CONTRIBUTION A LA CONNAISSANCE DE LA BIOLOGIE DE LA REPRODUCTION DES ARIIDAE DE GUYANE

RAPPORT DE CONTRAT (Juillet 1984)

LE BAIL P.Y.
CAUTY C.
BILLARD R.

Laboratoire de Physiologie
des Poissons. INRA
Campus de Beaulieu
35042 RENNES

PLANQUETTE P.
TORVIC D.

Laboratoire d'Hydrobiologie
INRA BP 351 - KOUROU
97310 GUYANE

INTRODUCTION

Au cours de ces dernières années, la pêche artisanale guyanaise débarquait annuellement entre 700 et 1000 tonnes de poissons dont 80 % étaient destinés à la consommation locale (L'HOSTIS 1980). Les silures (poissons limons)représentés essentiellement par les Ariidae, (Machoirans) y concourent pour 26 %, c'est dire l'importance que représente ce groupe au sein de l'économie guyanaise.

Actuellement, en dehors des remarques très anecdotiques de Puyo (1949), les connaissances sur leur biologie et plus particulièrement sur leur cycle reproducteur sont pratiquement inexistantes. Nous nous sommes donc fixés comme but la description et la compréhension des gamétogenèses mâle et femelle afin d'en déduire les principaux paramètres nécessaires à l'étude des stocks, c'est à dire, la taille de 1ère maturité, la période de reproduction et la fécondité. En collaboration avec l'I.S.T.P.M. de Guyane, nous avons mis sur pieds une campagne de prélèvements s'étalant sur 1 an (1982-1983) et répartie en quatre points géographiques différents (l'embouchure de l'Approuague, Cayenne, Kourou et Sinnamary).

Les captures étaient effectuées par quatre pêcheurs artisanaux, leurs embarcations étaient de type piroque ou doris (6 à 11 m hors tout) et les engins de captures, des filets multifilaments (600 à 1000 m) de 80 à 100 mm de côté de maille, ce matériel étant parfaitement représentatif de la flotille traditionnelle guyanaise (Ben Houada, 1983).

Rapidement un tel protocole s'est avéré trop ambitieux en raison de problèmes techniques (pêche non effectuée ou peu efficace) et psychosociologiques qui ont eu pour conséquence l'arrêt des opérations trois mois avant la date prévue; c'est ainsi que les prélèvements issus des différentes localités ont dû être regroupés en partant de l'hypothèse qu'ils provenaient d'une seule et même population.

Enfin, l'étude principale a porté sur Arius proops (Machoiran blanc) qui a été, la seule espèce d'Ariidae suffisamment abondante pour espérer l'obtention de résultats fiables (5 à 10 fois plus commune qu'Arius parkeri et Arius couma).

Les différentes données ont été analysées en France pour des raisons techniques (histologie, informatique...) et d'accessibilité à l'information scientifique, ce qui expliquent le relatif retard de la parution de ce document.

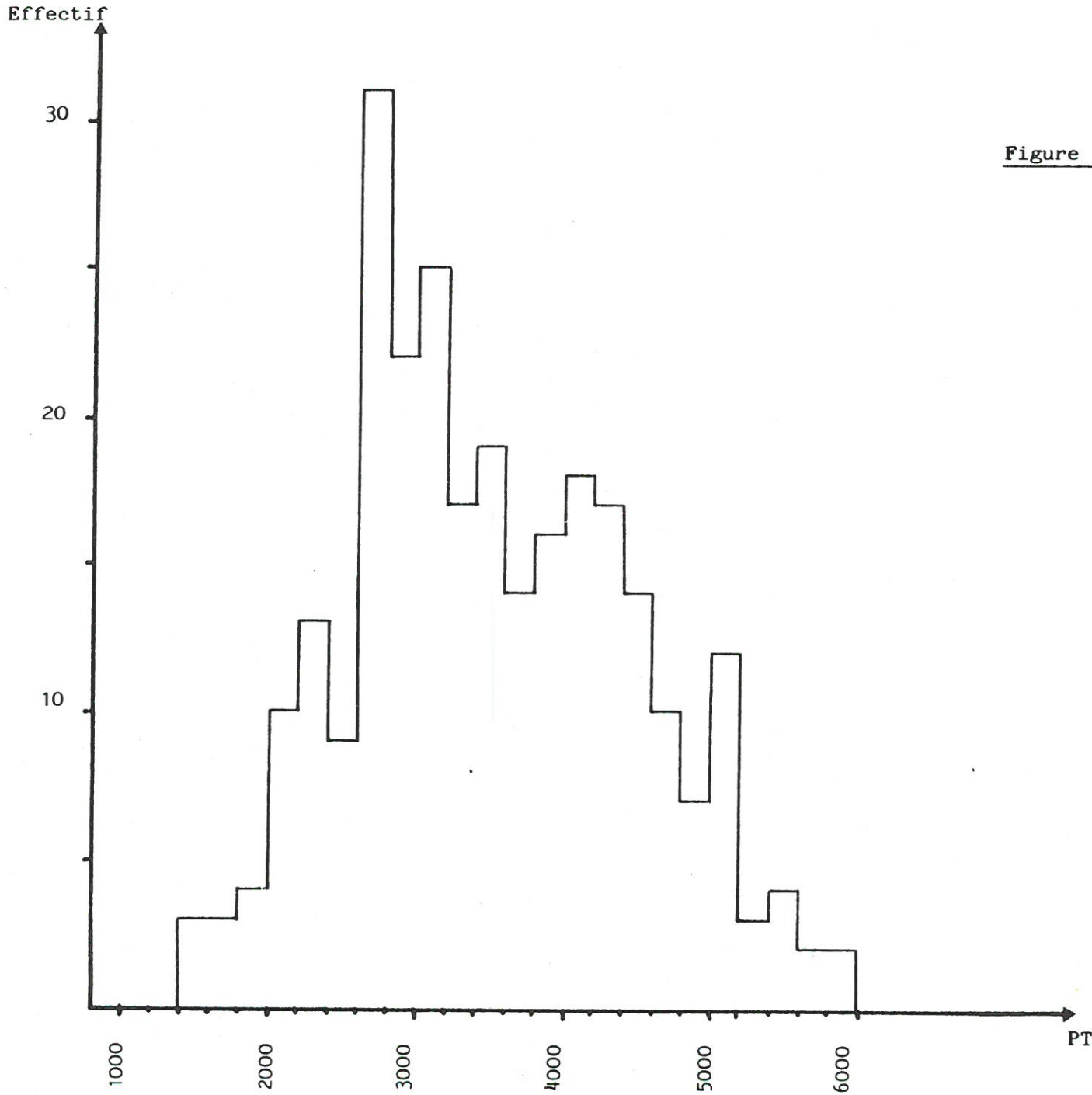


Figure 1 : Histogramme de fréquences du poids total (PT) des Arius proops capturés au filet durant l'ensemble de la période étudiée.

A) CYCLE REPRODUCTEUR

I Arius proops

I. 1 : Données générales :

I.1.1. : Caractéristique de l'échantillon (figure 1)

Les analyses concernant la reproduction ont porté sur 275 individus. La taille des captures s'étale entre 1400 grammes et 6000 grammes. Il nous est impossible de relier l'abondance des captures à l'abondance dans le milieu puisque nous n'avons aucune donnée sur la sélectivité de ce type de filet sur la famille des Ariidae. Il faut cependant noter la prédominance de la classe comprise entre 2800 et 3200 grammes. La taille des échantillons mensuels s'est avérée beaucoup trop faible pour pouvoir mettre en évidence différentes classes d'âges.

I.1.2. : Rapport entre le poids total (PT), le poids éviscéré (PE) et le poids commercial (PC).

L'importance relative du poids éviscéré et du poids commercial (éviscéré et étêté) par rapport au poids total est résumée ci-dessous :

	rapport en %	coefficient de corrélation	effectif de calcul
PE/PT	92,4	0,99	174
PC/PT	68,3	0,98	116

I.1.3. : Relation entre la longueur totale (LT) et la longueur standard (LS).

Pour permettre l'homogeneisation entre les observations des différents auteurs, nous donnons la formule de conversion suivante calculée à partir de 100 individus :

$$LS = 0,50 + 0,82\ LT$$

LS et LT sont données en centimètres.

Le coefficient de corrélation est de 0,97.

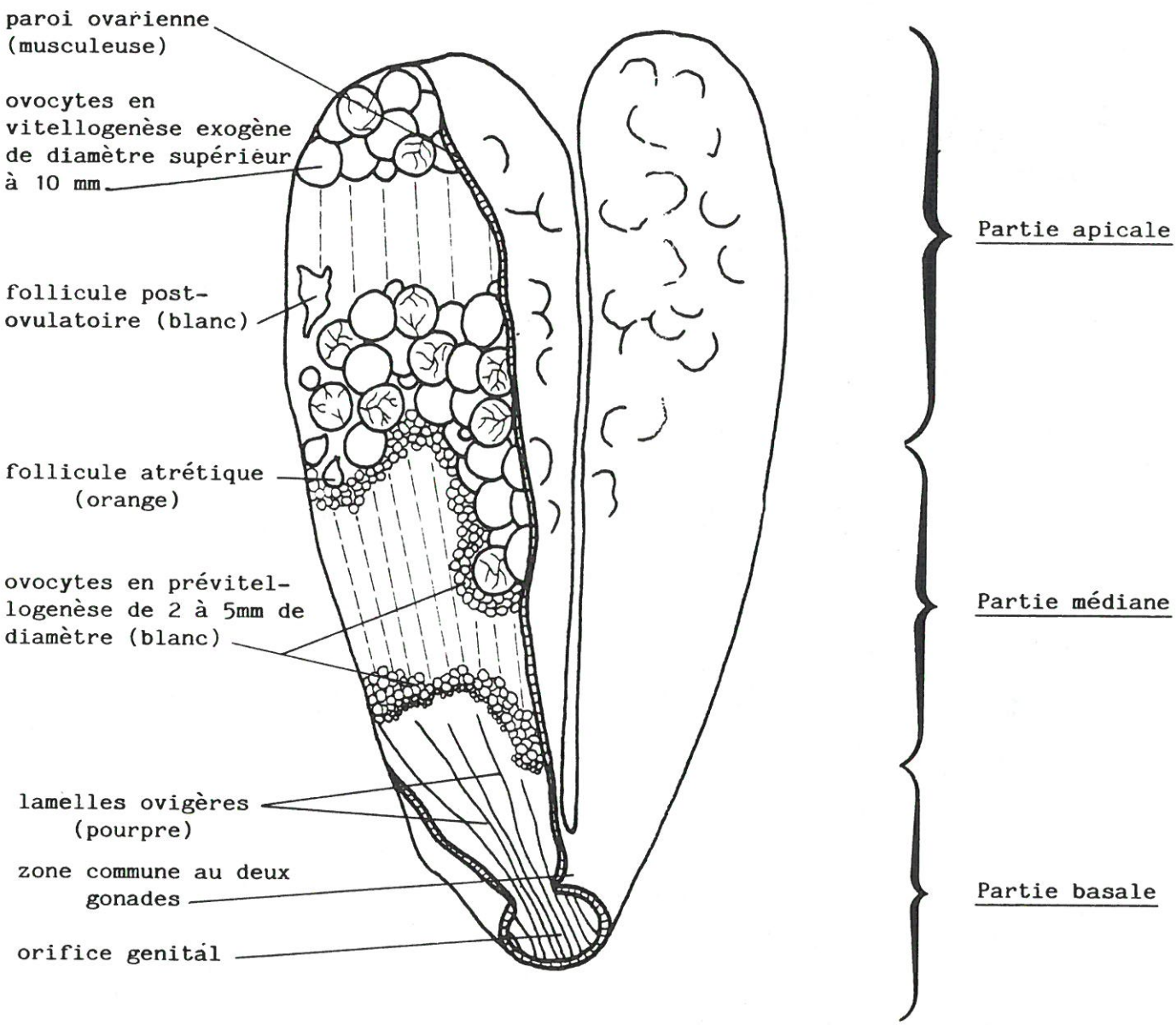


Figure 2 : Shéma des gonades d'Arius proops
en vue venticale (longueur des gonades = 30 cm)

I.1.4. : Relation entre la longueur standard (LS) et le poids total (PT).

Calculée à partir d'un effectif de 200 individus, la relation longueur standard-poids total s'écrit comme suit :

$$PT = 2,27 \cdot 10^{-3} \ LS^{3,48}$$

LS est donnée en centimètres et PT en grammes. Le coefficient de corrélation est de 0,94. Le coefficient de condition moyen $\overline{K}$ (PT moyen x 100/LT moyenne) est de 0,89, donc faible pour des animaux d'aspect aussi trapu ; la nageoire caudale très allongée explique en partie ce paradoxe. L'exposant 3,48 souligne que la croissance est de type allométrique à tendance pondérale et se traduit par une augmentation du coefficient de condition K au cours de la croissance comme l'illustre le tableau ci-dessous :

LT cm	LS cm	PT g	K
60,4	50	1855	0,84
72,6	60	3499	0,91
84,8	70	5983	0,98

I. 2 : Reproduction femelle.

I.2.1. : Organisation de la gonade

I.2.1.1. Anatomie : (figure 2)

Les animaux immaturés ont été trop peu nombreux pour que l'on puisse étudier leurs gonades.

