

Cycle de reproduction et fécondité de l'atipa, *Hoplosternum littorale* (Siluriforme) en Guyane Française

Michel Pascal ⁽¹⁾, Gérard Hostache ⁽²⁾, Christian Tessier ⁽²⁾ et Patrick Vallat ⁽²⁾

⁽¹⁾ INRA, Laboratoire de la Faune sauvage, 35042 Rennes Cedex, France.

⁽²⁾ INRA, Laboratoire d'Hydrobiologie, B.P. 709, 97385 Kourou Cedex, France.

Reçu le 7 juin 1993; accepté le 15 septembre 1993.

Reproductive cycle and fecundity in Hoplosternum littorale (Siluriforme), reared in French Guiana.

Pascal M., G. Hostache, C. Tessier, P. Vallat, *Aquat. Living Resour.*, 1994, 7, 25-37.

Abstract

The timing of the reproductive cycle of the atipa, *Hoplosternum littorale* (Hancock, 1828), in ponds (batches of fishes) or in cages (isolated couples), is similar to that observed under natural conditions. Recordings of nests and spawning show a reproductive cycle extending from early November to the end of May. The reunion of spawners during the second part of the breeding season does not extend the reproductive cycle. The high density of fry in the ponds, a few months after the first spawnings, might lead to the interruption of reproduction. The breeding of isolated couples shows : a decrease in the spawn weight from the first to the third spawning to a stable value (28.5 to 23.9 g for females of average weight 89 g, and 66.7 to 21.9 g for females with average weight 207 g). The number of spawnings for a female can reach 14 over the complete reproductive cycle. The mass of eggs laid in one annual cycle by a single female, can be 180 g (48 600 eggs) for one weighing 89 g and 340 g (91 900 eggs) for one of 207 g weight. These estimations for the number of eggs, founded on the weight of an egg of 3.7 mg established in the present paper, are far beyond what had been previously mentioned. The average loss of weight of males (0.4 % of initial weight for 185 g and 9 % for 292 g males) and females (10 % of initial weight for 89 g and 23 % for 207 g females) over a complete reproductive cycle shows the extent of the investment of both sexes in reproduction.

In ponds, 48 % of the nests are not used for spawning. The high proportion of nests without spawn is observed during the periods preceding and following the period of maximum spawning activity (January-February). There is no relation between the proportion of nests without spawn and rainfall. 49 % of the nests hold eggs laid by at least 2 females. Five or more females can spawn in the same nest. The conclusion attempts to integrate the presents results in a general view of the reproductive strategy of the atipa. It points out the need for detailed ethological studies in order to reach a better understanding of the reproductive biology of this species.

Keywords: *Hoplosternum littorale*, Siluriforme, reproductive cycle, fecundity, spawning rate, Guiana.

Résumé

L'élevage de groupes d'atipas, *Hoplosternum littorale* (Hancock, 1828), en bassins de pisciculture, ou de couples isolés en viviers, a montré que, dans ces conditions, la chronologie de la reproduction de l'espèce, établie par le dénombrement des nids et des pontes, reste comparable à celle observée dans le milieu naturel et s'étend de début novembre à fin mai. L'élevage de couples isolés a montré une régression du poids de la ponte en fonction de son numéro d'ordre. Chez les femelles d'un poids moyen de 207 g, ce poids diminue de la première (66,7 g) à la troisième ponte pour se stabiliser à 21,9 g. Chez les femelles d'un poids moyen de 89 g se reproduisant pour la première fois, cette diminution est de moindre amplitude. De 28,5 g pour la première ponte, la masse d'œufs pondue se stabilise à 23,9 g à partir de la troisième ponte. Le nombre de pontes au cours d'un cycle annuel peut s'élever à 14 et la production annuelle d'œufs peut atteindre 180 g, soit 48 600 œufs, pour une femelle de 89 g, ou 340 g, soit 91 900 œufs, pour une femelle de 207 g. Ces nombres d'œufs ont été évalués sur la base d'un poids unitaire de 3,7 mg, poids moyen

déduit de la pesée et du dénombrement de 55 pontes. Au cours d'une saison de reproduction, les femelles de 207 g accusent en moyenne un déclin du poids corporel de 23 %. Chez les mâles d'un poids moyen de 292 g, cette perte de poids, plus modeste, atteint 9 % du poids initial. Chez des sujets se reproduisant pour la première fois, cette perte de poids est de 10 % pour les femelles de 89 g et de 0,4 % pour les mâles de 185 g. Les observations menées sur des groupes de sujets élevés collectivement en bassin ont montré que 49 % des nids contenant des œufs abriteront la ponte de 2 femelles ou plus et que 5 femelles peuvent pondre simultanément dans un même nid. Dans la pisciculture, 48 % des nids observés ne contenaient pas de ponte et les périodes où le taux de nid vide est le plus important encadrent la période correspondant à l'activité maximale de reproduction (janvier-février). Par ailleurs, le taux de nid vide n'est pas corrélé à l'importance des pluies. Le prélèvement d'alevins opéré à un moment tardif du cycle de reproduction serait susceptible de relancer l'activité de ponte mais n'engendrerait pas d'augmentation significative de la durée de la période de reproduction. De même, la mise en présence tardive des géniteurs ne semble pas générer d'allongement de la période de reproduction. La conclusion porte sur l'intégration de ces divers résultats à une vision globale de la stratégie de reproduction de l'espèce.

Mots-clés : *Hoplosternum littorale*, Siluriforme, cycle de reproduction, fécondité, fréquence des pontes, Guyane Française.

INTRODUCTION

L'atipa, *Hoplosternum littorale* (Hancock, 1828) (Siluriforme, Callichthyidae), est une espèce des marais côtiers guyanais. Exploitée localement (Boujard et al., 1988; Luquet et al., 1989), son comportement reproducteur, complexe (Gautier et al., 1988), débute, comme chez de nombreuses espèces amazoniennes (Lowe-McConnell, 1987; Boujard, 1992), avec l'avènement de la saison des pluies (Carter et Beadle, 1931; Singh, 1978; Tuma, 1978; Novoa, 1982; Machado-Allison et Zaret, 1984; Winemiller, 1987; Planquette, 1989; Hostache et al., 1993).

Le mâle, aidé par une femelle d'après Gautier et al. (1988), entame le processus de reproduction par l'édification à la surface de l'eau d'un nid de bulles et de débris végétaux (Vipan, 1886; Carter et Beadle, 1931; Machado-Allison et Zaret, 1984). Après avoir convié une ou plusieurs femelles à y pondre (jusqu'à 10 d'après Boujard et al., 1988), il en assure l'entretien et la garde pendant toute la durée de l'incubation qui peut atteindre 3 jours (Hostache et al., 1992).

L'étude de la chronologie de la reproduction de l'atipa n'a été abordée qu'en milieu naturel, à partir de l'analyse du Rapport Gonado Somatique (RGS) (Singh, 1978; Tuma, 1978; Hostache et al., 1993), des caractéristiques morphologiques des gonades (Singh, 1978; Novoa, 1982; Machado-Allison et Zaret, 1984; Winemiller, 1987) ou du dénombrement des nids (Mol, 1991). Si ces critères permettent d'apprécier l'évolution temporelle de l'état physiologique ou comportementale des géniteurs, ils ne permettent pas d'évaluer l'incidence de diverses modalités de l'acte de reproduction (nombre de femelles susceptibles de pondre dans un même nid, nombre de pontes réalisées par une même femelle au cours d'un cycle annuel...).

La forte hétérogénéité de l'estimation de la fécondité individuelle de l'atipa (896 à 14 300 ovules/femelle) établit en milieu naturel à partir du dénombrement d'ovocytes (Tuma, 1978; Machado-Allison et Zaret, 1984; Machado-Allison, 1986; Winemiller, 1987), ou celle de la fécondité « collective » (5 000 à

50 000 œufs) établie à partir de dénombrements d'œufs déposés dans un même nid par plusieurs femelles (Singh, 1978; Machado-Allison et Zaret, 1984), témoignent des difficultés pour apprécier les performances de la reproduction de cette espèce, unique Callichthyidae dont la fécondité ait fait l'objet d'études détaillées. En outre, cette forte hétérogénéité de résultats suggère que les travaux menés en milieu naturel sur le sujet n'auront qu'une portée limitée tant que ne seront pas identifiées et quantifiées les composantes agissant sur cette fécondité.

