptisé « conditions semi-naturelles ».

Trois thermocouples cuivre-constantan reliés à une centrale Campbell XR 21 programmée pour enregistrer une température chaque 10 secondes ont été placés simultanément, le premier dans l'air, à l'ombre, à plus de 10 cm de la surface de l'eau, le second, dans la masse d'œufs, le troisième, dans l'eau, à une profondeur de 10 cm (*fig. 2*). Les mesures prises toutes les



Figure 2. — Mesure de la température en continue dans l'air, dans la masse d'œufs et dans l'eau au moyen de thermocouples reliés à une centrale Campbell XR 21.

Automatic measurement of temperature in the air, the water, and in incubating eggs, by use of thermocouples connected to a Campbell XR 21 data recorder.

10 secondes sont traitées par l'appareil qui en délivre une valeur moyenne toutes les heures.

Les nids ont été équipés avant la ponte. La sonde destinée à être implantée dans la masse d'œufs a été maintenue, jusqu'à l'apparition des œufs, à proximité de la sonde mesurant la température de l'air. L'enregistrement a été interrompu dès l'observation des premières éclosions et l'erreur commise sur la détermination du moment de l'éclosion est évaluée à moins de 2 heures.

Douze nids ont ainsi été équipés. Pour diverses raisons d'ordre technique (déplacement latéral du nid en cours d'expérience à l'occasion de son entretien par le mâle, ou mauvais fonctionnement d'une sonde), seules 5 expériences ont pleinement réussi et 3 autres donnent des résultats utilisables, la sonde implantée dans la masse d'œufs ayant fonctionné correctement.

RÉSULTATS

Incubations en milieu contrôlé

Quelle que soit la température d'incubation, les éclosions ne sont pas synchrones dans un même incubateur et leur étalement dans le temps est d'autant

plus important que la température est basse (34°C : 1 h-24°C : 10 h). Aussi, par convention, la durée d'incubation dont il sera fait état par la suite couvre le temps séparant la récolte des œufs de l'observation des premières éclosions.

Pour chaque température, la durée d'incubation est peu variable d'un lot à l'autre (*fig. 1*). A 38°C, tous les œufs éclatent après une vingtaine d'heures d'incubation. Les quelques larves obtenues après incubation à 36°C survivent rarement au-delà de quelques heures. Par ailleurs, toutes les larves obtenues à 24°C survivent sans difficulté jusqu'à la résorption totale de la vésicule vitelline. Cette température ne représenterait donc pas la limite inférieure autorisant l'incubation.

En première approximation, les valeurs expérimentales s'ajustent correctement ($r^2=0,98$) à un modèle polynomial de degrés 2 (*fig. 1*). Sans chercher à interpréter et valider sur la plan biologique la valeur de ce modèle mathématique, son utilisation permet de déterminer avec quelque raison que le temps minimum d'incubation (36,4 h) serait obtenu pour une température de 33,6°C.

En raison de la brièveté de la durée de l'incubation chez l'espèce, une évaluation de la quantité d'énergie fournie à l'embryon par le milieu ambiant (°C × h) a été exprimée par le produit de la température moyenne du milieu (en °C) par la durée de l'incubation exprimée en heures (h) et non en jours comme cela se fait souvent (*fig. 3*). Globalement cette quantité reste relativement stable (1 225 et 1 250°C × h) entre les températures de 28 et 34°C. L'ensemble des valeurs expérimentales a été ajusté à un modèle polynomial de degrés 2 qui a permis de déterminer que l'énergie minimum requise pour obtenir l'éclosion serait de 1 201°C × h à la température d'incubation de 31,3°C.

Typologie et chronologie du développement embryonnaire

Tout laisse à penser que le développement embryonnaire se déroule de façon satisfaisante entre 28 et 34°C, l'énergie fournie à l'œuf par le milieu ambiant étant alors minimale. C'est la raison pour laquelle la typologie de ce développement a été établie à partir d'œufs incubés dans ces conditions de température.

Entre la formation du blastoderme, au moment de la récolte (stade 5 selon Ballantyne) et le début des éclosions (stade 28), nous avons distingué 7 étapes principales se situant entre les stades 20 et 27 de Ballantyne et correspondant à une fourniture d'énergie par le milieu évoluant entre 400 et 1 000°C × h.

