

N° d'ordre : 15/07



UNIVERSITE D'ABOMEY-CALAVI
FACULTE DES SCIENCES ET TECHNIQUES
ECOLE DOCTORALE EN « SCIENCES DE LA VIE »

THESE

Présentée par :

Alphonse ADITE

POUR L'OBTENTION DU GRADE DE
DOCTEUR DE L'UNIVERSITE D'ABOMEY-CALAVI

Spécialité : Hydrobiologie & Ecologie Halieutique

**Ecologie de *Heterotis niloticus* (Osteoglossiforme ;
Osteoglossidae) du système fluvio-lacustre rivière Sô-lac Hlan
(Sud-Bénin) : Conservation et intérêt pour l'aquaculture**

Soutenue le 10 Janvier 2007 devant le Jury composé de :

<i>Président</i>	: Professeur Brice SINSIN	<i>Université d'Abomey-calavi (Bénin)</i>
<i>1^{er} Rapporteur</i>	: Professeur Christian DOSSOU	<i>Université d'Abomey-calavi (Bénin)</i>
<i>2^{ème} Rapporteur</i>	: Professeur Franck PEZOLD	<i>Texas A&M University (USA)</i>
<i>3^{ème} Rapporteur</i>	: Professeur Frances GELWICK	<i>Texas A&M University (USA)</i>
<i>Membre</i>	: Professeur Martin AKOGBETO	<i>Université d'Abomey-calavi (Bénin)</i>
<i>Membre</i>	: Professeur Nestor G. SAKITI	<i>Université d'Abomey-calavi (Bénin)</i>
<i>Directeur de Thèse</i>	: Professeur Kirk O. WINEMILLER	<i>Texas A&M University (USA)</i>

DEDICACE

A la Trinité Divine, qui m'a toujours guidé et m'a couvert de sa lumière. Sois-en glorifiée et puisse ce travail apporter davantage amour, paix, lumière et succès en nous et autour de nous.

A ma Mère et à mon feu Père, ce travail est le fruit de l'affection et des souffrances que vous avez consenties pour mon éducation.

A mes enfants, puisse ce travail vous servir d'exemple pour mieux accomplir votre mission terrestre.

A ma famille, voici le symbole de ma profonde reconnaissance.

REMERCIEMENTS

Au terme de ce travail, nous tenons à exprimer toute notre gratitude à certaines personnes qui, de près ou de loin ont contribué efficacement à la réalisation de ce document. Il s'agit :

- Du Docteur Emile Didier Fiogbé, Maître Assistant à la Faculté des Sciences et Techniques de l'Université d'Abomey-Calavi, Département de Zoologie et Génétique, pour nous avoir accepté à l'Unité de Recherches sur les Zones Humides (URZH), et qui en dépit de ses nombreuses occupations a accepté la correction de document.
- Du Professeur Kirk Owen Winemiller, de « Texas A&M University (USA), Department of Wildlife and Fisheries Sciences », et Responsable de la « Section of Ecology and Evolutionary Biology & Systematics » pour la supervision de cette dissertation, la révision des manuscrits et sa contribution scientifique et logistique très appréciable. Le Professeur Kirk O. Winemiller nous a octroyé un soutien financier très déterminant pour la réalisation de cette dissertation.
- Du Professeur Brice Sinsin, Vice-Recteur de l'Université d'Abomey-Calavi pour avoir accepté présidé la soutenance de cette dissertation malgré ses multiples occupations.
- Du Professeur Frank Pezold, Doyen de la Faculté des Sciences et Technologie de « Texas A&M University (USA) à Corpus-Christi pour avoir sacrifié son temps pour la correction cette dissertation et pour sa contribution très appréciable.
- Du Professeur Delbert Gatlin III de «Texas A&M University, Department of Wildlife and Fisheries Sciences » pour la révision des manuscrits.
- Du Professeur Frances Gelwick, de «Texas A&M University », USA, pour avoir sacrifié la période de préparatifs de la fête de Noël e du Nouvel an 2007 pour la production du rapport de thèse.
- Du Professeur Martin Akogbéto, Chef du Département de Zoologie et Génétique de la Faculté des Sciences et Techniques de l'Université d'Abomey-Calavi pour son soutien indéfectible et pour les critiques très pertinentes.
- Du Professeur Christian Dossou, du Département de Zoologie et Génétique, pour la lecture et la correction méticuleuse de cette thèse et pour les critiques positives lors de la correction du manuscrit.
- Du Professeur Nestor G. Sakiti, du Département de Zoologie et Génétique, Faculté des Sciences et Techniques, Université d'Abomey-Calavi pour son assistance durant toutes les phases de cette recherche.

- Du Professeur Karim L. Dramane, Directeur de la Formation Doctorale à l'Université d'Abomey-Calavi pour avoir administré efficacement cette dissertation.
- De Cyriaque Adjahouhoue et Kévin Kinkpe pour leur assistance pendant l'échantillonnage
- De Abou Yessouf, I. Imorou Toko, B. Akitikpa, M. Gangbazo and H. Fernando-Lopez pour leur aide durant les travaux de laboratoire.
- Des nombreux pêcheurs du Lac Hlan et de la Rivière Sô pour leur aide appréciable et hospitalité pendant l'échantillonnage.

Enfin, j'exprime ma gratitude à tous mes collègues et à tous le personnel du Département de Zoologie et Génétiques de la Faculté des Sciences et Techniques de l'Université d'Abomey-Calavi, et du « Department of Wildlife and Fisheries Sciences » de «Texas A&M University» qui de près ou de loin ont contribué à la réalisation de ce document.

TABLE DES MATIERES

	<i>Pages</i>
DEDICACE.....	i
REMERCIEMENTS.....	ii
TABLE DES MATIERES.....	iv
LISTE DES TABLEAUX.....	ix
LISTE DES FIGURES.....	xii
LISTE DES ANNEXES.....	xv
LISTE DES ABREVIATIONS.....	xvii
ABSTRACT.....	xix
INTRODUCTION GENERALE.....	1
<u>PREMIERE PARTIE</u> : REVUE DE LITTERATURES, REGION D'ETUDE ET METHODES GENERALES.....	4
<u>CHAPITRE I</u> : REVUE DE LITTERATURES.....	5
1.1. Phylogénie des Osteoglossiformes.....	5
1.2. Taxonomie de <i>Heterotis niloticus</i>	8
1.3. Noms locaux de <i>Heterotis niloticus</i> en Afrique.....	8
1.4. Point des recherches sur la biologie et l'écologie de <i>Heterotis niloticus</i>	13
1.4.1. Eléments d'anatomie externe et interne de <i>Heterotis niloticus</i>	13
1.4.1.1. Anatomie externe et morphologie.....	13
1.4.1.2. Anatomie interne.....	15
1.4.2. Eléments d'écologie et de biologie de <i>Heterotis niloticus</i>	15
1.4.3. Distribution de <i>Heterotis niloticus</i> en Afrique.....	23
1.5. Aquaculture en Afrique.....	25
1.6. <i>Heterotis niloticus</i> au Bénin.....	26
1.6.1. Distribution.....	26
1.6.2. Exploitation et importance spatiale des captures.....	27

1.6.2.1.	Méthodes de captures.....	27
1.6.2.2.	Importances des captures.....	28
1.6.3.	Saisonnalité et périodes d'abondance.....	30
1.6.4.	Aquaculture.....	31
1.6.5.	Aspects économiques.....	31
<u>CHAPITRE II : REGION D'ETUDE.....</u>		33
2.1.	La rivière Sô.....	33
2.2.	Le lac Hlan.....	37
<u>CHAPITRE III : METHODES GENERALES.....</u>		40
3.1.	Stations d'échantillonnage.....	40
3.2.	Evaluation de la qualité des différents habitats.....	44
3.3.	Méthodes de collecte des spécimens de <i>Heterotis niloticus</i>	45
3.4.	Traitement des échantillons de <i>Heterotis niloticus</i>	46
<u>DEUXIEME PARTIE : ECOLOGIE TROPHIQUE, STRUCTURE DE LA POPULATION ET ECOLOGIE DE LA REPRODUCTION DE HETEROTIS NILOTICUS.....</u>		48
<u>CHAPITRE IV : VARIATIONS ONTOGENETIQUE, SAISONNIERE ET SPATIALE DE L'ECOLOGIE TROPHIQUE DE HETEROTIS NILOTICUS (OSTEOGLOSSIFORME ; OSTEOGLOSSIDAE) DANS LE SYSTEME FLUVIO- LACUSTRE RIVIERE SÖ ET LAC HLAN AU SUD-BENIN.....</u>		49
Résumé.....		49
4.1.	Introduction.....	51
4.2.	Matériel et Méthodes.....	53
4.2.1.	Analyses du contenu stomacal.....	53
4.2.2.	Analyse des données.....	54
4.3.	Résultats.....	55
4.3.1.	Structure de la population et utilisation des habitats.....	55

4.3.2.	Composition du régime alimentaire.....	56
4.3.3.	Variations saisonnières du pourcentage d'estomacs vides.....	61
4.3.4.	Variations de la niche écologique « diet breadth ».....	62
4.3.5.	Variations saisonnières du régime alimentaire et similarité entre aliments Ingérés.....	65
4.3.6.	Changement ontogénétique du régime alimentaire.....	69
4.3.7.	Relations écomorphologiques.....	73
4.4.	Discussions et conclusions.....	76

**CHAPITRE V : STRUCTURE DE LA POPULATION ET ECOLOGIE DE LA
REPRODUCTION DE *HETEROTIS NILOTICUS* (OSTEOGLOSSIFORME ;
OSTEOGLOSSIDAE) DANS LE SYSTEME FLUVIO-LACUSTRE RIVIERE
SÖ ET LAC HLAN AU SUD-BENIN.....**

		81
	Résumé.....	81
5.1.	Introduction.....	83
5.2.	Matériel et méthodes.....	84
5.2.1.	Détermination de la maturité sexuelle et de la période de reproduction.....	84
5.2.2.	Détermination de la fécondité et appréciation de la structure ovarienne.....	85
5.2.3.	Méthode d'évaluation du statut écologique des frayères (nids).....	86
5.2.3.1.	Méthodes d'évaluation des caractéristiques des frayères (nids).....	86
5.2.3.2.	Appréciation de l'utilisation des frayères.....	86
5.2.4.	Analyses des données.....	87
5.3.	Résultats.....	88
5.3.1.	Structure de la population.....	88
5.3.2.	Condition des poissons.....	90
5.3.3.	Maturation sexuelle.....	94
5.3.4.	Evolution de l'indice gonadosomatique (IGS) et périodes de reproduction...	94
5.3.5.	Zones de reproduction.....	99
5.3.6.	Structure ovarienne, taille des œufs et fécondité.....	101
5.3.7.	Caractéristiques et utilisation des nids.....	107
5.3.8.	Observation des larves en bassins.....	108
5.4.	Discussions et conclusions.....	109

<u>TROISIEME PARTIE</u> : VALORISATION PISCICOLE DE	
<i>HETEROTIS NILOTICUS</i>.....	116
<u>CHAPITRE VI</u> : SEVRAGE PRECOCE DES LARVES DE <i>HETEROTIS</i>	
<i>NILOTICUS</i> (CUVIER, 1829) ET EFFETS SUR LA SURVIE ET LES FACTEURS	
DE CROISSANCE.....	117
Résumé.....	117
6.1. Introduction.....	119
6.2. Matériel et méthodes.....	119
6.3. Résultats.....	122
6.4. Discussions.....	124
6.5. Conclusions.....	127
<u>CHAPITRE VII</u> : SEVRAGE TARDIF DES LARVES DE <i>HETEROTIS</i>	
<i>NILOTICUS</i> (CUVIER, 1829) ET EFFETS SUR LA SURVIE ET LES FACTEURS	
DE CROISSANCE.....	128
Résumé.....	128
7.1. Introduction.....	129
7.2. Matériel et méthodes.....	129
7.3. Résultats.....	131
7.4. Discussions.....	132
7.5. Conclusions.....	135
<u>QUATRIEME PARTIE</u> : DISCUSSIONS GENERALES,	
CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES.....	137
<u>CHAPITRE VIII</u> : DISCUSSIONS GENERALES.....	138
8.1. Ecologie trophique de <i>Heterotis niloticus</i>	138
8.1.1. Tendances générales de l'habitude alimentaire de <i>Heterotis niloticus</i>	139
8.1.2. Tendances écomorphologiques.....	140
8.1.2.1. Adaptation.....	140

8.1.2.2.	Omnivore ou détritivore ?.....	141
8.1.3.	Groupes trophiques.....	142
8.1.3.1.	Prédateur des invertébrés.....	143
8.1.3.2.	Prédateur de graines.....	143
8.1.3.3.	Tendance zooplanctinivore généralisée.....	144
8.1.4.	Variations ontogénétiques du régime alimentaire et niche écologique.....	145
8.1.4.1.	Zooplanctinivore versus insectivore	146
8.1.4.2.	Spécialiste versus généraliste.....	146
8.1.5.	Plasticité trophique.....	147
8.1.6.	Analyse de la valeur nutritionnelle des proies consommées.....	149
8.2.	Ecologie de la reproduction.....	150
8.2.1.	Structure en tailles.....	150
8.2.2.	Condition des poissons.....	150
8.2.3.	Cycle gonadosomatique et périodes de reproduction.....	152
8.2.4.	Maturité sexuelle.....	153
8.2.5.	Stratégie reproductrice et démographique de <i>Heterotis niloticus</i> : Tendance « opportunistique » ou « equilibrium »?.....	153
8.2.6.	Migrations : fonctions et implications biologiques.....	154
8.2.7.	Hypothèse de « Reproduction Stressante ».....	156
8.2.8.	Hypothèse d'existence de « Métapopulation ».....	157
8.2.9.	Hypothèse sur l'évolution et sur l'adaptation de l'espèce : implications sur le succès de la reproduction.....	158
8.2.10.	Impact du mode d'exploitation sur le stock de reproducteurs et sur le Recrutement.....	159
8.3.	Elevage larvaire.....	159

**CHAPITRE IX : PERSPECTIVES POUR UNE GESTION DURABLE ET UNE
VALORISATION PISCICOLE EFFICACE DE *HETEROTIS NILOTICUS*.....** 161

9.1.	Stratégie conceptuelle de gestion durable et <i>Heterotis niloticus</i> au Bénin....	161
9.2.	Conclusions générales.....	165

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES..... 167

ANNEXES..... 177

VITA..... 261

LISTE DES TABLEAUX

		Pages
1.	Classification des Osteoglossomorpha. Modifié de Li & Wilson (1996).....	5
2.	Noms vernaculaires de <i>Heterotis niloticus</i> dans différentes régions du Bénin, du Burkina Faso, du Cameroon, du Gabon, du Madagascar, du Mali, et dans le bassin du Tchad. Modifié de Blache (1964).....	11
3.	Proportions de mâles et de femelles de <i>Heterotis niloticus</i> enregistrées par classe de tailles dans divers écosystèmes aquatiques (Moreau, observation personnelle)...	19
4.	Fécondité (nombre d'ovocytes) chez <i>Heterotis niloticus</i> suivant le poids corporel Et la taille (Micha, 1973).....	19
5.	Croissance de <i>Heterotis niloticus</i> en milieu naturel (LT=longueur totale en mm, LS=longueur standard en mm et P=poids en g). Modifié de Depierre & Vivien (1977).....	22
6.	Variation du coefficient de condition en fonction de la taille et de la saison chez <i>Heterotis niloticus</i> du Niger. M = mâle, F = femelle. Modifié de Daget (1957)	22
7.	Pays et zones d'introduction de <i>Heterotis niloticus</i> en Afrique. Modifié de Moreau (1982).....	25
8.	Evolution des captures (en tonnes) de <i>Heterotis niloticus</i> de 1987 à 2000 sur les principaux cours d'eaux et plans d'eaux du Sud-Bénin. Compilations réalisées à partir des annuaires statistiques de la Direction des Pêches (Annuaire 1987; 1988; 1989; 1990; 1991; 1992; 1993; 1994; 1996; 1996; 1997; 1998; 1999; 2000).....	29
9.	Evolution des contributions annuelles (%) des plans d'eau ou cours d'eaux aux captures de <i>Heterotis niloticus</i> de 1987 à 2000. Compilations réalisées à partir des annuaires statistiques de la Direction des Pêches (Annuaire 1987; 1988; 1989; 1990; 1991; 1992; 1993; 1994; 1996; 1996; 1997; 1998; 1999; 2000).....	30
10.	Espèces d'algues collectées à la Rivière Sô et au lac Hlan en 2003.....	38
11.	Espèces de zooplancton collectées à la Rivière Sô et au lac Hlan en 2003.....	39
12.	Matrice des catégories d'aliments naturels consommés par classes de tailles de <i>Heterotis niloticus</i> capturés au Lac Hlan de Juillet 2002 à Décembre 2003.....	59
13.	Matrice des catégories d'aliments naturels consommés par classes de tailles de <i>Heterotis niloticus</i> capturés à la rivière Sô de Juillet 2002 à Décembre 2003.....	60
14.	Pourcentage d'estomacs vides enregistré au lac Hlan chez <i>Heterotis niloticus</i> pendant la saison pluvieuse, la crue et la saison sèche. Les nombres entre	

	parenthèses sont les effectifs de chaque classe de taille.....	61
13.	Pourcentage d'estomacs vides enregistré à la rivière Sô chez <i>Heterotis niloticus</i> pendant la saison pluvieuse, la crue et la saison sèche. Les nombres entre parenthèses sont les effectifs de chaque classe de taille.....	62
14.	Variations saisonnières de la niche écologique de <i>Heterotis niloticus</i> capturés au lac Hlan de Juillet 2002 à Décembre 2003.....	64
15.	Variations saisonnières de la niche écologique de <i>Heterotis niloticus</i> capturés à la rivière Sô de Juillet 2002 à Décembre 2003.....	64
16.	Matrice des catégories d'aliments naturels consommés au lac Hlan par <i>Heterotis niloticus</i> (par classes de tailles) durant la saison pluvieuse.....	66
17.	Matrice des catégories d'aliments naturels consommés au lac Hlan par <i>Heterotis niloticus</i> (par classe de tailles) durant la saison des hautes eaux.	66
18.	Matrice des catégories d'aliments naturels consommés au lac Hlan par <i>Heterotis niloticus</i> (par classe de tailles) durant la saison sèche.	67
19.	Matrice des catégories d'aliments naturels consommés à la rivière Sô par <i>Heterotis niloticus</i> (par classe de tailles) durant la saison pluvieuse.	67
20.	Matrice des catégories d'aliments naturels consommés à la rivière Sô par <i>Heterotis niloticus</i> (par classe de tailles) durant la saison des hautes eaux.	68
21.	Matrice des catégories d'aliments naturels consommés à la rivière Sô au lac Hlan par <i>Heterotis niloticus</i> (par classe de tailles) durant la saison sèche....	68
22.	Matrice des indices de similarité entre régimes alimentaires « diet overlaps » de différentes classes de tailles de <i>Heterotis niloticus</i> capturés au lac Hlan de Juillet 2002 à Décembre 2003.....	69
23.	Matrice des indices de similarité entre régimes alimentaires « diet overlaps » de différentes classes de tailles de <i>Heterotis niloticus</i> capturés à la rivière Sô de Juillet 2002 à Décembre 2003.....	69
26.	Indices moyens de similarité entre régimes alimentaires « diet overlaps » et déviations standards (SD), de différentes classes de tailles de <i>Heterotis niloticus</i> capturés à la rivière Sô et au lac Hlan pendant la saison pluvieuse, la période des hautes eaux et la saison sèche.....	70
27.	Pourcentage de mâles et de femelles (Sex-ratio) de <i>Heterotis niloticus</i> .. collectés sur le système rivière Sô - lac Hlan de Juillet 2002 à Décembre 2003...	90
28.	Régressions linéaires par habitat, par sexe, par classe de taille et par saison de Log (LS) – Log (W) de <i>H. niloticus</i> capturés de Juillet 2002 à Décembre 2003 sur le système fluvio-lacustre rivière Sô et lac Hlan. Les longueurs standards (LS)	

	et les poids individuels (W) ont subi une transformation logarithmique (\log_{10}).	
	N = effectif ; a = pente ; CI = intervalle de confiance ; r^2 = coefficient de détermination ; b = constante	91
29.	Valeurs moyennes (n=20) et variation des caractéristiques des nids de <i>Heterotis niloticus</i>	99
30.	Fécondité de <i>Heterotis niloticus</i> (N = 123) capturés sur le système fluvio-lacustre rivière Sô et lac Hlan de Juillet 2002 à Décembre 2003.....	107
31.	Nombre total par hectare et par mois de nids actifs de <i>Heterotis</i> sur le lac Hlan, nombre de nasses collectées par hectare et disposées à l'ouverture des nids (effort de pêche), proportion des nids ayant de nasses à leur ouverture, et niveau de l'eau.....	108
32.	Plan de nourrissage de larves de <i>Heterotis niloticus</i> dans l'expérience de sevrage précoce.....	120
33.	Taux de survie et facteurs de croissance des larves de <i>Heterotis niloticus</i> sevrés, (sevrage précoce) à différents jours après éclosion et élevés pendant 8 jours. Les valeurs du tableau, suivies de (\pm STDEV) représentent des moyennes. Aucune différence significative ($p>0,05$) n'a été observée pour les moyennes des lignes marquées en haut par une même lettre. j^{-1} = par jour.....	124
34.	Valeurs moyennes (n=20) et variations des paramètres de la qualité de l'eau des bassins durant le sevrage précoce.....	126
35.	Plan de nourrissage de larves de <i>Heterotis niloticus</i> dans l'expérience de sevrage tardif.....	130
36.	Taux de survie et facteurs de croissance des larves de <i>Heterotis niloticus</i> sevrés (sevrage tardif) à différents jours après éclosion et élevés pendant 12 jours. (Les valeurs du tableau suivies de (\pm STDEV) représentent des moyennes. Aucune différence significative ($p>0,05$) n'a été observée pour les moyennes des lignes marquées en haut par une même lettre. j^{-1} = par jour)	132
37.	Valeurs moyennes (n=28) et variations des paramètres de la qualité de l'eau des bassins durant le sevrage tardif.....	135
38.	Définition de trois statuts de reproduction de <i>Heterotis niloticus</i> (1) AR= Absence de Reproduction ; (2) RFO = Reproduction Favorable Optimale et (3) RFS = Reproduction Favorable Stressante, liés respectivement aux trois saisons (1) décrue/sèche, (2) pluvieuse et (3) crue.....	157

LISTE DES FIGURES

1. Représentation schématique des interactions phylogénétiques incluant l'apparition temporelle des taxa majeurs des Osteoglossomorpha. Modifié de Li & Wilson (1996).
2. Esquisse de l'anatomie externe et interne de *H. niloticus*
3. Distribution de *Heterotis niloticus* en Afrique
4. Distribution de *Heterotis niloticus* au Bénin
5. La région d'étude
6. Pluviométrie mensuelle de la région d'étude (Cotonou, Bénin) (Source : ASCENA, 2003)
7. Tendances saisonnières des proportions volumétriques des proies dominantes consommées par *H. niloticus* (N = 908) collectés au lac Hlan. N = Effectif ; Microcrus. = microcrustacés, Insectes Aq. = insectes aquatiques.
8. Tendances saisonnières des proportions volumétriques des proies dominantes consommées par *H. niloticus* (N = 553) collectés à la rivière Sô. N = Effectif ; Microcrus. = microcrustacés, Insectes Aq. = insectes aquatiques.
9. Tendances saisonnières de la niche écologique de *Heterotis niloticus* collectés au lac Hlan et à la rivière Sô de Juillet 2002 à Décembre 2003.
10. Régression linéaire montrant la relation entre longueur standard (Log LS) et la niche écologique (NE) de *Heterotis niloticus* capturés au lac Hlan de Juillet 2002 à Décembre 2003.
11. Régression linéaire montrant la relation entre longueur standard (Log LS) et la niche écologique (NE) de *Heterotis niloticus* capturés à la rivière Sô de Juillet 2002 à Décembre 2003.
12. Tendances ontogénétiques des proportions volumétriques des proies dominantes consommées par *Heterotis niloticus* collectés au lac Hlan de Juillet 2002 à Décembre 2003.
13. Tendances ontogénétiques des proportions volumétriques des proies dominantes consommées par *Heterotis niloticus* à la rivière Sô de Juillet 2002 à Décembre 2003.
14. Relation linéaire entre la longueur relative du tractus digestif (LTD/W) et le poids corporel (W) de *Heterotis niloticus* capturés sur le système fluvio-lacustre rivière Sô et lac Hlan de Juillet 2002 à Décembre 2003

15. Relation linéaire entre la longueur relative du tractus digestif (GL/LS) et la longueur standard (LS) de *Heterotis niloticus* capturés sur le système fluvio-lacustre rivière Sô et lac Hlan de Juillet 2002 à Décembre 2003
16. Régression linéaire montrant la relation entre la longueur standard (Log LS) et la proportion volumétrique de sable&détritus consommés par classes de tailles de *Heterotis niloticus* capturés au lac Hlan de Juillet 2002 à Décembre 2003.
17. Régression linéaire montrant la relation entre la longueur standard (Log LS) et la proportion volumétrique de graines consommées par classes de tailles de *Heterotis niloticus* capturés au lac Hlan de Juillet 2002 à Décembre 2003.
18. Régression linéaire montrant la relation entre la longueur standard (Log LS) et la proportion volumétrique de microcrustacés consommées par classes de tailles de *Heterotis niloticus* capturés au lac Hlan de Juillet 2002 à Décembre 2003.
19. Régression linéaire montrant la relation entre la longueur standard (Log LS) et la proportion volumétrique d'insectes aquatiques consommés par classes de tailles de *Heterotis niloticus* capturés au lac Hlan de Juillet 2002 à Décembre 2003.
20. Structure en tailles (Longueur standard) de *Heterotis niloticus* capturés sur la rivière Sô et le lac Hlan de Juillet 2002 à Décembre 2003.
21. Relations linéaires entre la longueur standard (LS) et le poids corporel (W) de *Heterotis niloticus* capturés sur la rivière Sô ($\text{Log } W = 2,94 * \text{Log } LS$; $r^2 = 0,92$; $N = 553$) et sur le lac Hlan ($\text{Log } W = 2,81 * \text{Log } LS$; $r^2 = 0,99$; $N = 908$).
22. Relation exponentielle entre la longueur totale et le poids corporel de *Heterotis niloticus* collectés sur le système fluvio-lacustre rivière Sô et lac Hlan de Juillet 2002 à Décembre 2003.
23. Taille de première maturation sexuelle (L50) de *Heterotis niloticus* mâle capturés sur le système fluvio-lacustre rivière Sô et lac Hlan de Juillet 2002 à Décembre 2003. L50 a été déterminée à l'aide de la courbe sigmoïde. .
24. Taille de première maturation sexuelle (L50) de *Heterotis niloticus* femelle capturés sur le système fluvio-lacustre rivière Sô et lac Hlan de Juillet 2002 à Décembre 2003. L50 a été déterminée à l'aide de la courbe sigmoïde.
25. Evolution mensuelle de l'indice gonadosomatique (IGS) de *Heterotis niloticus* mâle collectés sur le système fluvio-lacustre rivière Sô et lac Hlan de Juillet 2002 à Décembre 2003.
26. Evolution mensuelle de l'indice gonadosomatique (IGS) de *Heterotis niloticus* mâle collectés sur le système fluvio-lacustre rivière Sô et lac Hlan de Juillet 2002 à Décembre 2003.