Pour s'affranchir des difficultés inhérentes à l'observation en milieu naturel (dénombrement aléatoire des nids, dû à leur caractère cryptique; quasi impossibilité d'identifier individuellement les géniteurs et d'en évaluer le nombre dès le début de la saison des pluies en raison de leur éparpillement sur de vastes territoires nouvellement inondés...), une étude se déroulant sur 4 cycles annuels a été entreprise en bassins de pisciculture. Son premier objectif a été la description du cycle annuel de reproduction de l'espèce dans ce milieu artificiel et la confrontation de ses caractéristiques à celles établies en milieu naturel à l'occasion d'une précédente étude (Hostache et al., 1993). Son deuxième objectif a été une tentative de quantification de la fécondité et l'identification de variables susceptibles de l'influencer.

La conclusion expose une vision de la stratégie de reproduction de l'espèce en intégrant aux présents résultats ceux acquis à l'occasion de précédentes expériences (Hostache et al., 1992, 1993).

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Deux dispositifs expérimentaux implantés sur la station de Soukourou située non loin de Kourou (Guyane Française) ont été utilisés. Le premier est constitué d'un ensemble de bassins de terre compactée recevant chacun un groupe de géniteurs. Le second, consiste en une série de viviers immergés dans un

même bassin et hébergeant chacun un couple de reproducteurs.

Dans les deux dispositifs, le pompage effectué dans le fleuve Kourou maintient un niveau d'eau de 80 à 100 cm. Les valeurs du pH et de l'oxygène dissous fluctuent du matin au soir respectivement de 5,7 à 8,4 et de 4,0 à 8,5 mg/l. La température de surface évolue entre 26 °C le matin à 7 heures et 31 °C le soir à 17 heures (Hostache *et al.*, 1992).

Les données de pluviométrie établies par décade ont été fournies par le Centre Météorologique du Centre National d'Études Spatiales de Kourou dont la station est située à 15 km de la pisciculture expérimentale.

L'aliment « AQUALIM 3,2 Truite arc-en-ciel » a été distribué à raison de 500 g par jour, 6 jours sur 7, à la volée, sur chaque bassin. Cette quantité est excédentaire par rapport aux besoins des poissons. Le nombre de nids a été relevé quotidiennement.

Cycle annuel de l'activité de ponte (tabl. 1)

Le nombre de bassins, leur superficie, la composition du groupe de reproducteurs, tous nés la saison précédente dans la pisciculture, sont consignés dans le *tableau 1*.

Pendant la saison de reproduction 1987-1988, les nids ont été laissés en place et considérés comme abritant une ponte si les mâles procédaient à leur entretien au moins 3 jours durant. Les alevins issus de ces pontes ont donc poursuivi leur développement au sein du bassin sans être perturbés.

Tableau 1. — Caractéristiques des bassins (N° : numéro d'identification des bassins; S : surface en m²) et de leur peuplement en géniteurs d'atipas (n : effectif; Pds : poids moyen en g) au cours de trois saisons de reproduction. Pour la saison 1988-1989 : (a) mise en bassin des géniteurs en début de période de reproduction, (b) mise en présence tardive des géniteurs.

Characteristics of ponds (N°: pond number; S: pond surface in m²); and of spawners; n: number of fishes; pds.: average fish weight in g), during 1988-1989: (a) reunion of spawners at the beginning of the spawning season, (b) reunion of spawners late in the breeding season.

Saison	N°	S	Mâles		Femelles	
			n	pds.	n	pds.
1987-1988	C4	500	3	250	7	107
	E5	200	11	169	7	119
	E6	200	7	129	36	70
(a) 1988-1989	B2	1 000	4	180	12	97
	C6	500	22	200	5	90
	C7	500	10	200	8	90
(b)	A1	500	4	171	12	85
	A2	500	4	185	12	90
1990-1991	B5	1 000	4	220	12	125

Durant les saisons 1988-1989 et 1990-1991 les nids ont tous été récoltés dans la matinée suivant leur jour d'apparition et la ponte qu'ils contenaient éventuellement a été pesée (10⁻¹ g). Cependant, en dépit du soin apporté à leur détection, certains ont dû échapper à la collecte car un nombre important d'alevins a systématiquement été retrouvé dans les bassins.

Pendant la seule saison 1988-1989, les alevins ont été en grande partie récoltés par pêche à la senne sur 2 des 5 bassins expérimentaux et à 2 époques différentes du cycle de reproduction afin de tester l'influence de leur présence sur l'activité de ponte.

Durant cette même saison, deux lots de géniteurs élevés en sexes séparés ont été appariés tardivement afin de tester l'hypothèse de l'induction éventuelle d'une prolongation de la saison de ponte par la mise en présence tardive des partenaires.

Évaluation du poids moyen d'un œuf d'atipa

Les résultats de la littérature relatifs à la fécondité de l'atipa sont le plus souvent exprimés en nombre d'œufs ou d'ovules. La comparaison des résultats a donc nécessité l'évaluation du poids moyen d'un œuf d'atipa. Un échantillon d'environ 3 g de chacune des pontes d'un lot de 55 nids collectés sur les bassins entre le 1^{er} décembre 1988 et le 30 juin 1989 a été pesé (10⁻² g) et les œufs qui le composait ont été dénombrés.

Évaluation des performances individuelles de ponte (tabl. 2)

Deux groupes de géniteurs, élevés en sexes séparés jusqu'au début de la saison de reproduction, ont été appariés dans des viviers grillagés d'1 m³ immergés dans un même bassin, à une distance de 2 m les uns des autres. Les nids ont été collectés dès qu'ils contenaient une ponte et le vivier immédiatement approvisionné en feuilles et tiges de graminées et cypéracées afin d'en permettre la reconstruction. Les

Tableau 2. — Poids individuel des atipas reproducteurs, regroupés selon leur origine et leur poids.

Fish weight of the spawners from the natural environment (group 1) and from fish culture (group 2).

	Nombre de couples		Poids individuel (g)	
			Mâles	Femelles
Groupe 1 (géniteurs prélevés en milieu naturel)	22	min-max	255-353	172-233
		$\bar{x}$	292	207
		σ^2	505	230
Groupe 2 (géniteurs issus de la pisciculture)	7	min-max	158-226	75-102
		$\bar{x}$	185	89
		σ^2	456	88

généiteurs et les œufs ont alors été pesés. En l'absence de nid, la distribution du matériel végétal a eu lieu tous les 2 à 3 jours.

Les reproducteurs du groupe 1

Un premier groupe de 22 couples a été constitué de reproducteurs de poids élevé. Mâles et femelles ont été récoltés durant les mois de juillet et d'août 1989 dans le milieu naturel (Marais de Kaw). Ils ont été placés dans les viviers à des dates échelonnées à partir du 10 novembre 1989, immédiatement après l'apparition du premier nid sur les bassins de la pisciculture. Ces sujets s'étaient, selon toute vraisemblance, reproduits la ou les années précédentes. Seule l'activité de ponte d'un couple a été suivie pendant la totalité de la saison de reproduction (1989-1990), les autres ayant été sacrifiés successivement à l'issue de la 1^{re}, 2^e, 3^e... ponte afin de procéder à l'examen histologique de leurs gonades.

Les reproducteurs du groupe 2

Un deuxième groupe de 7 couples a été constitué de géniteurs de poids nettement inférieurs à ceux des précédents. Issus de la pisciculture et se reproduisant pour la première fois, ils ont été placés dans les viviers le 30 octobre 1990, un mois avant l'observation de la première ponte sur les bassins de la pisciculture (24 novembre). L'activité de ponte de l'ensemble de ces couples a été suivie sur la totalité de la saison de reproduction (1990-1991).

RÉSULTATS

Cycle annuel de l'activité de ponte

Sur toute la période d'étude, l'ensemble des bassins a permis l'observation de 227 pontes (fig. 1). Le nombre de pontes obtenues chaque année, 59, 110 et 58, respectivement pour les saisons 1987-1988, 1988-1989 et 1990-1991, est sans apparente relation avec le nombre total de géniteurs, respectivement 71, 61 et 16, le nombre des mâles, respectivement 21, 36 et 4, ou celui des femelles, respectivement 50, 25 et 12.

Les pontes les plus précoces ont été observées pendant la dernière décade de novembre et coïncident chaque année avec l'avènement des pluies. Cependant, c'est pendant les mois de décembre, janvier et février correspondant au premier épisode pluvieux guyanais que le nombre de nids observé est le plus élevé. Les pontes dénombrées pendant ce trimestre représentent respectivement 73, 46 et 64% de l'ensemble des pontes relevées pendant les saisons 1987-1988, 1988-1989 et 1990-1991.