Une synthèse de ces observations est consignée dans le tableau 1 et la figure 4.

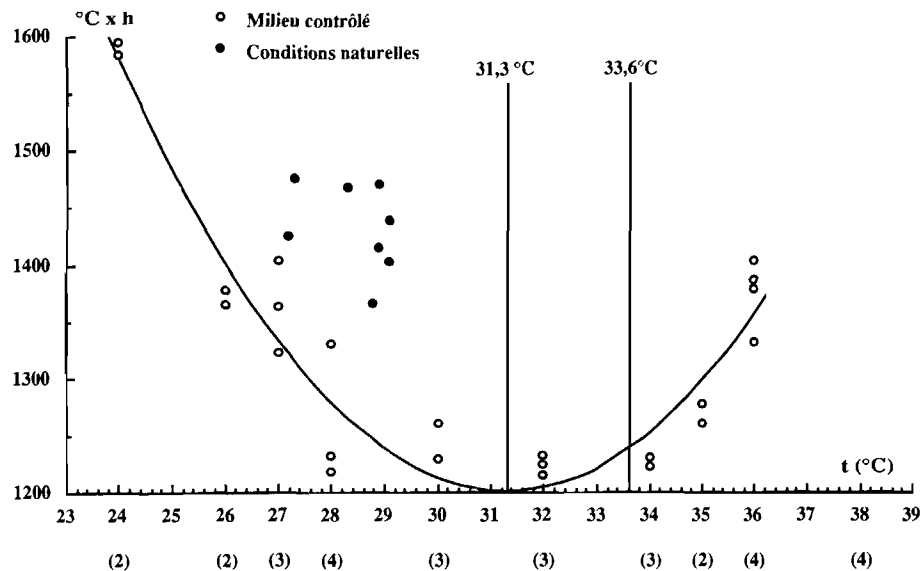


Figure 3. – Énergie nécessaire à l'incubation en nombre de degrés-heures ($^{\circ}\text{C} \times \text{h}$) en fonction de la température d'incubation. Résultat des expériences menées en milieu contrôlé et en milieu naturel. Les chiffres entre parenthèses signalent le nombre de réplicats réalisés à une température donnée. Équation de la régression polynomiale d'ordre 2 :

$$y = 7,1087x^2 - 445,07x + 8167,7 \quad r^2 = 0,884$$

L'énergie minimum requise pour obtenir une incubation serait de $1201^{\circ}\text{C} \times \text{h}$ à la température d'incubation de $31,3^{\circ}\text{C}$.

Energy required for hatching expressed in degrees-hours ($^{\circ}\text{C} \times \text{h}$) related to incubation temperature. Results of experiments managed under laboratory and natural conditions. Digits in parentheses, show number of replicates at a given temperature. Second degree polynomial regression equation for number of degrees-hours against incubation temperature.

$$y = 7,108,7x^2 - 445,07x + 8167,7 \quad r^2 = 0,884$$

Minimum required energy for hatching would be $1,201^{\circ}\text{C} \times \text{h}$ for a $31,3^{\circ}\text{C}$ incubating temperature.

Tableau 1. – Description et chronologie du développement embryonnaire d'*Hoplosternum littorale* du stade œuf collant à l'éclosion en référence aux stades décrits par Ballantyne (1930).

Description and chronology of *Hoplosternum littorale* embryonic development from sticking eggs stage to hatching with reference to the steps described by Ballantyne (1930).