27. Distribution des fréquences de diamètres des ovocytes de *Heterotis niloticus* (à ovaire complètement mûre) collecté sur le système fluvio-lacustre rivière Sô et lac Hlan pendant la saison de reproduction de l'année 2002.
28. Distribution des fréquences de diamètres des ovocytes de *Heterotis niloticus* (à ovaire complètement mûre) collecté sur le système fluvio-lacustre rivière Sô et lac Hlan pendant la saison de reproduction de l'année 2003.
29. Relation exponentielle entre la fécondité (F) et la longueur totale (LT) de *Heterotis niloticus* capturés sur le système fluvio-lacustre rivière Sô et lac Hlan de Juillet 2002 à Décembre 2003.
30. Relation linéaire entre la fécondité (F) et le poids (W) de *Heterotis niloticus* capturés sur le système fluvio-lacustre rivière Sô et lac Hlan de Juillet 2002 à Décembre 2003.
31. Tendances de la survie journalière des larves de *Heterotis niloticus* pendant le sevrage précoce.
32. Tendances de la survie journalière des larves de *Heterotis niloticus* pendant le sevrage tardif
33. Diagramme mettant en évidence le changement ontogénétique du régime alimentaire de *Heterotis niloticus* capturées sur le système fluvio-lacustre rivière Sô et lac Hlan de Juillet 2002 à Décembre 2003.
34. Modèle triangulaire bi-dimensionnel (à trois axes : survie, fécondité, âge de la première maturation sexuelle) de la stratégie démographique des poissons (Winemiller, 1992).
35. Stratégie conceptuelle de gestion durable de *Heterotis niloticus* au Bénin, incluant l'inventaire des habitats « source » et « sink », les recherches écologiques et halieutiques, les recherches piscicoles, la protection des habitats et les décisions en matière de gestion et d'actions.
36. Représentation schématique du diagramme du modèle conceptuelle de gestion des frayères de *Heterotis niloticus*.

LISTE DES ANNEXES

1. Fiches d'évaluation des (1a) habitats et (1b) des frayères
2. Fiche de collecte de données sur les paramètres de reproduction de *Heterotis niloticus*. LT = Longueur totale ; LS = Longueur standard.
3. Fiche de collecte de données sur l'écologie trophique de *Heterotis niloticus*. LT = Longueur totale ; LS = Longueur standard.
4. Proportions volumétriques des principales catégories de proies consommées (détritiques, insectes aquatiques, graines, microcrustacés et mollusques) utilisées pour l'analyse de variance à trois critères (3 WAY-ANOVA) du régime alimentaire de *Heterotis niloticus* de la rivière Sô et du lac Hlan. Les trois critères considérés sont l'habitat (H=lac Hlan; S=Rivière Sô), la saison (HW=Période de hautes eaux ; DR= Etiage ; WT=Saison pluvieuse) et les classes de tailles (Juvénile-T300 : <400 mm; Préadultes-T400 : spécimens de tailles supérieures ou égales à 400 et de tailles inférieures à 500; Adultes-T500 : ≥ 500 mm).
5. Résultats du logiciel STATISTICA de l'analyse de variance à trois critères (3 WAY-ANOVA) du régime alimentaire de *Heterotis niloticus* de la rivière Sô et du lac Hlan. Les trois critères considérés sont l'habitat, la saison et les classes de tailles. Les proportions volumétriques des principales catégories de proies consommées (détritiques, insectes aquatiques, graines, microcrustacés et mollusques) sont les données testées.
6. Paramètres de la structure de la population et de la biologie de la reproduction de *Heterotis niloticus* capturés sur le lac Hlan et la rivière Sô de Juillet 2002 à Décembre 2003. LT = Longueur totale ; LS = Longueur standard. I = Immature ; DM = Début maturation ; MA = Maturation avancée ; M = Mâture ; PP = Post-ponte.
7. Températures (°C) mesurées dans les bassins d'élevage au cours du sevrage précoce des larves de *Heterotis niloticus*.
8. Températures (°C) mesurées dans les bassins d'élevage au cours du sevrage tardif des larves de *Heterotis niloticus*.
9. Oxygènes dissous (mg/l) mesurés dans les bassins d'élevage au cours du sevrage précoce des larves de *Heterotis niloticus*.
10. Oxygènes dissous (mg/l) mesurés dans les bassins d'élevage au cours du sevrage tardif des larves de *Heterotis niloticus*.

11. pH mesurés dans les bassins d'élevage au cours du sevrage précoce des larves de *Heterotis niloticus*.
12. pH mesurés dans les bassins d'élevage au cours du sevrage tardif des larves de *Heterotis niloticus*.
13. Longueur totale finale (LT en mm) et poids total final (P en mg) des larves de *Heterotis niloticus* après l'expérience du sevrage précoce. T1, T2, T3, T4, et T5 sont les traitements et A et B sont les replicats.
14. Longueur totale finale (LT en mm) et poids total final (P en mg) des larves de *Heterotis niloticus* après l'expérience du sevrage tardif. T1, T2 et T3 sont les traitements et A et B sont les replicats.

LISTE DES ABREVIATIONS

- ◆ ASECNA : Agence de sécurité pour la navigation aérienne
- ◆ CAPET : Certificat d’Aptitude au Professorat de l’Enseignement Technique
- ◆ DAH : Day after hatch
- ◆ FAO : Food and Agriculture Organisation
- ◆ GL : Gut lenth
- ◆ GSI : Gonado-somatic index
- ◆ IGS : Indice gonado-somatique
- ◆ JAE : Jour après éclosion
- ◆ LT : Longueur totale
- ◆ LTD : Longueur du tractus digestif
- ◆ LS : Longueur standard
- ◆ PhD : Doctor of Philosophy
- ◆ R C. A. : République Centre Afrique
- ◆ RFO : Reproduction Favorable Optimale
- ◆ RFS : Reproduction Favorable stressante
- ◆ SGR : Specific growth rate
- ◆ STDEV : Standard of deviation
- ◆ TDS : Total dissolved oxygen
- ◆ URZH : Unité de Recherches sur les Zones Humides
- ◆ USA : United States of America

ABSTRACT

Ecology of *Heterotis niloticus* (Osteoglossiforme : Osteoglossidae) in the Sô River and Lake Hlan Aquatic System (South-Benin): Conservation et Interest for Aquaculture

Alphonse ADITE, *Master of Sciences* (Texas A&M University, USA), *Diplôme d'Ingénieur Agronome* (Université d'Abomey-Calavi, Bénin), *Certificat d'Aptitude au Professorat de l'Enseignement Technique (CAPET)* (Université d'Abomey-Calavi, Bénin)

The Osteoglossiformes are highly specialized groups of fishes occurring almost exclusively in tropical freshwaters. *Heterotis niloticus* (Osteoglossidae), the only bonytongue species occurring in tropical Africa, is highly valued in inland freshwater fisheries. In Benin, in spite of its economic importance, the ecology and the status of *Heterotis niloticus* are poorly known. The present study specifically investigates the trophic ecology, population structure, ecology of the reproduction and larviculture of *Heterotis niloticus* in the Sô river and Lake Hlan system in southern Benin. Based on the results, a conceptual scheme for a sustainable management of *Heterotis niloticus* is suggested.

Heterotis niloticus of all sizes consumed a variety of food resources and mainly, detritus, small seeds and aquatic invertebrates (microcrustacea, aquatic insects). Seasonal and spatial dietary variations were observed in both populations, and diet breadth was not significantly different between populations. The result showed an ontogenetic variation in the diet. In general, in both habitats, proportional consumption of detritus and seeds increased with size of *Heterotis*. In contrast, in both habitats, proportional consumption of microcrustacea and aquatic insects decreased with size of *Heterotis*. The results support the notion that *Heterotis* is an omnivore and not a specialized detritivore. The thick-walled gizzard of *Heterotis*, which generally contained sand, is probably an ecological adaptation of this species in order to facilitate digestion of seeds, a widely available resource in these habitats. The study showed that *Heterotis niloticus* displays a degree of trophic plasticity allowing to exploit differential availability of food resources which is facilitated by the specialized anatomic structure of the species.

In Lake Hlan, the size structure of *Heterotis* exhibited a bimodal distribution, whereas in the Sô river, the size distribution was unimodal. In general, population from the Sô river had better condition than the population from Lake Hlan. The population of *Heterotis* of the Sô river is

dominated by juveniles and subadults (96.5%) and spawners (45.7%) were more abundant and dominated the population of Lake Hlan

The results indicate that *Heterotis* spawn during the wet season and the high-water season (March-October). Nevertheless, large floods constitute for *Heterotis*, conditions that are “Favorable yet Stressful for Reproduction (FSR)”. In contrast with the FSR, the “Favorable and Optimal Reproduction (FOR)” occurred during the wet or moderate flood season when shallow aquatic habitats were more stable. The size at first maturation (L50) of *Heterotis* is 575 mm LT for both male and female and oocyte size frequency distribution from mature ovaries suggested a potential to produce additional cohort in the event of nesting disruption. The fecundity of *Heterotis* increases with the size and varies between 2697 and 27508 oocytes. The early and the late weaning experiments suggest that weaning of *Heterotis niloticus* larvae should begin at approximately 24-26 days after hatch. *Heterotis niloticus* displays a life strategy close to the equilibrium (*K-strategy*) characterized by a delayed reproduction, larger eggs, moderate or low fecundity and high energetic expense for enhanced juvenile survivorship. Presently, high fishing pressure on spawners occurs with the use of detrimental fishing gears which probably leads to a massive larval mortality.

Lake Hlan bonytongues appear to constitute an important source of subpopulation that export new recruits to river and floodplain areas downstream where intense fisheries harvest mostly juveniles and subadults. Consequently, restriction of harvest of adult bonytongues in Lake Hlan may be essential for sustenance of commercial fishing in downstream reaches of the Sô River. The sustainable and efficient management of *Heterotis niloticus* requires the implementation of the holistic conceptual strategy suggested, which includes the protection of habitats and spawning ground, and the aquacultural valorization of the species.

Key words: Aquacultural valorization; ecological adaptation; conceptual strategy; demographic strategy; metapopulation; niche breadth; omnivore; ontogeny; fishing pressure; recruitment; sexual maturity; stressing reproduction; trophic plasticity; weaning âge.

RESUME

Ecologie de *Heterotis niloticus* (Osteoglossiforme : Osteoglossidae) du Système Fluvio-Lacustre Rivière Sô – Lac Hlan (Sud-Bénin) : Conservation et Intérêt Pour L'aquaculture.

Alphonse ADITE, *Master of Sciences* (Texas A&M University, USA), *Diplôme d'Ingénieur Agronome* (Université d'Abomey-Calavi, Bénin), *Certificat d'Aptitude au Professorat de l'Enseignement Technique (CAPET)* (Université d'Abomey-Calavi, Bénin)

Les Osteoglossiformes sont des groupes de poissons presque exclusivement confinés aux eaux douces tropicales. En Afrique, *Heterotis niloticus* (Osteoglossidae) est une espèce économiquement très importante dans les pêcheries artisanales. Au Bénin, malgré son importance économique, aucune information n'est disponible sur le statut écologique de *Heterotis niloticus*. La présente étude a spécifiquement investigué sur l'écologie trophique, la structure de la population, l'écologie de la reproduction de *Heterotis niloticus* sur la rivière Sô et au lac Hlan (Sud-Bénin) et l'élevage larvaire. Les résultats obtenus ont permis de déboucher sur un schéma conceptuel de gestion durable de l'espèce. *Heterotis niloticus* consomme principalement quatre (4) groupes de ressources notamment les détritiques, les petites graines coriaces, les micro crustacés et les insectes aquatiques avec une tendance plus prononcée au régime benthique. Les résultats révèlent une variation saisonnière et spatiale du régime alimentaire et la niche écologique n'est pas significativement différente entre la population des deux habitats. Les résultats indiquent un changement ontogénétique du régime alimentaire. Dans les deux habitats la consommation de détritiques et de graines augmentent avec la taille de *Heterotis*. Par contre, la consommation de micro crustacés et d'insectes aquatiques diminuent avec la taille. Les résultats révèlent que *Heterotis niloticus* est un « omnivore » et non un « détritivore spécialiste ». La présence de gésier au niveau du tractus digestif de *Heterotis* est probablement une adaptation écologique de l'espèce laquelle facilite la digestion des détritiques et surtout des graines coriaces qui constituent des ressources disponibles en permanence dans son habitat. *Heterotis niloticus* présente une plasticité trophique due à la disponibilité différentielle des proies et facilitée par la structure anatomique spécialisée de l'espèce. Contrairement à la rivière Sô où la structure en tailles est uni modale, la structure en tailles de la population de *Heterotis niloticus* du lac Hlan est bi modale. La population de *Heterotis niloticus* de la rivière Sô est dominée par les juvéniles et les pré-adultes (96,5%) tandis qu'au lac Hlan, les individus adultes et les reproducteurs (45,7%) sont assez représentés et plus abondants. *Heterotis niloticus* se reproduit pendant la saison pluvieuse et pendant les périodes de crue (Mars-

Octobre). Cependant, les grandes crues constituent pour *Heterotis*, des périodes de « Reproduction Favorable Stressante (RFS) », par opposition à la « Reproduction Favorable Optimale (RFO) » qui s'effectue pendant la saison des pluies dans des conditions écologiquement plus stables. La taille de première maturation sexuelle (L50) de *Heterotis niloticus* est de 575 mm LT pour les deux sexes, et *Heterotis niloticus* libère plusieurs cohortes pendant les saisons de reproduction. La fécondité de *Heterotis* croît avec la taille et varie de 2697 à 27508 ovocytes. Les expériences du sevrage précoce et du sevrage tardif indiquent que le sevrage des larves de *Heterotis niloticus* devrait être initié approximativement à 24-26 jours après éclosion. *Heterotis niloticus* adopte une stratégie démographique (*stratégie K*) proche du type « equilibrium », caractérisée par un âge avancé à la première maturation sexuelle, des œufs de grandes tailles, une fécondité modérée ou faible et une forte dépense énergétique pour la survie de la progéniture. Actuellement, les reproducteurs sont sujets à une forte pression de pêche dans les zones de frayères avec des engins dévastateurs (nasses), entraînant la réduction du stock de géniteurs et la mort massive probable des larves. La population de *Heterotis* du lac Hlan (lieu de reproduction) constitue une « méta population source » qui exporte de nouvelles recrues (juvéniles) vers la rivière Sô et ses plaines inondées, lesquelles constituent des nurseries et des lieux d'intenses activités de pêche où sont surtout capturés les juvéniles et les pré-adultes. En conséquence, la restriction et la réglementation des prélèvements des *Heterotis* adultes et des reproducteurs sont essentielles et s'imposent sur le lac Hlan afin de garantir le succès des pêches commerciales saisonnières de la rivière Sô. La gestion durable et efficace de *Heterotis niloticus* requière la mise en œuvre d'une stratégie conceptuelle holistique incluant la protection des habitats et des frayères et la valorisation piscicole de l'espèce.

Mots clés : Adaptation écologique ; âge de sevrage ; maturation sexuelle ; métapopulation ; niche écologique ; omnivore ; ontogénie ; plasticité trophique ; pression de pêche ; recrutement ; reproduction stressante ; stratégie conceptuelle ; stratégie démographique ; valorisation piscicole.

INTRODUCTION GENERALE

Au Bénin, l'espèce *Heterotis niloticus* est un poisson d'une grande importance socio-économique et alimentaire en tant que ressource halieutique. En effet, les captures totales annuelles de *Heterotis* atteignent un maximum de 632 tonnes en 1998 pour les plans d'eau du Sud Bénin avec une moyenne annuelle estimée à 432 tonnes sur la base de quatorze années de données de production (Direction des Pêches, 1999). Dans les grands systèmes hydrologiques méridionaux, ces productions annuelles diffèrent et atteignent 474 tonnes en 1995 pour le système lac Hlan - Rivière Sô – Lac Nokoué, 300 tonnes en 1989 pour la vallée de l'Ouémé et 155 tonnes en 1994 pour la lagune de Porto-Novo. En conséquence, l'espèce *H. niloticus* constitue une source importante de revenus pour les pêcheurs et également une source appréciable de protéines pour l'alimentation humaine au Bénin. Cependant, comme pour la plupart des ressources vivantes aquatiques, peu d'études biologiques et écologiques ont été entreprises sur la faune ichthyologique du Bénin (Adité & Van Thielen, 1995 ; Anato, 2000 ; Adité, 2002). En particulier, l'espèce *H. niloticus* présente dans nos plans d'eau, n'a fait l'objet d'aucune étude écologique. Ces recherches sont cependant nécessaires pour l'appréciation du statut écologique de l'espèce lorsqu'on sait que de nos jours des méthodes controversées et suicidaires sont utilisées de façon quasi permanente pour l'exploitation abusive des ressources. De plus, ces données biologiques et écologiques sont indispensables pour l'élaboration d'un programme de conservation, de protection de son habitat et d'exploitation durable de l'espèce.

Par ailleurs, l'une des solutions pour la conservation de la diversité biologique est la réduction des efforts de pêche pour certaines espèces et l'interdiction systématique de prélèvements pour d'autres de statut écologique critique (Direction des Pêches, 1999 ; Adité, 2002). Pour ce faire, la valorisation, par l'aquaculture, des espèces ichthyologiques, reste un moyen privilégié pour la protection, la conservation et l'augmentation des productions (Adite & Van Thielen, 1995). En conséquence, les informations biologiques et écologiques sont importantes pour apprécier les potentialités des poissons pour l'aquaculture en vue de leur valorisation. Actuellement, *H. niloticus* est intensément exploité sur la plupart de nos eaux douces, notamment les fleuves, rivières, les plaines inondables et les lacs avec une multitude d'engins dévastateurs (exemple : nasses) qui influencent négativement le stock existant et le recrutement (Direction des Pêches, 1999). Cette étude a été initiée sur le système fluvio-lacustre rivière Sô et lac Hlan au Bénin et vise une meilleure connaissance de la bio-écologie et de certains aspects de la valorisation

piscicole de *H. niloticus* (Osteoglossidae, Osteoglossiforme) en vue de sa meilleure gestion en tant que ressources vivantes aquatiques.

L'objectif générale de la présente recherche est d'étudier la biologie et l'écologie de *Heterotis niloticus* (Osteoglossiforme; Osteoglossidae) sur le système fluvio-lacustre rivière Sô et lac Hlan au Bénin pour des besoins de conservation et susciter son intérêt pour l'aquaculture. Spécifiquement, l'étude vise d'investiguer sur :

- L'écologie trophique de *Heterotis niloticus* (Osteoglossidae, Osteoglossiformes) dans la rivière Sô et le lac Hlan. Les variations du régime alimentaire ou habitudes alimentaires en liaison avec l'ontogénie, la saisonnalité et l'habitat ont été investiguées.
- La structure de la population et l'écologie de la reproduction de *Heterotis niloticus* dans la rivière Sô et le lac Hlan. L'impact des modes d'exploitations actuels de la ressource sur le recrutement a été investigué.
- L'élevage larvaire et principalement l'âge de sevrage des larves de *Heterotis niloticus* et les effets sur la survie et les différents facteurs de croissance.

Du point de vue organisation, la dissertation comprend différents chapitres successifs dont les contenus reflètent les composants majeurs du présent document. Après l'introduction générale décrivant l'importance socio-économique de *Heterotis niloticus* au Bénin et spécifiant l'objectif général de l'étude, quatre (4) parties comprenant deux (2) à trois (3) chapitres se succèdent. La première partie de la dissertation est composée de trois (3) chapitres (I, II & III). Le chapitre I (Revue de Littératures) fait le point des précédentes études majeures relatives à la taxonomie, à l'écologie, à la valorisation piscicole de l'espèce ainsi qu'à la distribution *Heterotis* en Afrique et au Bénin. Dans le chapitre II, ont été décrites les caractéristiques des deux écosystèmes de la région d'étude. Le chapitre III (Méthodes Générales) identifie les stations d'échantillonnage et donne une description détaillée des méthodes d'échantillonnage, du traitement des échantillons, des techniques de laboratoire et de l'analyse des données. La deuxième partie (Ecologie Trophique et Ecologie de la Reproduction) est composée de deux (2) chapitres (IV&V). Le chapitre IV compare l'écologie trophique de *Heterotis niloticus* entre les deux habitats, fait une évaluation des valeurs nutritives des aliments ingérés et présente les tendances écomorphologiques, ontogénétiques, saisonnières et spatiales liées à l'habitude alimentaire de l'espèce. Le chapitre V compare la structure de la population de *Heterotis niloticus* entre les deux habitats et présente

l'écologie et les traits majeurs de l'histoire de la vie ainsi que les stratégies de reproduction de l'espèce. La troisième partie (Valorisation Piscicole de *Heterotis niloticus*) est composée de deux (2) chapitres, les chapitres VI et VII qui présentent respectivement les résultats de l'élevage larvaire de *Heterotis niloticus* en sevrage précoce et en sevrage tardif. La quatrième partie (Discussions Générales et Perspectives) est composée de deux (2) chapitres (VIII & IX). Le chapitre VIII présente les discussions générales des différents aspects étudiés ainsi que les grandes tendances écologiques liées à l'espèce, et le chapitre IX utilise les résultats majeurs de l'étude pour proposer une stratégie conceptuelle de gestion durable de *Heterotis niloticus*. Enfin, la conclusion générale fait le point des résultats majeurs que la présente étude a permis d'obtenir.

PREMIERE PARTIE :

**REVUE DE LITTERATURES, REGION D'ETUDE ET
METHODES GENERALES**

CHAPITRE I : REVUE DE LITTERATURES

1.1. PHYLOGENIE DES OSTEOGLOSSIFORMES

Les Osteoglossiformes sont des groupes de poissons très anciens possédant une conformation générale peu commune, et comprenant plus de 206 espèces d'eau douce. Le terme « osteoglossid » vient du fait que ces poissons possèdent des dents sur leur langue (osteos=os ; glossid= langue).

A cause de leur fossile ancien, de leur distribution géographique, de leur physiologie et de leurs spécialisations anatomiques particulières, les Osteoglossiformes ont fait l'objet de plusieurs études systématiques et phylogénétiques (e. g., Nelson, 1968, 1969b ; Greenwood, 1973; Patterson & Rosen, 1977; Taverne, 1979; Lauder & Liem, 1983; Li & Wilson, 1996). Du point de vue taxonomique, Greenwood (1966) définissent les Osteoglossomorphes comme étant un SuperOrdre de la Sous-Division des Teleostei (Moyle & Cech, 1982 ; Li & Wilson, 1996). Les récentes études de Li & Wilson (1996) combinées à la littérature existante sur les Osteoglossomorphes ont conduit à la classification ci-dessous (Tableau 1). De même, il a été établi une représentation schématique des interactions phylogénétiques incluant l'apparition temporelle des taxa majeurs des Osteoglossomorpha (Figure 1).

Tableau 1: Classification des Osteoglossomorpha. Modifié de Li & Wilson (1996)

Super Ordre des Osteoglossomorpha

Famille des Lycopteridae

Genre : *Tongxinichthys* ; *Lycoptera*

Ordre des Hiodontiformes

Famille de Hiodontidae

Genre : *Yanbiana* ; *Plesiolycoptera* ; *Eohiodon* ; *Hiodon*

Ordre des Osteoglossiformes

Sous-ordre des Osteoglossidei

Famille des Osteoglossidae

Sous-famille des Osteoglossinae

Genre : *Phareodus* ; *Phareoides* ; *Brychaetus* ; *Pantodon*.

Autres genres : *Singida*; *Osteoglossum* ; *Scleropages*

Sous-famille des Heterotidinae*

Genre : *Laeliichthys*; *Sinoglossus*; *Heterotis**; *Arapaima*

Sous-ordre des Notopteroidei

Famille des Ostariostomidae

Genre : *Thaumaturus* ; *Ostariostoma*

Famille des Notopteridae

Genre : *Xenomystus* ; *Notopterus* ; *Papyrocranus*

Famille des Mormyridae

Genre : *Mormyrus*

Famille des Gymnarchidae

Genre : *Gymnarchus*

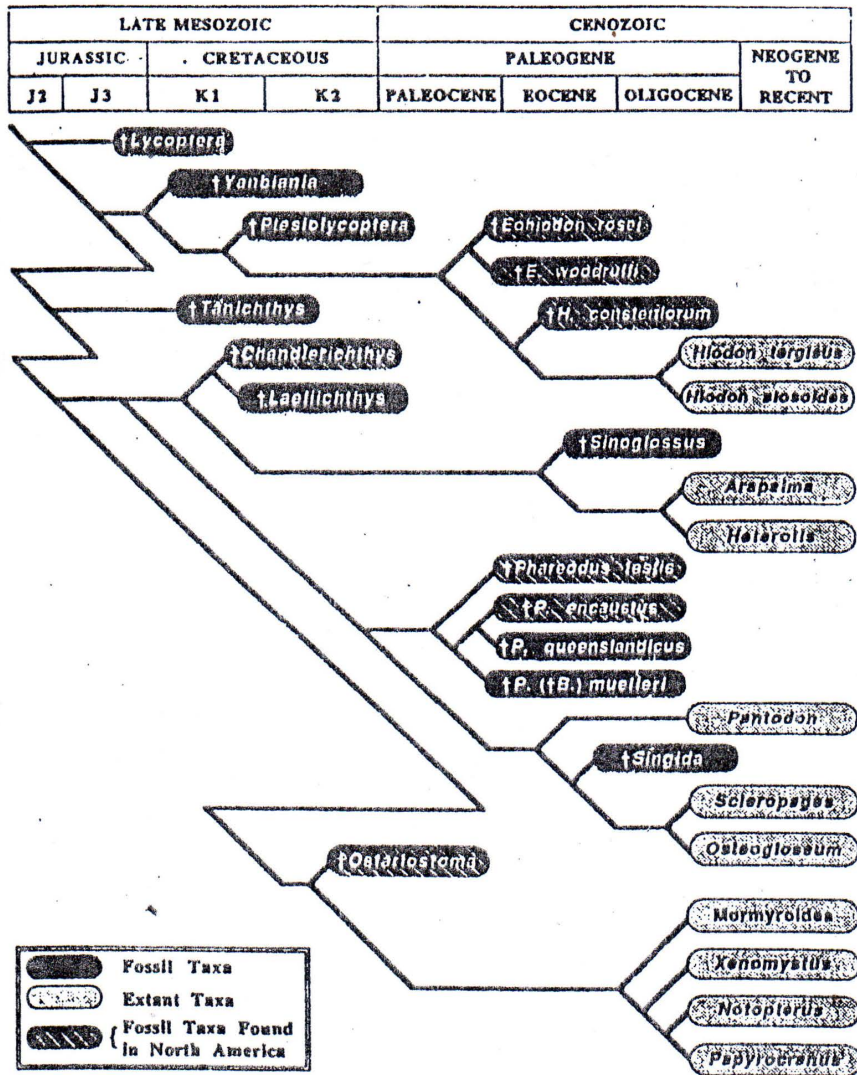


Figure 1 : Représentation schématique des interactions phylogénétiques incluant l'apparition temporelle des taxa majeurs des Osteoglossomorpha. Modifié de Li & Wilson (1996).