Par contre, chez la femelle en pleine vitellogenèse l'organisation générale de la gonade est très caractéristique et présente les trois parties suivantes :

la partie inférieure (ou basale) qui est en relation avec l'orifice génital, occupe 1/5 à 1/3 de la gonade. La région la plus inférieure est commune aux deux gonades. Les lamelles ovigères orientées longitudinalement et disposées régulièrement autour de la paroi ovarienne, supportent de très nombreux ovocytes d'un diamètre n'excédent pas 0,5 mm. Dans la région proche de la partie intermédiaire, les ovocytes présentent un accroissement graduel.

La partie intermédiaire (ou médiane) occupe 1/3 à 2/5 de la gonade. La population d'ovocytes est dense et leur diamètre varie entre 2 et 5 mm.

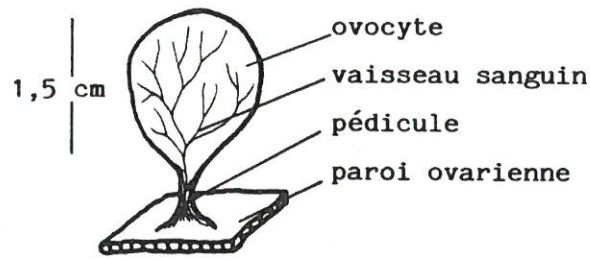


Figure 3 : Schéma d'un ovocyte en vitelogenèse exogène

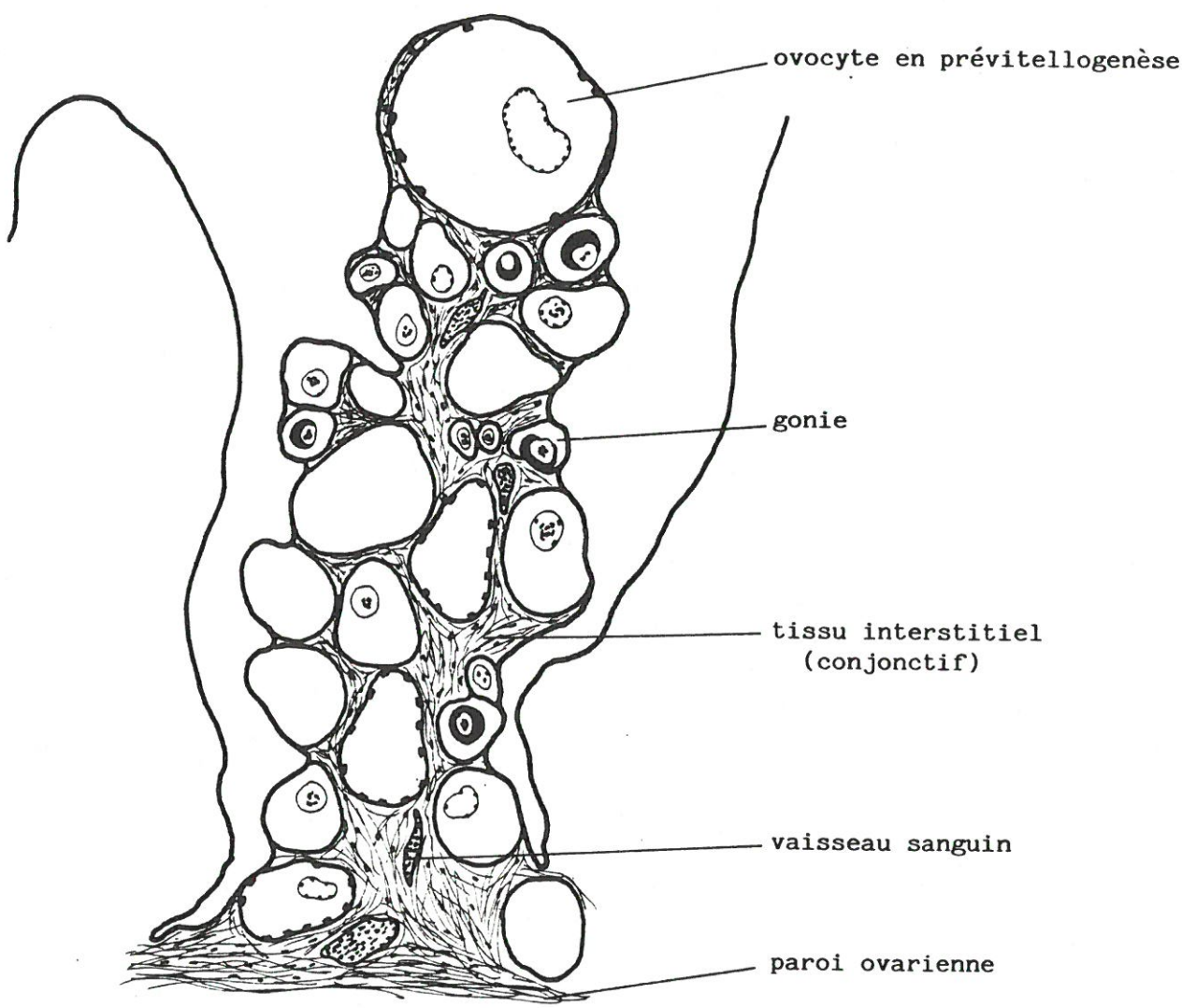


Figure 4 : Schéma d'une lame ovigère de la partie basale chez Arius parkeri (coupe transversale)

La structure en lamelles a disparu, les ovocytes sont rattachés à la paroi ovarienne par l'intermédiaire d'un pédoncule qui supporte une importante irrigation. La coloration blanchâtre à l'état frais témoigne de l'absence d'une vitellogenèse exogène.

La partie supérieure (ou apicale) est inexistante chez les animaux en repos sexuel, mais peut occuper près de la moitié de l'ovaire lorsque les animaux sont proches de la période d'ovulation. L'aspect et la taille des ovocytes varient au cours du cycle, mais chez certains animaux il est parfois possible de rencontrer simultanément :

. de gros ovocytes jaunes (à l'état frais) très irrigués pouvant atteindre 19 mm de diamètre (figure 3) répartis en 1 ou 2 classes de tailles.

. des ovocytes blanchâtres (à l'état frais) dépassant rarement 5 mm de diamètre et ressemblant à ceux de la partie intermédiaire.

. des ovocytes jaune-orangés, irréguliers et flasques correspondant vraissemblablement à des ovocytes atrétiques.

. des membranes translucides à blanchâtres très frippées correspondant vraissemblablement à des follicules post-ovulatoires.

La paroi ovarienne très épaissie est essentiellement musculeuse.

I.2.1.2. Histologie de la gonade : (figure 4)

Les lamelles ovigères, constituées essentiellement de tissu conjonctif, sont très irriguées et portent sur toute leur périphérie un nombre important de cellules germinales à cytoplasme basophile. Il s'agit de gonies montrant de très nombreuses figures de mitoses, et d'ovocytes en prévitellogenèse. Ces derniers représentent le stade le plus avancé que l'on puisse rencontrer dans cette région de l'ovaire.

Partie médiane. Les ovocytes en vitellogenèse endogène (présence de mucopolysaccharides mises en évidence par une coloration au trichrome) constituent la grande majorité des cellules germinales. Notons cependant que gonies et ovocytes en prévitellogenèse restent toujours présents.

partie supérieure. Tous les stades décrits dans la partie médiane sont aussi présents ici. Vient s'y ajouter le dernier stade de l'ovogenèse que constituent les ovocytes en vitellogenèse exogène (présence de granules de vitellus dans le cytoplasme). Notons, chez ces derniers, la présence autour de la zona-radiata d'une épaisse couche faite d'un empilement d'unités polyédriques qui doit jouer le rôle de "squelette externe".

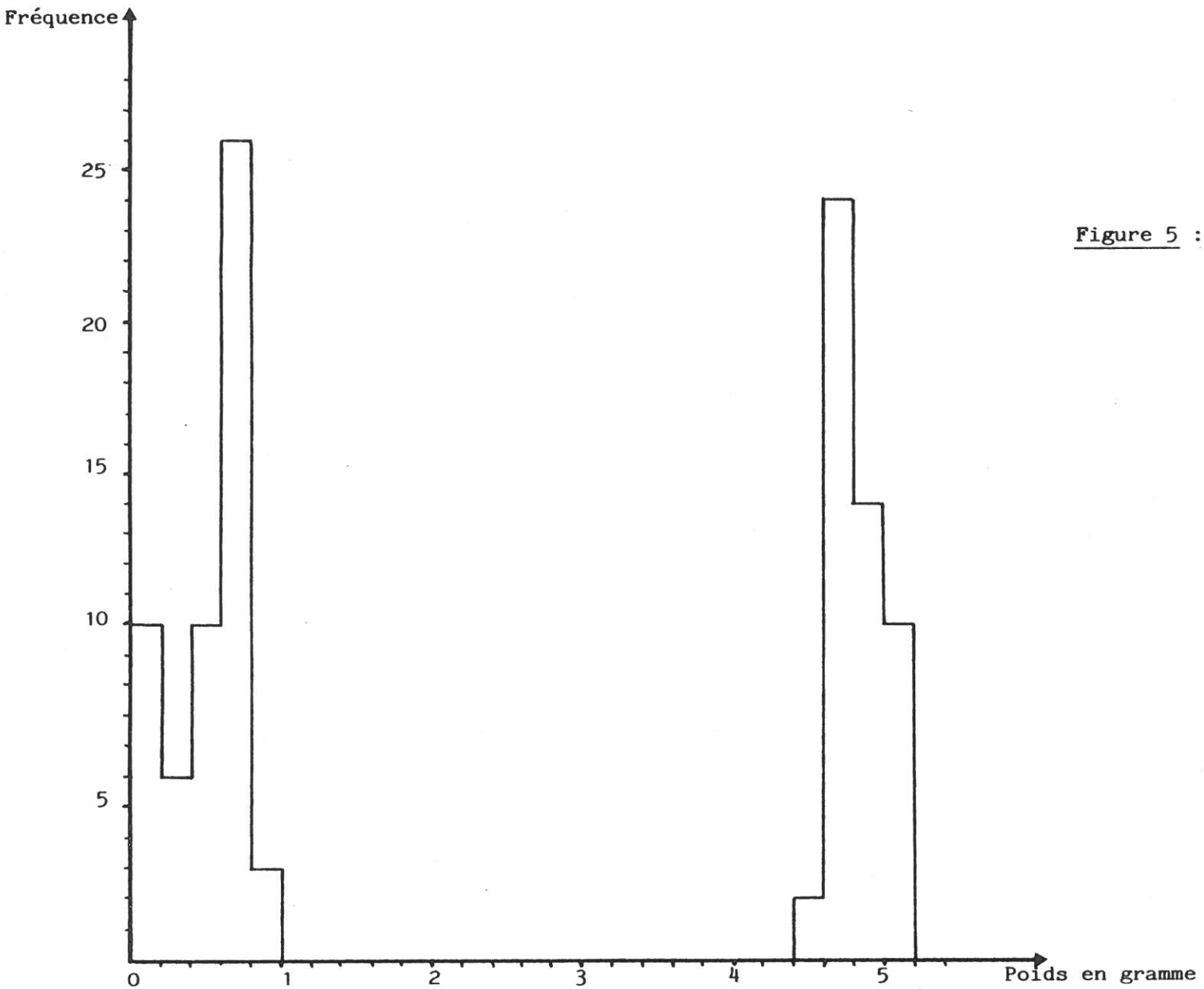


Figure 5 : Distribution des poids des ovocytes en vitellogenèse chez une femelle d'Arius parkeri.

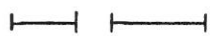
Diamètre ovocytaire en mm	0 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20	Présence de follicule post-ovulatoire	Nombre de femelles observées
TYPE			
1		non	2
2		non	3
3		non	1
4		non	14
5		oui	13
6		oui	2

Figure 6 : Différents types de répatition des diamètres ovocytaires de la région apicale de l'ovaire d'Arius proops

I.2.1.3. Classes de taille des ovocytes en vitellogenèse exogène (figure 5 et 6).

Si l'on étudie, chez les femelles maturantes, la distribution des poids individuels des ovocytes en vitellogénèse exogène (d'aspect jaune) on observe fréquemment deux populations bien distinctes au sein d'un même ovaire. L'exemple pris chez une femelle d'Arius parkeri illustre bien ce phénomène (figure 5) que l'on retrouve aussi chez Arius proops.

En prenant tous les ovocytes de diamètre supérieur à 1mm (en vitellogenèse endogène et exogène) 6 types de distributions des diamètres ovocytaires peuvent être rencontrés chez les femelles pubères (figure 6). Ceci nous permet de proposer le schéma d'évolution suivant : à partir d'une population homogène et continue de petits ovocytes (type 1), une partie de cette population va s'individualiser et évoluer jusqu'à atteindre des diamètres de 19mm (type 2,3,4) alors que le reste des ovocytes ne grossit pas et stagne aux alentours de 2-4 mm. Apparaissent ensuite des follicules post-ovulatoires qui témoignent d'une ponte récente (type 5). Ces derniers étant encore présents, une nouvelle population d'ovocytes en croissance apparaît (type 6).

I.2.2. Les différents stades de l'ovogenèse

I.2.2.1. vitellogenèse exogène et RGS (figure 7)

La répartition des rapports gonado-somatiques (RGS = Poids des ovaires x 100/Poids total) en fonction des deux étapes de la vitellogenèse (endogène et exogène) caractérisés en histologie, montre un certain recouvrement allant de 0,4 à 0,9. Ceci nous permet d'affirmer, avec un faible risque d'erreur, qu'un animal présentant un RGS supérieur à 1 %, est en vitellogenèse exogène ou en cours de maturation.