Nombre de degrés-heure	Observations issues de la présente expérience	N° stade	Description succincte d'après Ballantyne (1930)
Récolte	Œufs collants; blastoderme visible (fig. 4 a)	5	Blastoderme apical formé de cellules arrondies contenant des noyaux bien visibles et en division
200		7	Blastoderme recouvrant l'œuf jusqu'à l'équateur
400	Embryon bien visible (fig. 4 b)	20-21	Embryon entourant presque complètement le vitellus. Les cavités encéphaliques et spinales se forment
675	Queue mobile et pourvue de 2 vaisseaux sanguins. Battements cardiaques apparents (fig. 4 c)	22	Début d'apparition des nageoires pectorales à partir d'un épaississement de l'ectoderme
750		23	Apparition des yeux. Division distincte du cerveau en 3 lobes
800	Début de pigmentation en avant de la tête sur les yeux et les nageoires pectorales. Mélanocytes petits et isolés. (fig. 4 d)	non décrit	
850	Circulation sanguine visible sur l'ensemble du corps (fig. 4 e)	non décrit	
925	Barbillons bien visibles (fig. 4 f)	25	Tête bien formée, barbillons visibles. Le tube digestif reste obturé au niveau de la bouche
1050	Yeux pigmentés à l'exception du cristallin. Intensification de la pigmentation générale (fig. 4 g)	27	Nageoires pectorales et barbillons bien développés
1225	Premières éclosions. Pigmentation intense de la base des nageoires pectorales et de la zone frontale. (fig. 4 h)	28	La nageoire dorsale s'étend encore sur toute la longueur de la queue. Selon les cas, le tube digestif est bien ouvert, ou encore obturé au niveau du pharynx

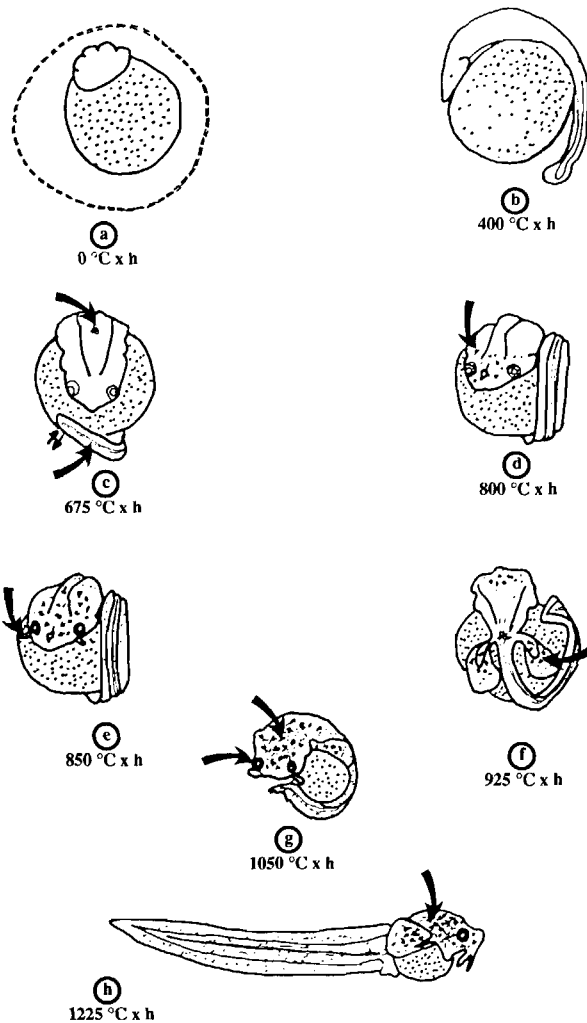


Figure 4. — Typologie du développement embryonnaire d'*Hoplosternum littorale* du stade œuf collant (a : juste après la ponte) à l'éclosion (h).

Typology of Hoplosternum littorale embryonic development from sticking eggs (a: just after spawning) to hatching (h).

Environnement thermique des œufs dans le nid

Quatre enregistrements représentatifs de conditions climatiques contrastées ont été retenus à titre d'exemple (fig. 5 a, b, c, d) et quelques valeurs globalisées des variables de l'environnement thermique de l'incubation sont consignées dans le tableau 2. Les quatre résultats supplémentaires sont intégrés dans les figures 3 et 6.

La température enregistrée dans le nid est, en règle générale, comprise entre la température de l'air, basse, et la température de l'eau de surface, plus élevée. Cependant, pendant les phases chaudes de la journée, entre 10 h et 17 h, la température du nid peut être substantiellement plus élevée que celle de l'eau et, à plus forte raison, que celle de l'air.

Les températures quotidiennes les plus basses sont enregistrées généralement tôt le matin entre 5 et 7 h quand ne surviennent pas de perturbations engendrées par des précipitations. Elles se situent entre 24 et 27°C pour les œufs, 23 et 25°C pour l'air et 25 et 28°C pour l'eau de surface.