1.2. TAXONOMIE DE *HETEROTIS NILOTICUS*

Heterotis niloticus est l'un des deux représentants de la famille des Osteoglossidae, de l'ancien ordre des Osteoglossiformes du continent Africain, l'autre espèce étant le poisson d'eau douce *Pantodon buchholtzi*. D'après Li & Wilson (1996), les Osteoglossidae contiennent aussi deux (2) genres et trois (3) espèces (*Arapaima gigas*, *Osteoglossum* spp.) en Amérique du Sud et un genre (1) et trois (3) espèces (*Scleropages* spp.) dans les régions du Sud-Est de l'Asie-Est (Indes-Australian) (Figures 2 & 3). Selon Ferraris (2003), *Heterotis niloticus* et *Arapaima gigas* (Amérique du Sud) sont considérés par plusieurs ichthyologistes comme les seuls membres appartenant à une famille séparée, celle des Arapaimatidae. D'autres familles des Osteoglossiformes incluent les Mormyridae (Afrique) les Gymnarchidae (Afrique) et les Notopteridae d'origine Africaine et Asiatique. A l'exception des *Pantodon* qui dispersent leurs œufs, les Osteoglossidae assurent une certaine forme de garde parentale notamment, la rétention buccale des œufs chez *Osteoglossum* et *Scleropages* spp., et la garde des nids chez *Arapaima* et *Heterotis*. Par ailleurs, *Heterotis niloticus* a fait l'objet de plusieurs classifications. La plus récente, issue des travaux phylogénétiques des Osteoglossomorpha (Li & Wilson, 1996), a permis la synthèse taxonomique suivante de *Heterotis niloticus*:

Super-Classe : *Gnathostomata*

Classe : *Osteichthyens*

Sous-classe : *Actynopterygii*

Super-Ordre : *Osteoglossomorpha*

Ordre : *Osteoglossiformes*

Sous-Ordre : *Osteoglossodei*

Famille : *Osteoglossidae*

Sous-Famille : *Heterotinae*

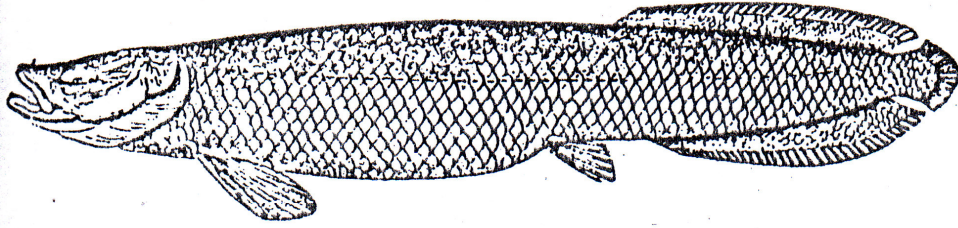
Genre : *Heterotis*

Espèce : *niloticus*

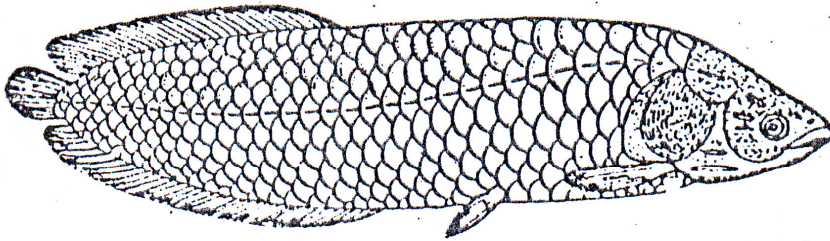
1.3. NOMS LOCAUX DE *HETEROTIS NILOTICUS* EN AFRIQUE

Heterotis niloticus est connu sous différents noms vernaculaires selon les pays et les dialectes parlés. Le tableau 2 donne une liste des noms vernaculaires dans différentes régions du Bénin, du Burkina Faso, du Cameroun, du Gabon, du Madagascar, du Mali, et dans le bassin du Tchad. Ces multitudes noms locaux témoignent de l'importance sociale et économique de l'espèce dans ces pays et en Afrique.

(a)

*Arapaïma gigas*

(b)

*Heterotis niloticus*

(c)

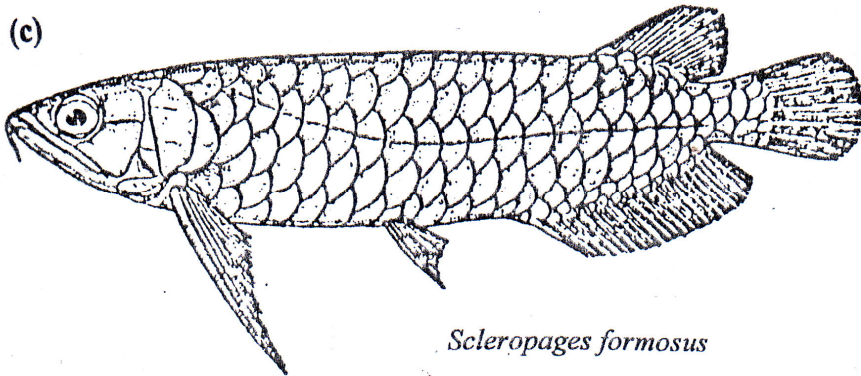
*Scleropages formosus*

Figure 2 : Différentes espèces d'Osteoglossidae dans le monde : (a) *Arapaïma gigas* ;
(b) *Heterotis niloticus* ; (c) *Scleropages formosus*. Modifié de Grasse (1958).

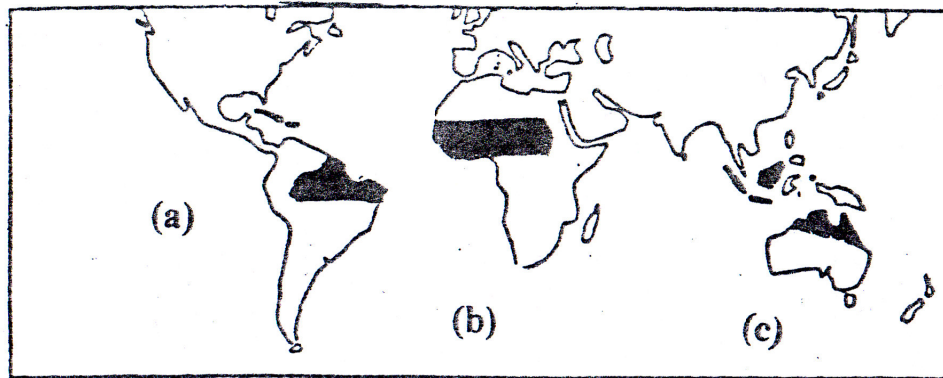


Figure 3 : Distribution des Osteoglossidae dans le monde : (a) *Arapaïma gigas* au Brésil ; (b) *Heterotis niloticus* en Afrique ; (c) *Scleropages formosus* en Insulinde et Australie. Modifié de Grasse (1958).

Tableau 2: Noms vernaculaires de *Heterotis niloticus* dans différentes régions du bassin Tchadien, du Burkina Faso, du Mali, et du Bénin. Modifié de Blache (1964).

Dialecte	Zones	Appellations	Références
<i>Arabe véhiculaire</i>			
<i>Dialectes étrangers</i> (émigrants temporaires) Bornou (Kanouri)	Delta du bas Chari	Gôlo, ngôlô	Blache(1964)
<i>Dialectes du lac Tchad</i> Boudouma Kanembou	Delta du bas Chari Delta du bas Chari	Kani, kawi Ngol Kani, kawi	Blache(1964)
<i>Dialecte du bas Tchari</i> Kotoko	Makari Afade Goulfed Gana Goulfed Mara	Bal, bèl, gwal Bal, bèl, gwal Gwel Böl sagon	Blache(1964)
<i>Dialecte du logone inférieur</i> kotoko	Kousseri Kabé Logone birni Logone Gana Ngodéni Hinalé Zina Mazéra Hollom Kabalgué Holom Lahai Katoa	gwal, gwan, nawal, sâgô sâgô sâgô sâgô sâgô sâgô abuli bodé, bidi brahô, sâgô kafka kafka kafka kafka	Blache(1964)
Mousgoum			
<i>Dialecte du Logone Moyen</i> Banana	Koumi Ham Djoumane Kolobo Eré Kim Messere Drai Ngolo	arahuna bolôhuna pwol pwèn pai pwei pwi buli, mboli	
Kim			
Kabaley			
Banana Hoho	Kélo Bodour	boléô pwi	
Gambay	Béli Boumou Boroye Békir et Béjal	ngon, ngono ngon, ngono ngon, ngono ngon, ngono	

<i>Dialecte du Mayo Kebbi de la Bénoué</i>	Rôman	ngonu	Blache(1964)	
Toubouri	Tikem Folmeye Fianga	sang'ré dogoré sa,g'ré matsui		
Moundang	Fouli Yakobo Tréné Pont de Pala Léré Zalbi	matshüi matshüi matshüi matshüi matshüi		
Foulbé	Mbourao	laréhu, sankirayu		
Haoussa Sokoto	Bénoué Léré Bénoué	fingéfingé bargüi balli		
<i>Dialecte du Chari inférieur</i>				Blache(1964)
Baguirmi	Raf Darda Maffaling Mogroum	ngolà ngolà ngolà kafka		
Mouloui				
<i>Dialecte du chari moyen</i>				Blache(1964)
Saroa	Bongolti Bilé	ngolà golôdarf		
Hori	Baranga Djouboul Djouboul	gor, ngol, ngor gor, ngol, ngor gura		
Goudak et Hour Boa	Baranga, Damtar	gura gwal		
Gâdan Miltou	Madjoum Bilé Miltou	mâgwan ngwala gôli		
Damraou Kouno Niellin	Damraou Kouno Digangali, Niou Yodouri	goné gura gwal gwal gwal		
Tounia	Bainaka Méram	djéré, tshéra, tshéré, tshiéré djéré, tshéra, tshéré, tshiéré		
<i>Dialecte du Bahr Sara et de l'Ouhame</i>			Blache(1964)	
Mbay Day Baya	Moissala Bilé Bossangoa	ngwam, ngol ngor bôgo bélé		
<i>Dialecte du Bahr Salamat Et Bahr Azoum</i>				
Kaba	Kyabé	niko		

<i>Autres dialectes de l'Afrique occidentale francophone</i>			
Mare	Haute-Volta	rakoko	Moreau (1982)
Dioula	Haute-Volta	sana	
Ouolof	Fleuve Sénégal	n'diaguel	
Bambara	Mali	fana	
Bozo	Mali	kondo	
<i>Dialecte du bas Bénin</i>			
Fon	Sud	hwa	Adité (Communication personnelle)
Goun	Sud	hwa/kpote	
Mina	Sud	hwa	
Pédah	Sud	hwa	
Hwla	Sud	hwa	
<i>Dialecte du Nord Bénin</i>			
Dendi		kouala	Adité (Communication personnelle)

1.4. POINT DES RECHERCHES SUR LA BIOLOGIE ET L'ÉCOLOGIE DE *HETEROTIS NILOTICUS*

1.4.1. Eléments d'Anatomie Externe et Interne de *Heterotis niloticus*

1.4.1.1. Anatomie externe et morphologie

En général, le corps de *H. niloticus* est de coloration uniformément grisâtre et bronzée et peut devenir noirâtre durant la maturité sexuelle (Daget, 1957). Les lèvres sont de couleur jaunâtre et l'œil plus ou moins doré (Leveque et al., 1990a; 1990b). Du point de vue morphologie, *H. niloticus* possède un corps allongé (Figure 4), comprimé latéralement avec une ligne latérale complète. Le corps est recouvert de grandes écailles cycloïdes osseuses, épaisses, plus ou moins cornées et rugueuses sur leur surface visible. On dénombre 34-39 écailles sur la ligne latérale. La longueur standard comprend 3,9 à 4,6 fois la hauteur du corps et 3,7 à 4,7 fois la longueur de la tête. La tête est courte et fait 3,5 à 4,75 fois la longueur du corps. Chez *H. niloticus*, la surface du crâne est sculptée. La bouche est munie de lèvres épaisses, s'étend jusqu'au bord antérieur de l'œil. Le museau est arrondi et sa longueur fait 3,9 à 4,9 fois la longueur de la tête (Moreau, 1982 ; Leveque et al., 1990a; 1990b). On distingue d'une part des dents de forme conique formant une seule série sur les pré maxillaires, les maxillaires et les dentaires et d'autre part des dents viliformes disposées sur la langue et précisément sur le parasphénoïde. Le terme de Osteoglossids

(a)



(b)



Figure 4 : Forme générale et aspect extérieur de *Heterotis niloticus* : (a) adulte ; (b) juvénile (Photo Adité)

attribué à ces groupes de poissons se réfère à « ostéo »=os et « glossids » =langue. *H. niloticus* possède une longue nageoire dorsale qui comporte 33-37 rayons et une nageoire anale comportant 34-38 rayons et débutant dans la moitié postérieure du corps. La nageoire caudale est arrondie et très petite. La pectorale (11-12 rayons) est arrondie et est comprise 1,5-2 fois dans la longueur de la tête. La ventrale (6 rayons), plus petite, est comprise 3,0-3,9 fois dans la longueur de la tête.

1.4.1.2. Anatomie interne

Chez *H. niloticus*, les branchiospines sont fines et serrées et le nombre est fonction de la taille des individus (Figures 5a & 5b). Sur le cératobranchial, on en dénombre 33 chez les juvéniles à 98 chez les adultes et sur l'épibranchial on en dénombre 21 chez les juvéniles à 76 chez les adultes. *H. niloticus* présente certaines particularités anatomiques peu communes :

- **Les organes suprabranchiaux** : Ils se présentent sous forme de diverticules tubulaires enroulés en spirales en forme d'escargots et similaires à ceux des *Chanos chanos* (Figures 7a, 7b, 7c). Cet organe jouerait à la fois un rôle sensoriel, d'échanges gazeux, et dans l'alimentation (Aubenton, 1955).
- **L'intestin antérieur** : Il est constitué de la région cardiaque qui continue l'œsophage lequel est la partie molle où les aliments sont collectés et grossièrement broyés, du gésier à paroi très épaisse et musculeuse où sont broyés tous les détritiques et les aliments durs et enfin des appendices pyloriques qui communiquent avec l'intestin (Figures 6a, 6b).
- **La vessie aérienne** : Elle a une conformation tripartite et communique avec le pharynx par un sphincter. La vessie aérienne permet à *Heterotis niloticus* de respirer l'oxygène de l'air à la surface de l'eau. Cette adaptation lui a permis de coloniser les eaux à fond très vaseux et pauvre en oxygène (Moreau, 1982).

1.4.2. Eléments d'Ecologie et de Biologie de *Heterotis niloticus*

- **Habitats**

En général, *H. niloticus* colonisent les eaux douces notamment les fleuves, les rivières, les plaines inondables, les lacs d'eaux douces, les mares. Il habite aussi bien les zones de végétation que les eaux libres. D'après Moreau (1982), les adultes tolèrent de faibles concentrations en oxygène dissous et des températures relativement élevées (>30°C) : la vessie aérienne de *H. niloticus* lui permet de remonter à la surface de l'eau pour absorber l'oxygène de l'air. Sur les sites d'échantillonnage de la rivière Sô et du lac Hlan, les taux d'oxygène enregistrés étaient faibles et variaient de 0,1 à 4,8 mg/l; les pH étaient également faibles et ont varié de 4,8 à 6 et les températures ont varié de 25,8°C à 30,8°C.

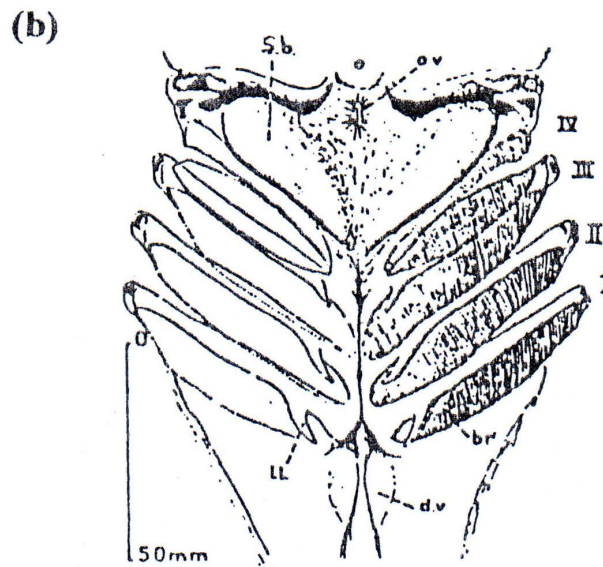
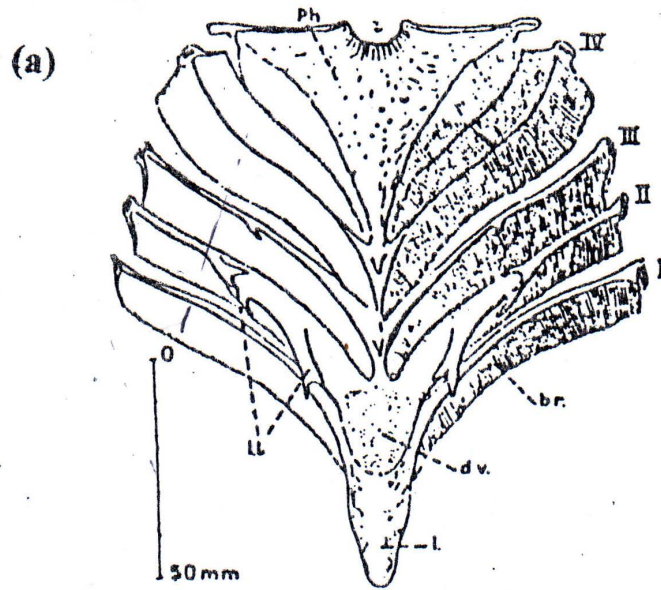


Figure 5 : Système branchiospinal de *Heterotis niloticus* ; (a) plancher buccal : I, II, III, IV, V = arcs branchiaux ; br. = branchiospines ; d.v. = dents viliformes ; l. = langue ; lt = languettes ; o = cesophage ; ph. = pharynx) ; (b) plafond buccal : I, II, III, IV, V = arcs branchiaux ; br. = branchiospines ; d.v. = dents viliformes ; l. = langue ; lt = languettes ; o = cesophage ; o. v. = orifice de la vessie aérienne ; s.b. = organe suprabranchial (Aubenton, 1955).

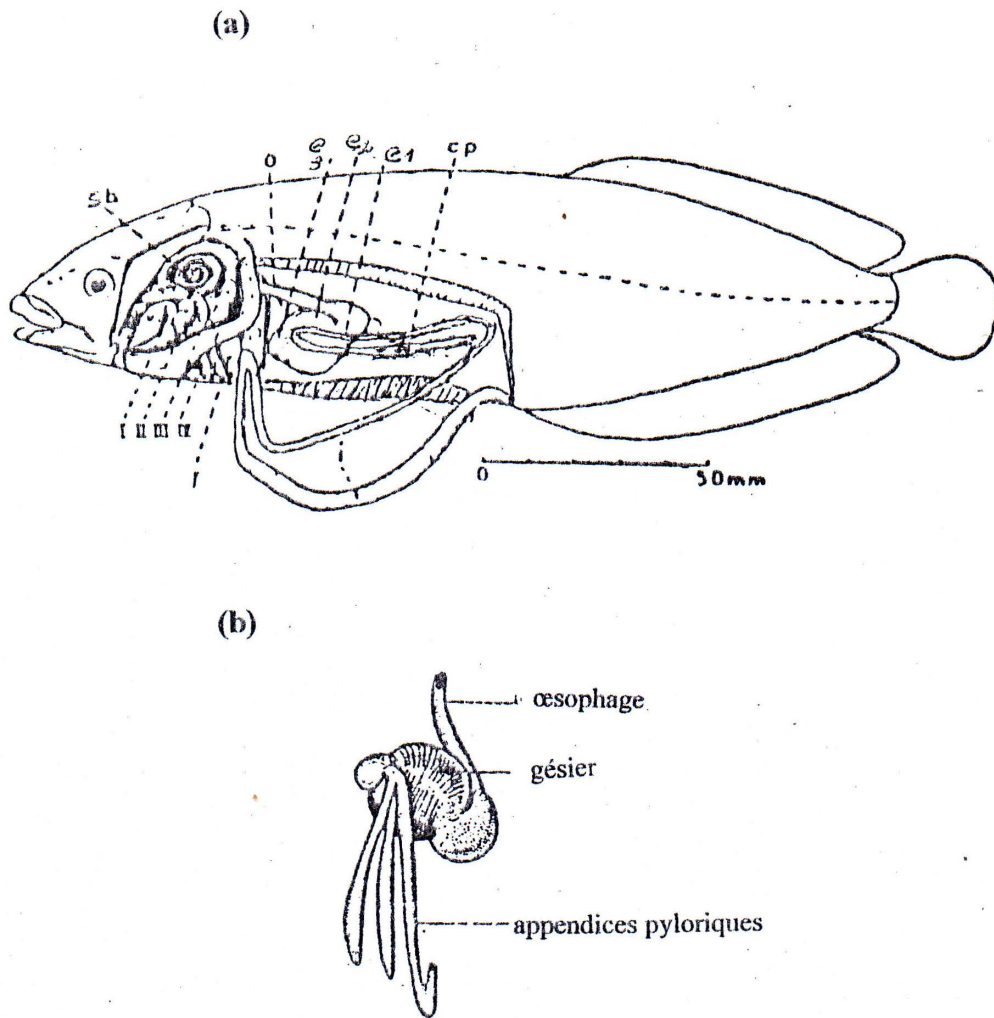


Figure 6 : (a) Anatomie interne de *Heterotis niloticus* : I, II, III, IV, V = arcs branchiaux ; c.p. = cæcums pyloriques ; e1 = estomac membraneux ; e2 = estomac musculueux (gésiers) ; e3 = cavité pyloriques ; f. = foie ; i. = intestin ; o = œsophage ; s.b. = organe suprabranchial ; (b) intestin antérieur montrant l'œsophage, le gésier et les appendices pyloriques. Modifié de Aubenton (1955) et de Moreau (1982).

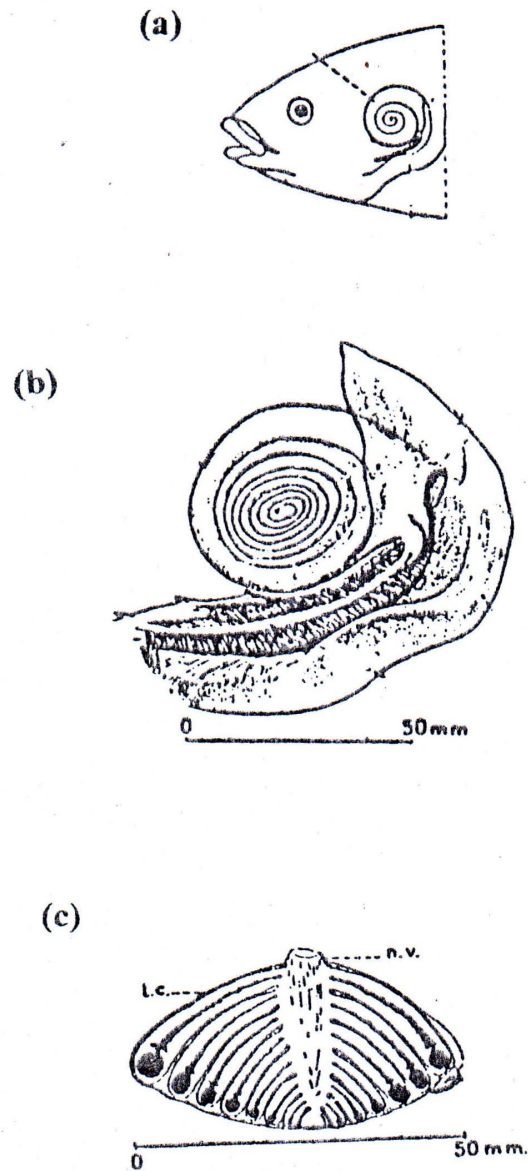


Figure 7 : Appareil supra-branchial de *Heterotis niloticus* : (a) position de l'organe supra-branchial au niveau de la tête ; (b) vue externe de l'organe supra-branchial ; (c) coupe frontale de l'organe supra-branchial avec n.v. = nerf vague ; t.c. = tissu cartilagineux. Modifié de Aubenton (1955).

- **Sex ratio**

Dans le Niger moyen et dans les lacs artificiels de la Côte d'ivoire et de Madagascar il a été enregistré un sex-ratio équilibré (1/1) pour les intervalles de taille allant de 44 à 78 cm (Daget, 1957; Reizer, 1964; Micha, 1973). Dans le tableau 3, Moreau (observations personnelles) rapporte les proportions des sexes dans diverses populations de *Heterotis*.

Tableau 3: Proportions de mâles et de femelles de *Heterotis niloticus* enregistrées par classe de tailles dans divers écosystèmes aquatiques (Moreau, observation personnelle).

Lieux	Intervalle de longueur totale (cm)	Effectif	% mâles	% femelles
Côte d'Ivoire : Kan	44 à 61	50	48	42
Côte d'Ivoire: Ayamè	53 à 68	30	33	67
Madagascar : Tamatave	42 à 74	83	47	43
Madagascar : Manakane	45 à 67	75	56	44

- **Fécondité**

Dans l'Oubangui, Micha (1973) rapporte une fécondité variant de 3572 à 15246 ovules pour des femelles de longueur totale variant entre 560 mm à 820 mm (Tableau 4). Des relations linéaires non significatives ont été enregistrées entre la fécondité et le poids.

Tableau 4: Fécondité (nombre d'ovocytes) chez *Heterotis niloticus* suivant le poids corporel et la taille (Micha, 1973)

Longueur totale (mm)	Poids (g)	Fécondité (nombre d'ovocytes)	Longueur totale (mm)	Poids (g)	Fécondité (nombre d'ovocytes)
560	1705	4136	635	2185	7276
570	1806	5240	675	2975	6300
578	1882	5650	685	3100	11760
582	1920	3608	730	3750	9492
600	2100	3572	765	4300	10286
606	2165	4872	785	4650	4779
623	2350	7786	810	5090	15246
628	2400	8680	820	5280	12620

- ***Eléments sur la biologie de la reproduction***

Aussi bien les mâles que les femelles de *H. niloticus* possède une seule gonade disposée sur le flanc gauche de la cavité abdominale. Moreau (1982) a rapporté que les gonades mâles (testicules) mesurent environs 7 cm et pèsent entre 3 et 4 grammes. En conséquence, le rapport gonadosomatique est très faible (inférieur à 1%) même pendant les périodes de fraie. Le poids des ovaires a varié entre 70 et 90 g et le rapport gonadosomatique est également faible et avoisine 5%. Les diamètres des ovocytes mûrs varient entre 2,5 et 2,8 mm (Daget, 1957; Reizer, 1964; Olaniyan & Zwilling, 1963; Rakotomanamp, 1966). Jusqu'ici, il est difficile voire impossible de déterminer le sexe de *H. niloticus* sur la base des traits extérieurs.

Selon Moreau (1982), *H. niloticus* atteint la maturité sexuelle à 2 ans. Cependant l'âge de maturité est plus élevé en captivité (étang) qu'en milieu sauvage. Dans l'Oubangui, la taille de première maturité sexuelle observée était de 400 mm de longueur pour un poids de 600g Micha (1973). D'après Moreau (1974), dans les lacs artificiels du Kan et d'Ayamè de la Côte d'Ivoire, 100% des individus de poids supérieur à un (1) kg étaient sexuellement matures. Reizer (1964) a rapporté qu'à la station de pisciculture de Bouaké, *H. niloticus* commence à se reproduire à 20 mois.

- ***Reproduction et vie larvaire***

Chez *H. niloticus*, la reproduction a lieu pendant la saison des pluies et pendant les périodes de hautes eaux. La ponte s'effectue dans des nids construits dans des zones de végétation. Moreau (1982) a rapporté que les deux géniteurs participent à la construction et à la garde des nids dont la construction est initiée 3 à 4 jours avant l'apparition des alevins. Selon le même auteur, une ponte donne naissance à environs 3000 larves.

Relatif à la vie larvaire, Moreau a divisé la phase embryonnaire en deux stades et la phase larvaire en 8 (huit) stades que sont :

- ✓ **Phase embryonnaire :**

Stades (1) : c'est la phase qui intervient juste après l'éclosion. L'embryon muni du sac vitellin a une longueur de 7,5 mm et est incapable de nager

Stade (2) : ce stade intervient environ 18 heures après éclosion. L'embryon mesure 9 mm.

- ✓ **Phase larvaire :**

Stades (1) : Ce stade intervient 42 heures après l'éclosion. La larve mesure 10 mm. Il diffère de la précédente par une région céphalique plus volumineuse et une région caudale plus longue.

Stades (2) : Ce stade intervient environs 2 jours après éclosion. La larve mesure 10 mm. Ici, la longueur des filaments branchiaux dépasse la tête et le repli operculaire n'est pas encore formé.

Stades (3) : Ce stade intervient 3 jours après l'éclosion. La larve mesure 10,5 mm et commence à ressembler à un petit poisson.

Stades (4) : Ce stade intervient 4 jours après l'éclosion. La larve mesure 11,5 mm. Le sac vitellin a considérablement régressé et la tête a pris son aspect définitif.

Stades (5) : Ce stade intervient 5 jours après l'éclosion. La larve mesure 12 mm. Il diffère du stade précédent par une forte régression du volume du vitellus et un développement plus important du repli operculaire. A ce stade, Moreau (1982) a rapporté que les larves commencent à quitter le nid.

Stades (6) : Ce stade intervient 6 jours après l'éclosion. La larve mesure 12,5 mm. Le vitellus a presque disparu et n'est plus visible. La ventrale n'est pas encore apparue et la dorsale ne s'organise pas encore.