I.2.2.2. définition des stades.

Les observations précédentes nous permettent de proposer un certain nombre de stades susceptibles de caractériser l'ensemble de la vitellogenèse exogène :

stade 1 : Absence de follicules post-ovulatoires. RGS toujours inférieur à 1 % . 1 seule population continue d'ovocytes de diamètre inférieur à 4mm. Absence d'ovocytes en vitellogenèse exogène (étude histologique). Ovocytes toujours blanchâtre.

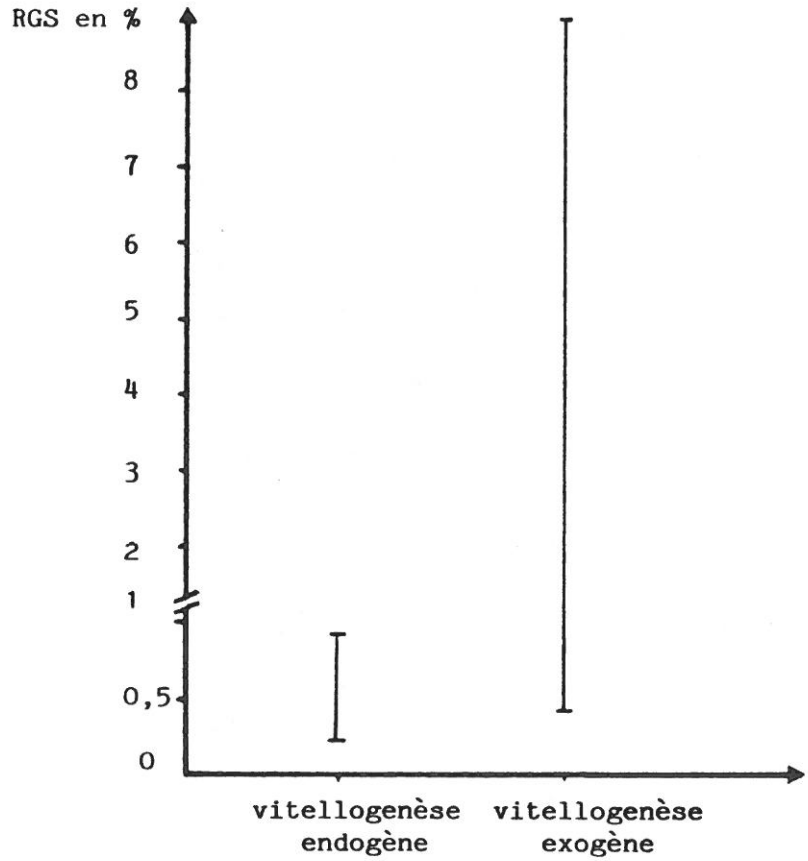


Figure 7 : Répartition du rapport gonado-somatique en fonction de la vitellogenèse endogène et exogène (caractérisée par histologie) chez Arius proops.

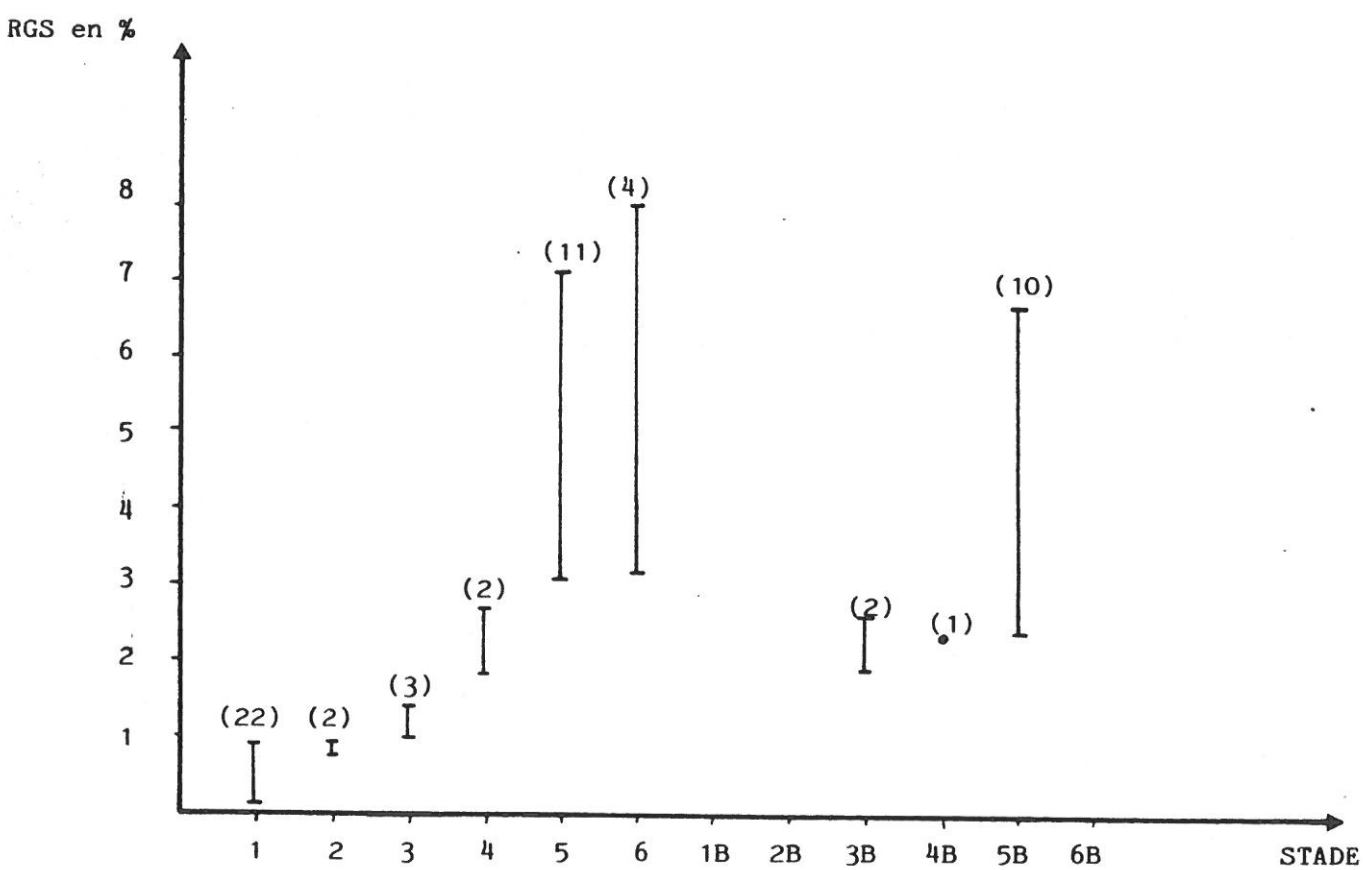


Figure 8 : Répartition du RGS en fonction du stade d'ovogenèse chez Arius proops.

( ) : nombre d'animaux examinés.

stade 2 : Absence de follicules post-ovulatoires. 1 seule population continue d'ovocytes de diamètre inférieur à 7mm. Présence d'ovocytes en vitellogénèse exogène (étude histologique).

stade 3 : Absence de follicules post-ovulatoires. 2 populations ovocytaires ne se chevauchant pas. La première est constituée d'ovocytes décrits dans le stade 1. La seconde contient des ovocytes en vitellogenèse exogène, nettement jaunes, de diamètre supérieur à 5mm et de poids individuel compris entre 0,1 et 0,5 grammes.

stade 4 : Absence de follicules post-ovulatoires. Identique au stade 3 mais, les ovocytes en vitellogenèse exogène (jaune) atteignent 1 gramme.

stade 5 : Absence de follicules post-ovulatoires. Identique au stade 3 mais, les ovocytes en vitellogenèse exogène dépassent toujours 1 gramme (la fécondité relative est toujours supérieure à 14 ovocytes/kg).*

stade 6 : Présence de follicules post-ovulatoires. Stade très proche du stade 5 avec parfois accroissement des ovocytes en vitellogenèse endogène. (fécondité relative inférieure à 14 ovocytes/kg).*

stade 1B : Présence de follicules post-ovulatoires. Identique au stade 1

stade 2B : Présence de follicules post-ovulatoires. Identique au stade 2

:
:
:

ETC

Notons cependant que le stade 1B,2B voire 3B peuvent être virtuels et se confondre avec le stade 4B. De plus, les stades 5B et 6B sont a priori difficiles à distinguer du stade 6.

I.2.2.3. stades et RGS (figure 8)

Les RGS, maximum observé atteignent 8 %, ce qui a priori paraît peu au regard de la masse imposante des gonades.

La figure 8 montre la bonne correspondance qui existe entre le RGS et les stades que nous avons tenté de définir. Les RGS peuvent donc permettre de situer approximativement l'animal dans son cycle sexuel.

I.2.2.4. Stades et taille des ovocytes (figure 9)

Dans la figure 9 nous n'avons tenu compte que des stades qui permettaient de reconnaître macroscopiquement les ovocytes en vitellogenèse exogène. Les poids ovocytaires moyens (calculés pour chaque animal) et les

* La fécondité relative n'a été retenue pour caractériser les stades qu'après l'analyse de son évolution en fonction des stades (figure 13).

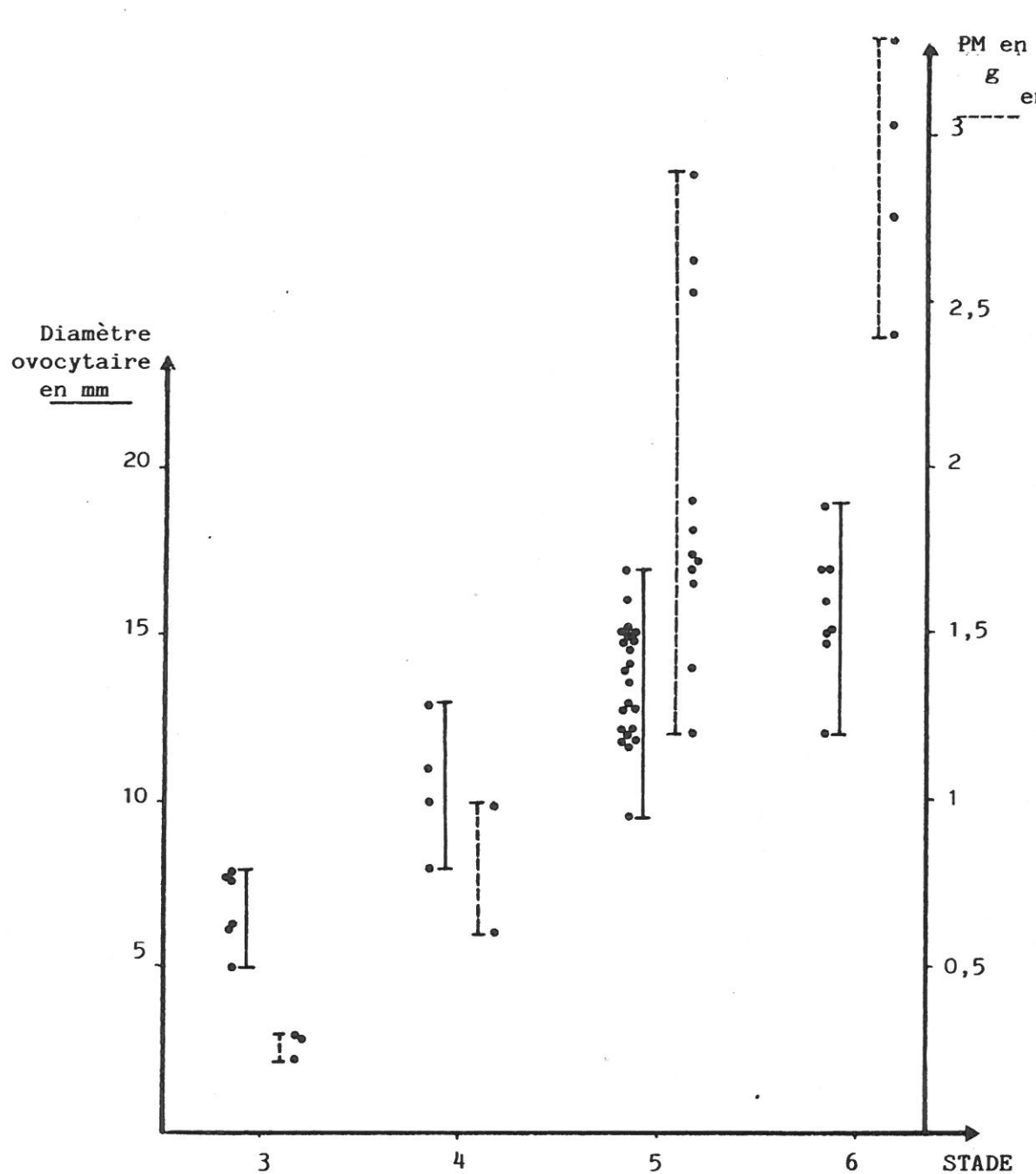


Figure 9 : Distribution des poids moyens (PM) et des diamètres individuels de la population d'ovocytes les plus avancés chez Arius proops.