Au cours des mois d'avril et/ou de mai, période succédant ou correspondant à l'épisode de relative sécheresse du « petit été de mars » guyanais, l'activité de ponte se modère considérablement, voire, s'interrompt définitivement (1990-1991), pour éventuellement reprendre sur un rythme moins soutenu.

La corrélation entre le pourcentage du nombre mensuel de pontes par rapport au nombre total de pontes d'une saison de reproduction, et celui des précipitations mensuelles par rapport au total des précipitations de cette même saison est faible ($r=0,226$; $p=0,30$; $N=23$). L'intensité de la reproduction serait donc sans relation directe avec celle de la pluie.

La saison de reproduction s'interrompt le plus souvent au bout de 6 à 7 mois, dès la première décade de mai en 1991 et dès celle de juin en 1988 et 1990. Cependant, elle se poursuit durant 9 mois, jusque dans la deuxième décade du mois d'août en 1989.

Influence de la présence d'alevins

En 1989, 2 des 3 bassins expérimentaux empoisonnés en début de période de reproduction ont été le siège d'une pêche d'alevins afin d'évaluer leur éventuelle influence sur l'activité de ponte. Trois périodes ont été distinguées : la période précédant la première pêche (I), celle située entre les 2 opérations de pêche (II) et enfin, la période finale (III) (fig. 2a). Si l'on compare les pourcentages de ponte observés pendant la période II sur les 3 bassins (tabl. 3), le premier prélèvement d'alevins n'a pas eu d'effet stimulateur sur la ponte. En revanche, au cours de la période III, les reproducteurs du bassin C7 réalisent 54,6 % de leurs pontes annuelles contre moins de 20 % pour ceux des 2 autres bassins.

Tableau 3. – Pourcentage relatif à chaque bassin (%) du nombre de pontes (N) observées pendant les périodes I, II et III par rapport au nombre total de pontes observées au cours de la totalité de la saison de reproduction.

Influence of the fry fishing: spawning number and percentage (N, %) over a specific period (I, II or III) against the total number of spawnings for each pond (B2, C6 or C7).

Périodes	Bassins					
	B2		C6		C7	
	N	%	N	%	N	%
I	29	70,7	11	45,8	14	31,8
II	4	9,8	10	41,7	6	13,6
III	8	19,5	3	12,5	24	54,6

Appariement tardif des géniteurs

Toujours en 1989, deux bassins ont été empoisonnés tardivement (fig. 2 b). Cet appariement tardif des partenaires n'a pas induit de prolongation de la saison de ponte. En revanche, l'arrêt de reproduction de la deuxième décade de mai, parfaitement marquée sur les 3 bassins empoisonnés en début de saison de reproduction, n'a pas été respecté par les géniteurs du bassin A1.

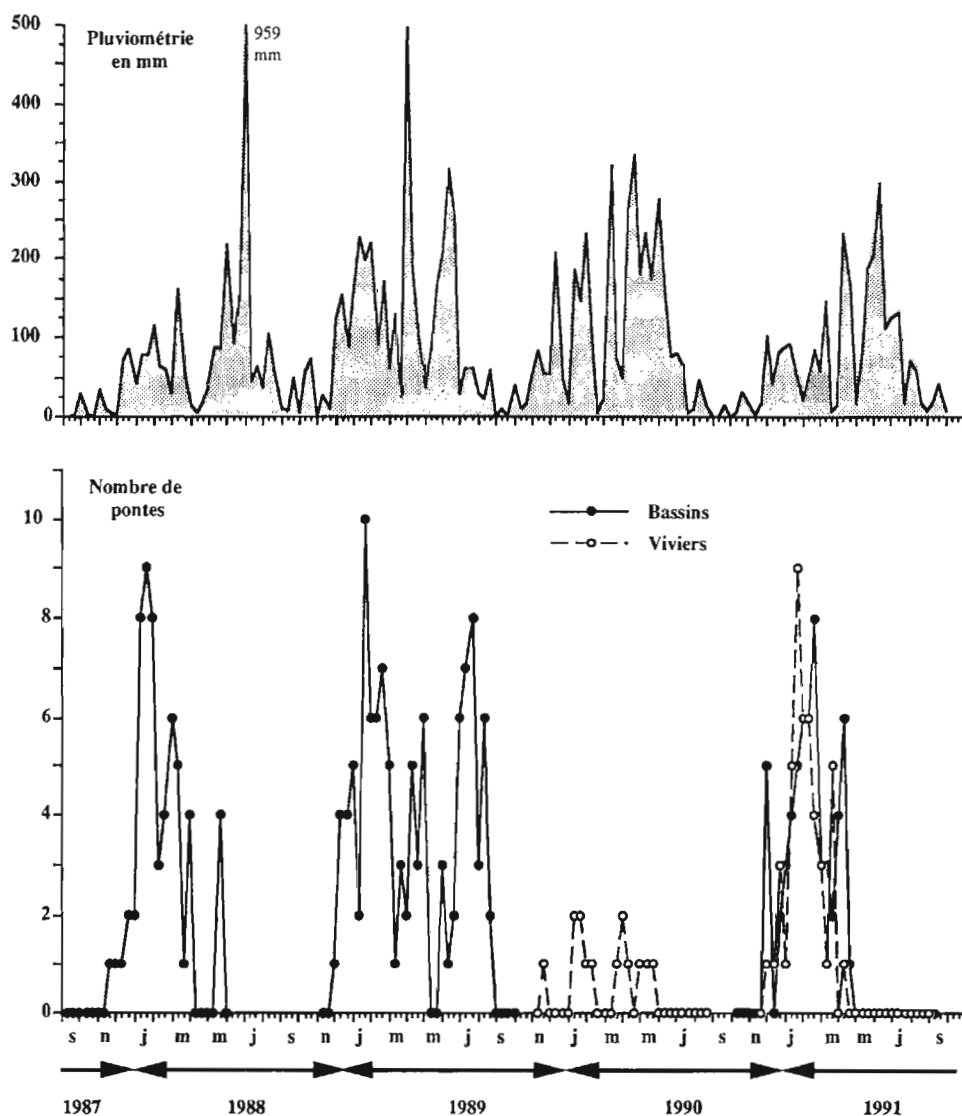


Figure 1. – Évolution au cours du temps (décades) de la pluviométrie et du nombre de pontes réalisées par des groupes de géniteurs (bassins) ou par des couples (viviers).

Chronological evolution (periods of ten days) of the rainfall and of the number of spawnings of groups of fishes in ponds (—●—) or of couples in cages (---○---).

Nombre de nids

Pendant les 3 saisons de reproduction qui ont permis le recensement de 227 pontes, 213 nids vides ont pu être dénombrés, respectivement 38, 162 et 13 pendant les saisons 1987-1988, 1988-1989 et 1990-1991. Ainsi, 48 % des nids élaborés en bassins de pisciculture n'ont pas été utilisés (fig. 3 a).

L'évolution au cours de la saison de reproduction du nombre mensuel de nids occupés par une ponte n'est pas significativement différente (seuil de 10 %) de celle du nombre de nids vides ($\chi^2 = 14,11$; ddl=9; $N=440$). Cependant, le pourcentage que représente la différence du nombre de nids vides au nombre de nids occupés par une ponte par rapport au nombre total

de nids observés mensuellement fluctue au cours du cycle de reproduction (fig. 3b). La représentation des nids inoccupés est élevée pendant les périodes qui encadrent celle de forte intensité de ponte. La très faible corrélation entre l'enregistrement décadaire de la pluie et le pourcentage représenté par le nombre de nids vides au regard du nombre total de nids ($r=0,234$; $N=58$; $p=0,08$) montrerait que l'effet mécanique des fortes pluies n'aurait que peu ou pas d'incidence sur l'abondance relative des nids vides.