Les températures les plus hautes sont enregistrées en milieu d'après-midi entre 14 et 17 h et oscillent entre 30 et 34°C pour les œufs voire, 36,5°C après 2 jours consécutifs de soleil, 29 à 31°C pour l'air et 30 à 33°C pour l'eau de surface.

Alors que l'amplitude thermique quotidienne varie entre 5 et 7°C pour l'air et l'eau de surface elle oscille entre 4 et 11°C pour les œufs. L'augmentation de l'amplitude pour les œufs est essentiellement due aux fortes températures observées en milieu de journée.

En dépit de conditions climatiques variées, l'environnement thermique global de l'incubation, présente une faible amplitude : moins de 2°C pour la température moyenne d'incubation comprise entre 27 et 29°C, correspondant à une variation dans la durée d'incubation de 4 à 5 heures. Celle-ci est proche de 48 heures, soit 2 cycles nyctéméraux et, quelque soit l'heure de ponte (les pontes se produisent pour l'essentiel entre 8 et 14 h), la quantité d'énergie fournie aux œufs reste sensiblement la même (tabl. 2).

Si l'on admet que la température d'incubation des œufs dans la nature peut-être assimilée à la valeur moyenne de la température au sein du nid pour la totalité du cycle d'incubation (tabl. 2), il apparaît qu'à température d'incubation égale, l'exigence énergétique de l'espèce exprimée en °C x h est plus élevée en milieu semi-naturel qu'en milieu contrôlé (fig. 3).

Il est vrai que cette façon de procéder est largement critiquable dans la mesure où les variations de température lors de l'incubation ne sont certainement pas sans conséquence sur la vitesse de celle-ci. Aussi, pour s'affranchir de l'extrapolation de la température d'incubation, l'énergie fournie par le milieu ambiant a-t-elle été figurée en fonction du temps d'incubation, variable mieux maîtrisée (fig. 6). Pour un temps d'incubation donné, l'énergie fournie par l'environnement semble, à nouveau, plus importante en conditions semi-naturelles qu'en milieu contrôlé. Ce résultat est d'autant plus vraisemblable, que, si la détermination de l'heure des premières éclosions est aisée et précise en milieu contrôlé, elle est plus délicate en milieu semi-naturel et son imprécision engendre une erreur systématique par excès de l'évaluation du temps d'incubation.

DISCUSSION

Les divers résultats obtenus ici confirment que la vitesse de développement embryonnaire de l'*Atipa* depuis la ponte jusqu'à l'éclosion est très rapide et dépend étroitement de la température d'incubation.