Stades (7) : Ce stade intervient 7 jours après l'éclosion. La larve mesure 13 mm. On enregistre l'apparition des premières ébauches de la nageoire ventrale. Il diffère du stade précédent par une ébauche de la nageoire ventrale et une organisation de la nageoire dorsale.

Stades (8) : Ce stade intervient 8 jours après l'éclosion. La larve mesure 14 mm. Les nageoires ventrales sont bien formées mais encore petites.

✓ **Phase juvénile :**

Elle part de la 3^{ème} semaine après éclosion à la première décrue vécue par le poisson. A cette décrue, les juvéniles (4-6 mois d'âge) quittent les zones de végétation pour rejoindre la surface libre du plan d'eau ou du cours d'eau.

✓ **Phase adulte**

La phase adulte inclut les individus de 6 mois et plus.

● **Habitude alimentaire**

Moreau (1982) a rapporté que les alevins de *H. niloticus* se nourrissent de zooplancton et du phytoplancton (chlorophycées) des genres *Scenedesmus*, *Selenastrum*, *Closterium* et Cyanophycées essentiellement *Mycrocystis*. Le zooplancton ingéré est constitué en majorité de cladocères. Les inventaires de Daget (1957) et de Lauzanne (1972) révèlent que *Heterotis* se nourrit essentiellement de zooplancton, d'insectes aquatiques, de graines, de mollusques et de poissons.

- **Croissance et facteurs de conditions**

Dans le tableau 5 sont consignées les données de croissance de *Heterotis niloticus* dans quatre régions d'Afrique subsaharienne. Les auteurs rapportent que *H. niloticus* a une croissance très rapide et en pisciculture, il est établi que les mâles grandissent plus vite que les femelles (Daget, 1957; Depierre&Vivien, 1977; Moreau, 1982). Les coefficients de condition observés varient en fonction du stade de vie et de la taille (Tableau 6). Moreau (observations personnelles) a rapporté des coefficients de conditions qui varient suivant l'écosystème.

Tableau 5: Croissance de *Heterotis niloticus* en milieu naturel (LT=longueur totale en mm, LS=longueur standard en mm et P=poids en g). Modifié de Depierre & Vivien (1977)

Auteur	Lieu	Dimensions mesurées	4 mois	6 mois	1 an	1,5 ans	2 ans	2,5 ans	3 ans	3,5 ans	4 ans	5 ans
FAO/UNDP (1970)	Niger	LT LS P			340 295		600 520		750 650		850 740	920 800
Daget (1957)	Haut-Niger	LT LS P	25 225	30 365		440 1050	530 M 550 F 1712M 1996 F	640 3015		710 4115		
Jonhels (1954)	Gambie	LT LS P							530			
Depierre & Vivien (1977)	Gambie	LT LS P		245 240	327 500	460 1200	540 1880	650 300	740 4100	774 4600	847 5800	
Micha (1973)	Oubangui	LT LS P					487					

Tableau 6 : Variation du coefficient de condition en fonction de la taille et de la saison chez *Heterotis niloticus* du Niger. M = mâle, F = femelle. Modifié de Daget (1957)

Stade de vie	Mois	Longueur standard (cm)	Coefficient de condition (k)
Alevins	Octobre	76	1,76
	Novembre	75	1,58
Juvéniles	Novembre	253	1,45
	Avril	297	1,35
Adultes	Novembre	435	1,21
		M 643	1,13
		F 616	1,17
	Juin	M 629	1,17
		F 623	1,21

- **Parasites de *Heterotis niloticus***

Aussi bien les alevins que les adultes de *Heterotis niloticus* peuvent être parasités. Micha (1973) a identifié sur les alevins de *Heterotis* de l'Oubangui, un protozoaire cilié (parasite externe), *Clossatella sp*, qui est responsable une forte mortalité d'alevins. *Clossatella sp* se fixe sur la tête, la gorge, les nageoires et pénètre dans la cavité buccale provoquant l'asphyxie des alevins. Sur l'adulte, Micha (1973) a identifié un parasite des branchies, *Lernaeogiraffa sp.*, en faible nombre (1-4) et ne provoquant pas de forte mortalité, mais plutôt ralentit la croissance de *Heterotis*. Dans les eaux douces du Bénin et particulièrement dans le fleuve Ouémé, Euzet & Dossou (1979) ont rapporté la présence de *Heterotesia voltae* (Paperna, 1969) sur les branchies des spécimens de *Heterotis niloticus* pêchés dans ce cours d'eau.

1.4.3. Distribution de *Heterotis niloticus* en Afrique

Les Osteoglossomorphes sont des groupes géologiquement très anciens et dont les fossiles des différentes familles ont été retrouvés plus loin avant l'époque du Paléocène. Ces espèces sont distribuées dans les régions tropicales des quatre continents à savoir l'Afrique, l'Amérique du Sud, l'Asie et l'Australie (Bond, 1979). Le modèle de distribution est nul doute, le résultat des mouvements continentaux qui ont engendré des radiations et des spéciations.

Parmi les Osteoglossomorphes, le genre *Heterotis* se rencontre uniquement en Afrique. Les zones de distribution naturelle originelle comprennent les grands fleuves et lacs de l'Afrique tropicale et au Nord de l'équateur. Les plus importants sont les fleuves Sénégal, Gambie, le Niger, le Nil, la Volta et certains cours d'eaux et plans d'eaux du Bénin et du Togo, le lac Tchad, le lac Guiera au Sénégal, le lac Turkana (Figure 8). En dehors de la répartition naturelle, des introductions dans des stations de pisciculture ont été réalisées et à partir desquelles certains cours et plans d'eaux ont été naturellement ou volontairement empoisonnés (Tableau 7).

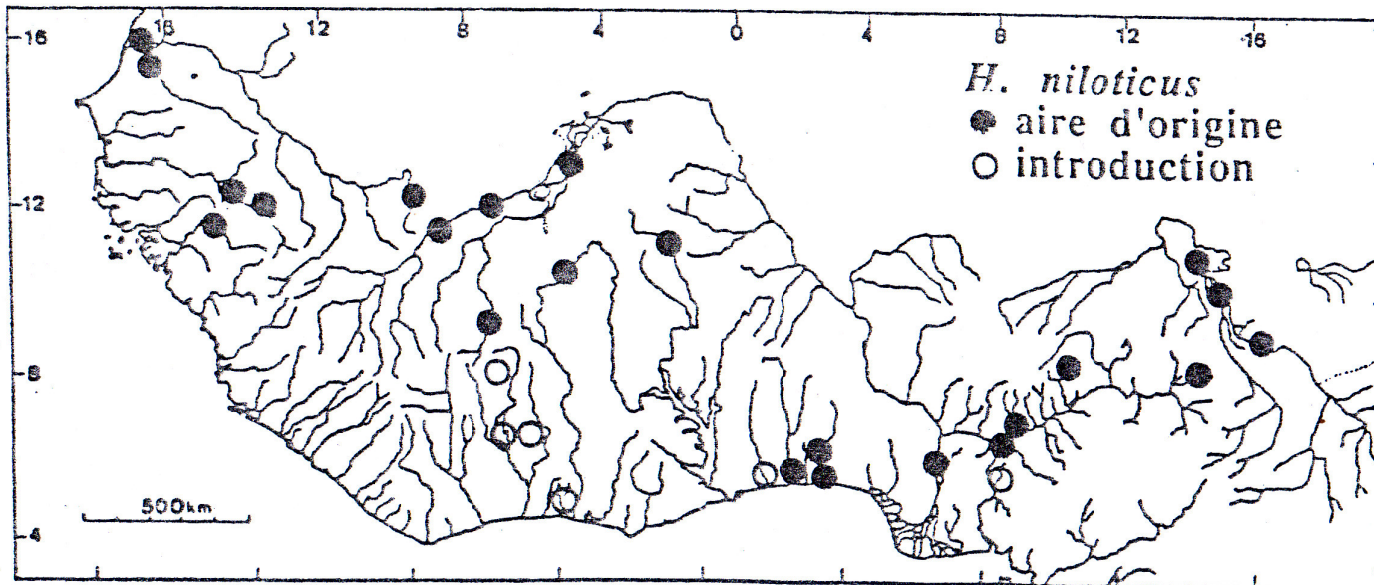


Figure 8 : Distribution géographique de *Heterotis niloticus* en Afrique de l'Ouest et en Afrique Centrale. Les aires de répartition originelle et les aires d'introduction (Leveque et al., 1990) y sont mentionnées.

Tableau 7: Pays et zones d'introduction de *Heterotis niloticus* en Afrique. Modifié de Moreau (1982).

Année d'introduction	Pays d'origine	Pays d'accueil	Zones empoissonnées	Références
1952	Nord Cameroun	Sud Cameroun	Marais de Nyong	(Depierre & Vivien, 1977)
1956	Cameroun	R.C.A.	Pisciculture + fleuve Oubangui	(Micha 1973)
1959	Cameroun	Côte d'Ivoire	Pisciculture de Bouaké et lacs artificiels	(Moreau 1974 ; Lazard 1980)
1963	Cameroun	Madagascar	d'Ayamé(1962) et Kossou (1971) Pisciculture de l'Ivoloina ;	(Rakotomanam pison 1966)
1966-1969	Congo	Zaire	Pangalames est, Hauta-Plateaux Fleuve Congo et	(Moreau, 1982)
-	-	Gabon	lacs Toumba Fleuve Ogoué Bassin de Bambama et de Bia	(Moreau, 1982)

1.5. AQUACULTURE EN AFRIQUE

H. niloticus a fait l'objet d'élevage dans quelques pays d'Afrique Sub-Saharienne. Bien que nombre d'essais a été effectué en stations piscicoles, la majorité des actions liées à la valorisation piscicole de *H. niloticus* se sont déroulées dans des conditions d'élevage extensif peu élaborées se limitant surtout à des introductions dans des lacs artificiels ou réservoirs. Plusieurs auteurs (Iltis, 1961; N'vogo, 1962; Nguenga & Brumett, 2003; Akegbejo-Samsons et al., 2003; Yao et al. 2003; Vincke, 1971; Rakotomanampison, 1966; Moreau, 1982; Micha, 1973) ont signalé l'introduction de *Heterotis niloticus* dans les stations piscicoles et lacs artificiels d'Afrique.

En effet, en R.C.A. (République Centre Afrique), *H. niloticus* a été introduite en 1956 en étang piscicole et dans le fleuve Oubangui (Moreau, 1982). En Côte d'Ivoire, *H. niloticus* a été introduite dans la station piscicole de Konkondékro à Bouaké en 1961 et dans les lacs artificiels d'Ayamé et Kossou respectivement en 1962 en 1971. Actuellement, des essais continuent pour évaluer le potentiel piscicole de cette espèce. En effet, Yao et al. (2003) ont rapporté que des spécimens de *H. niloticus* de 392 g élevés en captivité étroite à forte densité d'élevage (100

individus/m³), montrent des taux élevés de croissance et de survie. Au Cameroun, *H. niloticus* a été introduite en station piscicole en 1962. Récemment, Nguenga & Brummett (2003) ont évalué les résultats de l'introduction en 1962 de *H. niloticus* dans le fleuve Nyong. De cette évaluation, il ressort que l'espèce s'est établie avec succès et a contribué de façon substantielle à l'amélioration du niveau de vie des pêcheurs à travers les ventes des produits de pêche. Au Nigéria, Olanyan & Zwillling (1963) ont conduit en station piscicole, des essais sur le comportement en étang de *Heterotis niloticus* afin d'apprécier ses potentialités piscicoles. Akegbejo-Samsons et al. (2004) ont rapporté des résultats satisfaisants provenant des essais de croissance, de reproduction et de potentiel aquacole de *Heterotis niloticus* élevé en étang dans des réservoirs de la partie sud-ouest de la région côtière du Nigéria. A Madagascar, *H. niloticus* a été introduite dans la station piscicole de l'Ivoine, de Pangalanes-est et des Hauts-plateaux en 1963 (Moreau, 1982), et à la station piscicole de Périnet (Vincke, 1971). Malgré ces différentes introductions et essais en stations piscicoles, la valorisation piscicole de *Heterotis niloticus* en Afrique reste limitée pour plusieurs raisons :

- La non maîtrise de la reproduction induite et le nombre très réduit de chercheurs intéressés à la question
- L'élevage larvaire en milieu contrôlé n'est pas encore maîtrisé ; ce qui fait qu'il est presque impossible aux stations et centres aquacoles de produire des alevins afin de satisfaire les besoins des pisciculteurs. Moreau (1982) a rapporté que le stock de *Heterotis niloticus* utilisé dans les stations provient presque exclusivement des prélèvements dans le milieu naturel.
- Il n'y a aucune donnée disponible sur les sélections génétiques de l'espèce.

1.6. HETEROTIS NILOTICUS AU BENIN

Au Bénin, malgré son importance économique, *Heterotis niloticus* n'a fait l'objet d'aucune étude biologique et écologique. Les données relatives aux captures constituent les seules informations disponibles et exploitables.

1.6.1. Distribution

Au Bénin, *Heterotis niloticus* est naturellement distribué dans la plupart des cours d'eaux et plans d'eaux continentales et aucune introduction n'a été signalée (Direction des Pêches, 1999). La complexité du réseau hydrographique Béninois caractérisé par des interconnexions entre les systèmes lotiques (cours d'eaux) d'une part et entre les systèmes lotiques et systèmes lentiques (plans d'eaux) d'autre part, a certainement conduit à l'établissement de cette espèce dans les

fleuves, rivières et lacs des régions méridionales du Bénin. Dans le septentrion, bien que les expéditions ichtyologiques soient limitées, *Heterotis niloticus* est très peu connu et probablement moins abondant. Au sud, les aires de distribution concernent aussi bien les eaux typiquement douces que les eaux saumâtres à tendance oligohaline.

- **Eaux douces** : Dans la partie méridionale on distingue le fleuve Ouémé, la vallée de l’Ouémé, le fleuve Mono, la rivière Sô, la rivière Couffo, le lac Hlan, le lac Togbadji, le lac Doukonta, la lagune Toho-Todougba, et le lac Toho. Dans la partie Septentrionale où peu d’expéditions ichtyologiques ont été réalisées, on signale cependant la présence de *Heterotis* dans le fleuve Niger et le fleuve Volta (communication personnelle avec les techniciens de pêche).
- **Eaux saumâtres**: On distingue le lac Ahémé, le lac Nokoué, la lagune Côtière et la lagune de Porto-Novo. *Heterotis niloticus* est une espèce d’eaux douce. En conséquence sa présence dans les eaux polyhalines se remarque uniquement pendant les périodes de crue et dans les zones oligohalines où la salinité est faible (voisine de 0‰) (Direction des Pêches, 2000).

1.6.2. Exploitation et Importance Spatiale des Captures

1.6.2.1. Méthodes de capture

Sur les eaux continentales béninoises, la capture de *Heterotis niloticus* s’effectue avec plusieurs méthodes et engins de pêche (Direction des Pêches, 1995) dont les principaux sont :

- **Les filets maillants** : Les filets maillants utilisés pour la capture de *Heterotis* sont de plus ou moins grandes mailles (40-100mm) (Direction des Pêches, 1995). Les investigations sur le lac Hlan ont révélé que les filets de petites mailles sont intensément utilisés pendant la période de recrutement du lac, période où les juvéniles de *Heterotis* effectuent leur première migration hors des zones de végétation. Ce qui constitue une menace pour le stock de la ressource.
- **Les filets éperviers** : A l’opposé des filets éperviers à petites mailles utilisés pour la capture des autres espèces de tailles relativement petites (e. g. *Tilapia*), ceux utilisés pour la capture de *Heterotis* sont de très grandes tailles avec de grandes mailles (50 - 100 mm). Cet engin est spécialement et intensément utilisé sur les cours d’eaux (fleuves, rivières) pour la capture de *Heterotis*. C’est le cas de la rivière Sô où le filet épervier constitue le principal engin de pêche utilisé aussi bien par les pêcheurs autochtones et migrants pour la capture de *Heterotis*.
- **Les nasses** : Deux types de nasses sont utilisés à savoir les nasses de forme conique et des nasses de forme cylindrique qui peuvent être appâtées ou non. Elles sont souvent déposées

dans les zones de reproduction et constituent ainsi une menace pour le stock de géniteurs. Les nasses sont intensément utilisées sur le lac Hlan et surtout pendant les périodes de crue.

- **Les hameçons** : ils sont rarement utilisés
- **Les sennes** : Ce sont des sennes de petites mailles (5-10 mm). Elles servent à délimiter une zone de végétation dans les bras des rivières et fleuves, la partie inférieure de la senne étant enfoncée dans la vase pour empêcher l'évasion du poisson. Ensuite, les plantes flottantes sont enlevées et les bords du filet sont rapprochés pour regrouper les poissons et les capturer. Cette technique de pêche est très commune, efficace et non sélective. Elle se pratique juste au début du retrait des eaux.
- **Les flèches** : Elles sont peu utilisées. Le poisson une fois fléché à vue est déséquilibré et capturé.

1.6.2.2. Importance des captures

La presque totalité des données sur les captures de *Heterotis* provient des annuaires statistiques publiés par la Direction des Pêches. Des observations effectuées sur quatorze (14) années montrent de façon consistante, des différences spatiales et temporelles. *Heterotis niloticus* étant une espèce d'eaux douces, les différences enregistrées sont en grande partie liées à la salinité des eaux. En conséquence, les captures en eaux saumâtres sont nettement insignifiantes surtout pendant les périodes de basses eaux caractérisées par une augmentation de la salinité. Cependant, en période de crues, on enregistre des migrations dans les poches oligohalines des eaux saumâtres et où les captures sont relativement élevées. Les données des statistiques de 14 années réalisées sur les principaux cours d'eaux et plans d'eaux du Sud Bénin révèlent que de 1987 à 2000 (Tableau 8), les captures totales de *Heterotis* ont varié de 209,7 tonnes à 631,9 tonnes avec une moyenne annuelle de 432,3 tonnes. Les différents plans d'eaux concernés ont donné les tendances suivantes :

- **Eaux saumâtres** : Les eaux saumâtres à tendance très salée contribuent très faiblement aux captures totales en raison de la salinité très élevée dans la plupart de son cours pendant toute l'année. C'est le cas de la lagune côtière où de 1987 à 2000, les captures annuelles étaient très faibles et ont varié de 0,01 tonnes à 5,8 tonnes (moyenne annuelle : 2,53 tonnes), contribuant ainsi en moyenne à 0,59 % des captures totales de *Heterotis* au Bénin (Tableau 9). C'est aussi le cas du lac Ahémé où les captures annuelles ont varié de 0,01 tonnes à 47 tonnes (moyenne annuelle : 4,47 tonnes) de 1987 à 2000, contribuant ainsi en moyenne à 1,03 % des captures totales de *Heterotis*.

- **Les eaux oligohalines** : En raison de leur faible salinité, elle contribue de façon substantielle aux captures totales. Sont inclus dans cette catégorie, le système rivière Sô-lac Hlan - Lac Nokoué qui dispose de grandes poches d'eaux douces (malgré la salinité élevée du lac Nokoué) à cause de ses connections diverses avec le fleuve Ouémé. De 1987 à 2000, les captures annuelles du système rivière Sô - Lac Hlan - Lac Nokoué ont varié de 62,5 tonnes à 473,5 (moyenne annuelle : 205,1 tonnes) tonnes soit en moyenne 44,10 % des captures totales. En conséquence, le système rivière Sô - Lac Hlan - Lac Nokoué constitue l'un des grands « réservoir » de *Heterotis*, et par conséquent mérite une attention particulière. Parmi les eaux oligohalines, on retrouve la lagune de Porto-Novo qui reçoit également les eaux du fleuve Ouémé surtout pendant les périodes de crues. En conséquence, les captures y sont également relativement élevées et ont varié de 12,5 tonnes à 172,3 tonnes (moyenne annuelle : 79,8 tonnes) de 1987 à 2000, soit une contribution moyenne annuelle de 18,50 % des captures totales.
- **Eaux typiquement douces** : Parmi les eaux typiquement douces, la vallée de l'Ouémé est la plaine d'inondation où *Heterotis* est le plus abondant. En effet, de 1987 à 2000, les captures annuelles du système de la vallée de l'Ouémé ont varié de 63,6 tonnes à 300 tonnes (moyenne annuelle : 136,7 tonnes) tonnes, soit en moyenne 20 % des captures totales. Sur les petits plans d'eaux tels que la lagune Toho-Todougba, le lac Doukon, le lac Togbadji, qui sont relativement très peu influencés par les cours d'eaux et les crues saisonnières, les captures de *Heterotis* sont relativement faibles (Tableau 9).

Tableau 8: Evolution des captures (tonnes) de *Heterotis niloticus* de 1987 à 2000 sur les principaux cours d'eaux et plans d'eaux du Sud-Bénin. Compilations réalisées à partir des annuaires statistiques de la Direction des Pêches (Annuaire 1987; 1988; 1989; 1990; 1991; 1992; 1993; 1994; 1996; 1996; 1997; 1998; 1999; 2000)

Années	Rivière Sô-Lac Hlan-Lac Nokoué	Lagune de Porto-Novo	Lac Ahémé	Lagune Côtère	Sazoué	Lac Toho	Lac Doukonta	Lagune Toho	Vallée de l'Ouémé	Lac Togbadji	TOTAL
1987	-	44,65	-	-	-	6,93	0,54	0,03	157,5	-	209,65
1988	62,5	152,4	0,3	0,04	0,01	2,9	2,77	1,11	205,83	-	427,83
1989	136,78	172,3	3,28	-	0,01	1,58	2,1	4,69	300	3,85	624,64
1990	112,97	130,3	0,01	-	-	0,71	0,2	2,86	221,52	2,48	471,05
1991	321,04	104,8	0,11	0,01	0,33	3,72	2,6	5,8	82,43	4,24	525,03
1992	86,01	48,26	0,25	-	2,4	3,27	2,89	0,06	63,62	6,36	213,12
1993	89,17	21,46	3,18	5,8	32,93	11,95	1,19	0,73	92,3	4,1	262,81
1994	73,56	155,1	-	-	21,81	5,96	0,99	-	104,47	1,04	362,95
1995	473,51	123,8	2,02	1,86	17,13	4,57	0,96	0,19	113,71	4,04	741,8
1996	234,22	45,76	1,91	-	10,78	10,92	0,61	-	118,91	7,59	430,7

1997	100,07	20,23	-	-	5,79	3,54	1,25	0,16	68,624	15,51	215,17
1998	361,82	42,38	0,03	-	12,834	0,849	0,078	-	204,32	9,625	631,94
1999	361,82	42,68	47	-	6,26	0,189	0,077	-	108,48	7,352	573,86
2000	253,18	12,48	-	-	9,05	3,02	4,78	2,59	72,35	4,43	361,88
Mo- yenne an- nuelle	205,13	79,76	4,47	2,53	4,89	4,29	1,50	1,54	136,72	5,885	432,32

Tableau 9: Evolution des contributions annuelles (%) des plans d'eau ou cours d'eau aux captures de *Heterotis niloticus* de 1987 à 2000. Compilations réalisées à partir des annuaires statistiques de la Direction des Pêches (Annuaires 1987; 1988; 1989; 1990; 1991; 1992; 1993; 1994; 1996; 1996; 1997; 1998; 1999; 2000).

Année	Rivière Sô-Lac Hlan- Lac Nokoué	Lagune de Porto- Novo	Lac Ahémé	Lagune Côtère	Sazoué	Lac Toho	Lac Doukonta	Lagune Toho	Vallée de l'Ouémé	Lac Togbadji	TOTAL
1987	-	21,3	-	-	-	3,31	0,26	0,01	75,13	-	100
1988	14,61	35,61	0,07	0,01	0,002	0,68	0,65	0,26	48,11	-	100
1989	21,90	27,59	0,53	-	0,002	0,25	0,3362	0,75	48,03	0,62	100
1990	23,98	27,66	0,002	-	-	0,15	0,043	0,61	47,03	0,53	100
1991	61,15	19,95	0,02	0,002	0,06	0,71	0,50	1,11	15,7	0,81	100
1992	40,36	22,64	0,12	-	1,13	1,53	1,36	0,03	29,85	2,98	100
1993	33,93	8,17	1,21	2,21	12,53	4,55	0,45	0,28	35,12	1,56	100
1994	20,27	42,74	-	-	6,01	1,64	0,27	-	28,78	0,29	100
1995	63,83	16,69	0,27	0,25	2,30	0,62	0,13	0,03	15,33	0,55	100
1996	54,38	10,62	0,44	-	2,50	2,54	0,14	0	27,61	1,76	100
1997	46,51	9,40	-	-	2,69	1,65	0,58	0,07	31,89	7,21	100
1998	57,26	6,71	0,005	-	2,03	0,13	0,01	-	32,33	1,52	100
1999	63,05	7,437	8,19	-	1,09	0,03	0,01	-	18,90	1,28	100
2000	69,96	3,45	-	-	2,50	0,83	1,32	0,72	19,99	1,22	100
Mo- yenne Annu- elle	47,45	18,45	1,034	0,59	1,13	0,99	0,35	0,35	31,63	1,36	100

1.6.3. Saisonnalité et Périodes d'Abondance

En général, les périodes d'abondance sont les périodes de pluies et les périodes de hautes eaux. Cependant, dans certains lacs d'inondation comme le lac Hlan, *Heterotis niloticus* est aussi exploité pendant les périodes de basses eaux même si les captures sont relativement moins abondantes.

1.6.4. Aquaculture

L'élevage de *Heterotis niloticus* est presque absent sur le territoire béninois. Elle est seulement rencontrée dans quelques rares étangs sur nappe phréatique où elle a été introduite comme espèce secondaire. En effet, au cours de la présente étude, les prospections de sites qui ont précédé nos échantillonnages ont révélé que *Heterotis niloticus* a été introduite comme espèce secondaire dans quelques élevages intensifs et extensifs du Sud-Bénin. Ce sont :

- Le centre piscicole du Colonel Gandonou dans la Commune de Sô-Ava ;
- Le centre piscicole de Dossou-yovo dans la Commune d'Abomey-Calavi ;
- Le centre de formation agricole d'Abomey-Calavi et
- Les « whédo » (étangs traditionnels) de la vallée du fleuve Ouémé.

Par ailleurs, les prospections ont également permis d'identifier des zones potentielles d'élevage extensif notamment les bas-fonds et lacs d'eaux douces dont le régime hydrologique dépend du cours des fleuves Ouémé et Mono et des rivières Couffo et Zou.

Cependant, la valorisation piscicole de cette espèce est confrontée à la difficulté d'approvisionnement en alevins dans les fermes aquacoles ; la reproduction artificielle et l'élevage larvaire n'étant pas encore maîtrisés.

1.6.5. Aspects Economiques

Heterotis niloticus est une espèce de haute valeur économique. Elle est très recherchée par les femmes mareyeuses qui se déplacent sur de longues distances (plus 100 km) à la recherche de ce poisson. Pendant la période d'abondance, les différents écosystèmes concernés constituent de véritables marchés et sont envahis par les mareyeuses. Pour plus d'efficacité dans la collecte, certaines femmes s'installent dans les villages des pêcheurs. Durant mes investigations sur la rivière Sô et le Lac Hlan, j'ai observé une vingtaine de femmes mareyeuses qui sont venues s'installer de façon plus ou moins permanente dans les villages des pêcheurs en monopolisant toutes les captures de *Heterotis*. Les poissons une fois collectés sont conservés au frais avec de la glace (cas des poissons morts) tandis que les individus en vie sont maintenues dans des jarres ou bassines jusqu'au jour de leur acheminement sur les marchés de vente. La commercialisation de *Heterotis* s'effectue dans presque tous les marchés intérieurs de vente de poisson du Sud-Bénin. C'est par exemple l'embarcadère d'Abomey-calavi, les marchés de Cotonou, de Porto-Novo, de Pahou, de Sèhouè etc.. . En dehors des marchés intérieurs, *Heterotis niloticus* est vendu sur des marchés extérieurs (Badagry au Nigéria) où le prix de vente est d'environ 4 fois les prix des marchés intérieurs. Les entretiens avec ces mareyeuses révèlent que le prix du kilo sur ces marchés

extérieurs atteint 4000 FCFA contre environ 1500 FCFA les prix sur les marchés intérieurs. Au Sud du Bénin, et sur la base de quatorze années de données sur les captures, les revenus annuelles issus de *Heterotis* varient de 314.475.000 FCFA à 1.113.000.000 FCFA soit une moyenne annuelle de 648.475.000 FCFA.