En conclusion, à l'exception de la saison de reproduction 1988-1989, la chronologie de la reproduction de l'atipa en bassins de pisciculture est, pour l'essentiel, comparable à celle déduite de l'examen du RGS en milieu naturel guyanais (Hostache *et al.*,

1993). L'intensité de l'activité de ponte ne semble pas corrélée à l'importance des précipitations. Par ailleurs, près de la moitié des nids construits en bassins de pisciculture au cours d'une saison de

reproduction n'abritent pas de ponte et l'abondance relative des nids vides, variable au cours de la période de reproduction, ne semble pas sous la dépendance de facteurs climatiques mais plutôt de facteurs endogènes

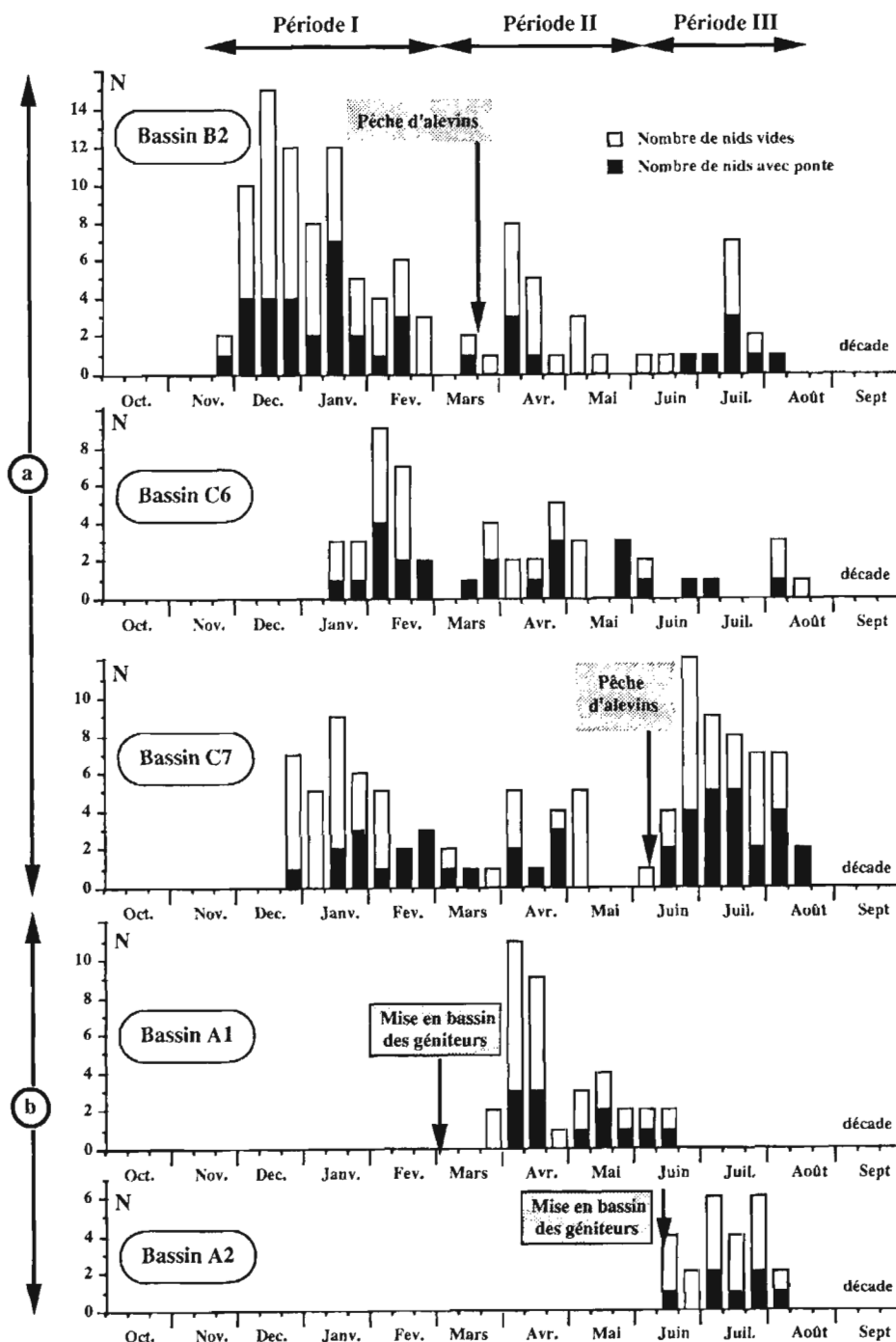


Figure 2. – Effet de la pêche d'alevins (a) et de l'appariement tardif des géniteurs (b) sur l'activité de ponte. N : nombre décadaire de nids occupés ou non par une ponte.

Influence of the fishing of fry (a), and of the reunion of spawners late in the breeding season (b) on the spawning activity. N: total number of nests (with or without eggs) recorded during each ten-day-period.

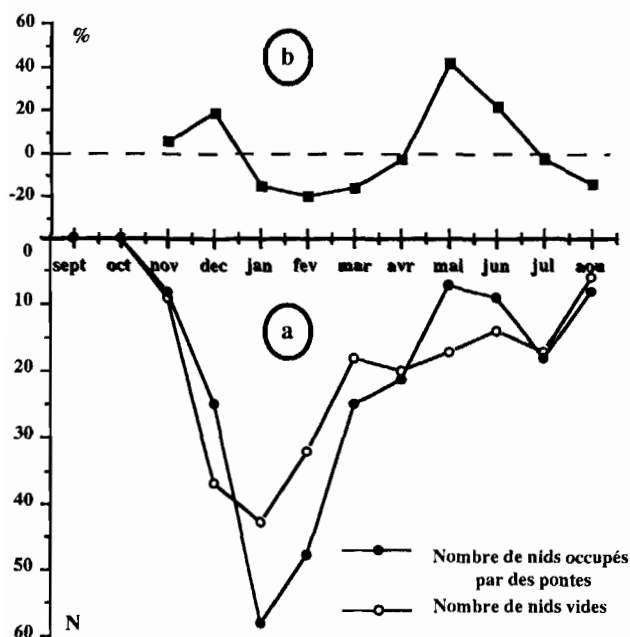


Figure 3. – (b) Évolution mensuelle du pourcentage (%) représenté par la différence entre le nombre de nids vides et celui de nids occupés par des pontes (a) par rapport au nombre total de nids (saisons de reproduction 1987-1988, 1988-1989 et 1990-1991).

Monthly evolution of the percentage: (b) between the number of nests (in %) with spawn and without spawn, (a) between the number of nests with spawn (●) and without spawn (○), against the total number of nests built (spawning periods of 1987-1988, 1988-1989 and 1990-1991).

ou sociaux. Ce résultat doit conduire à une grande prudence quant à l'interprétation en terme de fécondité d'un simple dénombrement de nids réalisé dans le milieu naturel. Un prélèvement d'alevins, opéré à un moment tardif du cycle de reproduction, serait susceptible, mais ceci demande une confirmation par répétition, de relancer l'activité de ponte. Ce moment correspond probablement à l'époque où les alevins, nombreux et ayant atteint une certaine taille constituent une entité de population susceptible d'entrer en compétition pour l'espace ou l'alimentation avec les géniteurs. Par ailleurs, un tel prélèvement n'engendre pas de prolongation de l'activité de ponte. La longévité exceptionnelle de la période de reproduction observée sur l'ensemble des bassins en 1989 serait due à l'absence d'épisode de « sécheresse » au cours du premier semestre de l'année (fig. 1).

Évaluation du poids moyen d'un œuf d'atipa

La valeur moyenne des 55 estimations du poids d'un œuf s'élève à 3,7 mg ($\sigma^2=0,098$; min.=3,0 mg; max.=4,4 mg). Les valeurs expérimentales n'ont laissé apparaître aucune corrélation entre l'estimation du poids d'un œuf et le poids total de la ponte ($r=0,004$; $N=55$; $p=0,98$).

L'estimation du poids d'un œuf d'atipa à 3,7 mg ne peut constituer qu'une première approximation

compte tenu des conditions expérimentales (l'usage de bassins renfermant plusieurs géniteurs interdit l'identification de la ou des femelles reproductrices à l'origine d'une ponte et, à plus forte raison, celle du numéro d'ordre de cette ponte) et des phénomènes de gonflement des œufs (Billard, 1976; Horvath *et al.*, 1984; Carmie *et al.*, 1985). En effet, le temps écoulé entre l'émission des œufs et leur pesée ne peut être déterminé avec précision. Ce gonflement est, selon toute vraisemblance, conséquent car la masse des pontes est en moyenne 2,5 fois supérieure à la perte de poids des femelles ($\sigma^2=0,14$; min=1,9; $N=19$). En l'absence de données plus précises, chaque fois qu'il sera fait mention dans cet article d'une évaluation de nombre d'œufs, elle sera établie à partir de l'estimation d'un poids moyen de l'œuf de 3,7 mg.