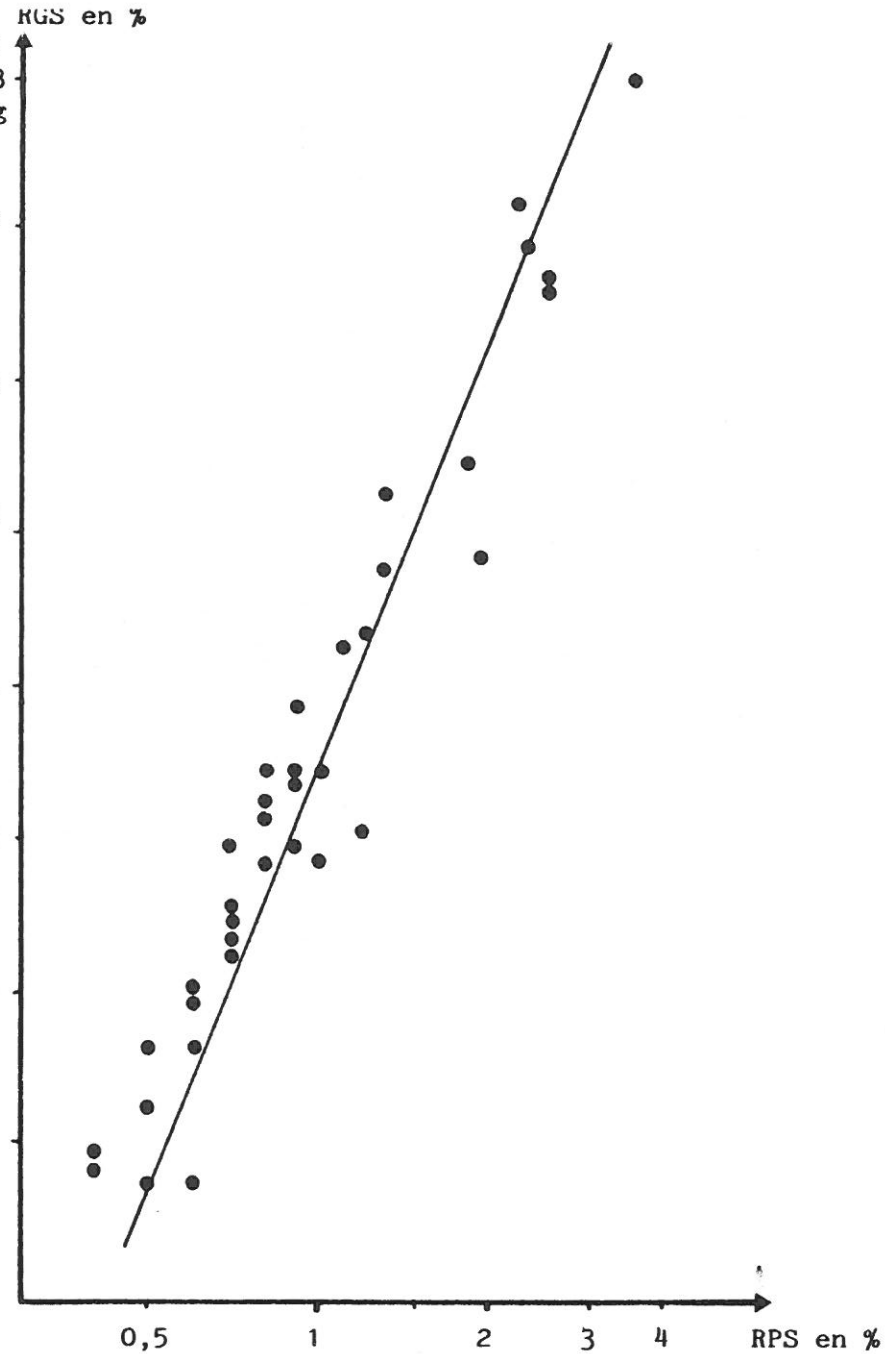


Figure 10 : Relation du RGS et du RPS (rapport entre le poids de la paroi ovarienne et le poids total) chez les femelles d'Arius proops.

diamètres atteignent respectivement 3,3 grammes et 19 mm. Les diamètres et les poids ovocytaires augmentent régulièrement avec les stades. Les poids moyens différents d'un stade à l'autre, beaucoup plus que les diamètres, vraissemblablement à cause de la mesure beaucoup moins précise de ces derniers.

I.2.2.5. RGS et RPS (figure 10)

Le rapport entre le poids de la paroi de l'ovaire et le poids total de l'animal [RPS = (Poids de l'ovaire - Poids des ovocytes en vitellogenèse exogène) x 100 / Poids total)] suit une loi exponentielle de type :

$$RPS = 0{,}41 \cdot e^{0{,}25.RGS} \qquad \text{Coeff. corr.} = 0{,}90$$

L'allométrie de croissance apparait minorante jusqu'à un RGS de 4 % puis devient majorante sans qu'il y ai de raison biologique évidente. Cependant il est clair qu'au cours de la vitellogenèse, il y a bien accroissement de la paroi ovarienne et non pas simple distension.

I.2.2.6. Ovulation

La présence d'ovocytes libres (détachés de la paroi ovarienne) dans l'ovaire est rare et n'a pu être observée que chez deux spécimens. Dans ce cas, les ovules se présentent agglomérés en une seule masse. Tous les ovocytes de grande taille (supérieur à 12 mm) ont ovulé, ce qui nous permet de penser à une ovulation synchrone. Ces ovules de grande taille constituent les deux tiers de l'agglomérat et fait plus surprenant, les ovocytes de la partie médiane et inférieure, (prévitellogenèse et vitellogenèse endogène) qui ont eux aussi ovulé, constituent le tiers restant. Fixés à la paroi ovarienne, on note la présence des follicules post-ovulatoires correspondant à chaque catégorie d'ovocytes ovulés, et la présence des ovocytes en vitellogenèse exogène non ovulés de diamètre inférieur à 10 mm.

Le diamètre minimum d'ovulation se situerait vers 12 mm et le diamètre maximum vers 19 mm pour des poids moyens respectifs de 2,4 à 3,3 g. (figure 9).

I.2.3. Fécondité

I.2.3.1. Définition

Nous n'avons pris en compte que les ovaires ne présentant pas de follicule post-ovulatoire (sauf pour le stade 6) et dont le poids individuel des ovocytes de la population supérieure dépasse toujours 1 gramme (stade 5) ; la fécondité correspond au nombre d'ovocytes présents dans la population supérieure.

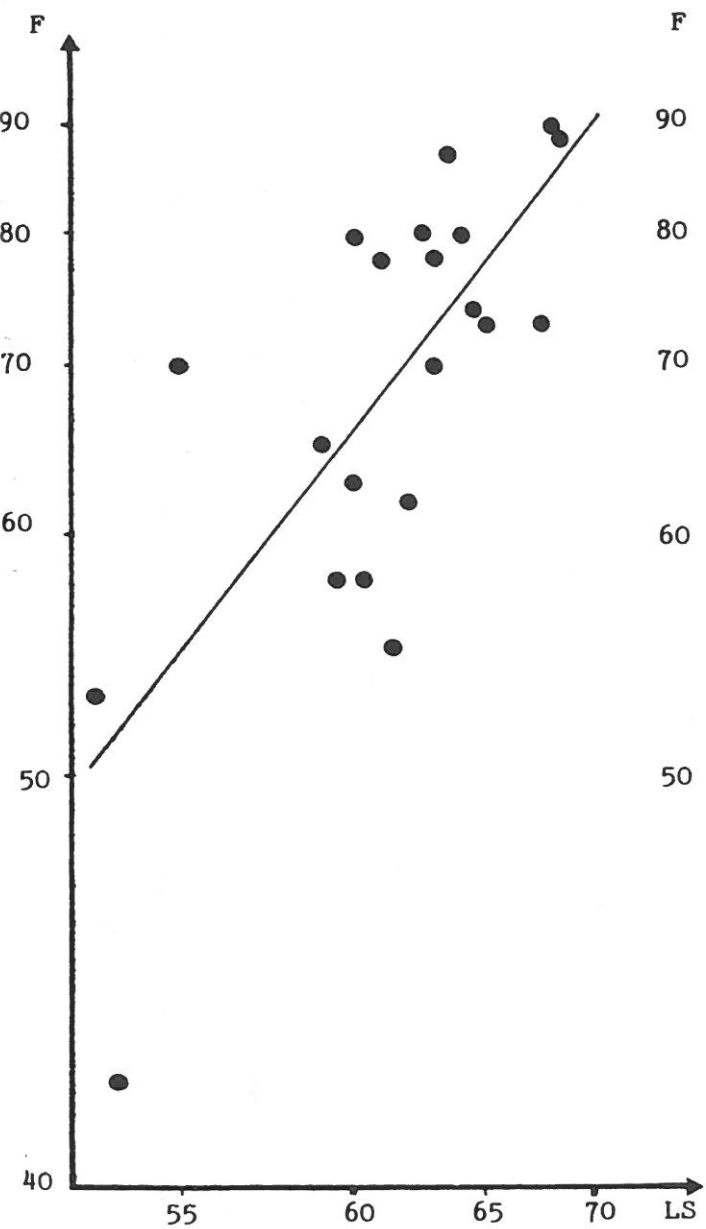


Figure 11 : Fécondité absolue (F) en fonction de la longueur standard (LS) chez Arius proops

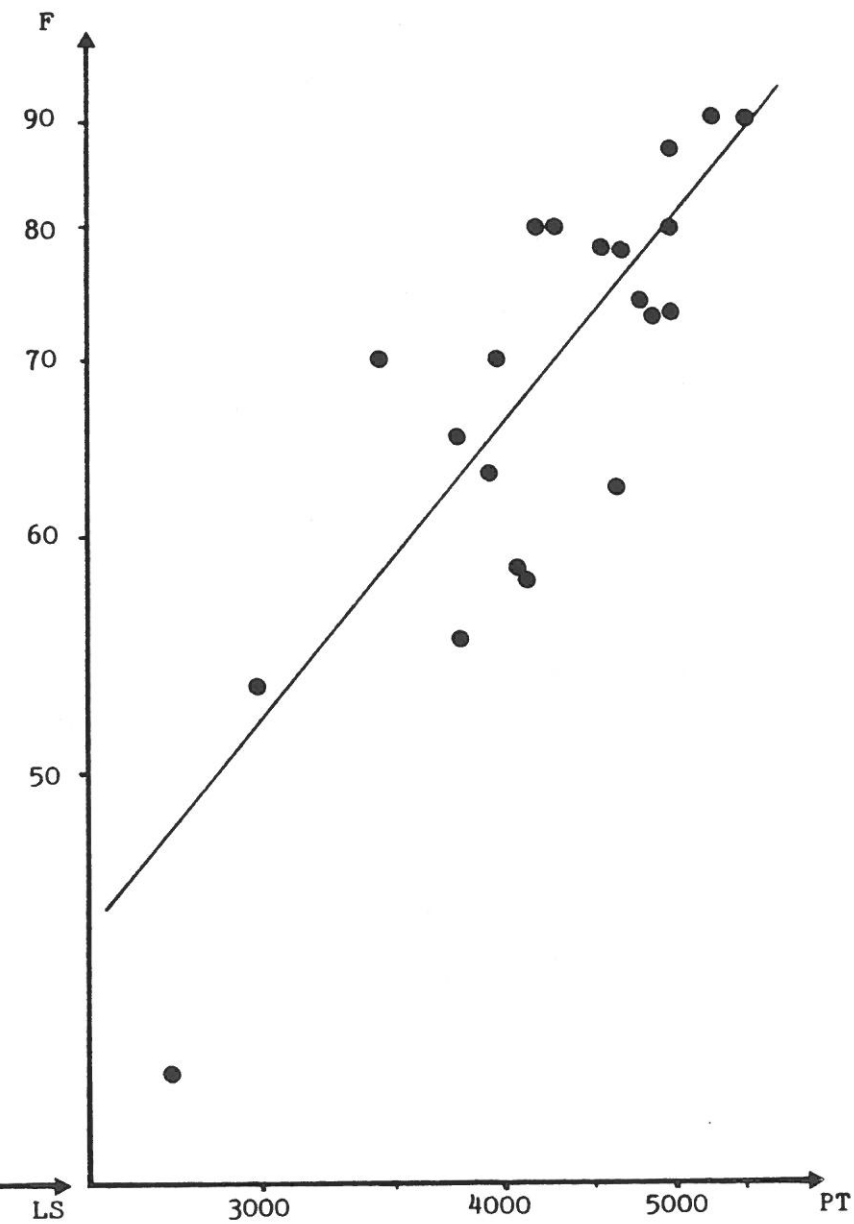


Figure 12 : Fécondité absolue (F) en fonction du poids total (PT) chez Arius proops.