CHAPITRE II : LA REGION D'ETUDE

La région comprend la rivière Sô (6° 34,97 N; 2° 23,75 E) et le lac Hlan (6°56.88 N; 2°19,48 E), tous deux situés dans la partie méridionale du Bénin (Figure 9). La région méridionale du Bénin est en général caractérisée par un climat subéquatorial avec deux saisons pluvieuses (Avril à Juillet, mi-Septembre à Octobre), deux saisons sèches (Décembre à Mars; Août à mi-septembre) et une saison de crue allant Septembre à Novembre. La pluviométrie annuelle en 2002 était 1167,2 mm (ASCENA, 2003) et la pluviométrie mensuelle la plus élevée était 438,8 mm enregistrée en Juin (Figure 10). En général, le régime hydrologique de ces écosystèmes aquatiques, bien que sous l'influence partielle des pluies du sud, dépend en grande partie des pluies du Nord-Bénin, lesquelles sont chaque année responsables des crues observées dans tous les systèmes hydrologiques méridionaux.

2.1. LA RIVIERE SÖ

Elle reçoit son eau à travers les connections avec le plus long fleuve du Bénin, l'Ouémé (510 km), et coule vers le Sud sur environs 70 km. La rivière Sô engendre sur son cours, une plaine inondable couvrant environs 1000 km² (Van Thielen et al., 1987). Elle déverse son eau dans le lac Nokoué, le plus grand lac (150 km²) et le plus large système estuarien du Bénin, contribuant ainsi à réguler les salinités spatiales et temporelles de ce dernier. Sur la rivière Sô, la profondeur moyenne durant la période d'étude est 421,2 ($\pm 210,1$) cm, la transparence moyenne est 40,3 ($\pm 28,2$) cm, et la température moyenne est 28,6 ($\pm 2,2$) °C. Les pH sont relativement bas durant la période entière de l'étude (5,4 $\pm 0,6$). Les concentrations en oxygène dissous sont très faibles avec des valeurs moyennes de 1,30 ($\pm 1,29$) m/l ou 19,4% de saturation. Les valeurs moyennes de la conductivité électrique et des solides totaux dissous (TDS) sont respectivement 99,4 ($\pm 3,1$) $\mu\text{s/cm}$ et 46,7 ($\pm 5,38$) mg/l. Les concentrations en nitrites sont faibles avec des valeurs moyennes enregistrées de 0,002 ($\pm 0,0015$) mg/l. Par contre la concentration en fer total est modérément élevée avec une moyenne de 1,04 ($\pm 0,66$) mg/l. La végétation flottante dominante dans la rivière Sô est *Ecchornia crassipes* (Poaceae). Cette plante a été introduite dans le système aquatique béninois il y a une vingtaine d'années (Adité, 1995 ; Adite & Winemiller, 1997) et a occasionné une modification de la qualité des eaux, une réduction de la production halieutique et a rendu difficile la navigation.

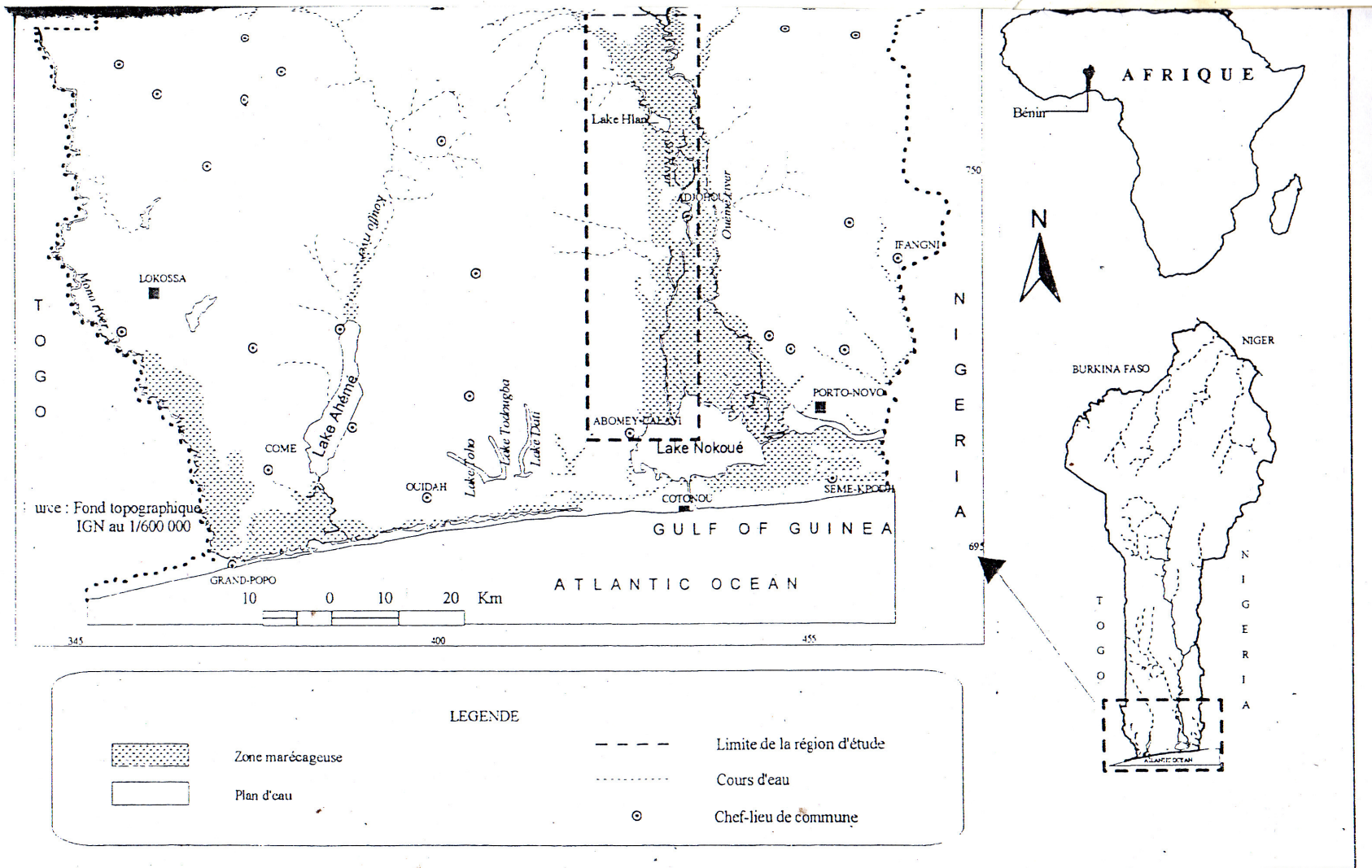


Figure 9 : Situation géographique de la région d'étude (lac Hlan et rivière Sô) au Bénin

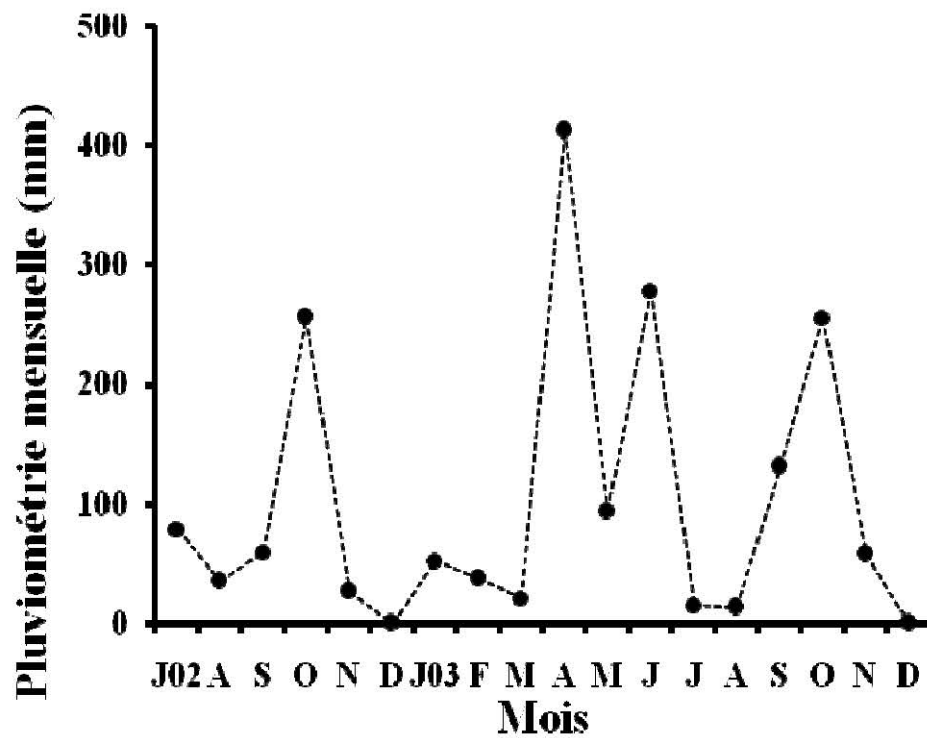


Figure 10: Pluviométrie mensuelle de la région d'étude (Cotonou, Bénin) durant la période d'échantillonnage (Source: ASECNA Cotonou).

D'autres plantes aquatiques comme *Pistia stratiotes* (Araceae) et *Ipomea aquatica* (Convolvulaceae) sont communes sur la rivière et la berge est dominée par le palmier à huile (*Elaeis guineensis*).

A la rivière Sô, on note une diversité phytoplanctonique dominée par les algues bleu vertes (Myxophyceae), les algues vertes (Chlorophyceae) et les Diatomophyceae et une diversité zooplanctonique dominée par les rotifères, les cladocères, les ostracodes et les copépodes (Tableaux 10 et 11).

La rivière Sô est constituée d'une diversité ichthyologique essentiellement dulçaquicole. Mais sa connexion permanente avec le lac Nokoué (eaux saumâtres) a entraîné des intrusions d'espèces estuariennes dont certaines se sont plus ou moins adaptées. La production halieutique annuelle du système lac Nokoué et rivière Sô dépasse 16000 tonnes. Les principales espèces capturées sont *Sarotherodon melanotheron*, *Tilapia guineensis*, *Tilapia zillii*, *Clarias guariepinus*, *Sarotherodon galilaeus*, *Parachanna africana*, *Parachanna obscura*, *Mormyridae*, *Heterotis niloticus*. Plus de 8000 pêcheurs sédentaires et migrants d'ethnies Toffi et Goun exploitent La rivière Sô et le lac Nokoué de façon permanente. En particulier, sur la rivière Sô et ses plaines marginales inondables, *Heterotis niloticus* est la principale espèce pêchée durant la période de crue par les pêcheurs résidents et migrants.

2.2. LE LAC HLAN

Situé entre 6°56,88 N et 2°19,48 E, le lac Hlan est localisé près du village Kpomey (Arrondissement de Sèhouè) à environ 80 km de l'océan Atlantique (Figure 9). Il est d'étendue relativement réduite et est connecté à la rivière Sô par des plaines inondables, ce qui rend possible la navigation (plus facile pendant les périodes de crue) à partir du lac Hlan jusqu'au cours inférieur de la rivière Sô. C'est un lac d'inondation de la rivière Sô et du fleuve Ouémé. Il est communément appelé "lac d'*Heterotis*", à cause de l'abondance relative de cette espèce dans le lac pendant toute l'année. Par ailleurs, le lac Hlan est l'un des rares écosystèmes aquatiques qui reçoit une pression de pêche relativement faible à cause de l'observance de la réglementation traditionnelle des pêches en vigueur dans le village et qui prohibe l'utilisation de filet épervier. Les inondations saisonnières influencent fortement le niveau d'eau, la reproduction et le recrutement de *H. niloticus* dans ce lac. La profondeur du lac Hlan est relativement plus faible que celle de la rivière Sô avec une moyenne de $250,3 \pm 128,47$ cm enregistrée pendant la période d'étude. La

transparence moyenne est de $88,1 \pm 25,2$ cm, et la température moyenne est de $27,6 \pm 1,8$ °C. Les pH sont relativement bas durant la période entière de l'étude $5,3 \pm 0,2$. Les concentrations en oxygène dissous sont très faibles et les valeurs moyennes sont de $1,69 \pm 1,13$ m/l (26% of saturation). Les valeurs moyennes de la conductivité électrique sont de $97,0 \pm 5,5$ μ s/cm et celles des solides totaux dissous (TDS) sont de $47,0 \pm 2,8$ mg/l. Les concentrations en nitrites et en fer sont faibles et les valeurs moyennes enregistrées sont respectivement $0,002 \pm 0,001$ mg/l et $0,67 \pm 0,26$ mg/l.

La végétation flottante dominante au lac Hlan est composée de *Pistia stratiotes* (Araceae), *Azolla africana*, *Nymphaea lotus* (Nymphaeaceae), *Nymphaea maculatus* (Nymphaeaceae), *Eichhornia crassipes*, *Echinochloa pyramides* (Poaceae) et des plantes immergées telles que *Ceratophyllum demersum* (Ceratophyllaceae) et *Utricularia inflexa* (Lantibulariaceae). Certaines graminées flottantes telles que *Cyperus difformis* (Cyperaceae), couvrent une superficie importante du lac et entravent sérieusement les activités de pêche. Néanmoins, ces herbes fournissent un important habitat pour plusieurs espèces de poissons.

Au lac Hlan, on note une diversité phytoplanctonique dominée par les algues bleues vertes (Myxophyceae) et les algues vertes (Chlorophyceae) et une diversité zooplanctonique dominée par les rotifères, les cladocères, les ostracodes et les copépodes (Tableaux 10 et 11).

La diversité ichthyologique du lac Hlan est essentiellement dulçaquicole. Les principales espèces capturées sont *Heterotis niloticus*, *Tilapia guineensis*, *Tilapia zillii*, *Clarias guariepinus*, *Clarias agboyiensis*, *Sarotherodon galilaeus*, *Parachanna africana*, *Parachanna obscura*, *Mormyridae*, *Lates niloticus*, *Chrysichthys sp*, *Brycinus sp*.

Plus de 200 pêcheurs sédentaires et migrants d'ethnies Fon en majorité exploitent le lac Hlan de façon permanente et réalisent annuellement des captures annuelles dépassant 300 tonnes.

Tableau 10 : Espèces d'algues collectées à la Rivière Sô et au lac Hlan en 2003.

Familles	Espèces	Présence/ Absence	
		Rivière Sô	Lac Hlan
Algues bleues vertes (Myxophyceae)	<i>Anabaena sp</i>	+	+
	<i>Coelosphaerium sp</i>	+	+
	<i>Microcystis/Polycistis sp</i>	+	+
	<i>Nostoc sp</i>	-	+
	<i>Oscillatoria sp</i>	-	+
	<i>Phormidium sp</i>	+	+
Algues vertes (Chlorophyceae)	<i>Coelastrum microporum</i>	+	-
	<i>Microspora sp</i>	+	-
	<i>Scenedesmus sp</i>	-	+
	<i>Tetraedon sp</i>	-	+
	<i>Tetraspora gelatinosa</i>	-	+
	<i>Ulothrix sp</i>	+	+
Diatomophyceae	<i>Asterionella sp</i>	-	+
	<i>Cryptomonas sp</i>	+	-
	<i>Cyclotella sp</i>	-	+
	<i>Cymbella sp</i>	+	-
	<i>Fragilaria</i>	+	-
	<i>Gyrosigma sp</i>	-	-
	<i>Melosira sp</i>	+	+
	<i>Navicula sp</i>	+	+
	<i>Nitzchia sp</i>	+	-
	<i>Surirella sp</i>	-	+
	<i>Synedra sp</i>	-	-
Desmidiaceae	<i>Closterium oculaire</i>	+	+
	<i>Pleurotaenium sp</i>	-	+
	<i>Staurodesmus sp</i>	-	+

Tableau 11: Espèces de zooplancton collectées à la rivière Sô et au lac Hlan en 2003.

Familles	Espèces	Présence/ Absence	
		Rivière Sô	Lac Hlan
Rotifera (Brachionidae)	<i>Brachionus calciflorus</i>	-	+
	<i>Brachionus falcatus</i>	+	+
	<i>Brachionus urceolaris</i>	+	+
	<i>Keratella cochlearis</i>	+	+
	<i>Lecane leontina</i>	+	+
	<i>Lecane luna</i>	+	+
	<i>Pseudesida sp</i>	-	+
	<i>Scapholeberis sp</i>	-	+
	<i>Trichocerca sp</i>	+	+

Cladocera	<i>Daphnia cucullata</i>	-	+
	<i>Daphnia sp</i>	+	+
	<i>Ceriodaphnia sp</i>	-	+
	<i>Leptodora sp</i>	+	+
	<i>Moina sp</i>	+	+
Copepoda	<i>Cyclops sp</i>	+	+
	<i>Diaptomus sp</i>	+	+
Ostracoda		+	+
Anostraca	<i>Eubbranchipus</i>	+	+

CHAPITRE III : METHODES GENERALES

3.1. STATIONS D'ECHANTILLONNAGE

Trois habitats écologiques principaux ont été identifiés et échantillonnés sur la rivière Sô et le lac Hlan. Ce sont (1) les plaines inondables adjacentes, et (2) l'eau libre de la rivière Sô et (3) l'eau libre du lac Hlan.

- **Les plaines inondables adjacentes** : Elles sont constituées non seulement des zones marécageuses gorgées d'eau ou non en permanence et d'inondation périodique mais aussi de vastes étendues de terres adjacentes qui s'inondent pendant les périodes de hautes eaux. Sont associées à cet habitat, des formations végétales à espèces flottantes, herbacées, et arbustives et des sols vaseux à tendance argileux ou sablo-argileux avec des débris végétaux qui, ensemble, combinent pour augmenter la turbidité de l'eau. Sauf pendant les périodes de fortes crues où toute la végétation est submergée d'eau et où la vitesse de l'eau est relativement élevée, l'eau dans cet habitat est généralement calme.
- **Les eaux libres de la rivière Sô** : C'est la surface facilement navigable (lit de la rivière) débarrassée de toutes formations végétales sauf certaines plantes flottantes comme les tapis de jacinthes d'eau (*Ecchornia crassipes*) et de graminées qui se déplacent de façon plus ou moins permanente sur l'eau libre et qui vont échouer sur les berges ou les zones adjacentes. En général, la vitesse de l'eau y est très élevée surtout pendant les périodes de hautes eaux.
- **Les eaux libres du Lac Hlan** : C'est une eau stagnante ; la vitesse de l'eau y est très faible sauf pendant les périodes de crues. En général, la profondeur est élevée comparée à l'habitat des plaines inondables et le fond est argilo-sableux ou sableux. En plus des jacinthes d'eaux douces (*Ecchornia crassipes*), on enregistre une grande étendue de tapis et de graminées qui se déplacent de façon plus ou moins permanente sur l'eau libre et qui vont échouer sur les berges ou les zones adjacentes.

Les stades juvénile, pré-adulte et adulte utilisés pour l'étude de l'écologie trophique (habitude alimentaire) et de l'écologie de la reproduction de *Heterotis niloticus*, ont été échantillonnés sur ces trois types de micro habitats que constitue les cinq (5) stations d'échantillonnage, dont quatre (4) choisies tout le long de la rivière Sô, d'amont en aval, aux

environs des villages “Ahome-Blon”, “Ahome-Lokpo”, “Zoungome”, et “Kinto” et le lac Hlan comme station d’échantillonnage (Figure 11) :

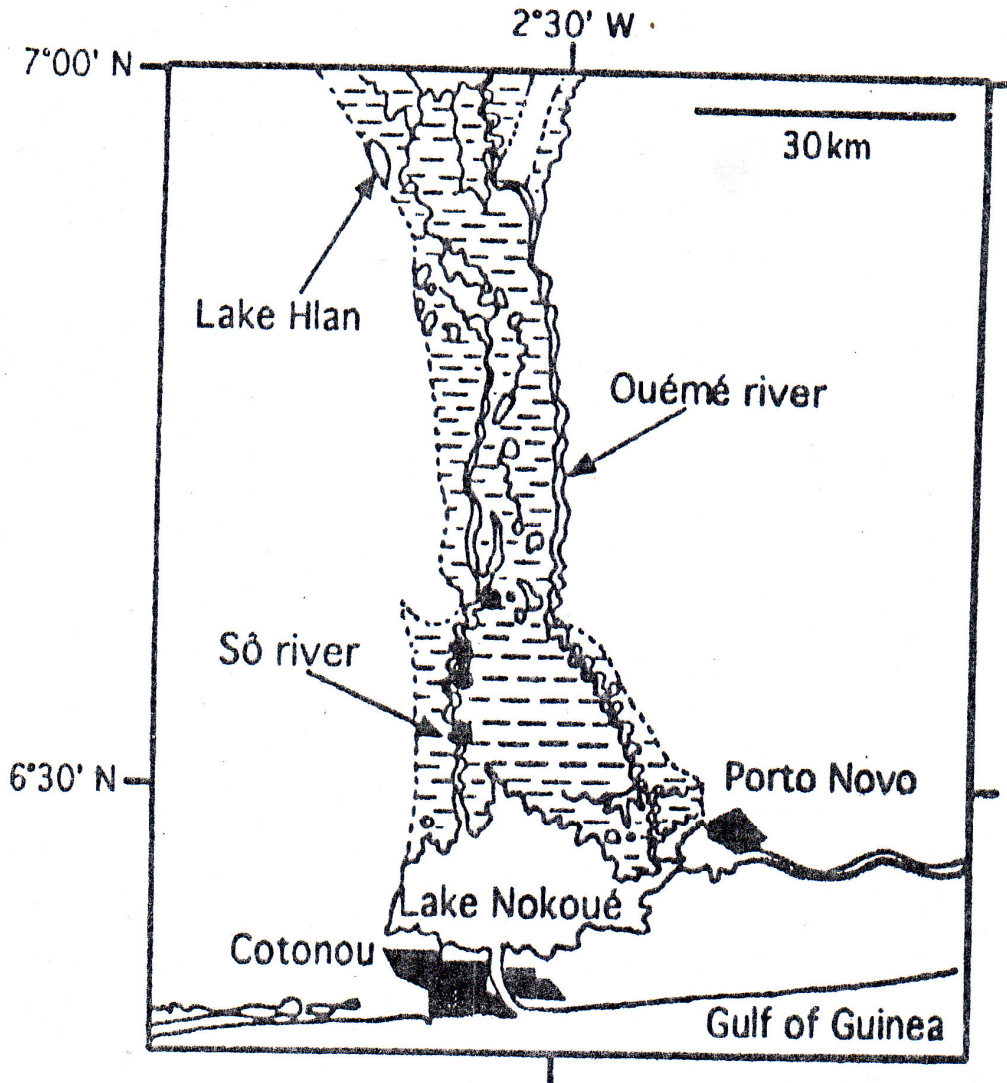


Figure 11 : Stations d'échantillonnage (●) de *Heterotis niloticus* au lac Hlan et à la rivière Sô.

- **Ahome-Blon** : Ahome-Blon est un village distant de 5 km environs du lac Nokoué, mais très peu influencé par la salinité du lac Nokoué, ce qui justifie l'abondance relative de *Heterotis* sur cette station.
- **Ahome-Lokpo** : Il est situé entre 6° 34,97 N et 2°23,75 E et à environs 7 km du lac Nokoué. Tout comme la plupart des autres stations de la rivière Sô, pendant une bonne période de l'année (Janvier à Septembre) cette station est presque entièrement réduite au cours du lit principal et sans débordement. Les activités de pêche y sont également limitées au lit principal. Cependant, d'Octobre à Décembre, si les précipitations (pluies) de la région septentrionale se déroulent normalement, le lit du fleuve débordent tout en créant un lac temporaire sur plus de 5 km selon l'importance de la pluie du Nord Bénin, occasionnant ainsi une forte inondation des zones agricoles (cultures maraîchères et cultures pérennes) et des jachères adjacentes à formations végétales arbustives ou herbacées qui se retrouvent complètement immergées. Cette vaste zone humide (lac temporaire) de plusieurs hectares engendre la migration d'une population importante de *Heterotis*, attirant ainsi une multitude de pêcheurs sédentaires et migrants qui s'impliquent dans une pêche diurne et nocturne très intensive. En conséquence, pendant la crue, il se crée sur cette station, un marché de poissons très animé et où les mareyeuses et les consommateurs de *Heterotis* viennent s'en approvisionner.
- **Kinto** : Le village Kinto est situé à environs 20 km du lac Nokoué et constitue également un lieu d'intenses activités de pêche. Cette station possède des ramifications qui communiquent avec l'Ouémé et est également sujette à de fortes inondations. Même à la décrue, des poches d'eaux et de végétation adjacente subsistent et constituent un réservoir de *Heterotis*. Ces poches d'eaux sont souvent identifiées une à une par les pêcheurs qui les exploitent de façon très intensive. Pendant la collection, avec l'aide des pêcheurs, ces zones ont été repérées et fouillées pour l'échantillonnage de *Heterotis*.
- **Zoungomè** : Cette station est située à environs 12 km du lac Nokoué. Ici, les débordements de l'eau (inondations) sont moins prononcés comparés à ceux des stations Ahome-Lokpo et Kinto.
- **Lac Hlan** : Il est situé entre 6°56,88 N et 2°19,48 E et à environs 50 km du lac Nokoué. Il reçoit l'eau de l'Ouémé et à l'opposé de la rivière Sô, la pêche à *Heterotis* y est permanente. Les collections de *Heterotis* sur le lac Hlan ont été réalisées aussi bien en eaux libres (centre lac) que dans les zones de frayères (zones de végétation).

Par ailleurs, le matériel biologique (larves) devant servir à l'expérience sur l'élevage larvaire notamment l'âge de sevrage de *Heterotis niloticus* ont été directement collectées sur le lac Hlan, dans les nids construits par les reproducteurs sur les zones de frayères. Sur ces aires de reproduction, on distingue plusieurs catégories de nids :

- Les nids non actifs, abandonnés par les reproducteurs à cause du retrait d'eau ou à cause du dérangement par les pêcheurs. Ces nids non visités par les reproducteurs sont reconnaissables par la présence de débris à la surface de l'eau du nid et par la fermeture de l'issue (ouverture) permettant aux géniteurs d'entrer dans le nid ou de sortir du nid.
- Les nids actifs qui sont pour la plupart nouvellement construits, sans débris végétaux à la surface de l'eau et sont munis d'une ouverture visible qui indiquent que les reproducteurs y séjournent. Ces nids ont été identifiés et visités à l'aide d'une pirogue, et examinés.

3.2. EVALUATION DE LA QUALITE DES DIFFERENTS HABITATS

Chaque stations d'échantillonnage précédemment décrit a été évaluée mensuellement en fonction des valeurs des paramètres environnementaux. Il a été collecté des données relatives au régime des crues (forte, moyen, faible, étiage), aux conditions atmosphériques (temps ensoleillé, temps modéré, ciel couvert, vent léger, vent violent), à la nature du sédiment (bloc ou cailloux, sable grossier, boue ou argile), au type de substrat (sans couverture, déchets organiques, feuilles), au type de formation végétale dominante (flottante, aquatique, herbeuse, arbustive, arborée), à la diversité phytoplanctonique et zooplanctonique, aux habitats terrestres adjacents et à leur utilisation (cultures pérennes, maraîchères, plantation, pêche, aquaculture), aux pollutions éventuelles (utilisation de pesticides, d'engrais minéraux et organiques), à la dégradation de l'environnement aquatique, et à la qualité physico-chimique des eaux. A chaque station d'échantillonnage, ces paramètres ont été mesurés in situ soit par observation ou appréciation directe, soit avec des coffrets d'analyse ou appareils appropriés, soit au laboratoire, en vue de la caractérisation des habitats.