Évaluation des performances individuelles de ponte

Au cours de la saison de reproduction, les 22 couples du groupe 1, constitués de géniteurs de poids élevé ont produit 114 pontes pesant de 6 à 93 g (moy.=34,1 g; $\sigma^2=368$) représentant en moyenne 9 200 œufs (fig. 4 c). Trois de ces couples se sont reproduits 10 fois et l'un 14 fois au cours du cycle annuel. Il faut cependant se garder d'évaluer le nombre maximum de pontes susceptibles d'être produites par un couple à la lumière de ces données. En effet, la majorité des individus appariés à l'occasion de cette expérience a été sacrifiée avant le terme de la saison de reproduction.

Les 7 autres couples de géniteurs (groupe 2) ont produits 46 pontes pesant de 10 à 46 g (moy.=24,7 g; $\sigma^2=63,9$) et représentant en moyenne 6 675 œufs (fig. 4 d). L'un d'entre eux s'est reproduit 14 fois.

Sur la figure 4 a est consignée l'évolution du poids total d'œufs produits pendant l'ensemble de la saison de reproduction en fonction du poids initial de la femelle de chaque couple. Cette figure regroupe les données relatives d'une part aux 7 femelles d'un poids moyen de 89 g, d'autre part à 3 des 22 femelles d'un poids moyen de 207 g à l'origine de la production de 10 pontes ou plus. En première approximation, une femelle de 100 g serait susceptible de produire en moyenne quelques 180 g d'œufs, soit 180 % de son poids corporel, représentant 48 600 œufs. Une femelle de 200 g en produirait 340 g, soit 170 % de son poids corporel représentant 91 900 œufs. La prise en considération du seul poids de la première ponte (fig. 4 b) laisse apparaître un rapport sensiblement équivalent entre la performance de ponte, respectivement 32 et 64 g, et le poids corporel des femelles, respectivement 100 et 200 g.

Chez les femelles d'un poids moyen de 207 g (groupe 1) le poids de la ponte régresse de la première à la troisième ponte pour se stabiliser à un niveau relativement constant (fig. 4 c). Le poids moyen de la première ponte (66,7 g; $\sigma^2=141$; $n=20$) est

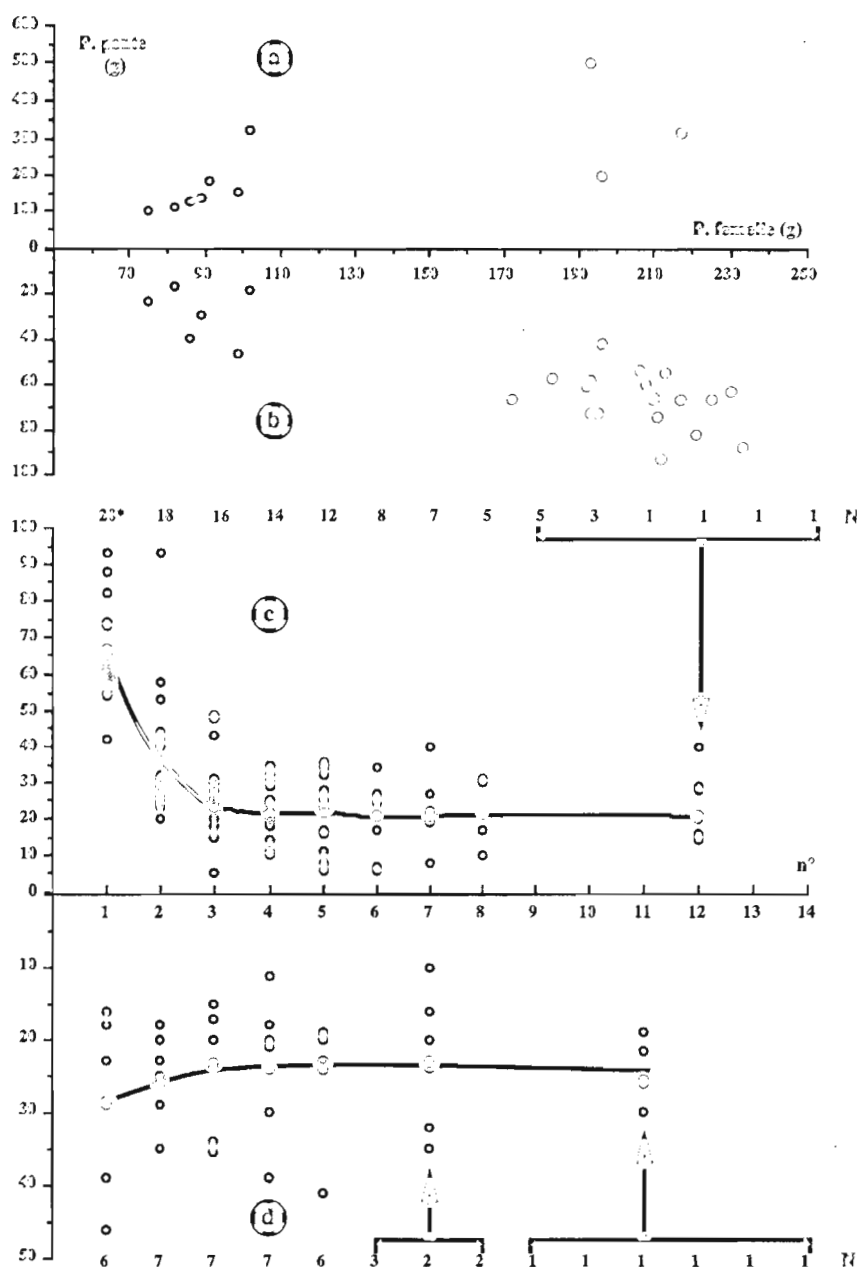


Figure 4. – Évolution du poids de la première ponte (b) et du poids total des pontes enregistrées sur l'ensemble de la période de reproduction (a) en fonction du poids des femelles avant la première ponte (○) femelles du groupe 2 se reproduisant pour la première fois; (◐) femelles du groupe 1). Évolution du poids des pontes chez les femelles du groupe 1 (c) et du groupe 2 (d), en fonction du numéro d'ordre de la ponte (n°). Les courbes sont de simples interpolations de la valeur moyenne, parfois regroupant les données relatives à plusieurs numéros d'ordre de ponte (N : nombre d'observations).

Evolution of the weight of the first spawnings (b) and of the total weight of all spawnings recorded over a complete reproductive cycle (a) in relation with the initial weight of the females before spawning (○) females of group 2, spawning for the first time; (◐) for females of group 1. Evolution of the weight of the spawn recorded with females of group 1 (c), and group 2 (d), in relation with the rank of the spawnings (n°). The curves are simple interpolations of the mean value with the last value including spawn from rank 9 to 12. N: number of observations.

significativement différent ($t=6,18$; $ddl=36$, $p<0,1\%$) de celui de la deuxième ponte (36,2 g; $\sigma^2=312$; $n=18$) et celui de la seconde, significativement différent ($p<1\%$; $t=3,29$; $ddl=90$) de la moyenne du poids des pontes suivantes (21,9 g; $\sigma^2=100$;

$n=74$). Une analyse semblable appliquée aux données relatives aux femelles d'un poids moyen de 89 g (groupe 2) ne laisse pas apparaître de différence statistiquement significative bien que la figure 4 d en suggère l'existence.

Tableau 4. – Moyenne des pertes de poids enregistrée chez des mâles et des femelles d'atipa de poids corporel moyen respectif de 292 et 207 g, groupe 1 (a); et 185 et 89 g, groupe 2 (b) à l'occasion d'une seule ponte (ponte) ou au cours de la totalité de la saison de reproduction (saison). dP : moyenne algébrique de la variation de poids inter-pontes (ponte) ou moyenne des sommes algébriques de ces variations établies individu par individu sur l'ensemble de la période de reproduction (saison); N : effectif des observations; min : perte de poids minimale observée; max. : perte de poids maximale observée; σ^2 : variance; % : pourcentage que représente la perte de poids moyenne par rapport au poids moyen des géniteurs en début de saison de reproduction.

Average loss of weight recorded from atipa males and females reared in separated pairs after a single spawning (ponte) or after the total spawning of a complete reproductive cycle (season). a: spawners of group 1; b: spawners of group 2. dP (ponte): average loss of weight between spawnings; dP (saison): sum of those averages over a complete reproductive cycle; N: number of data; min.: minimum variation of individual weight recorded; max.: maximum variation of individual weight recorded; σ^2 : variance; %: percentage of the average loss of weight of the spawners in relation with their weight at the beginning of the spawning season.