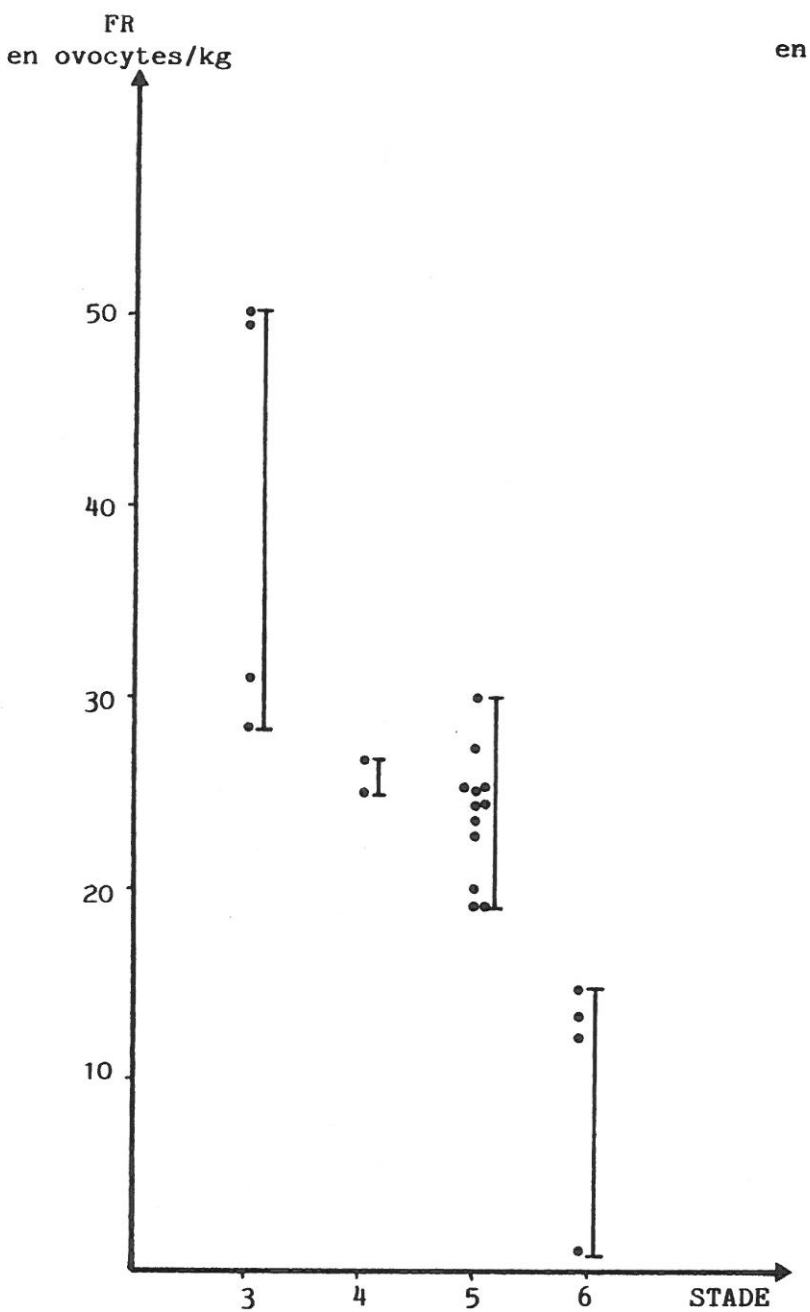


Figure 13 : Evolution de la fécondité relative (FR) en fonction du stade chez les femelles d'Arius proops.

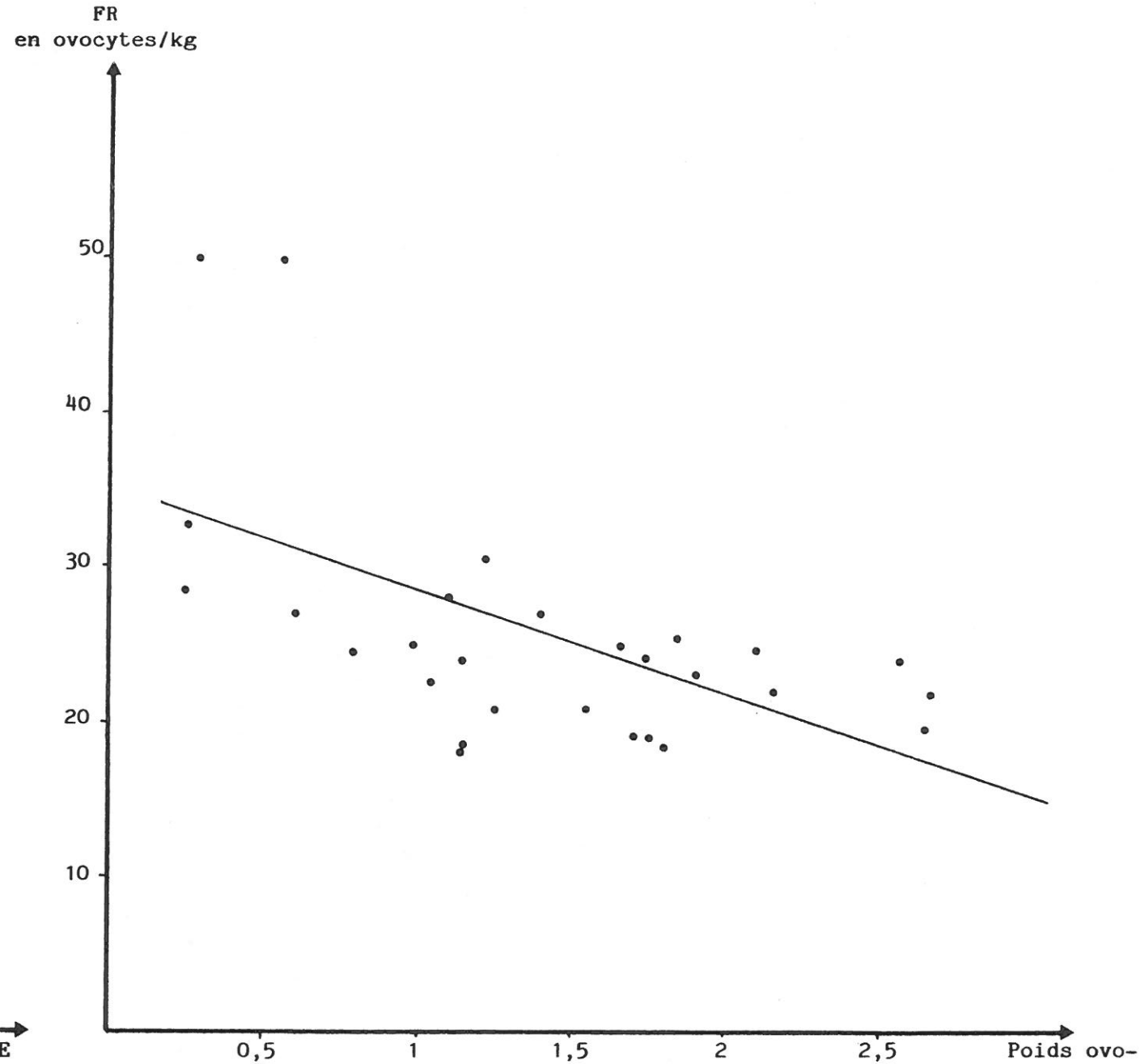


Figure 14 : Evolution de la fécondité relative en fonction du poids ovocytaire moyen chez Arius proops (stade 3-4 et 5 uniquement)

I.2.3.2. Fécondité et taille de l'animal (figure 11 et 12)

La fécondité absolue varie dans le même sens que la longueur standard (LS) et le poids total (PT) selon les fonctions suivantes :

$F = 30,2 \cdot 10^{-3} PT^{0,93}$ Coefficient de corrélation = 0,85

$F = 16,1 \cdot 10^{-3} LS^{2,03}$ Coefficient de corrélation = 0,73

PT et LS sont respectivement exprimés en grammes et en centimètres. Les deux formules présentent une signification supérieure à 0,1 %.

I.2.3.3. Fécondité relative

La fécondité relative (FR) correspond à la fécondité absolue (F) ramenée au poids de l'animal et s'exprime en ovocytes par kilogrammes (w/kg)

Chez Arius proops elle se situe aux environs de 16,4 ovocytes/kg (effectif de calcul = 21).

La figure 13 visualise l'évolution de la fécondité relative en fonction du stade de l'ovogenèse. Ici n'ont été pris en compte que les stades pour lesquels la population d'ovocytes en vitellogenèse exogène s'est bien individualisée. Au stade 3, la fécondité relative apparait très héterogène (19 à 30 ovocytes/kg); il est donc possible qu'une régulation ait lieu à ce stade, mais le nombre d'observations (4) nous incite à rester prudent. Aux stades 4 et 5 la fécondité devient plus homogène en oscillant en 15 et 20 ovocytes/Kg. Une plus grande dispersion (5 à 12 ovocytes/kg) au stade et la chute très nette du nombre d'ovocytes au stade 6 peut s'expliquer par une ovulation partielle, ce qui remet en cause l'idée d'une ovulation synchrone précédemment évoquée.

Parallèlement, la fécondité relative varie avec le poids moyen des ovocytes (Po) selon la fonction linéaire suivante :

$FR = 22,7 - 3,33\ Po$ Coefficient de corrélation = 0,59

La relation FR/Po est hautement significative (supérieure à 0,99). A partir d'un gramme (le stade 6 étant exclu) la fécondité relative ne semble plus varier. (figure 14).

I.2.4. Taille de première maturité

I.2.4.1. Critère de maturité

Nous avons considéré que toutes les femelles présentant un RGS supérieur à 1 % étaient en cours de maturation (vitellogenèse exogène). Dans ces conditions les femelles en tout début de vitellogenèse exogène n'ont pas été prises en compte (figure 7).

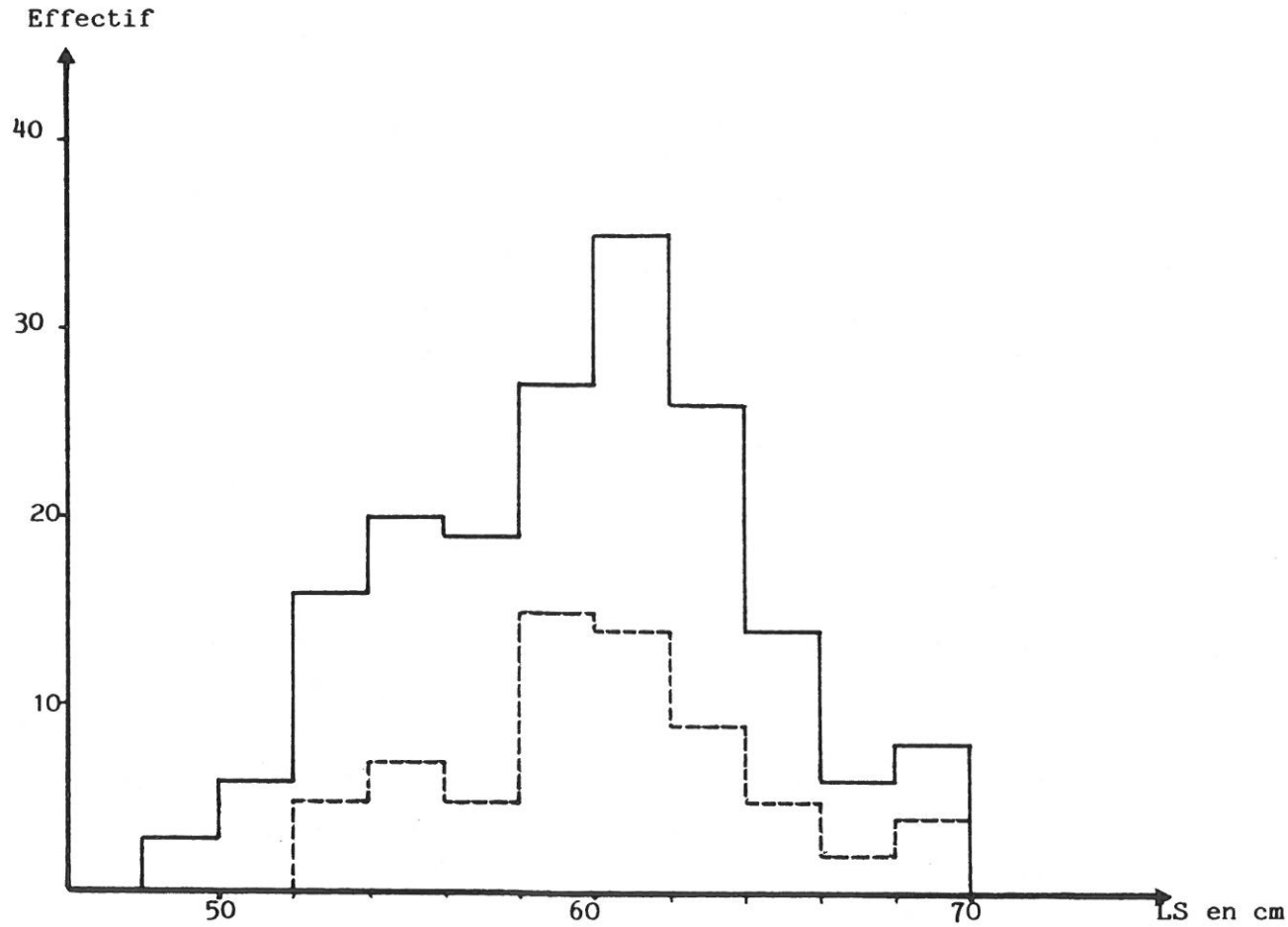


Figure 15 : Histogramme de fréquence de la longueur standard (LS) chez toutes les femelles d'Arius proops (——) et chez les femelles présentant un RGS supérieur à 1 % (---) durant les mois de Novembre, Décembre, Janvier et Février.