Le type de substrat et la nature du sédiment ont été identifiés par prélèvement direct du fond et par appréciation. La végétation terrestre, aquatique et flottante collectée ont été identifiées à l'Herbier National de la Faculté des Sciences et Techniques, Université d'Abomey-Calavi. La diversité phytoplanctonique et zooplanctonique relative aux deux systèmes aquatiques (rivière Sô et lac Hlan) a été évaluée par échantillonnage du plancton avec un filet phytoplanctonique « model HYDRO-BIOS KIEL » et par identification des espèces à l'aide d'une loupe binoculaire « Model Pierron » (grossissement x 45) et d'un microscope électronique « Model Pierron ». Les espèces de

phytoplancton et de zooplancton collectées ont été identifiées au plus bas niveau taxonomique possible (famille, genre surtout) à l'aide de clé d'identification des algues des invertébrés aquatiques de Needham & Needham (1962), et de Bourrelly (1981, 1985, 1990). Des observations et appréciations directes sur les sites ont permis de déterminer les conditions atmosphériques, les habitats terrestres dominants, l'utilisation des zones humides adjacentes, les différentes causes de dégradation des habitats de l'espèce et l'état de la ressource.

Relative à l'évaluation de la qualité physico-chimique de l'eau du système fluvio-lacustre rivière Sô et lac Hlan, l'eau a été échantillonnée à l'aide d'un échantillonneur isotherme « model HYDRO-BIOS ». La profondeur a été mesurée à 1 cm près à l'aide d'une corde graduée munie d'un échantillonneur. La température a été mesurée à 0,1 °C près à l'aide d'une sonde incorporée au pH-mètre. Le pH a été mesuré à 0,1 près à l'aide d'un pH-mètre « model 3150 waterproof ». L'oxygène dissous a été mesuré à 0,1 mg/l près à l'aide d'un oxymètre « model 9150 waterproof ». La salinité, les solides totaux dissous (TDS) et la conductivité ont été mesurés respectivement à 1 mg/l près, à 0,1 mg/l près, et à 0,1 mg/l près à l'aide d'un conductimètre « model WTW LT 340 ». La turbidité a été mesurée à 1 cm près à l'aide d'un disque de Secchi (HYDRO-BIOS). Les nitrates, nitrites et fer totaux ont été mesurés à 0,01 mg/l près par colorimétrie à l'aide de réactifs Merck (AQUAMERCK).

Une fiche de données (Annexes) a été confectionnée à cet effet.

3.3. METHODES DE COLLECTE DES SPECIMENS DE *HETEROTIS*

De Juillet 2002 à Décembre 2003, les spécimens de *H. niloticus* ont été collectés mensuellement sur la rivière Sô et sur le lac Hlan, aussi bien dans les zones de végétation aquatique qu'en eaux libres. Dans les deux habitats, les échantillonnages ont été effectués avec plusieurs engins de pêche afin de collecter des spécimens de toutes tailles et pour que les échantillons reflètent effectivement la population de chaque habitat (rivière Sô et lac Hlan). Les échantillonnages successifs ont été effectués mensuellement afin qu'englober toutes les saisons (pluvieuse, crue, sèche) et avec l'aide des pêcheurs professionnels.

- **Rivière Sô** : Les pêches dans les zones de végétation ont été réalisées en entourant une superficie de $225 \text{ m}^2 \times 4$ (moyenne mensuelle) avec une senne (largeur=2m, maille=10 mm) supportée par des piquets, en enlevant ensuite la végétation, en rapprochant progressivement la senne pour concentrer les poissons et enfin en capturant les *Heterotis* à l'aide d'épuisettes. Avec cette superficie échantillonnée (225 m^2) et pour les quatre stations, on estime à (12 heures) $\times 4$, les moyennes mensuelles de l'effort de pêche. Les pêches en eaux libres ont été

réalisées à l'aide de filets éperviers (mailles : 50-80 mm) très résistants pour éviter des déchirures provoquées par les spécimens de grandes tailles. L'utilisation du filet épervier nécessite deux personnes : une personne lançant le filet et l'autre conduisant la pirogue. Avec le filet épervier, les moyennes mensuelles de l'effort de pêche ont été évaluées pour les quatre stations à (12 heures) x 4.

- **Lac Hlan** : Les échantillonnages de poissons dans les zones de végétation ont été effectués à l'aide de nasses (longueur : 80 mm ; ouverture : 50 mm). La pose des nasses dans les zones de frayère s'effectue en identifiant un nid actif et en disposant la nasse à l'ouverture du nid ou canal étroit aménagé par le reproducteur et qui sert d'entrée et de sortie. Pour l'échantillonnage, une moyenne mensuelle de soixante (60) nasses a été disposée pendant (12 heures) x 4 dans les zones de végétation au niveau des ouvertures des nids construits par les reproducteurs. Par contre l'échantillonnage en eau libre a été effectué à l'aide d'un filet maillant (20 x 2 m ; mailles : 60 mm) disposé au centre lac pendant (12 heures) x 4.

Relatif à l'échantillonnage des larves de *Heterotis* devant servir aux observations en bassin, au terme de l'examen des nids identifiés, les nids contenant des larves ont été retenus pour la collecte et ont été immédiatement et entièrement vidés en raison des évasions observées lorsque le reproducteur constate la présence humaine. En effet, une fois le nid identifié et lorsque le reproducteur se rend compte d'un dérangement quelconque, un retard dans la collecte des larves engendre l'évasion des reproducteurs avec les larves : la femelle avale les larves dans sa bouche et change de nid. La collecte de toutes les larves du nid s'effectue avec un seau ou un bol et les larves sont ensuite délicatement transférées dans un autre seau plastique isotherme contenant l'eau originelle du nid afin d'éviter les chocs thermiques. Les collections sont généralement effectuées tôt le matin (6-7 heures) ou tard le soir (18-19 heures) afin d'éviter les morts massives. Les larves sont transportées à l'Unité de Recherches sur les Zones Humides (Faculté des Sciences et Techniques) à l'aide d'un véhicule 4WD et sont ensuite transférées dans des bassins pour des observations et expérimentations ultérieures.

Par contre, les nids de reproducteurs abritant les œufs pondus sont suivis jusqu'à éclosion et automatiquement vidés.

3.4. TRAITEMENT DES ÉCHANTILLONS DE POISSONS

Les échantillons de *Heterotis* une fois collectés, ont été directement acheminés au laboratoire d'Hydrobiologie du Département de Zoologie et Génétiques de la Faculté des Sciences

et Techniques de l'Université d'Abomey-Calavi pour être traités. Sur chaque spécimen, la longueur totale (LT) et la longueur standard (LS) ont été mesurées au millimètre près à l'aide d'un ichtyomètre gradué. Le poids (W) a été mesuré au g près à l'aide d'une balance électronique « marque TEFAL). Les deux otolithes et quelques écailles sont isolées et conservées dans des albums en vue d'observations ultérieures.

Chaque spécimen est ensuite disséqué ventralement de l'anus à la mâchoire inférieure à l'aide d'une paire de ciseaux. Pour apprécier la condition des spécimens de poisson, les graisses au niveau de la cavité abdominale et des viscères ont été évaluées en utilisant les codes et critères définis par Winemiller (1989) : 1 = pas de graisse ; 1,5 = traces de graisse au niveau des tissus connectifs et au niveau de la cavité coelomique ; 2 = petite quantité de graisse autour des viscères, et des traces dans les tissus connectifs et au niveau de la cavité coelomique ; 2,5 = dépôt modéré de graisses au niveau des viscères et une fine couche de trace de graisse sur les tissus connectifs et sur la cavité coelomique ; 3 = large dépôt autour des viscères et dans la cavité coelomique mais ne remplissant pas le coelome ; 3,5 = très large dépôt au niveau du coelome mais ne remplissant pas la région abdominale, 4 = la cavité abdominale est remplie de graisse.

La gonade et l'ensemble intestin et estomac sont ensuite isolés. La longueur totale et la largeur de la gonade ont été mesurés à 1mm près à l'aide d'un ichtyomètre et le poids a été mesuré à 0,1 g près à l'aide d'une balance électronique TEFAL. La longueur de l'ensemble intestin et estomac a été mesurée à 1mm près à l'aide d'un ichtyomètre. Pour ce faire, les replis intestinaux ont été dépliés (sans tirer sur l'intestin) et la distance anus - cæcum pyrrolique a été mesurée. La gonade et l'estomac sont ensuite conservés dans du formol à 5% pour des observations ultérieures.

Les larves collectées et transférées dans des bassins sont nourries après une journée (12 à 24 heures) aux zooplanctons et aux nauplii d'*Artémia* (Kurios-*Artemia* cyst 90% Grade A) pendant 48 heures et sont ensuite prises en compte et réparties dans des bassins pour les observations et essais de sevrage.

DEUXIEME PARTIE :

**ECOLOGIE TROPHIQUE, STRUCTURE DE LA
POPULATION ET ECOLOGIE DE LA REPRODUCTION
DE *HETEROTIS NILOTICUS***

CHAPITRE IV: VARIATIONS ONTOGENETIQUE, SAISONNIERE ET SPATIALE DE L'ECOLOGIE TROPHIQUE DE *HETEROTIS NILOTICUS* (OSTEOGLOSSIFORME ; OSTEOGLOSSIDAE) DANS LE SYSTEME FLUVIO – LACUSTRE RIVIERE SÔ ET LAC HLAN AU SUD-BENIN

RESUME

En Afrique, *Heterotis niloticus* est une espèce de poisson économiquement très importante dans les pêcheries artisanales des eaux douces notamment les cours d'eaux, les plaines inondables, les lacs et à un moindre degré en aquaculture. Sur le plan trophique, différentes études ont classé *H. niloticus* dans le groupe des espèces « détritivores », partiellement à cause de son régime alimentaire benthique d'une part et à cause de la présence d'un gésier au niveau du tractus digestif d'autre part. Dans la présente étude, le contenu stomacal de 1461 spécimens de *H. niloticus* échantillonnés à la rivière Sô et au lac Hlan (Sud-Bénin) a été examiné pendant 18 mois consécutifs incluant saison pluvieuse, période de crue et saison sèche. La population de *Heterotis niloticus* de la rivière Sô et de ses plaines marginales périodiquement inondées est dominée par les juvéniles et les pré-adultes (96,5%). Par contre au lac Hlan (un lac naturel d'inondation situé à 35 km à l'amont de la rivière Sô), les individus adultes et les reproducteurs (45,7%) sont assez représentés et plus abondants. *Heterotis* consomme une variété de ressources notamment les invertébrés aquatiques (microcrustacés, insectes), les petites graines coriaces et les détritits. Les juvéniles ingèrent une forte proportion d'invertébrés aquatiques (microcrustacés et larves d'insectes) tandis que les adultes consomment un mélange d'invertébrés aquatiques, de graines et de détritits avec une tendance plus prononcée au régime benthique. Les résultats révèlent de façon consistante, un changement ontogénétique (variation en fonction de la taille) du régime alimentaire. En général, les individus de tailles <100 mm LS présentent une niche écologique « diet breadth » plus étroite et se nourrissent essentiellement d'invertébrés aquatiques qui demeurent également significatifs dans le régime alimentaire des adultes. Par contre, à partir de 100-200 mm LS, la niche écologique s'élargit et *Heterotis* commence à ingérer des graines et des détritits, avec une augmentation marquée de la proportion de détritits ingérés par les tailles 300 mm LS à 400 mm LS sur le lac Hlan et par les tailles 500 mm LS à 600 mm LS sur la rivière Sô. Les résultats révèlent également une variation saisonnière du régime alimentaire au niveau des deux populations. Dans les deux habitats les résultats indiquent que la consommation de détritits et de graines augmente avec la taille (LS) de *Heterotis*. Par contre, la consommation de microcrustacés et d'insectes aquatiques diminuent avec la taille (LS) de *Heterotis*. L'éventail des

ressources ingérées ou niche écologique n'est pas significativement différent entre la population des deux habitats. Au lac Hlan, la niche écologique augmente avec la taille (LS) et la longueur relative du tractus digestif ($\log(LTD/W)$) est négativement corrélée avec le poids ($\log(W)$) ($r^2 = 0,99$; $p < 0,0001$) et $\log(TD/LS)$ est négativement corrélée avec la longueur corporelle ($\log(LS)$) ($r^2 = 0,22$). La pente de la régression $\log(TD) - \log(W)$ est de 0,31 et les ratios moyens (TD/LS) ont varié entre 0,98 et 2,02. Ces résultats supportent l'hypothèse selon laquelle *Heterotis niloticus* est un omnivore et non un « détritivore spécialiste ». La présence de gésier au niveau du tractus digestif de *Heterotis* est probablement une adaptation écologique de l'espèce afin de faciliter la digestion des détritits et surtout des graines coriaces qui constituent des ressources disponibles en permanence dans son habitat.

Mots clés : adaptation écologique, écomorphologie, crue, niche écologique, omnivore, pêche, similarité
alimentaire

4.1. INTRODUCTION

En dépit de leur grande évolution et de leur importance dans les pêcheries, la famille des Osteoglossidae (Osteoglossiformes) n'a fait l'objet d'aucune étude extensive. Globalement, toutes les espèces d'Osteoglossidae connues jusqu'ici habitent les rivières tropicales, les lacs, et les zones humides (*H. niloticus* en Afrique (Cuvier, 1829), *Arapaima gigas* (Schinz, 1822), et *Osteoglossum* spp. dans les bassins de l'Amazonie, et *Scleropages* spp. au Sud-est de l'Asie, à l'Est des Indes, et au Nord Est de l'Australie).

En général, tous les Osteoglossidae pratiquent des formes de garde parentale allant de la garde des frayères (*Heterotis* et *Arapaima*) à la garde de progéniture (œufs et larves) dans la bouche (*Osteoglossum* et *Scleropages*).

Heterotis niloticus (Cuvier, 1829), est la seule espèce de la famille des Osteoglossidae originaire d'Afrique (Holden & Reed, 1972; Greenwood, 1973; Welcomme, 1975; 1979; Moreau, 1982; Lowe McConnell, 1975; 1987; Li & Wilson, 1996) et retrouvée dans les fleuves et rivières d'Afrique de l'Ouest, dans la région soudanaise du Nil et dans la région Congolaise de l'Afrique centrale (Aubenton, 1955; Daget, 1957; Leveque et al., 1990a; 1990b). Cette espèce a été également introduite dans plusieurs lacs et dans des fermes et centres d'aquaculture (e.g., Lake Kossou in Ivory Coast, Lake Nyong in Cameroon) (Moreau, 1974; Depiere & Vivien, 1977).

Heterotis niloticus a été caractérisée comme espèce microphage (Lowe-McConnell, 1985; 1987) mais peut aussi consommer une variété de détritux végétaux telles que les plantes, les graines et les invertébrées benthiques et pélagiques (Fagade & Olaniyan, 1973; McConnell, 1975; Lauzanne, 1976; Hickley & Bailey, 1987). Par contre, les Osteoglossidae des autres régions tropicales sont piscivores (cas de *Arapaima gigas*) ou des carnivores qui consomment des poissons et également une variété de vertébrés terrestres et d'invertébrés (cas de *Osteoglossum* et *Scleropages* spp.) (Goulding, 1980; Rainboth, 1996; Allen et al., 2002).

Au Bénin, *H. niloticus* est une espèce de haute valeur économique et est intensément exploitée par les pêcheurs artisanaux pour la vente et l'autoconsommation. Cette espèce est commune dans les écosystèmes d'eaux douces du sud, et spécialement dans les fleuves Ouémé, Mono, les rivières Sô, Couffo et Zou, et les lacs Nokoué, Hlan, Toho et Toho-Todougba (Van Thielen et al., 1987; Adite & Van Thielen, 1995). Au Sud du Bénin, les captures annuelles les plus élevées de *H. niloticus* sont estimées à 742 tonnes (Direction des Pêches, 1996) lesquelles ont été évaluées à environ \$1,485,000 de revenu par an. A cause de sa grande importance écologique et économique en Afrique de l'Ouest et en Afrique centrale, (Moreau, 1982), il est

indispensable d'initier des études écologiques et biologiques notamment sur l'utilisation des habitats, l'écologie trophique et les exigences nutritionnelles de cette espèce afin de capitaliser des informations utiles pour une gestion efficace des pêches et la promotion des technologies aquacoles.

Les variations de la disponibilité des ressources affectent grandement le régime alimentaire tant sur le plan spatial que temporel, et le schéma de la recherche et d'acquisition des proies est particulièrement rigide et unique dans les systèmes à régime hydrologique saisonnier (Winemiller 1989, 1990, 1991; Garcia-Berthou & Moreno-Amich, 2000; Winemiller & Kelso-Winemiller, 2003). Il est ainsi rapporté que la disponibilité saisonnière des habitats marginaux (plaines inondées) et des ressources allochtones peuvent grandement affecter le régime alimentaire des poissons (Winemiller, 1990; Danson-Ofori, 1992; Winemiller & Ponwith, 1998; Sainte-Marie & Chabot, 2002). De plus le changement ontogénétique du régime alimentaire ou variation du régime en fonction des tailles, sont des considérations majeures et importantes en écologie halieutique (e. g., Winemiller, 1989; Garcia-Berthou, 1999; Garcia-Berthou & Moreno-Amich, 2000; Adriaens et al., 2001; Claessen et al., 2002; Koen Alonso et al., 2002; Steingrimsson & Gislason, 2002; Sainte-Marie & Chabot, 2002; Barbarino Duque & Winemiller, 2003; Gill & Morgan, 2003). Les larves de la plupart des poissons d'eaux douces consomment des micro-organismes, spécialement les microcrustacés et autres formes de zooplancton, avec un éventail de proies consommées «diet breadth» relativement étroit (Adriaens et al., 2001) indiquant qu'elles ingèrent un nombre très limité de ressources, ceci en raison du développement incomplet de leur système digestif. Mais au fur et à mesure qu'elles croissent, ces larves peuvent à ingérer un nombre relativement plus important et diversifié de proies de plus ou moins grandes tailles tout en maintenant ou en augmentant leur efficacité alimentaire (Adriaens et al., 2001; Steingrimsson & Gislason, 2002). Par ailleurs, plusieurs espèces de poissons détritivores développent des adaptations morphologiques et comportementales qui leur permettent d'ingérer, de digérer, et d'assimiler plus facilement les matières organiques et détritiques réfractaires (Bowen, 1983; Adite & Winemiller, 1997). Le gésier, sorte de chambre à paroi très épaisse qui précède les intestins, et le cæcum pylorique du tractus digestif de *H. niloticus* sont des exemples de telles adaptations (Moreau, 1982).

Au Bénin, malgré l'importance économique de *Heterotis* dans les pêcheries artisanales, aucune étude écologique n'a été entreprise sur cette espèce d'eaux douces dont le statut écologique dans les eaux béninoises est très peu connu. Ce manque d'information rend difficile l'élaboration d'un plan de conservation et de protection de ces habitats et sa valorisation piscicole.

La présente étude a pour but d'investiguer sur l'écologie trophique de la population de *H. niloticus* de la rivière Sô et du lac Hlan, tous deux situés au Sud du Bénin (Afrique de l'Ouest).

Les variations ontogénétiques, saisonnières et spatiales du régime alimentaire ont été également examinées et discutées. A cause de son importance dans la pêche artisanale et commerciale au Bénin, et des tentatives de valorisation piscicole en Afrique de l'Ouest et en Afrique Centrale (Moreau, 1982), des informations sur l'utilisation des habitats, sur l'écologie trophique et sur les besoins nutritionnels sont nécessaires aussi bien pour le développement et la gestion des pêches que pour l'aquaculture.

4.2. MATERIEL ET METHODES

La région d'étude et les stations d'échantillonnage, les méthodes de collecte du matériel biologique et le traitement préliminaire des poissons échantillonnés ont été décrits dans les chapitres II (Région d'étude) et III (Méthodes générales).

4.2.1. Analyses du Contenu Stomacal

Les échantillons d'estomacs précédemment préservés dans du formol à 5% ont été disséqués et les contenus stomacaux ont été examinés à la loupe binoculaire (Modèle Pierron : grossissement 400 x) et au microscope électronique. Pour ce faire, la totalité du contenu stomacal est transférée dans une boîte plastique cylindrique transparente et des gouttes d'eaux sont régulièrement ajoutées pour faciliter l'observation, la séparation et l'identification des proies microscopiques. De plus, pour chaque spécimen, un sous échantillon du contenu stomacal a été examiné sous microscope électronique pour l'identification des espèces phytoplanctoniques et certaines espèces de rotifères. Les différentes proies ont été identifiées au plus bas niveau taxonomique possible à l'aide de références sur les invertébrés aquatiques, le zooplancton et le phytoplancton (Needham & Needham, 1962; Bourrelly, 1981, 1985, 1990). Après identification, chaque type de proie a été séparé et l'excès d'eau a été absorbé à l'aide de papier buvard. Le volume de chaque catégorie de proie a été estimé par la méthode de déplacement d'eau à l'aide d'une burette cylindrique graduée. Pour des contenus stomacaux microscopiques < 0,002ml, le volume a été estimé à vue en comparaison avec un échantillon standard d'eau de volume 0,01 ml obtenu à l'aide d'une pipette et disposé sur lame (Winemiller, 1990). Une proie ayant un volume approximatif correspondant au quart du volume 0,01 ml a été enregistré sous un volume de 0,0025 ml. Les proies non identifiées sont conservées dans des piluliers et ont été observées ultérieurement.

4.2.2. Analyse des Données

Les différentes proies ingérées par *H. niloticus* ont été listées et catégorisées et les proportions volumétriques des différentes catégories ont été calculées par classe de taille. Ces proportions volumétriques ont permis de déterminer les indices suivants :

- « Diet breadth »: Elle permet d'évaluer la niche écologique ou l'éventail de proies ingérées. Cet éventail de ressources consommées a été déterminé pour les différentes classes de tailles en utilisant la formule de Simpson's (1949) (Krebs, 1989) :

$$\text{« Diet breadth » (B)} = 1 / \sum_{i=1}^n p_i^2$$

où p_i est la proportion de la proie i dans les estomacs, n est le nombre total de proies dans les estomacs. B varie de 1 (lorsqu'il y a une seule ressource ingérée), à n lorsque toutes les ressources sont ingérées en proportion égales.

- « Dietary overlap » (\emptyset): Pour deux différentes classes de tailles, cet indice mesure la similarité entre les ressources consommées. L'indice de similarité entre les proies consommées est calculé en utilisant la formule de Pianka (1976) :

$$\emptyset_{jk} = \frac{\sum_{i=1}^n p_{ij} p_{ik}}{(\sum_{i=1}^n p_{ij}^2 \cdot \sum_{i=1}^n p_{ik}^2)^{1/2}}$$

où \emptyset_{jk} est l'indice de similarité « dietary overlap » des ressources consommées entre la taille j et la taille k , p_{ij} la proportion de la ressource i ingérée par l'espèce j , p_{ik} est la proportion de la ressource i ingérée par l'espèce k et n le nombre total de catégories de ressources utilisées.

Les variations ontogénétiques, saisonnières et spatiales, des proportions volumétriques et les valeurs des indices calculés sont comparées à l'aide de l'analyse de variance à 3 critères (3-way ANOVA) que sont les deux habitats (rivière Sô, lac Hlan) les classes de tailles (juvéniles, pré-adultes, adultes) et les saisons (pluvieuse, crue, sèche) en utilisant le logiciel STATISTICA (Statsoft, Tulsa, Oklahoma, USA, 2000).

Les corrélations entre la longueur relative du tractus digestif et le poids corporel et entre la longueur relative du tractus digestif la longueur standard ont été examinées par l'analyse des régressions linéaires.

Des histogrammes ont permis de représenter les proportions de chaque catégorie de proies consommées (sable & détritits, graines, microcrustacés, insectes aquatiques,) en fonction de l'habitat (rivière Sô, lac Hlan) et en fonction de la saison (pluvieuse, crue, sèche).

De même au niveau de chaque habitat, des courbes ont permis de représenter les proportions de chaque catégorie de proies consommées (sable & détritits, graines, microcrustacés, insectes aquatiques) par classe de tailles afin d'en déduire les tendances ontogénétiques.

4.3. RESULTATS

4.3.1. Structure de la Population et Utilisation des Habitats

L'utilisation des deux habitats majeurs (eaux libres, végétation aquatique) identifiés dans la zone d'étude est liée aux fonctions de reproduction, de croissance et de recrutement de *Heterotis niloticus* pendant la période considérée qui elles-mêmes dépendent de la saison. En effet, pendant la saison pluvieuse et la période de crue, on enregistre une migration massive des reproducteurs des eaux libres vers les zones marginales inondées en vue d'accomplir leur fonction saisonnière de reproduction. Ce comportement migratoire se remarque par la présence de nombreux nids actifs enregistrés pendant cette saison et dont les maxima en 2002 et en 2003 sont respectivement 41 nids/hectares et 51 nids/hectares. Par ailleurs, pendant cette même saison pluvieuse et période de crue, on enregistre une première sortie des juvéniles de 4-6 mois qui migrent vers l'eau libre, comportement également rapporté par Moreau (1982). C'est le cas des nombreuses juvéniles collectées à la rivière Sô et au lac Hlan en Novembre - Décembre, qui proviennent des reproductions de Mars - Avril et qui participent au recrutement du lac.

Pendant la saison sèche par contre, du fait du retrait des eaux (la rivière Sô réduite au lit principal ; le lac Hlan plus où moins réduit à l'eau libre), on enregistre une migration retour des reproducteurs surtout vers l'eau libre, menant ainsi une vie pélagique.

Par ailleurs, les résultats révèlent que la structure de la population de *Heterotis niloticus* dans la rivière Sô est différente de celle du lac Hlan probablement à cause des différences hydrologiques et écologiques de ces habitats. En effet, des 908 spécimens collectés au lac Hlan, 36,5% sont des juvéniles (<300 mm LS) et sont capturées en grande partie pendant les périodes de hautes eaux, 17,8% sont des pré-adultes (300-500 mm LS), et 45,7 % sont des adultes (>500 mm

LS). Sur les 553 spécimens collectés sur la rivière Sô, 35,1% sont des juvéniles (<300 mm LS), 60,2% sont des pré-adultes (300 mm -500 mm LS) et 4,7% seulement sont des adultes (>500 mm LS). Au lac Hlan, la végétation aquatique est utilisée comme lieu de frayère. Pendant la saison de reproduction (saison pluvieuse et période de crue), les nids de ponte avec ou sans larves sont abondants. Dans la rivière Sô, *Heterotis niloticus* est plus abondant pendant les périodes de hautes eaux (Octobre-Novembre) et au début de l'été (Décembre).

4.3.2. Composition du Régime Alimentaire

Dans les deux habitats (lac Hlan, rivière Sô), le régime alimentaire de *H. niloticus* est composé d'une variété de ressources benthiques. Les principales proies enregistrées sont les détritiques et particules sablonneuses, les graines coriaces, les insectes aquatiques, les microcrustacés et les mollusques (Tableaux 12 et 13 ; Figures 12 et 13). Les insectes aquatiques sont en majorité composés des stades immatures (larves et nymphes) de Diptères (Chironomidae, Ceratopogonidae, Syrphidae, Tipulidae, Empididae), d'Ephéméroptères, de Coléoptères (Dryopidae, *Cybister*, Helodidae, *Thermonectus*), d'Hémiptères, d'Odonates, d'Hétéroptères, et de Plécoptères. Parmi les insectes aquatiques, les larves de chironomides dominent le contenu stomacal des spécimens de *Heterotis niloticus* aussi bien au lac Hlan qu'à la rivière Sô et les proportions volumétriques ont variées de 5,98% à 39,57% (moyenne : 17,15%) et de 0 % to 38,94% (moyenne : 21,08%) respectivement au lac Hlan et à la rivière Sô. Les Ephéméroptères sont relativement plus abondantes dans le contenu stomacal des spécimens du lac Hlan (moyenne : 4,80 % au lac Hlan versus 0,05 % à la rivière Sô), tandis que les Coléoptères sont plus abondants dans le régime alimentaire des spécimens de la rivière Sô (moyenne : 1,67 % au lac Hlan versus 7,56 % à la rivière Sô). Les microcrustacés sont en majorité constitués de Cladocères (principalement les Daphnidae), d'Ostracodes (*Cypridopsis*), de Copépodes (principalement *Cyclops* et *Diaptomus*), d'Amphipoda, et d'Eubranchipoda. En général dans les deux habitats, les microcrustacés sont dominés par les Cladocères. Les Hydracharides, bien qu'en général consommés en faible proportion, sont relativement plus abondantes dans le régime alimentaire des spécimens pré-adultes du lac Hlan. Les mollusques Gastéropodes (Limnidae, Planorbidae, Hydrobiidae, Physidae) sont plus abondants dans le contenu stomacal des spécimens de la rivière Sô.