		Femelles						Mâles					
		dP (g)	N	min. (g)	max. (g)	σ^2	%	dP (g)	N	min. (g)	max. (g)	σ^2	%
(a)	Ponte	8,94	111	+ 28,0	- 37,0	120,5	4,3	5,29	106	+ 5,3	- 39,9	47,0	1,8
	Saison	47,80	21	- 22,2	- 79,4	302,9	23,0	26,61	21	+ 0,3	- 77,0	417,7	9,1
(b)	Ponte	1,37	4	+ 6,0	- 7,3	9,8	1,5	0,03	44	+ 14,4	- 6,8	14,6	0,01
	Saison	8,62	7	- 1,0	- 13,3	16,7	9,7	0,79	7	+ 6,4	- 7,8	37,6	0,4

L'intervalle de temps moyen entre l'appariement et la première ponte est significativement plus court ($t_{\text{obs}} = 3,48 > t_{\text{calc.}} = 2,45$ test de Cochran à 5 %) chez les femelles du groupe 1, (2,05 jours; $\sigma^2 = 7,38$; $N = 22$) que chez celles du groupe 2, (31,14 jours, $\sigma^2 = 486,81$; $N = 7$). De même, l'intervalle de temps moyen entre deux pontes successives est significativement plus court ($t = 1,87$; $\text{ddl} = 127$; $p > 10\%$) chez les femelles du groupe 1 (10,4 jours; $\sigma^2 = 312,9$; $N = 89$) que chez celles du groupe 2 (14,82 jours; $\sigma^2 = 85,5$; $N = 40$). Enfin, l'intervalle de temps entre deux pontes successives ne semble avoir aucun rapport avec le numéro d'ordre de la ponte qu'il s'agisse des unes ($r = 0,181$; $p = 0,089$) ou des autres ($r = 0,062$; $p = 0,703$).

Chez l'atipa comme chez la plupart des poissons, le poids des pontes est fonction du poids des géniteurs. La présence évaluation du nombre moyen d'œufs par ponte, qu'il s'agisse de femelles de 89 g (6 675) ou de 207 g (9 200), est nettement plus élevée que ceux de la littérature. En effet, en milieu naturel, le nombre d'ovocytes matures par femelle oscillerait entre 896 et 5 200 d'après Machado-Allison et Zaret (1984), 1 675 et 4 449 d'après Winemiller (1987) et s'élèveraient en moyenne à 4 500 d'après Machado-Allison (1986, diamètre des ovocytes > 1 mm). Elle semble plus en accord avec l'évaluation de Tuma (1978) qui estime à 14 300 œufs la production du mois où le RGS est le plus élevé. Par ailleurs, l'évaluation de la fécondité annuelle (48 600 œufs pour une femelle de 100 g, 91 900 pour une femelle de 200 g) se révèle aussi nettement plus élevée que celle avancée par Boujard *et al.* (1988) (20 000). La sous-évaluation du nombre de pontes annuelles et la méconnaissance de l'incidence du rang de la ponte sur la fécondité constitueraient deux explications probables à la sous-évaluation générale de la fécondité de l'espèce.

Ces résultats témoignent de l'importance de l'investissement reproducteur chez les poissons à ponte fractionnée, comme l'atipa, par opposition à celui des poissons à ponte unique (Burt *et al.*, 1988). Parmi ces derniers, bien que certains aient une fécondité élevée en raison de la petite taille de leurs œufs (au nombre des espèces amazoniennes, selon Lowe-McConnell (1987), *Prochilodus scofra* émet 1 300 000 œufs et *Salminus maxillosus*, 2 619 000), ils ne peuvent pondre en une seul fois l'équivalent de leur poids corporel. A titre d'exemple, Miller (1984), estime à 50 % du poids corporel de la femelle l'investissement reproducteur de *Gobius paganellus*, auteur de 2 pontes annuelles, alors qu'il s'élève à 250 % chez un autre Gobiidae (*Pomatochistus microps*) auteur de 6 pontes annuelles. Les valeurs obtenues chez l'atipa (production annuelle d'œufs représentant 170 à 180 % du poids corporel) sont comparables à celles obtenues chez d'autres espèces à ponte fractionnées comme *Hyphessobrycon pulchripinnis* (120 à 200 %, Burt *et al.*, 1988) ou *Gasterosteus aculeatus* (200 à 300 %, Wootton, 1973).

Évolution du poids corporel et activité de reproduction

Lors des expérimentations menées sur les couples isolés, la pesée quasi systématique des géniteurs à l'issue de chaque ponte a permis d'évaluer la perte de poids corporel attribuable, en partie au moins, à la reproduction. Alors que les sujets de poids élevé, femelles et mâles du groupe 1 accusent des pertes de poids significatives à l'occasion de chaque ponte, cette perte est réduite pour les femelles du groupe 2 et pratiquement inexistante chez les mâles du groupe 2 (tabl. 4).

Quelle que soit la catégorie de géniteurs considérée, un nombre non négligeable d'observations témoignent

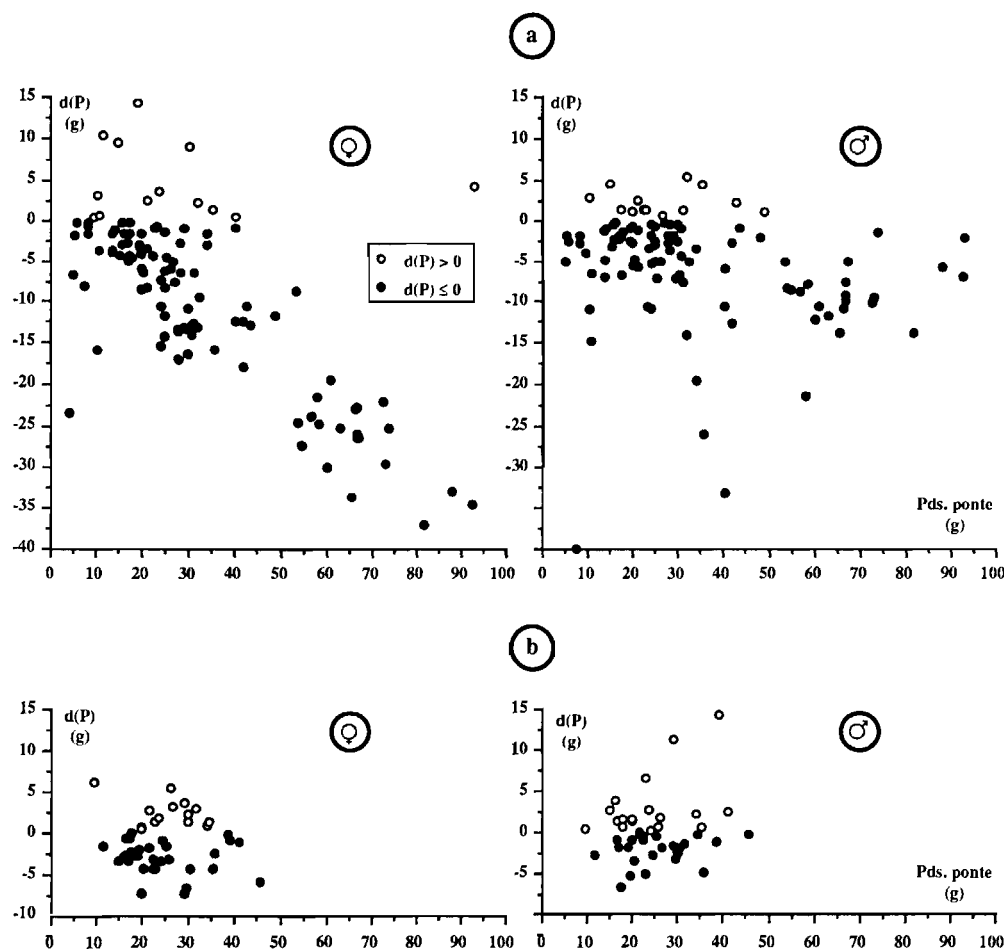


Figure 5. – Évolution de la variation de poids corporel (dP) en fonction du poids de la ponte (Pds. Ponte) chez des mâles et des femelles d'atipa du groupe 1 (a) et du groupe 2 (b).

Relationship between body weight fluctuations (dP) and the weight of the spawn (Pds. Ponte), in male and female atipas, (a) group 1, (b) group 2.

non d'un déclin, mais d'une augmentation du poids corporel entre deux pontes successives (fig. 5). Cependant, ce nombre constitue une faible proportion des observations associées aux poissons du groupe 1, 12,6 % (14 sur 111) pour les femelles et 12,3 % (13 sur 106) pour les mâles. En revanche, pour les femelles du groupe 2, ce nombre est plus important : 31 % (14 sur 45) et surtout pour les mâles, 43 % (19 sur 44).