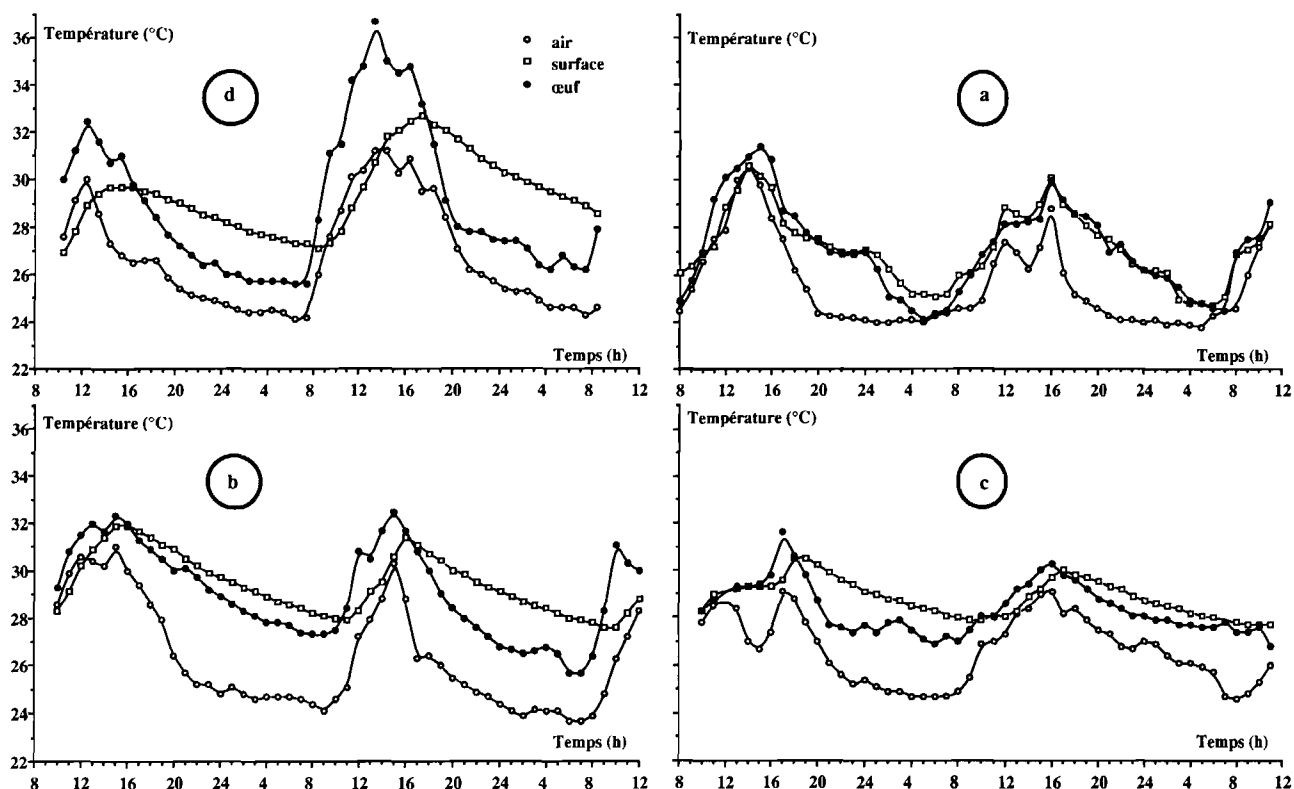


Figure 5. — Évolution de la température au cours de l'incubation, du stade collant à l'éclosion, sous abri à plus de 10 cm de la surface de l'eau (air), dans la masse d'œufs (œufs), à 10 cm sous la surface de l'eau (surface). Ces enregistrements correspondent à des conditions climatiques contrastées. *a* : pluies permanentes (9 et 10 janvier 1990). *b* : couvert, frais et pluvieux (8 et 9 mai 1990). *c* : couvert chaud (22 et 23 mai 1990). *d* : 2 jours consécutifs sans pluie (3 et 4 juin 1990).

Recordings of temperature during incubation, from sticking eggs to hatching, 10 cm above the surface of water under shelter, in the incubating eggs, 10 cm under the surface of water. Recordings realized under varied climatic conditions. *a*: permanent rain (9 and 10 January 1990). *b*: cloudy, fresh, with scattered rain (8 and 9 May 1990). *c*: cloudy, warm (22 and 23 May 1990). *d*: 2 days in succession without rain (3 and 4 June 1990).

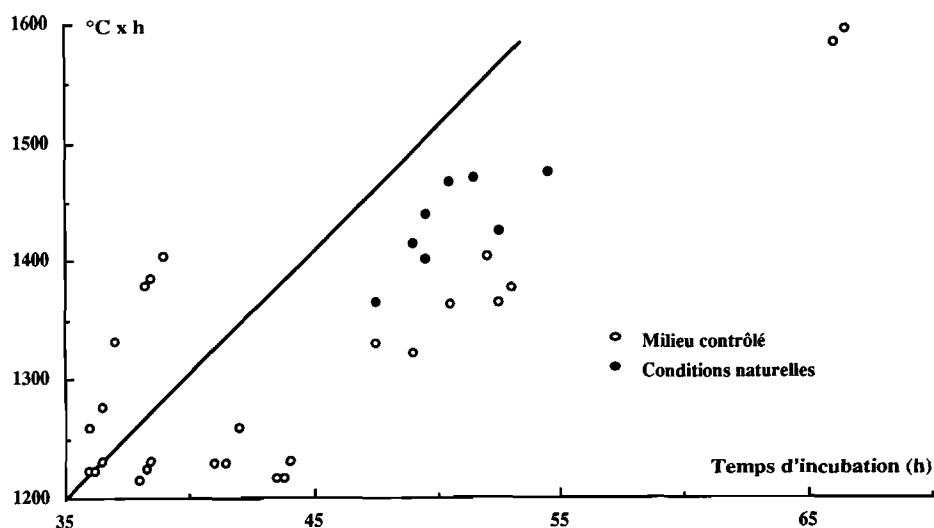


Figure 6. — Énergie nécessaire à l'incubation des œufs de l'*Atipa* en degrés-heures (°C × h) en fonction du temps d'incubation en milieu contrôlé et en conditions semi-naturelles.