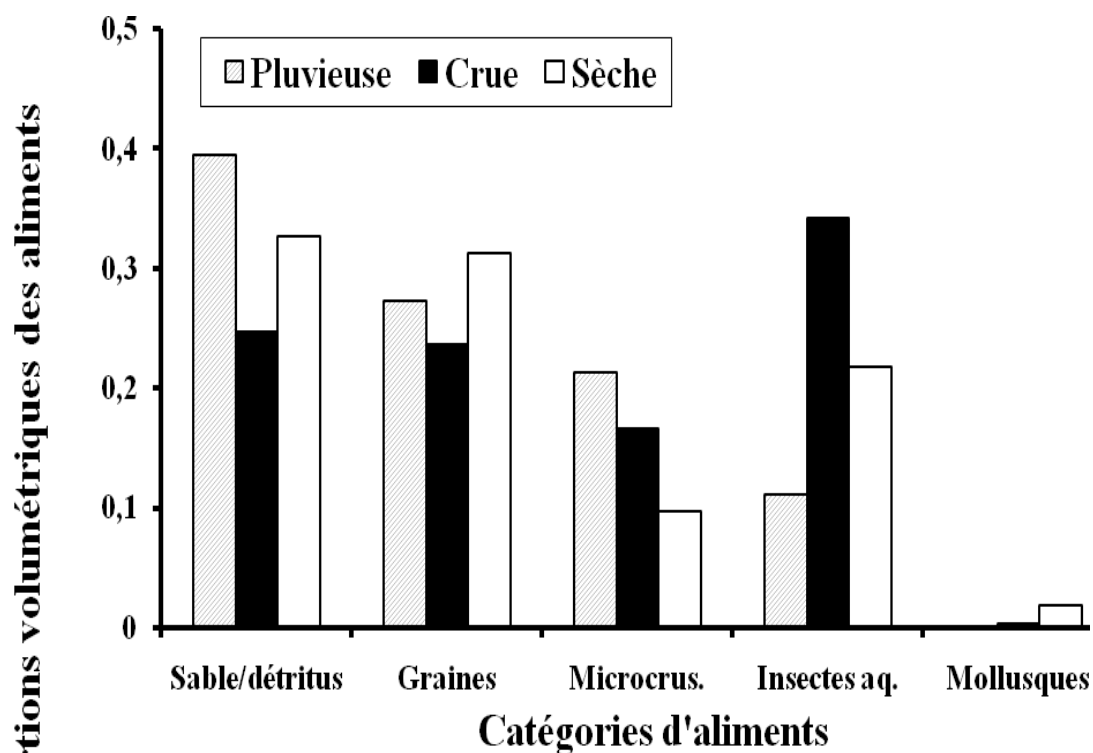


Figure 12: Tendances saisonnières des proportions volumétriques des aliments dominants consommés par *H. niloticus* (N= 908) collectés au lac Hlan de Juillet 2002 à Décembre 2003. N= Effectif; Microcrus. = Microcrustacés; Insectes aq.= Insectes aquatiques.

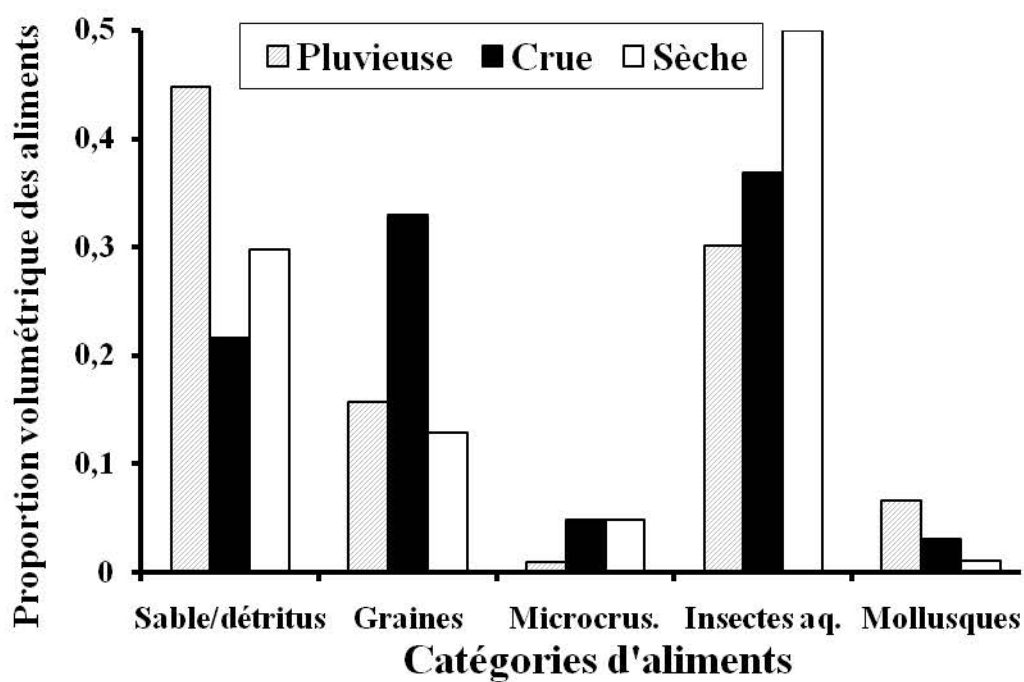


Figure 13: Tendances saisonnières des proportions volumétriques des aliments dominants consommés par *H. niloticus* (N=553) collectés à la rivière Sô de Juillet 2002 à Décembre 2003. N=Effectif; Microcrus.=Microcrustacés; Insectes aq.= Insectes aquatiques.

Les proies et autres ressources mineures sont en faible proportion et sont constituées des parties de plantes (fleurs et fruits), les insectes terrestres (Coléoptères, Hyménoptères, Mégaloptères), les fragments de chitine, les nématodes, les œufs d'invertébrées, les Rotifères (*Testudinella*, *Asplanchna*, *Chromogaster*, *Brachionus*, *Euchlanis*, *Keratella*), et diverses algues telles que les diatomées (*Raphoneis*, *Pleurosigma*, *Synedra*, *Nitzschia*, *Gomphonema*, *Melosira*, *Tabellaria*,

Tableau 12 : Matrice des catégories d'aliments naturels consommés (proportions volumétriques) par classes de tailles de *H. niloticus* capturées au lac Hlan de Juillet 2002 à Décembre 2003. LS = Longueur Standard.

<i>Catégories d'Aliments</i>	<i>Classes de tailles (mm LS) de Heterotis niloticus</i>							
	<100	200	300	400	500	600	700	800
Sable	10,28	10,18	7,16	26,69	22,98	29,37	25,18	31,19
Détritus	1,03	0,96	-	3,47	4,65	9,87	7,58	10,74
Algues	-	-	21,87	0,02	0,02	0,09	0,03	-
Plantes	-	1,73	4,41	0,39	3,05	0,44	0,30	0,27
Graines	-	5,62	20,18	35,71	33,01	30,87	34,02	21,58
Rotifères	-	0,001	0,01	-	-	0,27	0,06	-
Microcrustacés	13,87	27,07	15,87	7,48	9,12	4,41	16,04	16,32
Œufs d'invertébrés	10,28	3,43	0,56	0,30	-	0,07	0,03	-
Larves de Chironomides	39,57	26,14	15,40	11,58	16,84	13,47	5,98	8,20
Autres larves de Diptères	1,23	0,76	0,83	1,54	0,97	1,49	1,55	1,45
Nymphes d'Ephéméroptères	11,31	17,51	3,40	1,53	2,42	-	0,88	1,33
Larves de Coléoptères	-	0,74	2,62	2,85	1,46	1,14	2,21	2,34
Nymphes d'Odonates	8,22	1,70	2,92	4,20	2,20	3,69	1,39	3,09
Autres insectes aquatiques	4,11	3,11	3,88	2,59	2,68	3,02	4,12	2,49
Arthropodes terrestres	-	-	0,02	-	0,04	0,05	0,01	-
Hydracarides	0,10	0,70	0,34	0,01	0,04	0,03	0,03	0,17
Annélides	-	-	-	0,12	0,01	0,09	0,14	-
Mollusques	-	0,35	0,53	1,53	0,51	1,65	0,45	0,83
« Diet breadth »	2,19	2,96	4,87	3,78	4,10	4,08	4,23	4,60
Nombre d'individus de <i>H. niloticus</i>	9	322	89	73	73	74	232	36

Tableau 13 : Matrice des catégories d'aliments naturels consommés (proportions volumétriques) par classes de tailles de *H. niloticus* capturées à la rivière Sô de Juillet 2002 à Décembre 2003.
LS = Longueur Standard.

<i>Catégories d'Aliments</i>	<i>Classes de tailles (mm LS) de Heterotis niloticus</i>							
	<100	200	300	400	500	600	700	800
Sable		32,28	23,91	23,78	18,72	32,84	64,72	43,30
Détritus		3,06	2,30	2,34	1,26	10,82	1,44	-
Algues		0,05	-	-	-	-	2,09	-
Plantes		5,40	1,02	1,46	0,01	1,93	0,50	-
Graines		19,35	20,71	22,62	38,66	27,34	8,52	25,77
Rotifères		0,08	0,01	-	-	-	-	-
Microcrustacés		0,82	3,20	6,19	6,32	0,54	1,40	-
Œufs d'invertébrés		-	0,02	0,18	-	3,1	-	-
Larves de Chironomides		13,13	38,94	34,75	28,64	-	1,17	30,93
Autres larves de Diptères		0,13	0,38	0,43	0,28	1,55	0,14	-
Nymphes d'Ephéméroptères		-	0,16	0,15	0,02	-	-	-
Larves de Coléoptères		17,25	5,44	2,59	2,25	4,25	21,13	-
Nymphes d'Odonates		-	0,20	1,00	0,80	-	0,72	-
Autres insectes aquatiques		1,47	1,82	2,05	1,44	3,86	0,14	-
Arthropodes terrestres		-	0,01	-	-	-	-	-
Hydracarides		0,03	0,03	-	-	0,04	0,04	-
Annélides		0,05	0,02	-	-	-	0,15	-
Mollusques		6,9	1,84	2,55	1,61	11,59	0,07	-
« Diet Breadth »		3,96	3,10	3,56	3,33	4,58	2,08	2,86
Nombre d'individus de <i>H. niloticus</i>		14	180	222	111	19	6	1

Asterinella, *Navicula*), les cyanobacteria (*Polycistis*, *Protococcus*, *Phormidium*, *Coelosphaerium*, *Nostoc*, *Oscillatoria*, *Merismopodia*), les algues vertes (*Rhizodinium*, *Botyococcus*, *Ulothrix* sp, *Richterella*, *Spirogyra*, *Coelastrum*) et les desmides (*Gonatozygon*, *Closterium*).

L'analyse de variance à trois critères (3-way ANOVA) (2 habitats x 3 saisons x 3 classes de tailles) révèlent des interactions trophiques significatives ($P < 0,05$) entre les saisons et les classes de tailles pour les détritux, les graines et les insectes aquatiques. Des interactions

significatives ont été également enregistrées entre les habitats (lac Hlan versus rivière Sô) et les saisons pour les détritux, les graines, les insectes aquatiques et les mollusques.

Les analyses révèlent des effets significatifs des habitats (sans interactions avec les autres variables indépendantes) pour l'ensemble des microcrustacés (Ostracodes, Cladocères, Copépodes, Eubranchipodes, Amphipodes) consommés par *Heterotis*, avec les fortes proportions volumétriques enregistrées au lac Hlan. Des interactions significatives entre les trois variables habitats, saisons et classes de tailles ont été enregistrées pour les graines et les insectes aquatiques.

4.3.3. Variations Saisonnières du Pourcentage d'Estomacs Vides

Au lac Hlan, le pourcentage d'estomacs vides enregistré (Tableau 14) est significativement affectée par les saisons (pluvieuse, crue, sèche) ($F= 4,20$; $df = 2,12$; $P < 0,05$), et les fortes proportions sont enregistrées pendant la saison des pluies. Par contre, la population de *Heterotis* de la rivière Sô n'indique aucune association entre la saison et le pourcentage d'estomacs vides. Les pourcentages d'estomacs vides enregistrés à la rivière Sô sont en général faibles (Tableau 15) et les valeurs obtenues pendant la crue sont comparables à celles obtenues au lac Hlan pendant la même période.

Tableau 14 : Pourcentage d'estomacs vides enregistré au lac Hlan chez *Heterotis niloticus* pendant la saison pluvieuse, la crue et la saison sèche. Les nombres entre parenthèses sont les effectifs de chaque classe de taille.

Classes de tailles(mm)	Pluvieuse	Crue	Sèche
<100	-	0 (9)	-
200	-	4,35 (322)	-
300	-	0 (64)	4 (25)
400	33,33 (3)	0 (13)	10,53 (57)
500	12,5 (8)	0 (11)	0 (54)
600	21,43 (28)	0 (27)	15,80 (19)
700	7,32 (82)	4,85 (103)	10,64 (47)
800	5,56 (18)	16,67 (12)	0 (6)

Tableau 15 : Pourcentage d'estomacs vides enregistré à la rivière Sô chez *Heterotis niloticus* pendant la saison pluvieuse, la crue et la saison sèche. Les nombres entre parenthèses sont les effectifs de chaque classe de taille.

Classes de tailles(mm)	Pluvieuse	Crue	Sèche
<100	-	-	-
200	-	14,29 (14)	-
300	0 (5)	7,51 (173)	50 (2)
400	0 (12)	4,90 (102)	2,78 (108)
500	0 (4)	0 (17)	0 (90)
600	0 (4)	-	0 (15)
700	0 (4)	0 (2)	-
800	-	0 (1)	-

4.3.4. Variation de la Niche Ecologique « Diet Breadth »

La niche écologique ou « diet breadth » (Simpson, 1949), permet d'évaluer l'éventail des proies ingérées. Dans les deux habitats étudiés (lac Hlan, Rivière Sô), il n'existe aucune association significative entre la niche écologique de *Heterotis* et les saisons. En conséquence, dans le système étudié, la niche écologique est indépendante des saisons. Au lac Hlan, la niche écologique moyenne est 3,37 (\pm 1,05) pendant la saison pluvieuse, 3,62 (\pm 0,70) pendant la période des hautes eaux et 4,18 (\pm 0,31) pendant la saison sèche. A la rivière Sô, la niche écologique moyenne est 3,27 (\pm 0,78) pendant la saison pluvieuse, 3,01 (\pm 0,96) pendant la période des hautes eaux et 2,95 (\pm 0,18) pendant la saison sèche. Bien qu'en général les moyennes de la niche écologique du lac Hlan soient légèrement plus élevées que celles de la rivière Sô (Figure 14), aucune différence statistique significative n'a été enregistrée entre la niche écologique des deux habitats. Au lac Hlan, les analyses ontogénétiques montrent que la niche écologique moyenne croit des tailles < 100 mm LS aux tailles 300 mm LS et de 500 mm LS à 800 mm LS (Tableau 16) indiquant que l'éventail des proies ou des ressources consommées augmente avec la taille et le développement du système digestif de *Heterotis*. Cette tendance n'est pas apparente pour la population de la rivière Sô à cause de l'effectif réduit des tailles adultes (600 mm LS – 800 mm LS) de *Heterotis* de cet habitat (Tableau 17).

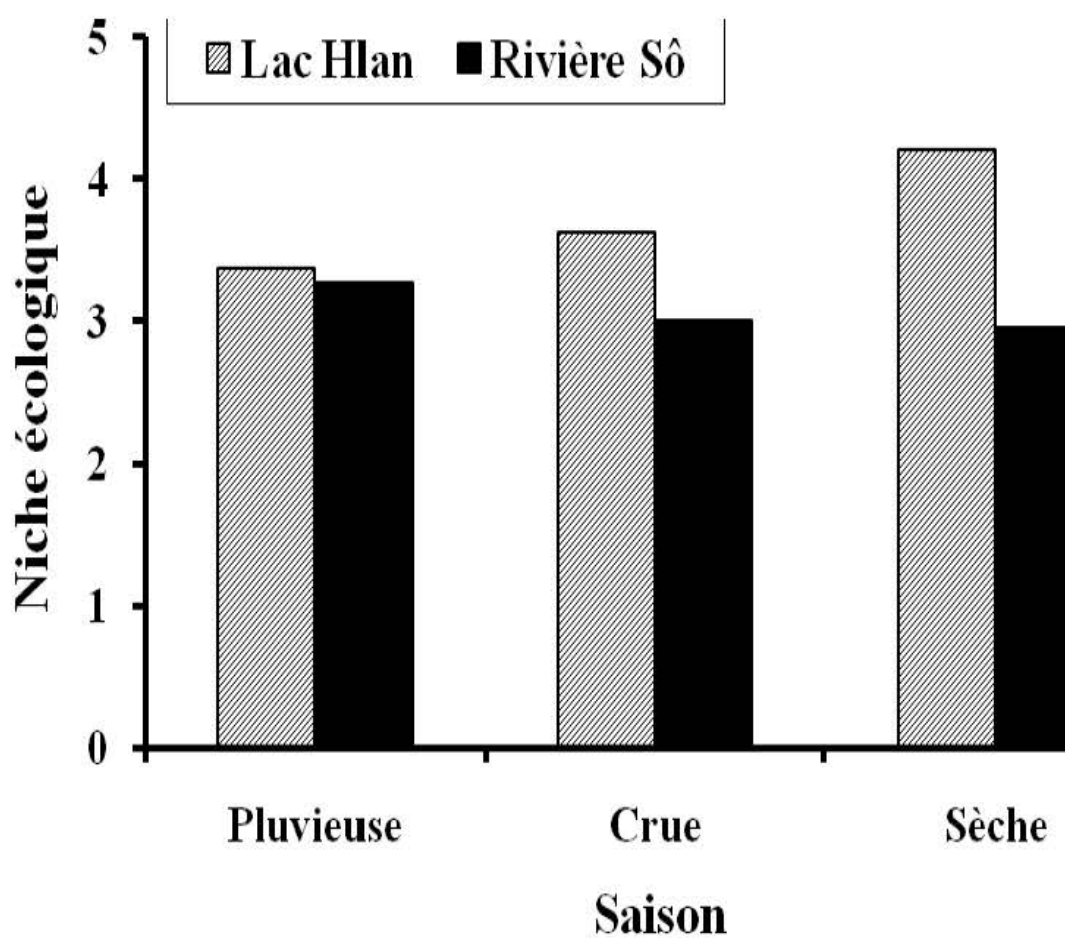


Figure 14: Tendances saisonnières de la niche écologique de *Heterotis niloticus* collectés au lac Hlan et à la rivière Sô de Juillet 2002 à Décembre 2003.

Tableau 16 : Variations saisonnières de la niche écologique (DB) de *Heterotis niloticus* capturés au lac Hlan de Juillet 2002 à Décembre 2003.

Saison	<i>Classes de tailles (LS) de Heterotis</i>							
	<100	200	300	400	500	600	700	800
Pluvieuse	-	-	-	1,67	3,81	3,07	4,18	4,12
Hautes Eaux	2,19	2,98	3,92	3,86	3,96	3,61	4,08	4,32
Sèche	-	-	4,20	3,78	3,86	4,66	4,26	4,29
Total DB	2,19	2,96	4,87	3,78	4,10	4,08	4,23	4,60
Effectif	9	322	89	73	73	74	232	36

Tableau 17 : Variations saisonnières de la niche écologique (BD) de *Heterotis niloticus* capturés à la rivière Sô de Juillet 2002 à Décembre 2003

Saison	<i>Classes de tailles (LS) de Heterotis</i>							
	<100	200	300	400	500	600	700	800
Pluvieuse	-	-	3,32	3,02	2,86	4,58	2,59	-
Hautes Eaux	-	-	4,08	3,72	2,78	-	1,61	2,86
Sèche	-	3,96	2,92	2,95	3,21	-	-	-
Total DB		3,96	3,10	3,56	3,33	4,58	2,08	2,86
Effectif		14	180	222	111	19	6	1

4.3.5. Variations Saisonnières du Régime Alimentaire et Similarité entre Proies

Ingérées

Les proportions volumétriques des proies consommées par saison (pluvieuse, hautes eaux, sèche) au lac Hlan sont consignées dans les tableaux 18, 19 et 20 et celles de la rivière Sô sont consignées dans les tableaux 21, 22 et 23. Les résultats révèlent que le régime alimentaire des populations de *H. niloticus* des deux habitats est fortement influencé par les saisons. En effet, l'analyse de variance à trois critères (3-way ANOVA) (2 habitats x 3 saisons x 3 classes de tailles) révèle des interactions significatives ($P < 0,05$) entre saisons et classes de tailles pour les proportions volumétriques des détritits, des graines et des insectes aquatiques consommés. De même, on note des interactions significatives ($P < 0,05$) entre habitats (lac Hlan versus rivière Sô) et saisons pour les proportions volumétriques des détritits, des graines, des insectes aquatiques et mollusques consommés. Quant aux microcrustacés, il a été enregistré des effets significatifs de l'habitat ($P < 0,05$) (sans interactions avec les autres variables indépendantes) avec des proportions volumétriques consommées plus élevées au lac Hlan qu'à la rivière Sô. En particulier, des interactions simultanées entre habitats, saisons et tailles ont été obtenues pour les graines et les insectes aquatiques consommés.

Au lac Hlan, les proportions volumétriques d'insectes aquatiques consommées sont plus élevées pendant les périodes de hautes eaux ($P < 0,05$) et celles des sables/détritits et microcrustacés sont plus élevées pendant la saison pluvieuse (Tableaux 18, 19, 20 ; Figure 12). A la rivière Sô, on enregistre une tendance à la hausse de la consommation de sables & détritits pendant la saison pluvieuse et une tendance à la hausse des proportions d'insectes aquatiques consommées ($P < 0,05$) pendant la saison pluvieuse lorsque l'eau de la rivière commence à envahir progressivement les plaines inondables, et au retrait des eaux (saison sèche) (Tableaux 21, 22, 23 ; Figure 13) lorsque les insectes deviennent plus concentrées et disponibles dans l'eau. Les résultats révèlent également une tendance à la hausse de la proportion volumétrique des graines consommées pendant les périodes de hautes eaux lorsque la rivière sort de son lit principal pour envahir entièrement les plaines inondables à végétation arbustive ou herbacée (Figure 13). En général, aucune différence significative n'a été enregistrée entre les proportions des sables & détritits, d'insectes aquatiques cumulés et les graines consommées par *Heterotis* dans les deux habitats (Tableaux 12 et 13).

Tableau 18 : Matrice des catégories d'aliments naturels consommés au lac Hlan par classe de tailles de *Heterotis niloticus* capturés durant la saison pluvieuse.

<i>Catégories d'Aliments</i>	<i>Classes de tailles (LS mm) de Heterotis</i>							
	<100	200	300	400	500	600	700	800
Sable				21,43	18,78	50,52	26,13	36,86
Détritus				-	3,74	14,40	6,49	14,48
Algues				-	0,036	0,34	0,06	-
Plantes				-	-	-	-	-
Graines				74,29	25,48	19,95	30,74	15,26
Rotifères				-	-	0,82	0,06	-
Microcrustacés				-	37,68	3,05	24,39	22,66
Œufs d'invertébrés				-	-	0,38	0,11	-
Insectes aquatiques				4,29	13,55	9,26	11,35	10,64
Arthropodes terrestres				-	0,24	0,02	0,11	-
Hydracarides				-	0,24	0,39	0,04	0,08
Annelides				-	0,12	0,47	0,46	-
Mollusques				-	0,12	0,016	0,07	0,01

Tableau 19 : Matrice des catégories d'aliments naturels consommés au lac Hlan par classe de tailles de *Heterotis niloticus* capturés durant la saison des hautes eaux.

<i>Catégories d'Aliments</i>	<i>Classes de tailles (LS mm) de Heterotis</i>							
	<100	200	300	400	500	600	700	800
Sable	10,28	10,18	13,00	20,53	22,93	23,54	25,68	30,66
Détritus	1,03	0,96	5,52	5,32	7,00	10,16	8,55	6,51
Algues	-	-	-	0,03	-	0,02	0,03	-
Plantes	-	2,13	0,08	-	0,05	0,20	0,23	-
Graines	-	5,62	17,72	33,08	36,65	37,64	35,33	25,42
Rotifères	-	-	-	-	-	0,22	0,08	-
Microcrustacés	13,87	26,69	23,22	10,47	11,55	1,27	11,27	17,68
Œufs d'invertébrés	10,28	3,43	0,88	-	-	-	-	-
Insectes aquatiques	64,44	49,95	38,69	30,57	21,78	28,55	18,45	19,38
Arthropodes terrestres	-	-	-	-	-	-	-	-
Hydracarides	0,10	0,70	0,52	0,01	0,01	0,03	0,03	0,35
Annelides	-	-	-	-	-	-	0,04	-
Mollusques	-	0,34	0,34	-	0,03	0,63	0,28	-

Tableau 20 : Matrice des catégories d'aliments naturels consommés au lac Hlan par classe de tailles de *Heterotis niloticus* capturés durant la saison sèche.

<i>Catégories d'Aliments</i>	<i>Classes de tailles (LS mm) de Heterotis</i>							
	<100	200	300	400	500	600	700	800
Sable	-	-	37,12	29,23	23,58	27,38	23,17	22,88
Détritus			9,97	3,01	3,75	6,34	6,68	11,76
Algues			0,02	0,01	-	0,01	0,01	0,01
Plantes			11,84	0,56	4,76	0,94	0,73	1,16
Graines			24,39	34,40	32,45	24,89	34,68	25,42
Rotifères			0,02	-	-	-	-	-
Microcrustacés			3,24	6,84	4,20	11,24	17,28	3,65
Œufs d'invertébrés			-	0,43	-	-	-	-
Insectes aquatiques			12,46	23,14	30,42	24,28	16,23	31,61
Arthropodes terrestres			0,05	0,03	0,03	0,24	-	-
Hydracarides			0,04	-	0,03	-	-	-
Annelides			-	0,17	-	-	-	-
Mollusques			0,86	2,17	0,78	4,68	1,22	3,57

Tableau 21 : Matrice des catégories d'aliments naturels consommés à la rivière Sô par classe de tailles de *Heterotis niloticus* capturés durant la saison pluvieuse.

<i>Catégories d'Aliments</i>	<i>Classes de tailles (LS mm) de Heterotis</i>							
	<100	200	300	400	500	600	700	800
Sable			38,43	43,19	49,13	32,84	46,87	-
Détritus			0,30	1,73	-	10,82	3,50	-
Algues			-	-	-	2,09	-	-
Plantes			4,85	0,90	0,18	1,93	1,23	-
Graines			26,39	12,29	4,62	27,42	8,41	-
Rotifères			-	-	-	-	-	-
Microcrustacés			-	2,06	-	0,54	-	-
Œufs d'invertébrés			-	-	-	3,91	-	-
Insectes aquatiques			28,57	35,54	23,75	9,66	39,77	-
Arthropodes terrestres			-	-	-	-	-	-
Hydracarides			0,03	-	-	0,04	0,04	-
Annelides			-	-	-	0,16	-	-
Mollusques			1,43	2,23	11,59	0,18	-	-

Tableau 22 : Matrice des catégories d'aliments consommés à la rivière Sô par classe de tailles de *Heterotis niloticus* capturés durant la saison des hautes eaux.