Sur l'ensemble de la période de reproduction, la perte de poids des individus les plus lourds (groupe 1) représente respectivement 23 et 9 % du poids moyen initial des femelles et des mâles. Ces deux estimations sous-évaluent probablement la réalité dans la mesure où le protocole expérimental n'a pas permis à tous les couples d'exprimer pleinement leur potentiel de reproduction. Cette perte de poids, beaucoup plus discrète chez les femelles du groupe 2 (9,7 % du poids corporel moyen initial) que chez celles du groupe 1, est pratiquement nulle chez les mâles du groupe 2 (0,4 %).

Chez l'atipa, comme chez d'autres espèces de poissons (Hislop, 1975; Wootton, 1979; Hirshfield,

1980), le déclin de la vitesse de croissance corporelle s'accompagne d'une augmentation de la production d'œufs. Dans la présente expérience les poissons se reproduisant pour la première fois n'ont pas achevé l'essentiel de leur croissance d'après les courbes établies par Hostache *et al.* (1990) et Sizam Bastareau (1992). Ils partageraient donc leur activité métabolique entre reproduction et croissance en profitant d'un intervalle plus long entre deux pontes successives pour reconstituer leurs réserves.

Performances « collectives » des jeunes géniteurs : comparaison des pontes en bassins et en viviers (fig. 6)

La fréquence de répartition du poids des pontes produites par de jeunes femelles se reproduisant pour la première fois est consignée, d'une part quand il s'agit d'élevage de groupes (152 pontes) (fig. 6 a), d'autre part, quand il s'agit d'élevage par couple (46 pontes) (fig. 6 b). A titre de comparaison, sur la figure 6 b est également représenté l'histogramme

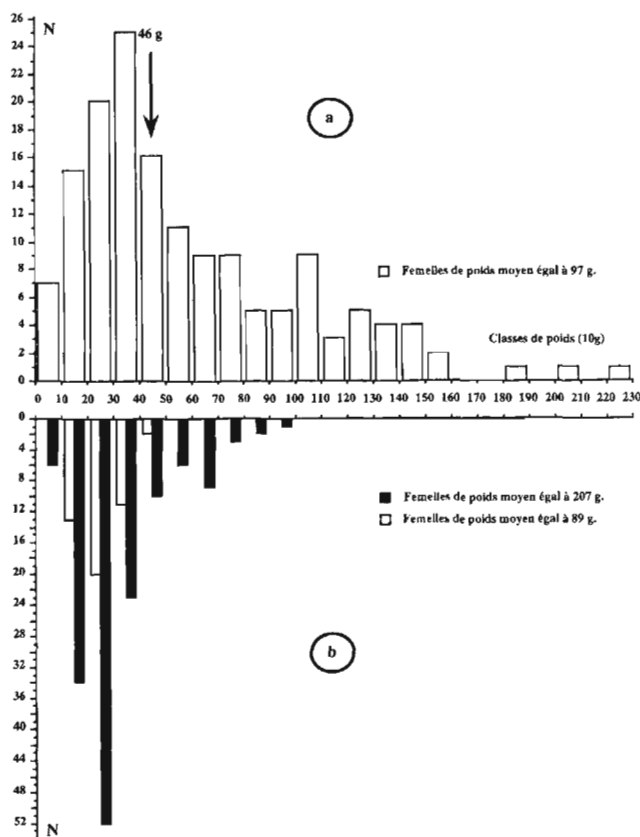


Figure 6. — Fréquence des pontes (N) en fonction de leur poids (classe de 10 g). Ces pontes ont été réalisées en bassins par un groupe de reproducteurs (a) ou en viviers par un couple (b). La flèche repère la performance maximum de poids de ponte réalisée par une femelle en première reproduction (46 g : observation en vivier).

Frequency of spawn weights (classes of 10 g) group of spawners in ponds (a), couples in cages (b). Arrow indicates the maximum spawn weight for a female spawning for the first time.

relatif au poids des 114 pontes produites par les sujets de poids élevé.

Chez de jeunes femelles élevées en groupe, le poids moyen d'œufs collectés dans un même nid s'élève à 60,3 g ($\sigma^2=486,8$; min.=4,2 g; max.=228,5 g; N=152) et correspond à 16350 œufs (1135 - 61760), valeur nettement supérieure à celle avancée par Singh (1978; 10200) mais comparable à celles de Machado-Allison et Zaret (1984; entre 5000 et 55000).

Sur l'ensemble des 152 pontes collectées en bassin, 74 ont un poids supérieur à 46 g, valeur maximum d'une ponte individuelle. 48,7% des nids abriteraient donc la ponte de deux femelles ou plus. Par ailleurs, la ponte exceptionnelle de 228,5 g serait l'œuvre collective de l'ensemble des 5 femelles du bassin. En conséquence, en milieu naturel, il sera pratiquement impossible d'évaluer la performance individuelle de ponte de l'espèce à partir de la simple observation des nids.

DISCUSSION - CONCLUSION

En bassin de pisciculture, comme en milieu naturel, la ponte débute avec l'avènement des pluies. Ce synchronisme permettrait à l'atipa d'exploiter sans délai les avantages liés à l'extension des eaux continentales en bénéficiant d'une diminution de la compétition intraspécifique pour les sites de reproduction, d'une protection des nids, puis des alevins, par la présence d'une végétation inondée dense. Dans ce milieu soudain étendu, l'engorgement de la végétation favorise le développement de micro-organismes nécessaires à l'alimentation des juvéniles (Mol, 1991).

Le taux important de nids inoccupés par des pontes au tout début de la phase de reproduction intensive du cycle annuel induit l'hypothèse que les mâles entrent en activité de reproduction avant les femelles. Leur activité de bâtisseur, accompagnée ou non d'émission de substances biologiques stimulantes, provoquerait la ponte de celles-ci (Saglio, 1992). Ce nid flottant constitue un écotone tout à fait particulier, indispensable au succès de l'incubation. Outre son rôle de protection mécanique contre les intempéries et les prédateurs, il pallie la pauvreté en oxygène des eaux marécageuses en permettant aux œufs de bénéficier d'une interface avec l'air ambiant et offre, pendant les quelques 50 heures que dure l'incubation, un environnement thermique plus constant et plus chaud que ne le ferait le milieu aquatique environnant (Hostache *et al.*, 1992). Il serait le site d'un développement rapide et important de bactéries et de protozoaires qui constitueraient la première source alimentaire des alevins. Enfin, il constitue le centre d'un territoire âprement défendu par le mâle (Gautier *et al.*, 1988).

La défense de ce territoire confine le mâle à un domaine restreint, le pénalisant dans sa quête de partenaires. Cet inconvénient semble compensé par la possibilité qui lui est offerte d'attirer à lui plusieurs femelles simultanément. Ce processus ne constituerait pas au demeurant une « tromperie matrimoniale », comme le suggèrent Machado-Allison et Zaret (1984). En effet, ces auteurs considèrent que les différentes femelles attirées par un mâle, pondent successivement dans le nid sans percevoir les œufs cachés dans l'écume par les femelles précédentes. A l'occasion d'une expérience filmée en aquarium et portant sur un groupe constitué d'un mâle et de deux femelles (RFO-INRA, 1991), il apparaît que les 3 partenaires demeurent à proximité du nid pendant toute la phase de ponte et, qu'alternativement, à un intervalle de temps de 2 à 3 min, chaque femelle, après avoir recueilli dans sa bouche la semence du mâle après stimulations buccales, y dépose ses œufs par fractions successives.

Par ce comportement, la femelle s'assure totalement de la paternité de sa descendance. Par ailleurs, la fécondation externe est considérée comme un processus offrant au mâle une meilleure garantie de paternité que la fécondation interne (Perrone et Zaret,

1979). Pour que cette garantie soit entière, dans le cas particulier du processus de fécondation de l'atipa, il faut que le mâle, par un comportement territorial actif, prévienne l'intrusion d'autres mâles, non seulement au voisinage du nid, mais aussi dans l'ensemble du domaine fréquentée par « ses » femelles au moment de la ponte. Ce comportement a largement été décrit (Gautier et al., 1988). L'assurance de paternité, la ponte simultanée de plusieurs femelles dans un même nid, une reproduction par pontes successives, sont autant d'éléments de la biologie de l'atipa qui laisseraient prévoir un investissement important du mâle dans l'élevage des jeunes (Clutton-Brock, 1991). Ce n'est pas le cas. Aussi spectaculaire que puisse paraître le comportement de construction et de garde du nid, il ne mobilise le mâle que pour une durée limitée puisque celui-ci ne prodigue pas de soins aux alevins qui mènent une vie benthique dès le 2^e jour suivant leur éclosion. L'intérêt de la construction d'un nid complexe qui a souvent induit à tort l'idée que l'investissement reproducteur paternel est très important chez l'atipa, se limiterait à la résolution du problème posé à la survie des œufs en milieu hypoxique. Ce comportement se serait mis en place sous la pression d'un facteur limitant comme c'est le cas chez de nombreuses espèces de poissons d'eau douce (Baylis, 1981). Cette interprétation permet de comprendre, qu'en moyenne, le poids des mâles reste stationnaire tout au long de la période de reproduction et ne régresse pas significativement, comme c'est le cas chez de nombreuses espèces tropicales telles, à titre d'exemple, *Arius proops* ou *Arius couma* (Lecomte et al., 1986; Lecomte, 1990) qui pratiquent l'incubation buccale.