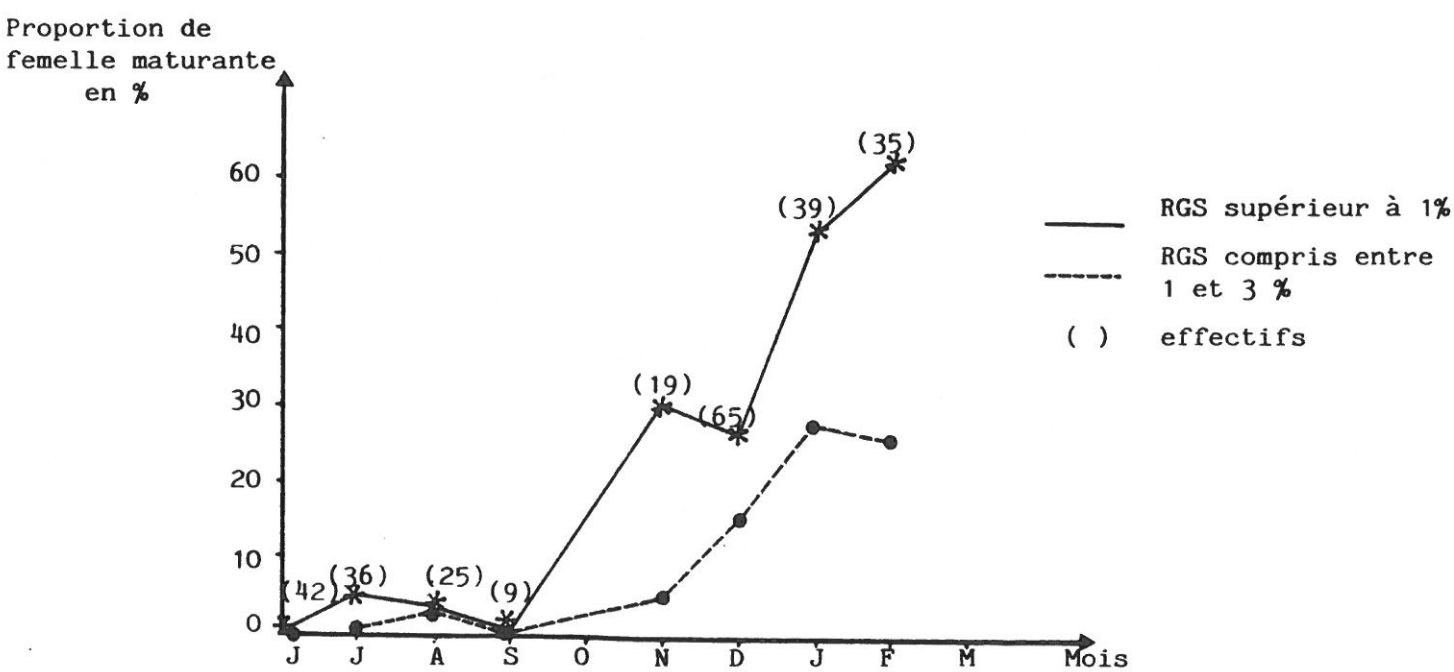


Figure 16 : Evolution du pourcentage de femelles maturantes au cours de l'année 1982-83.

I.2.4.2. distribution (figure 15)

L'histogramme issu des captures effectuées durant la période de reproduction montre que la distribution des femelles en cours de maturation suit celle de l'ensemble des femelles.
Le faible effectif des animaux de taille inférieure à 52 cm (N = 9) nous oblige à rester très prudents quant à nos conclusions qui situeraient la longueur standard à la première maturité aux environs de 53 cm (Poids total correspondant = 2270 grammes).

I.2.5. Période de reproduction (figure 16)

En observant l'évolution du pourcentage de femelles en vitellogenèse exogène on constate que, du mois de Juin aux mois de Septembre-Octobre, celui-ci reste toujours inférieur à 5 %. Il faut attendre les mois d'Octobre-Novembre pour le voir nettement augmenter et culminer (64 %) au mois de février.
L'arrêt de nos prélèvements ne nous a pas permis d'observer la fin de la période de reproduction. Cependant, on constate que les femelles ayant un RGS compris entre 1 et 3 %, qui ne peuvent donc pas ovuler immédiatement, sont encore en proportion importante (26 %) au mois de février ; ceci laisse prévoir un nombre non négligeable de femelles reproductrices au mois de Mars et Avril.

I.2.6. Discussion sur la dynamique de l'ovogenèse.

Face à l'organisation originale de l'ovaire d'Arius il est surprenant de constater le manque de travaux sur ce sujet. A notre connaissance seul TOBOR (1969) et PUYO (1949) décrivent assez succinctement, la morphologie des organes sexuels ; les autres auteurs ne s'intéressent que très superficiellement à la fécondité et à la période de reproduction.

L'étude des gonades impubères n'a malheureusement pas pu être abordée par manque de jeunes spécimens. Pourtant un tel travail s'avère indispensable pour mieux comprendre l'organogenèse et les relations existantes entre les différentes populations d'ovocytes, problèmes que nos présentes observations n'ont pas pu résoudre.

Les gonades des femelles prépubères ou pubères présentent une organisation en trois parties ou seule la partie apicale semble intervenir dans la production d'ovocytes fécondables. Les rôles des parties médianes et inférieures restent donc obscurs ; deux hypothèses (les plus probables) peuvent être avancées :

1) les ovocytes de la partie inférieure alimenteraient ceux de la partie médiane qui eux même seraient à l'origine des ovocytes entrant en vitellogenèse exogène de la partie apicale. Une telle hypothèse peut s'appuyer

	TOBOR 1969	Notre Classification
Stade I :	Sexe indéterminable à l'oeil nu (nécessité d'une loupe binoculaire). Distinction difficile entre oviducte et ovaire.	
Stade II :	Distinction claire entre l'oviducte et l'ovaire. Diamètres maximum de l'ovaire égal à 4 mm.	
Stade III :	Ovaire avec un diamètre maximum de 6 mm. Oeuf avec un diamètre moyen de 2,4 mm.	STADE 1
Stade IV :	Paroi ovarienne distendue au travers de laquelle les ovocytes de 6,2 mm de diamètre sont clairement visibles	STADE 2 STADE 3
Stade V :	L'ovaire occupe une grande partie de la cavité viscérale. Paroi ovarienne très distendue. Diamètres des ovocytes aux environs de 9,5 mm.	STADE 4
Stade VI :	L'ovaire occupe entièrement la cavité viscérale. La paroi ovarienne est si fine qu'une simple pression sur l'abdomen la déchire. Ovocytes translucides parcourus par un réseau de capillaires sanguins. Diamètres des ovocytes supérieurs à 10 mm. (C'est le stade de la ponte)	STADE 5 et STADE 6
Stade VII :	Stade post-ovulatoire équivalent au stade 2 avec des ovocytes de diamètres moyens de 1,5 mm mais ovaire flasque.	STADE 1, 2 et 3 Bis

Figure 17 : Comparaison des stades de l'ovogenèse proposée par TOBOR (1969) et par nous-mêmes.

sur deux faits : - les ovocytes en prévitellogenèse, en vitellogenèse endogène et en vitellogenèse exogène représentent respectivement les stades les plus avancés des parties inférieures, médianes et apicales.

- à la jonction entre la partie médiane et inférieure, les ovocytes croissent selon un gradient continu.

Cette hypothèse nécessite qu'il y ait déplacement des ovocytes de la partie basale vers la partie apicale, soit par migration, soit par croissance des parties inférieure et médiane parallèlement à une dégénérescence de la partie apicale après ovulation. Une telle vision du phénomène certes original, apparait hardie par rapport aux connaissances actuelles sur l'ovogenèse des poissons.

2) Les trois parties de l'ovaire seraient indépendantes l'une de l'autre et leurs fonctions seraient différentes. La présence dans la partie apicale de tous les stades de l'ovogenèse (gonie jusqu'à vitellogenèse exogène) corrobore cette hypothèse en assignant à cette zone la fonction de reproduction proprement dite. Cependant, l'existance puis l'expulsion (ovulation, avortement ?...)des ovocytes des parties médianes et inférieures posent problèmes : il pourrait s'agir de zones reliques non fonctionnelles, en pleine regression, la majorité des ovocytes étant devenue inutile face à la stratégie de reproduction adoptée par la famille (incubation buccale avec peu d'oeufs mais forte probabilité de survie). Il est également possible que ces "ovocytes avortés" interviennent avec une fonction propre (attraction des mâles, adhésion des ovocytes, blocage de la prise alimentaire des mâles, alimentation des alevins...)

Actuellement nous n'avons pas suffisamment de données pour trancher et ce d'autant moins, que d'autres hypothèses sont envisageables.

Par contre, le déroulement de la vitellogenèse exogène est bien caractérisé grace aux différents stades que nous proposons. Ils diffèrent assez nettement de ceux utilisés par TOBOR (1969) Chez Arius heudeloti (Tableau 17). En effet, nous n'avons pas l'équivalent de ses stades I et II puisqu'ils s'adressent aux animaux impubères. Le reste des stades (III à VI) couvre la vitellogenèse exogène mais de façon moins précise que les notres, et l'appréciation des critères de maturité reste assez subjective.

Si nous n'avons pas de preuves directes de l'existence de plusieurs (vagues d'ovulation) pontes successives au cours d'une même saison de reproduction, chez les Ariidae un certain nombre d'observations rendent cette hypothèse réaliste contrairement à ce que concluait TOBOR en 1969. En effet

si l'on retient l'idée d'une période de repos sexuel étalée sur 6 mois, il parait peu probable que des follicules post-ovulatoires puissent être encore présents sans grande altération au cours de la période de reproduction suivante. Or les observations d'ovaires présentant simultanément des follicules en pleine croissance et de follicules post ovulatoires, sont très fréquentes (stades 4B et 5B).

D'autre part, on rencontre souvent, au sein même des ovocytes en pleine vitellogenèse exogène (couleur jaune) deux populations, l'une ayant atteint la taille d'ovulation, l'autre formée d'ovocytes plus petits mais bien différenciables des ovocytes encore en vitellogenèse endogène. Il semble peu probable que cette deuxième population puisse dégénérer dans son ensemble bien qu'il ne soit pas rare de rencontrer des ovocytes atrétiques.

Par contre nous n'avons aucune idée sur la vitesse de déroulement de chaque vague de vitellogenèse, ni du nombre de pontes possibles au cours d'une même saison ; une étude portant sur des géniteurs captifs serait nécessaire pour répondre à de telles interrogations.

Le rapport gonado-somatique (RGS) permet d'évaluer grossièrement l'effort énergétique fourni par la femelle pour sa gamétogenèse. Chez Arius proops les RGS maximums se situeraient aux environs de 8 %, ce qui correspond aux pourcentages trouvés chez d'autres espèces d'Ariidae telles que Cathorops spixii (ETCHEVERS, 1978) Arius felis et Potamarius nelsoni (CHAVEZ-LOMELI, and al, 1982). Cependant Arius melanopus qui est une espèce beaucoup plus petite, atteindrait des RGS deux fois supérieurs (CHAVEZ-LOMELI and al, 1982). Ces valeurs apparaissent très moyennes si l'on se réfère à celles rencontrées chez la truite, Salmo gairdneri ou elles dépassent 20 % (Billard et Breton, 1981). Cette comparaison reste très symbolique car chez cette dernière espèce la reproduction est unique au cours de l'année avec une ovulation synchrone.

Le calcul de la fécondité annuelle, celle qui permet d'évaluer le recrutement potentiel de l'espèce au cours d'un cycle saisonnier, n'est actuellement pas possible sans connaître le nombre de pontes annuelles. Seule la fécondité instantanée a pu être abordé non sans poser des problèmes de définition. LEE (1937) et PUYO (1949) tiennent uniquement compte du nombre d'oeufs portés par le mâle : or nous n'avons aucune donnée sur les relations éventuelles existantes entre le nombre d'oeufs pondus par une femelle et celui effectivement incubé par son mâle. Pour d'autres la fécondité est représentée par le "nombre total d'ovules" (CHAVEZ-LOMELI, 1982) ou le nombre "d'oeufs présentant du vitellus" (ETCHEVERS 1978) chez les femelles matures ;

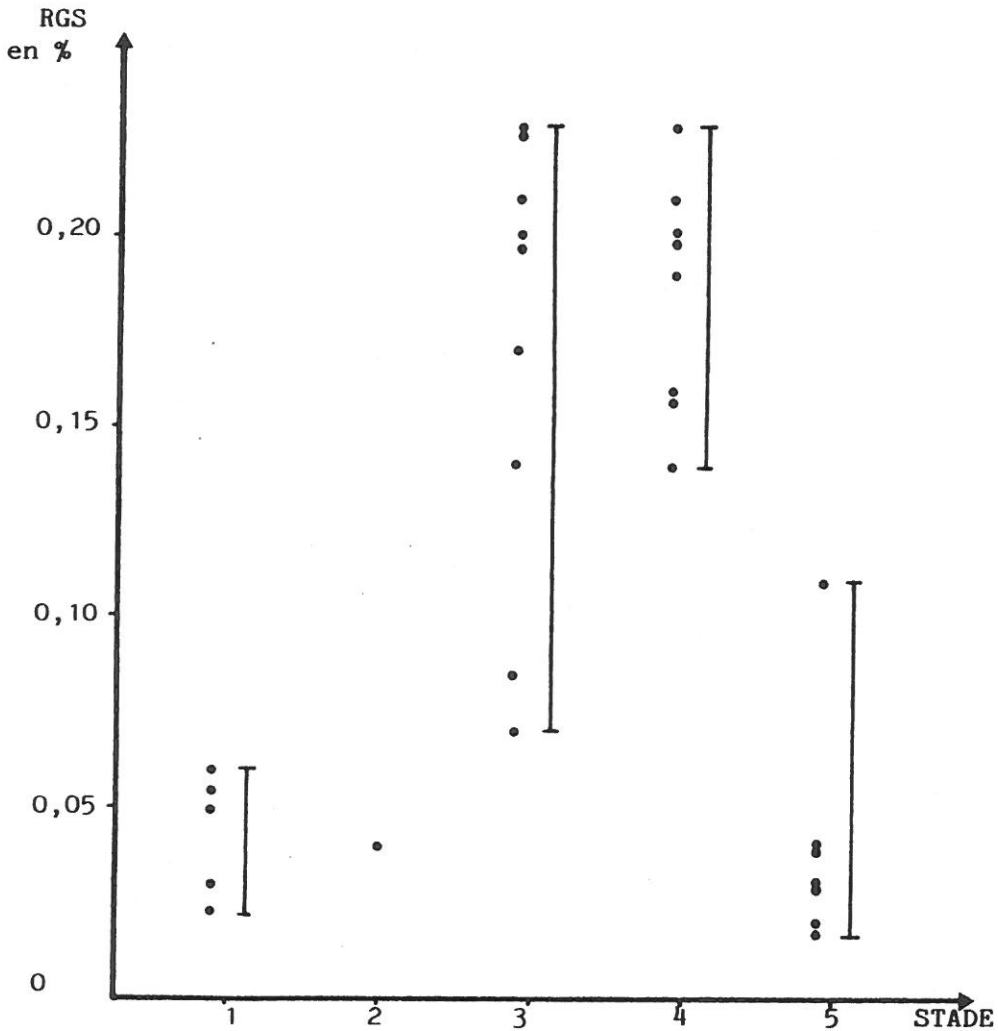


Figure 18 : Evolution du RGS en fonction du stade de maturité chez les mâles d'Arius proops.