Atipa eggs energy requirement for hatching expressed in degrees-hours (°C × h) related to duration of incubation in laboratory and in natural conditions.

Tableau 2. — Environnement thermique de l'incubation en milieu semi-naturel chez l'Atipa. Les températures sont exprimées en degrés Celsius et les temps en heures.

Thermic environment in natural conditions during incubation of eggs in the nest built by Hoplosternum littorale. Temperatures are given in degrees Celsius and times in hours.

	Pluie		Couvert frais		Couvert chaud		Soleil	
	jour 1	jour 2	jour 1	jour 2	jour 1	jour 2	jour 1	jour 2
Températures extrêmes (°C)	31,4 24,1	30,0 24,5	31,6 26,9	30,3 26,8	32,3 27,3	32,5 27,5	32,2 25,4	36,5 26,0
Amplitude journalière (°C)	7,3	5,5	4,7	3,5	5,0	6,8	6,8	10,4
Température moyenne (°C)								
air	25,6		26,6		26,3		26,5	
eau	27,2		28,8		29,4		29,2	
nid	27,2		28,3		29,1		28,8	
Durée de l'incubation (h)	52-53		50-51		49-50		47-48	
Énergie (°C × h)	1 412-1 439		1 455-1 481		1 389-1 417		1 352-1 380	

La durée d'incubation varie, en milieu contrôlé, de 36 heures pour une température d'incubation de 33,6°C, à 67 heures pour celle de 24°C. Ces valeurs sont proches de celles obtenues chez le Silure glane *Silurus glanis* (de 72 heures à 22°C à 60 heures à 25°C) par Horvath et Woyanovich (1981) mais restent plus importantes que celles observées par Horvath et Woyanovich (1981) ou Bardach *et al.* (1986) chez de nombreux Silures tropicaux des genres *Clarias* ou *Pangasius* (durée d'incubation inférieure à 30 heures pour des températures de 25 à 30°C) ou par Legendre et Teugels (1991) chez *Heterobranchius longifilis* (26 à 33 heures et 14 à 18 heures pour des températures d'incubation de 25 et 33°C respectivement).

Le milieu naturel fréquenté par l'Atipa (marais et savane inondée) est caractérisé selon Kramer *et al.* (1978), par de fortes variations quotidiennes de la température et par une forte hypoxie. En dépit de cette importante instabilité des conditions physicochimiques, la durée de l'incubation, proche de 50 heures, reste relativement stable (46 à 54 heures). En outre, la température enregistrée au sein du nid est en règle générale inférieure ou n'atteint que très occasionnellement celle qui a été déterminée en milieu contrôlé comme optimale pour assurer le développement embryonnaire le plus rapide (33,6°C).

Par ailleurs, l'énergie fournie par le milieu environnant au cours de l'incubation est, en conditions semi-naturelles, supérieure à celle mesurée en milieu contrôlé. En conditions naturelles, les œufs au sein du nid semblent incontestablement dans une situation d'oxygénation bien meilleure que celle offerte par le milieu aqueux environnant. Selon Machado-Allison (1986), au Vénézuéla, l'eau des mares dont la température atteint 38°C contient moins de 1 mg/l d'oxygène dissous. Selon Kramer *et al.*, (1978), celle des savanes inondées du nord du Brésil contient, en octobre, environ 2 mg/l d'oxygène dissous alors que la température journalière varie de 25 à 36°C. Enfin, quelques enregistrements réalisés sur la Crique Macouria en début