Cette absence de soins aux jeunes autorise le mâle à poursuivre son activité de reproduction pendant

près de 8 mois. Cette durée semble indépendante des performances de ponte puisque l'appariement tardif de couples ne la prolonge pas. Par ailleurs, les deux premières pontes sont plus importantes que les suivantes et près de 32% des œufs sont pondus pendant les premiers jours suivant l'expansion du milieu. Les alevins issus de ces premiers œufs atteindront le poids de 100 g en 6 mois (Hostache et al., 1990) et devraient être rapidement hors d'atteinte des jeunes poissons prédateurs nés à la même époque. En outre, leur présence, passée une certaine taille, semble engendrer une régression de l'activité de reproduction suggérant l'existence d'un mécanisme de compétition intraspécifique.

La capacité de cette espèce à réaliser des pontes successives lui offre la possibilité de pallier l'échec des premières reproductions qui se réalisent dans des conditions hydrologiques très perturbées et lui assure une fécondité élevée. Le paradoxe d'observer chez une espèce à forte fécondité des traits comportementaux caractéristiques d'espèce à faible fécondité, n'est qu'apparent. Dans la mesure où le soin des mâles à la progéniture se limite à l'incubation, brève chez cette espèce, les larves sont sujettes à une forte pression de prédation comme cela a pu être mis en évidence dans un cas particulier (Hostache et al., 1990).

Dans l'analyse du processus de reproduction chez cette espèce, il apparaît que le comportement joue un rôle majeur. De nombreuses interrogations subsistent, telles, à titre d'exemple, en quoi consiste le territoire d'un mâle, existe-t-il ou non une fidélité du mâle à un site reproducteur, des groupes matrimoniaux, des mécanismes phéromonaux comparables à ceux déjà identifiés chez de nombreux siluriformes (Saglio, 1992) ?

Remerciements

Un remerciement tout particulier des auteurs à T. Boujard, J.-Y. Gautier, P.-Y. Bail et F. Le Gac pour avoir revu et critiqué le manuscrit de cet article.

RÉFÉRENCES

- Baylis J. R., 1981. The evolution of parental care in fishes, with reference to Darwin's rule of male sexual selection. *Environ. Biol. Fish.*, **6**, 223-251.
- Billard R., 1976. Sensibilité des œufs de Truite arc-en-ciel aux chocs mécaniques pendant la phase de durcissement. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, **263**, 45-49.
- Boujard T., 1992. Space-time organization of riverine fish communities in French Guiana. *Environ. Biol. Fish.*, **34**, 235-246.
- 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.
- Burt A., D. L. Kramer, K. Nakatsuru, C. Spry, 1988. The tempo of reproduction in *Hypheosobrycon pulchripinnis* (Characidae), with a discussion on the biology of "multiple spawning" in fishes. *Environ. Biol. Fish.*, **22**, 15-27.
- Carmie H., B. Morelet, G. Maisse, L. Jonard, R. Cuinat, 1985. Observations sur la reproduction artificielle de l'Ombre commun *Thymallus thymallus*. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, **296**, 2-16.
- 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.
- Clutton-Brock T. H., 1991. The evolution of parental care. J. R. Krebs, T. H. Clutton-Brock, ed., Princeton University Press. New Jersey, 352 p.
- Gautier J. Y., P. Planquette, Y. Rouger, 1988. Étude éthologique de la relation mâle-femelle au cours du cycle

- de reproduction chez *Hoplosternum littorale*. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, **43**, 389-398.
- Hirshfield M. F., 1980. An experimental analysis of reproductive effort and cost in the Japanese medaka, *Oryzias latipes*. *Ecology*, **61**, 282-292.
- Hislop J. R. G., 1975. The breeding and growth of whiting, *Merlangius merlangus*, in captivity. *J. Cons. int. Explor. Mer.*, **36**, 119-127.
- Horvath L., G. Tamas, I. Tölg, 1984. Special methods in pond fish husbandry, J. E. Halver éd., Budapest, Seattle, 148 p.
- Hostache G., P. Vallat, C. Tessier, 1990. Maîtrise du cycle d'élevage de l'Atipa. *Nature guyanaise*, **4**, 33-41.
- Hostache G., M. Pascal, M. Kernen, C. Tessier, 1992. Température et incubation chez l'atipa, *Hoplosternum littorale* (Teleostei, Siluriforme). *Aquat. Living Resour.*, **5**, 31-39.
- Hostache G., M. Pascal, P. Planquette, 1993. Saisonnalité de la reproduction chez l'atipa *Hoplosternum littorale*, Callichthyidae, Siluriforme, Teleostei par l'analyse de l'évolution du rapport gonado somatique. *Aquat. Living Resour.*, **6**, 155-162.
- Lecomte F., 1990. Histologie osseuse et marques squelettiques de croissance chez quelques Téléostéens guyanais d'intérêt aquacole : Ariidae (Siluriformes), Anostomidae et Serrasalminidae (Characoides). Thèse dr. Univ. Paris VII, 90/PA07/7207 (ANRT-Grenoble), 190 p.
- Lecomte F., F. J. Meunier, R. Rojas-Beltran, 1986. Données préliminaires sur la croissance de deux téléostéens de Guyane, *Arius proops* (Ariidae, Siluriformes) et *Leporinus friderici* (Anostomidae, Characoides). *Cybiun*, **10**, 121-134.
- Lowe-McConnell R. H., 1987. Ecological studies in tropical fish communities. Cambridge University Press, Cambridge, 382 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-Callichthyidae) 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.
- Miller P. J., 1984. The tokology of Gobioid fishes. In : Fish reproduction, strategies and tactics, Potts G. W., R. J. Wootton, eds., Academic Press, London, 119-153.
- Mol J. H. A., 1991. The natural environment of the soke kwikwi *Hoplosternum littorale*, Hancock, Anton de Kom University of Surinam, Paramaribo, Surinam (in Dutch with English summary). Joint Conference on the Sustainable Development of the Guyanas. March 25-29, Paramaribo.
- Novoa D., 1982. A pesqueria del busco curito (*Hoplosternum littorale* en el delta del Orinoco. In : Los recursos pesqueros del rio Orinoco y su explotacion. Novoa ed., Corporacin Venezolana de Guyana. Caracas, 151-161.
- Perrone M., Zaret T. M., 1979. Parental care patterns in fishes. *Am. Nat.*, **113**, 351-361.
- Planquette P., 1989. Données sur la biologie générale et la reproduction des atipas (*Hoplosternum* spp.). *Nature Guyanaise*, **2**, 8-13.
- RFO-INRA, 1991. Atipa. M. Bailly, G. Hostache (Mai 1991) : 26 mn. BETACAM.
- Saglio P., 1992. La communication chimique chez les poissons. *La Recherche*, **248**, 1282-1293.
- Singh T. B., 1978. The biology of the Cascadura *Hoplosternum littorale* (Hancock, 1843) with reference to its reproductive biology and population dynamics. Ph. D., Univ. West-Indies, Trinidad.
- Sizam-Bastareud C., 1992. Performances de croissance et influence de la température sur le développement des gonades de l'Atipa (*Hoplosternum littorale*) en Guyane française, Mémoire ISTOM. Cergy Pontoise. France, 77 p.
- 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 function of the enlarged male pectoral spines. *Environ. Biol. Fish.*, **20**, 219-227.
- Wootton R. J., 1973. Fecundity of the three spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* (L.), *J. Fish Biol.*, **5**, 683-688.
- Wootton R. J., 1979. Energy costs of egg production and environmental determinants of fecundity in teleost fishes. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, **44**, 133-159.