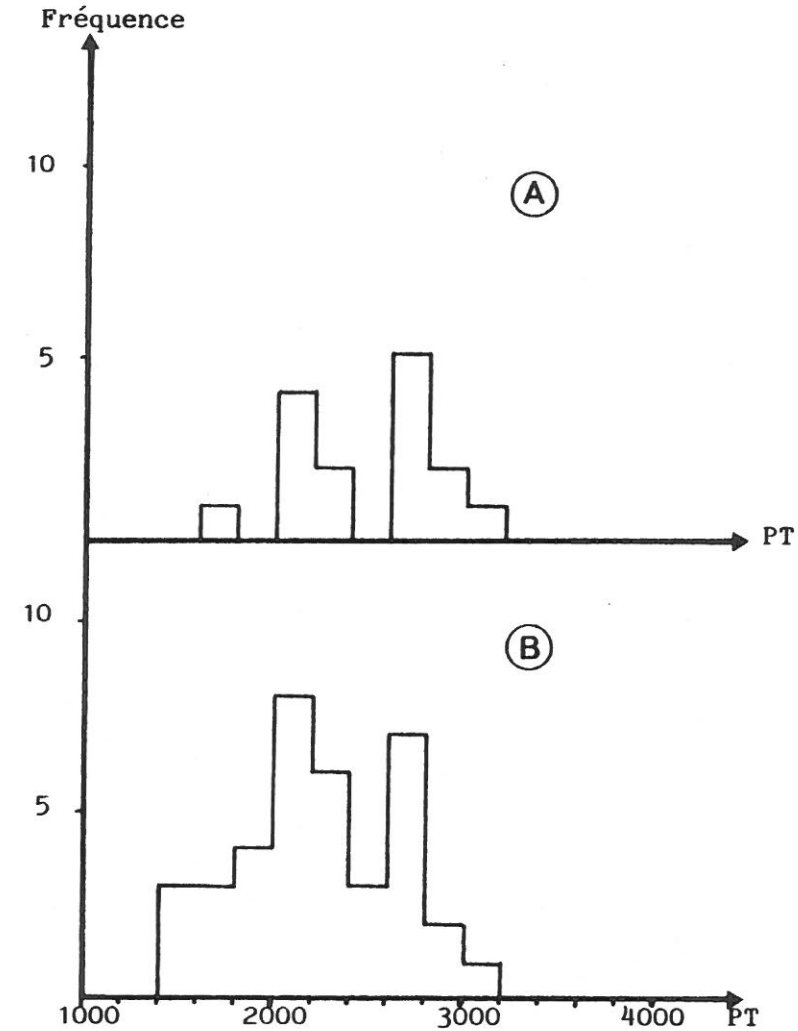


Figure 19 : Histogramme de fréquence du Poids total (PT) chez les mâles d'Arius proops : A = totalité des mâles. B = mâles ayant un RGS supérieur à 0,07 %.

ces auteurs ne tiennent pas compte des différentes vagues d'ovocytes. Notre définition de la fécondité rejoint celle de TOBOR (1969) qui ne prend en compte que les ovocytes de diamètre supérieur à 10mm ; toutefois cet auteur néglige l'absence ou la présence de follicule post-ovulatoire.

Si la comparaison de nos résultats avec les autres données publiées reste délicate, un fait majeur apparait : la fécondité des Ariidae est très faible. La fécondité absolue instantanée ne semble pas pouvoir dépasser 500 ovocytes chez des animaux de grande taille (plusieurs dizaines de kg) et la fécondité relative du genre Arius varierait entre 10 et 30 ovocytes par kilogramme. Si l'on devait avancer un chiffre de fécondité relative annuelle pour Arius proops, il est vraisemblable qu'avec une fécondité relative instantanée de 16 ovocytes/kg, elle ne puisse dépasser 100 ovocytes/kg/an.

I. 3 : Reproduction mâle :

I.3.1. Organisation de la gonade

Contrairement aux gonades femelles, l'organisation des gonades mâles est assez classique. Elles sont paires et bien distinctes l'une de l'autre jusqu'à la papille génitale. Elles sont fixées dorsalement dans la cavité générale par du tissu conjonctif. Leur largeur dépasse rarement un centimètre même en pleine spermiation, et l'aspect général est peu tourmenté.

L'étude histologique permet de révéler l'organisation en lobules contenant des cystes où se déroule la spermatogenèse. Les lobules sont entourés de tissu interstitiel riche en conjonctif.

I.3.2. Définition des stades sexuels

Les stades du cycle sexuel du mâle n'ont pu être définis qu'à partir d'observations histologiques car l'aspect macroscopique de la gonade varie trop progressivement depuis un fin filament jusqu'à une structure blanchâtre plus épaissie.

stade 1 : animal en repos sexuel. Présence de nombreuses gonies A et de nombreuses cellules de Sertoli. Paroi du testicule fine.

stade 2 : animal en début de spermatogenèse. Présence supplémentaire de gonies B et de spermatocytes.

stade 3 : animal en pleine spermatogenèse. Apparition des spermatides.

stade 4 : animal en pleine spermiation. Présence très majoritaire de spermatozoïdes. Emission de sperme blanchâtre.

	Juin	Juillet	Août	Septembre	Octobre	Novembre	Décembre	Janvier	Février
Effectif	12	5	-	-	-	4	5	5	4
Nombre de mâles ayant un RGS supérieur à 0,15 %	0	0	-	-	-	0	2	3	3
Pourcentage de mâles proches de la spermiation ou spermiant	0 %	0 %	-	-	-	0 %	40 %	60 %	75 %

Tableau 20 : Evolution du pourcentage de mâles proches de la spermiation ou spermiant (RGS 0,15 %) au cours de l'année chez *Arius proops* mals

stade 5 : animal en fin de cycle. Avortement des cystes et dégénérescence importante du tissu testiculaire. Paroi du testicule épaissie.

I.3.3. Stades et RGS (figure 18)

Les RGS restent très faibles et ne semblent pas dépasser 0,30 %. On observe une élévation très nette du RGS en fonction des stades de maturité, les maxima étant atteint aux stades 3 et 4. Le calcul du RGS permet donc d'évaluer grossièrement l'état d'avancement de la gamétogenèse : avec un RGS inférieur à 0,07 %, l'animal est soit en fin de reproduction (testicule en régression) soit au repos sexuel.

avec un RGS supérieur à 0,15 % l'animal est spermiant ou proche de l'être.

avec un RGS situé entre ces deux valeurs, il n'est pas possible de distinguer les animaux en tout début de spermatogenèse, de ceux en début de regression.

I.3.4. Taille de premières maturités (figure 19)

La faible taille de notre échantillon (N = 37) ne nous permet pas de conclure avec certitude. Dans nos conditions, et en prenant un RGS supérieur à 0,07 % comme critère de maturité, les mâles pourraient se reproduire dès 1700 grammes (LS correspondant = 49 cm).

I.3.5. Période de reproduction (figure 20)

D'après nos observations effectuées sur 37 animaux les mâles spermiants ou proches de l'être (RGS supérieur à 0,15 %) semblent apparaitre au mois de Décembre et restent présents jusqu'en Février. (date de l'arrêt des prélèvements). Le pourcentage encore élevé de mâles spermiants capturés en février (75 %) permet de penser que la saison de reproduction se poursuit jusqu'en Mars-Avril.

I.3.6. Discussion sur la spermatogenèse

Les RGS des animaux en pleine spermiation apparaissent très faibles (inférieur à 0,3 %) comparés à ceux rencontrés chez la plus part des autres espèces étudiées (toujours supérieur à 2 %) et plus particulièrement à la truite ou il atteind 8 % (BILLARD et BRETON, 1981). Ces faibles valeurs seraient caractéristiques des Ariidae puisque le RGS ne dépasse jamais 0,5 % chez P. nelsoni, A. melanopus et A. felis (CHAVEZ LOMELI 1982). On peut noter que ce faible niveau de la spermatogenèse coincide avec le nombre réduit d'ovules à féconder chez la femelle Ariidae (Voir I.2.).

Nom de l'espèce	Poids maximum observé = PM	Longueur totale maximale observée	Poids femelle à la 1ère maturation	Longueur totale femelle à la 1ère maturation PR	PR/PM	Fécondité totale maximale observée	Fécondité relative	Diamètre ovocytaire maximum	PERIODE DE REPRODUCTION J F M A M J J A S O N D	Localité	Auteurs
	g	cm	g	cm	%	w	w/kg	mm			
Arius parkeri	40.000	190	10.000	100	25	288	9,5	21		Guyane	Auteurs/Puyo (1949)
Arius passany	15.000		4.200	69	28	96 [10kg]**	11,9	16		Guyane	Auteurs/Puyo (1949)
Arius couma	11.500	87	3.400	68	30	163	17,5	19		Guyane	Auteurs
Arius sp.		84				140				Niger	TOBOR (1978)
Arius mercatoris		82				110				Niger	TOBOR (1978)
Arius proops	8.500	80	2.700	63	32	90	16,4	19		Guyane	Auteurs
Arius felis	5.300	73	1.300	45	25	136	(34,5)			Mexique	CHAVEZ and al (1982)
										USA	LEE (1937)
Arius gambiensis		72		30		90		20		Niger	TOBOR (1978)
Arius heudeloti		65		32		45		19		Niger	TOBOR (1969)
Potamarius nelsoni	1.500	51	530	39	35	23	(10,8)			Mexique	CHAVEZ and al (1982)
Arius herzbergii	1.500							12		Guyane	PUYO (1949)
Bagre bagre	1.300		450		35	79	76	10/12		Guyane	Auteurs
Arius rugispinis	1.000					35		14		Guyane	PUYO (1949)
Arius grandicassis	1.000	42						12		Guyane	PUYO (1949)
Arius quadriscutis	1.000	31						11		Guyane	PUYO (1949)
Cathorops spixii	265	26	60	15	23	38	(139)			Venezuela	ETCHEVERS (1978)

Tableau 21 : Comparaison, entre les différentes espèces d'Ariidae, des paramètres de la biologie de la reproduction :

* faible échantillon,

( ) données calculées par les auteurs.

** Poids de la plus grosse femelle observé

Les variations restent pourtant suffisamment nettes pour souligner le caractère saisonnier de la reproduction d'Arius proops, la période d'activité sexuelle des mâles se superposant en toute logique à celle des femelles (d'Octobre à Avril).

II Autres Ariidae

Les captures des autres espèces d'Ariidae (Arius parkeri, Arius couma, Bagre bagre...) ont été trop peu nombreuses pour permettre des analyses similaires à celles effectuées chez Arius proops. Cependant une étude grossière a permis de mettre en évidence des tendances qui ont été récapitulées dans le tableau 21. Nous y avons aussi reporté les données bibliographiques existantes pour comparaison.
Les modes de calcul qui diffèrent entre les auteurs et les faibles tailles des échantillons étudiés expliquent vraisemblablement l'hétérogenéité des valeurs présentées.
Malgré cela, il en ressort que :

- le poids atteint par les femelles à leur première maturation se situe entre 1/4 et 1/3 du poids maximum de l'espèce.
- en Guyane, toutes les espèces semblent se reproduire pendant la saison sèche, c'est à dire, du mois de Septembre au mois de Février (Avril pour Arius proops). D'autre part, il semble que la période de reproduction se décale vers le mois de Juillet, au fur et à mesure d'une remontée en latitude (Guyane et Niger = 5°, Venezuela = 11°, Mexique = 18°, Louisiane (USA) = 28°).
- plus l'espèce est petite, plus le diamètre ovocytaire maximum diminue.
- plus l'espèce est petite, plus la fécondité totale (instantanée !) maximale diminue.
- plus l'espèce est petite, plus la fécondité relative (instantanée !) augmente.