de saison de reproduction (décembre 1990) montrent que la charge en oxygène dissous y oscille entre 2 et 3 mg/l. Cependant, nous ne disposons pas d'informations précises permettant d'affirmer que l'oxygénation artificielle du milieu contrôlé est supérieure à celle qu'offre le nid. En conséquence, dans l'état actuel de nos connaissances, nous ne pouvons évoquer de façon fondée une différence de la disponibilité en oxygène des milieux semi-naturel et contrôlé pour expliquer les variations observées entre ces deux situations en terme d'énergie nécessaire à l'incubation. En revanche, l'agitation des œufs provoquée par le procédé d'oxygénation utilisé en milieu contrôlé ne serait pas sans conséquence sur la durée d'incubation si l'on en croit les résultats de Zoran et Ward (1983) qui ont observé que des œufs d'*Etroplus maculatus* soumis à une agitation soutenue éclosent précocement (gain d'environ 20 heures). A disponibilité d'oxygène équivalente, l'agitation des œufs serait susceptible d'augmenter significativement la diffusion des gaz dissous au travers du chorion et de favoriser les transferts d'énergie. Par ailleurs, le phénomène de l'éclosion, fait d'observation ici déterminant dans l'évaluation de la durée d'incubation, ne serait pas sous la seule dépendance de l'évolution de la maturité embryonnaire. La production d'enzymes lysant le chorion (Schoots et Denucé 1981; Schoots *et al.*, 1982 a, *inter alia*) et/ou leur activité, semblent sous le contrôle de divers facteurs internes (Schoots *et al.*, 1982 b) et/ou externes (Carrick, 1979; Dimichele et Taylor, 1980) tels le pH, l'oxygène dissous, la salinité.

Le nid, outre le rôle de protection à l'encontre des prédateurs (Winemiller, 1987; Hostache *et al.*, 1990), correspondrait, d'après Gautier *et al.* (1988), à « un syndrome adaptatif aux eaux pauvres en oxygène ». Bien plus, il générerait une augmentation de la température d'incubation, la rapprochant de l'optimum thermique déterminé en milieu contrôlé, par « effet loupe » au travers les bulles du mucus, par « effet de serre » et par la fermentation engendrée par la

décomposition des végétaux constitutifs du nid. Il constituerait un petit écotone présentant pour les œufs les avantages cumulés du milieu aérien (l'oxygène) et du milieu aquatique (température comparable à celle de l'eau et supérieure de 2°C en moyenne à celle de l'air). Enfin, le rôle du nid ne s'arrête pas à l'incubation puisque les alevins s'y cantonnent sous la surveillance du mâle pendant les premiers jours de leur vie et semblent y acquérir, entre autre, la flore originale de leur tube digestif (Léssel et Léssel, 1988) lors de son ouverture qui intervient juste avant ou, très peu après l'éclosion (Ballantyne, 1930).

RÉFÉRENCES

- Ballantyne F. M., 1930. Notes on the development of *Callichthys littoralis*. *Trans. R. Soc. Edim.*, **56**, II, 437-466.
- Bardach J., J. Ryther, W. McLaren, 1986. *Aquaculture: the farming and husbandry of freshwater and marine organisms*. John Wiley & sons ed., 741 p.
- Boujard T., P.-Y. Le Bail, P. Planquette, 1988. Données biologiques sur quelques espèces continentales de Guyane Française d'intérêt piscicole. *Aquat. Living Resour.*, **1**, 107-113.
- Boujard T., P. Keith, P. Luquet, 1990. Diel cycle in *Hoplosternum littorale* (Teleostei): evidence for synchronization of locomotor, air breathing and feeding activity by circadian alternation of light and dark. *J. Fish Biol.*, **36**, 133-140.
- Boujard T., Y. Moreau, P. Luquet, 1991. Entrainment of the circadian rhythm of food demand by infradian cycles of light-dark alternation in *Hoplosternum littorale* (Teleostei). *Aquat. Living Resour.*, **4**, 221-225.
- Breder C. M., D. E. Rosen, 1966. *Modes of reproduction in fishes*. Natural History Press, Garden City N.Y., 941 p.
- Carrick T. R., 1979. The effect of acid water on the hatching of salmonid eggs. *J. Fish Biol.*, **14**, 165-172.
- Carter G. S., L. C. Beadle, 1931. The fauna of the swamps of the Paragayan Chaco in relation to its environment. II Respiratory adaptations in the fishes. *J. Linn. Soc. Lond. Zool.*, **37**, 327-368.
- Dimichele L., M. H. Taylor, 1980. The environmental control of hatching in *Fundulus heteroclitus*. *J. Exp. Zool.*, **214**, 181-187.
- Gautier J.-Y., P. Planquette, Rouger Y., 1988. Étude éthologique de la relation mâle-femelle au cours du cycle de reproduction chez *Hoplosternum littorale*. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, **43**, 389-398.
- Horvath L., E. Woynarovich, 1981. Reproduction artificielle des poissons en eau chaude : manuel de vulgarisation. *Doc. Tech. Pêche*, FAO, Rome, 201, 191 p.
- Hostache G., P. Vallat, C. Tessier, 1990. Maîtrise du cycle d'élevage de l'Atipa. *Nature Guyanaise*, **4**, 33-41.
- Legendre M., G. G. Teugels, 1991. Développement et tolérance à la température des œufs de *Hetrobranchus longifilis*, et comparaison des développements larvaires de *H. longifilis* et de *Clarias gariepinus* (Teleostei, Clariidae). *Aquat. Living Resour.*, **4**, 227-240.
- Léssel R., M. Léssel, 1988. Étude qualitative et quantitative de la flore digestive de deux espèces de poissons de Guyane Française. *Rapp. CORDET*, 62-B, 12 p.
- Luquet P., T. Boujard, P. Planquette, Y. Moreau, G. Hostache, 1989. The culture of *Hoplosternum littorale*: state of the art and perspectives. In: *Advances in tropical aquaculture*, AQUACOP-IFREMER, Paris, 511-516.
- Machado-Allison A., 1986. Aspectos sobre la historia natural del « Curito » *Hoplosternum littorale* (Hancock, 1828) (Siluriformes-Challichthyidae) en el bajo llano de Venezuela: Desarrollo, alimentacion y distribucion espacial. *Acta Cient. Venez.*, **37**, 72-78.
- Machado-Allison A., T. M. Zaret, 1984. Data on the reproductive biology of *Hoplosternum littorale* in Venezuela. *Acta Cient. Venez.*, **35**, 142-146.
- Novoa D., 1982. La pesqueria del busco curito (*Hoplosternum littorale*) en el delta del Orinoco. In: « *Los recursos pesqueros del rio Orinoco y su explotacion* ». Novoa éd., Corporacion Venezolana de Guyana. Caracas, 151-161.
- Planquette P., 1989. Données sur la biologie générale et la reproduction des atipas (*Hoplosternum spp.*). *Nature Guyanaise*, **2**, 8-13.
- Schoots A. F. M., J. M. Denucé, 1981. Purification and characterization of hatching enzyme of the pike (*Esox lucius*). *Int. J. Biochem.*, **13**, 591-602.
- Schoots A. F. M., R. J. G. Opstelten, J. M. Denucé, 1982 a. Hatching in the pike *Esox lucius* L.: Evidence for a single hatching enzyme and its immunocytochemical localization in specialized hatching glands cells. *Dev. Biol.*, **89**, 48-55.
- Schoots A. F. M., R. G. De Bont, G. J. J. M. Van Eys, J. M. Denucé, 1982 b. Evidence for stimulating effect of prolactin on teleostean hatching enzyme secretion. *J. Exp. Zool.*, **219**, 129-132.
- Singh T. B., 1978. The biology of the Cascadura *Hoplosternum littorale* (Hancock, 1843) with reference to its reproductive biology and population dynamics. *Sept. Ph D*, Univ. West-Indies, Trinidad.
- Tuma Y. S., 1978. Contribucao para o conhecimento da biologia do tamuata — *Hoplosternum littorale* (Hancock, 1828) Eigenmann & Eigenmann, 1888 (Pisces, Callichthyidae) da ilha de Marajo, Para, Brasil. *Bol. Faculd. Cienc. agrar. Para*, Belem, **10**, 59-76.
- Vipan J. A. M., 1886. On the nesting of *Callichthys littoralis*. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, **22**, 330-331.
- Winemiller K. O., 1987. Feeding and reproductive biology of the currito, *Hoplosternum littorale* in the Venezuelan llanos with comments on the possible functions of the enlarged male pectoral spines. *Environ. Biol. Fish.*, **20**, 219-227.
- Zoran M. J., J. A. Ward, 1983. Parental egg care behaviour and fanning activity for the orange chromid, *Eitroplus maculatus*. *Environ. Biol. Fish.*, **8**, 301-310.