B) LE DIMORPHISME SEXUEL

Le dimorphisme sexuel, chez les Ariidae s'exprimerait à différents niveaux :

- la coloration des mâles en période de reproduction serait plus vive que celle des femelles (PUYO 1949). Au cours de notre étude nous n'avons pas pu confirmer l'existence d'une telle différence.
- les mâles d'Arius grandicassis auraient, le plus souvent, le bouclier occipital (à la base antérieure de l'épine dorsale) beaucoup

plus court que celui de la femelle (PUYO 1949).

- Les nageoires anales se modifieraient durant la période de reproduction. Selon PUYO (1949) ces nageoires deviendraient turgescentes chez le mâle. LEE (1937) quant à elle, décrit de manière précise chez la femelle maturante d'Arius felis l'apparition d'une protubérance triangulaire à la base des nageoires pelviennes ; elle serait essentiellement formée de fibres de collagène (EASTMAN and al, 1970) et regresserait à la fin de la période de reproduction (LEE, 1937). Ce caractère sexuel secondaire chez la femelle a également été observé chez Arius maculatus (HARDENBERG, 1935 cité par LEE, 1937) et Potamarius nelsoni (HUBBS, 1936 cité par LEE, 1937). Nos observations succintes sur Arius proops, Arius parkeri et Arius couma iraient aussi dans ce sens. Toutefois, l'absence d'un tel dimorphisme sexuel chez Bagre marinus (GUDGER, 1916 cité par LEE 1937) et chez Arius aguadulee (HUBBS, 1936 cité par LEE 1937) ne permet pas sa généralisation à l'ensemble des Ariidae.

- La taille des mâles serait inférieure à celle des femelles. En effet, si on compare les figures 15 et 19, on constate que les mâles atteignent un poids maximum d'environ 3 kg (avec un poids moyen de 3,2 kg). Les données vont dans le sens des observations générales de PUYO sur le genre Arius. Un tel phénomène pourrait s'expliquer par :

. une sélectivité différente des filets en fonction des sexes : cela semble peu probable car les morphologies des mâles et des femelles ne semblent pas suffisamment différentes.

. une mortalité différentielle au cours de la reproduction en défaveur des mâles (comme c'est le cas pour d'autres espèces de poisson) qui empêcherait ces derniers d'atteindre de grandes tailles.

. une répartition spaciale différente suivant le sexe. Ainsi les gros mâles pourraient migrer,soit en profondeur, ce qui ne semble pas être le cas, puisqu'au dessous de 30 m les capture d'Ariidae sont rares (DURAND, 1959, LEMOINE and al., 1982, UYENO and al., 1983), soit vers la mangrove, mais les pêcheurs locaux n'ont jamais signalé un tel phénomène.

. une croissance différentielle en faveur des femelles, ce qui est assez fréquent dans le groupe des poissons. Une étude menée à partir de certaines structures osseuses (épines, otolithes) devrait donner un aperçu de la vitesse de croissance de chaque sexe.

C) RAPPORT DES SEXES

Les mâles représentent seulement 13 % (soit un mâle pour 7 femelles) des Arius proops que nous avons capturés. Un déséquilibre du rapport des sexes en défaveur des mâles a également été signalé chez Cathorops spixii par ETCHEVERS

	Femelles				mâles		
RGS	inférieur à 1 %	compris entre 3 %	supérieur à 3 %	toutes femelles confondues	inférieur à 0,07 %	supérieur à 0,07 %	tous mâles confondus
effectif	87	30	39	156	8	12	20
pourcentage d'estomacs présentant des proies	76 %	83 %	64 %	74 %	25 %	25 %	25 %
			NS		**		
			NS		NS		
			NS				

Tableau n°22 : Evolution du pourcentage d'estomacs présentant des proies en fonction du sexe et de l'état de maturité chez Arius proops.

NS : non significatif, ** significatif à 99 % (test de χ^2)

(1978). Par contre, CHAVEZ LOMELI (1982) observe un rapport des sexes équilibré chez les trois espèces d'Ariidae qu'il a étudiées. Les hypothèses que nous avons avancées pour expliquer le dimorphisme sexuel portant sur la taille, peuvent également s'appliquer au problème de rapport de sexes.

D) NUTRITION ET REPRODUCTION

Nous avons recherché d'éventuelles variations dans la prise d'aliments chez Arius proops en fonction des sexes et l'état de maturité sexuelle (Tableau 22). Deux conclusions peuvent en être tirées :

- Le pourcentage d'estomacs contenant des aliments ne semble pas varier avec l'état de maturité.
- Le pourcentage d'estomacs contenant des aliments varie considérablement entre les mâles (25 %) et les femelles (75 %). Cette différence est hautement significative malgré le faible effectif des mâles.

Les données bibliographiques montrent que le rapport de 75 % d'estomacs contenant des aliments caractérise une population se nourrissant normalement (Arius proops et Arius parkeri :DE SOUZA GUEDES and al, 1980 ; Arius heudeloti et Arius gambiensis : TOBOR, 1969 et 1977).

Les données que nous avons regroupées en fonction de l'état de maturité sexuelle signifient que les femelles continuent de s'alimenter normalement durant la période de reproduction.

Par contre, les mâles s'alimentent peu (25 %), ce qui va dans le sens des conclusions de LEE (1937) qui considère qu'il n'y a pas de prise de nourriture durant l'incubation des oeufs et des alevins.

Cette prise d'aliment globalement réduite pourrait expliquer la taille réduite des mâles précédemment évoquée.

Il est intéressant de noter qu'un éventuel jeûne saisonnier devrait se traduire par un ralentissement ou arrêt de la croissance et faciliter l'estimation de l'âge des mâles à partir des stris d'accroissement présentes sur certaines pièces osseuses.

E) INCUBATION

Nos propres observations restent très limitées sur cette partie du cycle reproducteur ; nous avons seulement pu constater la présence d'oeufs embryonnés dans la cavité buccale de certains mâles après captures.

Bien que l'incubation buccale chez les mâles d'Ariidae soit connue depuis le début de ce siècle, nos connaissances actuelles restent très superficielles et qualitatives.

A l'approche de la période de reproduction, la zone hyoïdienne dans la bouche des mâles se creuse et va pouvoir contenir la totalité de la future ponte (GUDGER, 1916, 1918 cité par LEE, 1937). Selon PUYO (1949) la ponte se présenterait sous la forme d'un amas gélatineux (ce que nous avons effectivement observé) que la femelle déposerait dans une dépression sableuse (SMITH, 1907 cité par LEE, 1937) avant qu'il soit fécondé. Ainsi présentés les oeufs seraient facilement "gobés" par le mâle (PUYO 1949). Les mâles incubent vraisemblablement la ponte d'une seule femelle puisque les oeufs présents chez chaque mâle sont presque toujours au même stade de développement (LEE, 1937). La durée de l'incubation avant éclosion serait d'au moins cinquante jours selon TOBOR (1969) qui se base sur l'écart existant entre la première apparition de mâles porteurs d'oeufs et celle de mâles porteurs d'alevins chez Arius heudeloti. PUYO (1949) trouve pour Arius parkeri, A. grandicassis et A. passany, une période d'incubation beaucoup plus courte, de l'ordre de 10 à 12 jours, les jeunes alevins se distinguant à travers la coque de l'oeuf dès le 5 ou 6è jour. Il semble que la ventilation buccale soit extrèmement importante pour la survie des alevins (LEE 1937, PUYO 1949). A l'éclosion, la taille des alevins est considérable : 35 à 40 mm chez Bagre bagre et 60 à 65 mm chez Arius parkeri. Par la suite le mâle garderait encore les alevins durant 20 à 30 jours durant lesquels ils résorberaient leur vésicule vitteline avant de s'aventurer hors de la bouche pour chercher leur première nourriture : au moindre danger les alevins regagneraient la gueule de leur père pour y trouver refuge (PUYO 1949). Durant cette période la croissance des jeunes serait très importante : 15 jours après l'éclosion les jeunes Arius passany mesureraient 85 mm (PUYO 1949) et TOBOR (1969) donne 90 mm comme taille de sevrage chez Arius heudeloti.
A partir de ces observations, on peut estimer à 2 mois le temps d'immobilisation d'un mâle pour une ponte. En tenant compte d'une période de reproduction de 6 mois, un mâle pourrait donc effectuer au maximum 3 incubations par an. Ces estimations demandent bien sûr, à être vérifiées en milieu contrôlé.

CONCLUSION

Malgré les difficultés qu'elle a rencontrées, l'étude menée chez Arius proops, a permis de mettre en évidence la grande originalité du mode de reproduction de cette espèce. Si l'incubation buccale des oeufs puis des alevins par les mâles était déjà décrite, aucune étude construite n'avait été ébauchée pour comprendre le fonctionnement des organes reproducteurs femelle et mâle.

En réalité notre travail a apporté certaines données nouvelles mais surtout a permis de préciser les questions importantes auxquelles il nous faudra répondre à l'avenir : l'ovulation est-elle synchrone pour une même vague de ponte ? comment se fait le renouvellement ovocytaire ? combien y a-t'il de pontes au cours d'une saison de reproduction ? Pour éclaircir ces points, il conviendra de poursuivre l'analyse de la gamétogenèse et de développer une étude plus spécifique sur d'éventuelles migrations. Fort de ces acquis, l'étude comparative des autres espèces s'en trouvera grandement simplifiée.

La spécialisation du mode de reproduction des Ariidae, qui souligne leur haut degré d'évolution, a comme corollaire une fécondité relative extrèmement faible. Leur potentialité aquacole s'en trouve diminuée et le renouvellement des stocks se pose de manière aigüe. Sur ce dernier point, TOBOR (1978) a montré qu'au Niger, la part des Ariidae dans les poissons débarqués et leurs captures par effort de pêche avaient chuté d'un facteur cinq en quelques années. Certes, en Guyane, la taille minimale de capture est bien supérieure (maille de 80 mm contre 44 mm au Niger) et l'effort de pêche encore bien inférieur à celui du Niger. Il est toutefois vital qu'une étude d'évaluation des stocks et de dynamique de population soit au plus tôt entreprise afin d'optimiser la pression de pêche avant qu'une augmentation inconsidérée de la flotille ne mette en péril la pêche artisanale en Guyane.

BIBLIOGRAPHIE

BEN OUADA H., 1983

Etude économiqe comparative des embarcations pratiquant la pêche à la follette dans les eaux de Guyane française
D.A.A., E.N.S.A. de Rennes : 63 p.

BILLARD R. et BRETON B., 1981.

Le cycle reproducteur chez les poissons téléostéens.
Cahiers Lab. Montereau, 12 : 43 - 45.

CHAVEZ-LOMELI M.O., MATTHEEUWS A.E. et PEREZ-VEGA M.H., 1982.

Etude de la biologie des espèces de poissons du fleuve San Pedro, Tabasco (Mexico) en vue de déterminer leur potentialité pour la pisciculture.
I.N.I.R.E.B. (Mexique) et F.U.C.I.D. (Belgique) : 258 p.

DE SOUZA-GUEDES D. et DE LEMOS-VASCONCELOS-FILHO A., 1980.

Estudo ecologico da regiao de itamaraca, pernambuco, Brasil, IX. Informacoes sobre a alimentacao dos Bagres Branco e Amarelo (Pisces Ariidae).
Trab. Oceanogr. Univ. Fed. PE., 15 : 323 - 330.

DURAND J., 1959.

Notes sur le plateau continental Guyanais. Les éléments principaux de faune et leur relation avec le fond.
Cahier O.R.S.T.O.M., 3 : 1 - 100.

EASTMAN J.T., MOORE R.H. and PHILIPS G.L., 1970.

Arius felis : pelvic fin modification in female.
Trans. Amer. Microsc. Soc., 89, (3) : 427 - 430.

ETCHEVERS S.L., 1978.

Contribution to the biology of the sea Catfish, Arius spixii (AGASSIZ) (Pisces - Ariidae), south of Margarita island, Venezuela.
Bull. Marine Sci., 28, (2) : 381 - 385.

LEE G., 1937.

Oral gestation in the Marine Catfish, Galeichthys felis.
Copeia, (1) : 49 - 56.

LEMOINE M., VENDEVILLE P. et LADURELLE C., 1982.

Examen des prises accesoires de la pêcherie de crevettes Peneides du plateau continental de la Guyane Française.
Science et pêche, Bull. Inst. Pêches marit., 324 : 1 - 11.

L'HOSTIS D., 1980.

Compte-rendu de mission Antilles - Guyane en 1980.
Rapport interne I.N.R.A. : 47 p.

PUYO J., 1949.

Faune de l'Empire français XII : Poissons de la Guyane française. O.R.S.T.O.M., Larose Paris : 280 p.

TOBOR J.G., 1969.

Species of the Nigerian Ariid Catfishes, their taxonomy, distribution and preliminary observations.
Bull. IFAN, 31, ser. A : 643 - 658.

TOBOR J.G., 1978.

The trawl fishery of the sea Catfish in the Nigerian coastal, waters and observations on the fecondity, food and feeding habit of one of the commercially important species Arius gambiensis (Bowdich, 1825).
Bull. IFAN, 40, ser. A : 621 - 639.

UYENO T., MATSUVRA K. and FUJII E., 1983.

Fishes trawled off Suriname and French Guiana.
Japan Marine Fishery Resource Research Center : 519 p.