<i>Catégories d'Aliments</i>	<i>Classes de tailles (LS mm) de Heterotis</i>							
	<100	200	300	400	500	600	700	800
Sable			30,57	17,32	16,70	-	77,12	43,30
Détritus			3,33	0,89	0,48	-	-	-
Algues			0,06	-	-	-	-	-
Plantes			5,96	1,80	-	-	-	-
Graines			18,99	36,10	50,71	-	8,60	25,77
Rotifères			0,09	-	-	-	-	-
Microcrustacés			0,86	8,35	5,46	-	2,38	-
Œufs d'invertébrés			-	0,24	-	-	-	-
Insectes aquatiques			32,45	31,48	26,65	-	11,83	30,93
Arthropodes terrestres			-	-	-	-	-	-
Hydracarides			0,03	-	-	-	0,03	-
Annelides			0,06	-	-	-	-	-
Mollusques			7,61	4,50	-	-	-	-

Tableau 23 : Matrice des catégories d'aliments naturels consommés à la rivière Sô par classe de tailles de *Heterotis niloticus* capturés durant la saison sèche.

<i>Catégories d'Aliments</i>	<i>Classes de tailles (LS mm) de Heterotis</i>							
	<100	200	300	400	500	600	700	800
Sable		48,88	25,79	27,17	18,59			
Détritus		0,42	2,91	3,42	2,93			
Algues		-	-	-	-			
Plantes		-	1,35	1,57	-			
Graines		22,91	13,61	12,24	19,93			
Rotifères		-	-	-	-			
Microcrustacés		0,42	4,63	5,04	8,80			
Œufs d'invertébrés		-	-	0,13	-			
Insectes aquatiques		27,37	50,41	40	47,79			
Arthropodes terrestres		-	-	-	-			
Hydracarides		-	0,03	-	-			
Annelides		-	-	-	-			
Mollusques		-	1,27	0,86	1,96			

4.3.6. Changement Ontogénétique du Régime Alimentaire

Pendant la période d'échantillonnage, le plus petit spécimen enregistré mesure 74 mm LS (85 mm LT, W=5g) et le plus long spécimen mesure 765 mm LS (836 mm LT, W=5838 g). La similarité du régime alimentaire entre différentes classes de tailles est élevée ($\varnothing_{jk} > 0,45$) aussi bien au lac Hlan qu'à la rivière Sô (Tableaux 24 et 25).

Tableau 24 : Matrice des indices de similarité entre régimes alimentaires « diet overlaps » de différentes classes de tailles de *Heterotis niloticus* capturés au lac Hlan de Juillet 2002 à Décembre 2003.

Classe de tailles (mm)	Lac Hlan						
	200	300	400	500	600	700	800
<100	0,95	0,71	0,56	0,63	0,55	0,47	0,56
200		0,79	0,63	0,70	0,6	0,60	0,68
300			0,75	0,79	0,70	0,72	0,69
400				0,99	0,98	0,97	0,92
500					0,98	0,96	0,92
600						0,96	0,95
700							0,95

Tableau 25 : Matrice des indices de similarité entre régimes alimentaires « diet overlaps » de différentes classes de tailles de *Heterotis niloticus* capturés à la rivière Sô de Juillet 2002 à Décembre 2003.

Classe de tailles (mm)	Rivière Sô					
	300	400	500	600	700	800
<200	0,95	0,96	0,89	0,86	0,86	0,97
300		0,99	0,91	0,70	0,72	0,90
400			0,94	0,74	0,73	0,92
500				0,79	0,61	0,88
600					0,80	0,88
700						0,80

Tableau 26: Indices moyens de similarité entre régimes alimentaires « diet overlaps » et déviations standards (SD), de différentes classes de tailles de *Heterotis niloticus* capturés à la rivière Sô et au lac Hlan pendant la saison pluvieuse, la période des hautes eaux et la saison sèche.

Saison	LAC HLAN		RIVIERE SO	
	Moyenne(SD)	Nombre de Paires	Moyenne(SD)	Nombre de Paires
Pluvieuse	0,75 (0,16)	10	0,88(0,07)	10
Crue	0,81(0,18)	28	0,78(0,18)	10
Sèche	0,93(0,04)	15	0,90(0,09)	6

Les valeurs moyennes les plus élevées de l'indice de similarité « dietary overlap » (\emptyset_{jk}) entre classes de tailles sont enregistrés pendant la saison sèche aussi bien au lac Hlan qu'à la rivière Sô. Cependant, les variations saisonnières de l'indice de similarité de la population de la rivière Sô sont extrêmement faibles (Tableau 26). Les résultats montrent que les indices de similarité (\emptyset_{jk}) entre classes de tailles adjacentes (plus rapprochées) sont en général plus élevés que ceux des paires de classes de tailles plus distantes, indiquant ainsi une progression ontogénétique du comportement alimentaire en milieu naturel (Tableaux 24 et 25).

Les individus de tailles <100 mm LS, tous capturés au lac Hlan, se nourrissent essentiellement de microcrustacés, d'insectes aquatiques, et d'œufs d'invertébrés (Tableaux 12 et 13). Par contre ils (spécimens de longueur <100 mm LS) consomment de faibles proportions de détritits et n'ingèrent aucune graine. Les insectes aquatiques et à un moindre degré, les microcrustacés, bien qu'en faible proportion, demeurent significatifs dans le régime alimentaire des spécimens de grandes tailles (pré-adultes, adultes) et même pour les spécimens de longueur > 700 mm LS. Les Coléoptères adultes et les mollusques sont uniquement consommées par les spécimens de tailles >100 mm LS.. Entre les longueurs 100 – 200 mm LS, *Heterotis niloticus* commence à ingérer progressivement des graines et des détritits (Figures 15 et 16). Ensuite, on note une augmentation marquée de la proportion de détritits entre les tailles 300 et 400 mm LS sur le Lac Hlan et entre 500 et 600 mm LS sur la rivière Sô (Figures 15 et 16).

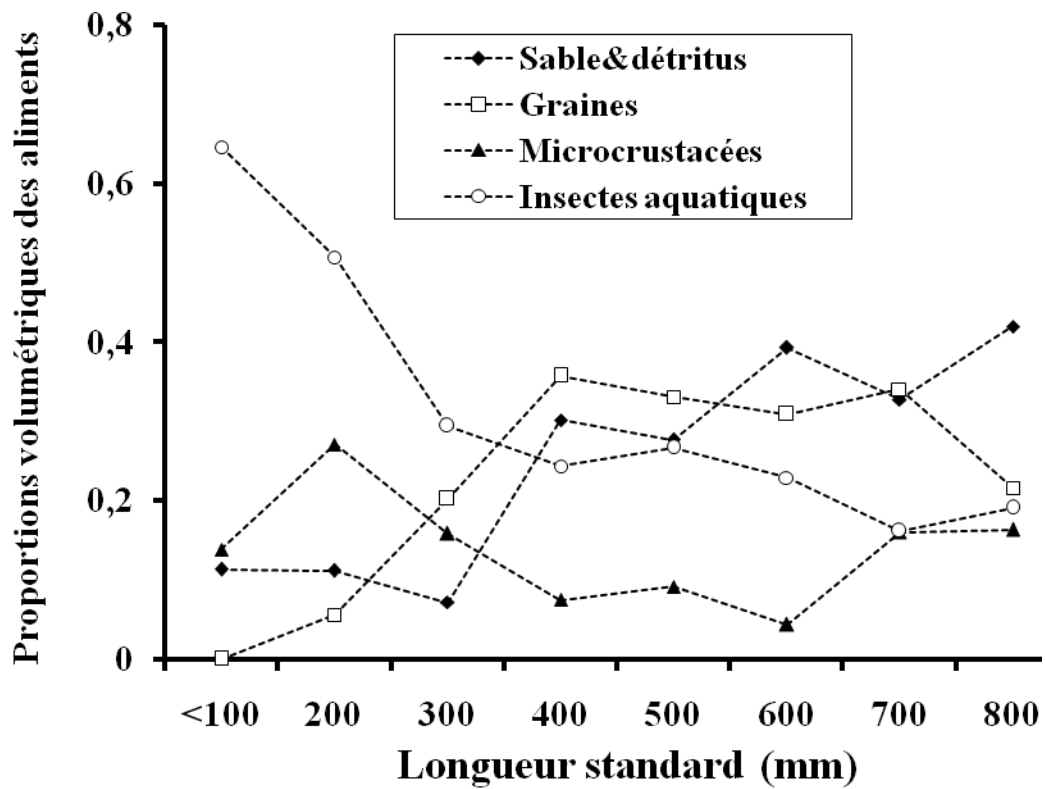


Figure 15: Tendances ontogénétiques des proportions volumétriques des aliments naturels dominants consommés par *Heterotis niloticus* collectés sur le lac Hlan de Juillet 2002 à Décembre 2003.

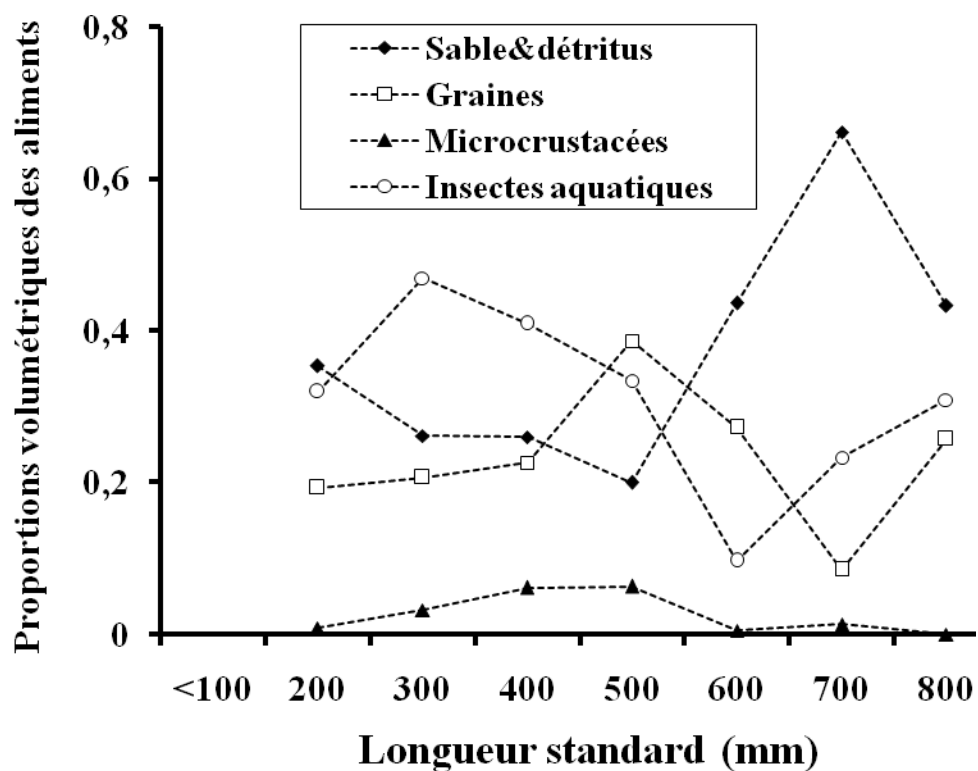


Figure 16: Tendances ontogénétiques des proportions volumétriques des aliments naturels dominants consommés par *Heterotis niloticus* collectés sur la rivière Sô de Juillet 2002 à Décembre 2003.

4.3.7. Relations Ecomorphologiques

Le ratio obtenu à partir du rapport tractus digestif (TD) et du poids corporel (P) a été utilisé pour évaluer la longueur relative du tractus digestif et les inférences liées au régime alimentaire. La fonction logarithmique a été utilisée pour réduire les grandes variations entre les données et les biais sur les résultats. En général, la longueur relative du tractus digestif (TD/W) varie de 30 (log TD/W= 1,48) à 0,16 (log TD/W= -0,79) et est négativement corrélée avec le poids corporel ($r^2= 0,99$; $P < 0,00001$, $n=1461$; Figure 17). Bien que moins significatif que la corrélation (log (TD/W) - log(W)), les mêmes tendances ont été obtenues pour le ratio TD/LS ($r^2= 0,22$; $P < 0,00001$, $N=1461$) (Figure 18).

Par contre, il a été enregistré une relation linéaire positive entre la longueur du tractus digestif (TD) et la longueur standard (LS) : $TD = 1,133 \cdot LS + 88,21$ ($r^2 = 0,90$, $p < 0,0001$, $n = 1461$) et une relation linéaire positive entre log (TD) et log (W) : $\log (TD) = 0,309 \cdot \log (W) + 1,85$ ($r^2 = 0,93$, $p < 0,0001$, $n = 1461$).

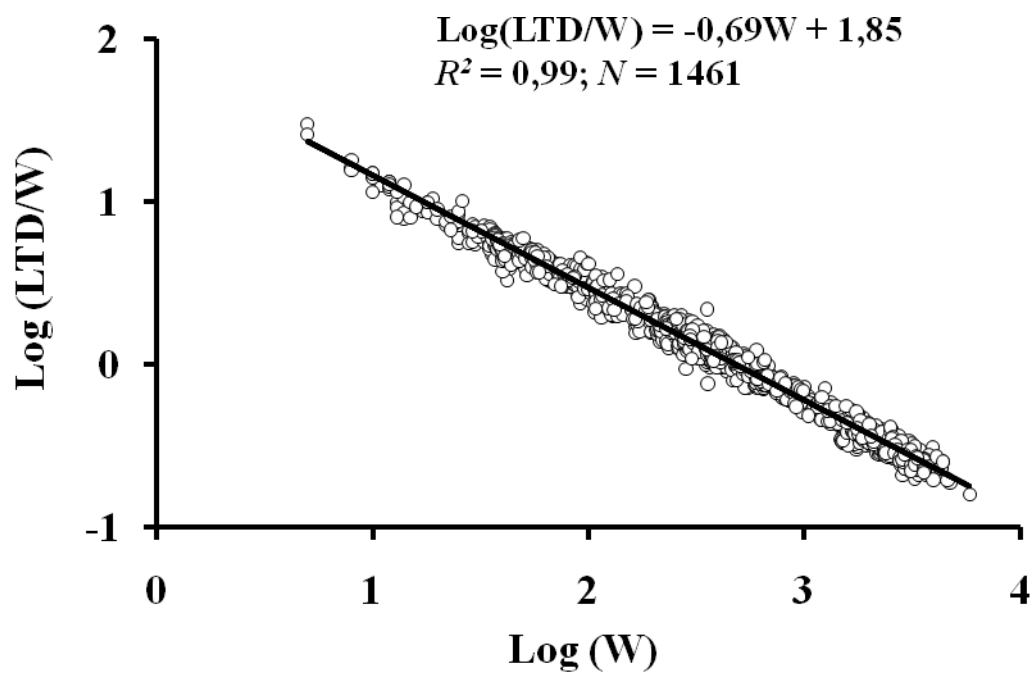


Figure 17: Relation linéaire entre la longueur relative du tractus digestif (LTD/W) et le poids corporel (W) de *Heterotis niloticus* capturés sur le système fluvio-lacustre rivière Sô et lac Hlan de Juillet 2002 à Décembre 2003.

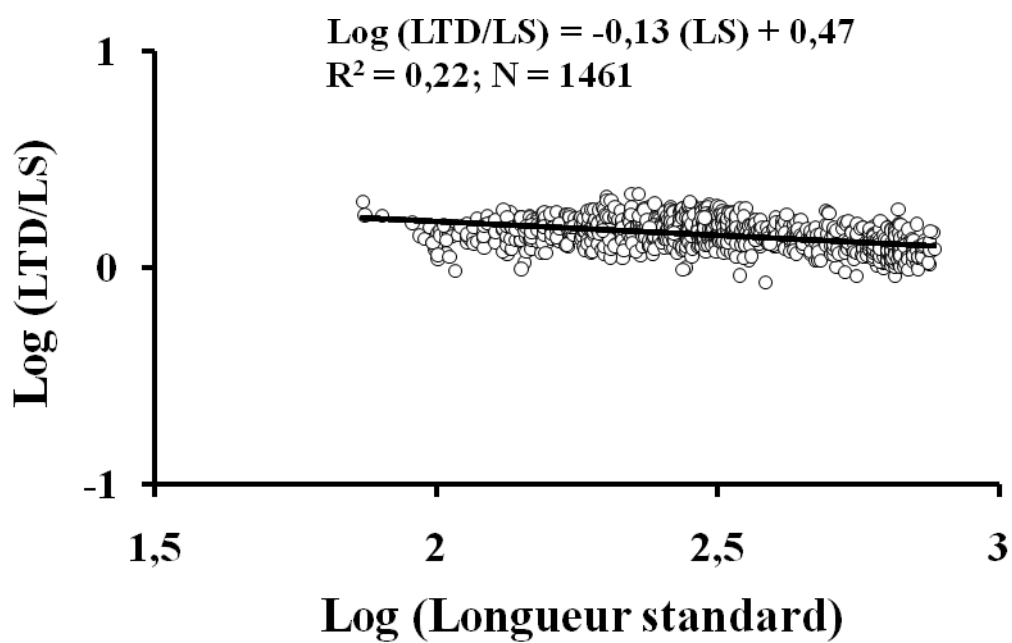


Figure 18: Relation linéaire entre la longueur relative du tractus digestif (GL/LS) et la longueur standard (LS) de *Heterotis niloticus* capturés sur le système fluvio-lacustre rivière Sô et lac Hlan de Juillet 2002 à Décembre 2003.

4.4. DISCUSSIONS ET CONCLUSIONS

La présente étude sur l'écologie trophique de *Heterotis niloticus* au sud du Bénin rend compte des grandes tendances ontogénétiques, spatiales et saisonnières de l'habitude alimentaire de cette espèce et de son utilisation efficiente des habitats. L'exploitation durable de la ressource en rapport avec la structure trophique ont été également discutées.

En général, sur la rivière Sô, les périodes de crues et le début de l'étiage (Septembre - Décembre) constituent les saisons de pêche commerciale et de pêche de subsistance de *Heterotis niloticus* et environs 94% des *Heterotis* capturés pendant ces périodes, sont essentiellement des juvéniles et des pré-adultes. En effet, à la rivière Sô, les crues s'installent chaque année de Septembre à mi-Novembre ; ce qui permet aux juvéniles et aux pré-adultes de migrer des zones potentielles de reproduction vers les plaines inondables pour s'alimenter dans les vastes et riches zones inondées du cours d'eau. Cette tendance écoéthologique est typique de la plupart des espèces périodiques à stratégie démographique proche du type « équilibre » et vivant dans les systèmes lotiques (Winemiller, 1992). Des comportements similaires ont été rapportés par Welcomme (1979) pour *Clarias gariepinus* et *Heterobranchus spp.* En raison de la forte disponibilité de ressources alimentaires d'une part et de la présence d'une dense couverture de végétation aquatique d'autre part, ces habitats temporairement inondés peuvent être considérés comme lieux de croissance des juvéniles et des pré-adultes. Ces crues apparaissent donc primordiales pour la croissance rapide et l'amélioration de la survie de la sous-population juvénile, permettant ainsi une meilleure régulation de la population de *Heterotis* dans les systèmes étudiés.

Par ailleurs, sur la rivière Sô, aucun nid d'*Heterotis* n'a été enregistré sur les sites d'échantillonnage pendant la période d'investigation. De plus, environ 4% seulement de la population sont des individus de grandes tailles (adultes) et ayant atteint la taille de première maturité sexuelle (575 mm LS pour les deux sexes) déterminée après examen des gonades de 1461 individus d'*Heterotis* (Adite et al., 2005). Par contre, la presque totalité des adultes capturés pendant cette étude provient du lac Hlan où plusieurs nids actifs contenant des reproducteurs et des œufs ou larves, étaient dénombrés dans les lieux de frayères pendant la saison pluvieuse et pendant les périodes de hautes eaux. Utilisant les terminologies de « métapopulation » (Pulliam, 1988), le lac Hlan peut être considéré comme l'« habitat source » ou habitat de reproduction potentielle d'où proviennent les juvéniles, et la rivière Sô comme « habitat sink = habitat destination », qui constitue pendant la crue un réservoir de ressources alimentaires et où immigre un grand nombre de poissons juvéniles pendant les périodes où l'eau de la rivière sort de son lit pour envahir les vastes plaines inondables très productives. Welcomme (1975, 1979) rapporte que les crues sont très importantes dans la production halieutique des cours d'eaux tropicaux et une modification des

régimes de crues suite à des interventions anthropiques telles que les utilisations agricoles et la construction de barrages hydroélectriques peut entraîner une baisse très sensible de la productivité. Les plaines inondées, habitats très riches en nutriments et résultant des crues saisonnières, engendrent généralement une forte production primaire et secondaire (Junk et al., 1989 ; Winemiller, 1990). En effet, à mesure que l'eau envahit la végétation terrestre adjacente, les ressources allochtones terrestres présentes deviennent disponibles aux poissons. Particulièrement, les graines sont d'importantes ressources des *Heterotis* pré-adultes et adultes. Au lac Hlan, les inondations des zones adjacentes de végétation herbacée forment une vaste zone marécageuse, et les graines et débris provenant de la végétation terrestre et semi-aquatique submergée et immergée fournissent à la population de *Heterotis* une quantité importante de ressources alimentaires pour leur croissance.

La composition alimentaire très variée (plus de 35 proies identifiées) du contenu stomacal de *Heterotis*, allant des matières végétales (débris, fruits, fleurs, graines) aux invertébrés (microcrustacés, insectes) indique que cette espèce, dans les limites de ces caractéristiques anatomo-morphologiques, exploite plus ou moins efficacement les différents habitats (eaux libres, végétations aquatiques, fond de l'écosystème) de son environnement. En dépit de la méconnaissance de ses besoins alimentaires (nutriments), l'ingestion de ce large éventail de ressources alimentaires est nécessaire pour satisfaire les besoins énergétiques et protéiques élevés et indispensables pour sa croissance rapide. En effet, *Heterotis* croît d'un kg par an et atteint en milieu naturel un poids de plus de 5000 g (5280 g observé par Micha dans l'Oubangui). Dans notre étude il a été enregistré un poids maximal de 5838 g (820 mm LT, 765 mm LS) pour un spécimen pêché en Novembre 2003 sur la rivière Sô.

Le régime alimentaire de *Heterotis* présente des variations saisonnières principalement dues au changement du régime hydrologique, notamment la crue. Dans les deux habitats (rivière Sô et lac Hlan), les mélanges de débris et de sables sont fortement ingérés pendant la saison pluvieuse où l'eau imbibe progressivement et modérément les zones de végétation aquatique de sorte que la population d'*Heterotis*, plus en contact avec le fond des marécages, consomme une quantité relativement importante de vase. Mais au fur et à mesure que le niveau d'eau augmente pendant la crue à la rivière Sô, *Heterotis* augmente plutôt sa consommation de graines, plus disponibles à cause de la submergence de la végétation aquatique lors de l'inondation.

De même, l'augmentation de la proportion d'insectes aquatiques consommés pendant la décrue (saison sèche) (Figures 12 et 13) est également due à l'inondation et à la submergence de la végétation aquatique environnante qui a induit un développement rapide des invertébrés et un recrutement intense d'insectes aquatiques lesquels se sont concentrés au fur et à mesure que l'eau s'est retirée (décrue), et pour être plus disponibles à la population de *Heterotis* (Blanco-Belmonte

et al., 1998 ; Nessimian et al., 1998). Au lac Hlan, c'est plutôt pendant la période de hautes eaux (crue) que la consommation d'invertébrés est plus prononcée.

Chez *Heterotis*, la forte proportion d'estomacs vides enregistrée pendant la saison pluvieuse au lac Hlan est probablement due à une réduction de la consommation d'aliments par les géniteurs au profit des fonctions de reproduction et de garde des frayères (Winemiller, 1989) afin d'assurer une survie élevée de la progéniture. A la rivière Sô où les individus adultes (reproducteurs) sont peu abondants, la proportion d'estomac vides ne dépend pas des saisons. La presque totalité des spécimens collectés à la rivière Sô sont des juvéniles et pré-adultes (94%) non sexuellement mûres, et qui ont probablement migré d'autres lacs permanents, tels que le lac Hlan.

Les indices de similarité du régime alimentaire (\varnothing_{jk}) les plus élevés ont été enregistrés durant la saison sèche, période pendant laquelle le stock de *Heterotis* est dominé par les spécimens adultes. A la rivière Sô au contraire, la population de *Heterotis* ne révèle aucune corrélation (association) entre l'indice de similarité et les saisons, probablement parce que les échantillons de ce cours d'eau sont en permanence dominés par les juvéniles et les pré-adultes qui ingèrent plusieurs ressources identiques.

Par ailleurs, les résultats montrent une variation ontogénétique du régime alimentaire de *Heterotis* qui se traduit dans les deux habitats par la consommation exclusive d'invertébrés (microcrustacées et larves d'insectes) par les stades immatures (larves, petites juvéniles) qui présentent une morphologie et un tractus digestif embryonnaire. Lorsque le système digestif est suffisamment développé aux stades « grande juvénile », « pré-adulte » et « adultes », *Heterotis* commence à intégrer progressivement les détritiques et les graines coriaces dans son alimentation. Plus particulièrement, le tractus digestif de *Heterotis* est muni d'un gésier constitué d'une chambre à paroi musculaire épaisse qui facilite la digestion des matières organiques réfractaires telles que les détritiques végétaux et les graines (Bowen, 1983). Ce gésier est relativement très peu développé chez les juvéniles (<100 mm LS), ce qui limite ainsi leur capacité à digérer les détritiques et les graines dures. C'est aussi, ce qui justifie la faible proportion de coléoptères et d'autres insectes à carapaces coriaces dans l'estomac des juvéniles qui se nourrissent fortement plutôt de microcrustacés, de larves et nymphes d'invertébrés à textures plus molles.

Chez *Heterotis*, les résultats indiquent une consommation généralisée de microcrustacés et de larves d'insectes et ce comportement alimentaire persiste jusqu'à la taille adulte. En effet, au lac Hlan où les grandes tailles sont abondantes, de fortes proportions volumétriques de microcrustacés (16,0%) et d'insectes aquatiques (16,6%) sont enregistrées pour les classes de tailles 600-700 mm LS. De plus, il a été observé 100% (volume =3 ml) de microcrustacés (essentiellement Cladocères et Copépodes) dans le contenu stomacal d'un spécimen de 605 mm LS collecté en Octobre 2003

au lac Hlan. La structure des branchies de *Heterotis* (42-94 branchiospines sur le premier arc branchial; voir Moreau, 1982 pour la description) facilitent le filtrage du zooplancton et autres microcrustacés (Ostracodes). En conséquence, ces tendances ontogénétiques se traduisent en général par une niche écologique relativement plus étroite chez les juvéniles, laquelle augmente avec l'augmentation de la taille de *Heterotis* engendrant ainsi une tendance de plus en plus prononcée du régime omnivore lorsque que la taille augmente.

Dans la présente étude sur *H. niloticus*, les pentes résultant de la régression linéaire « longueur du tractus digestif et poids corporel ($\log(\text{TD}) - \log(\text{W})$) » d'une part et les valeurs de la longueur relative du tractus digestif (ratio TD/LS) d'autre part, sont conformes avec notre classification de *Heterotis* en tant qu'espèce omnivore plutôt qu'un « détritivore spécialiste » ou un « consommateur exclusif d'invertébrés ». Par ailleurs, relative à l'écologie trophique et l'écomorphologie, Kramer (1995) a examiné la relation linéaire entre le tractus digestif et le poids corporel ($\log(\text{TD}) - \log(\text{W})$) dans les rivières de l'Amérique Centrale et ont abouti à la classification selon laquelle les espèces carnivores possèdent des pentes comprises entre 0,35 et 0,40 ; les espèces omnivores possèdent des pentes comprises entre 0,40 et 0,68 et les espèces herbivores possèdent des pentes comprises entre 0,58 et 0,68.

La pente moyenne générée à partir de la relation linéaire ($\log(\text{TD}) - \log(\text{W})$) chez *Heterotis* est de 0,31. En se rapportant à la classification précédente, cette pente semble plus voisine de celle des carnivores. Par ailleurs, chez *Heterotis*, le calcul des ratios moyens (TD/LS) donne des valeurs comprises entre 2,02 (74 mm LS, le plus petit individu capturé) et 0,98 (715 mm LS, un spécimen parmi les plus larges). Ces ratios calculés pour nos observations sur *Heterotis* sont plus faibles que ceux rapportés par Paugy (1994) pour les espèces africaines détritivores (moyenne = 7,2), mais similaires à ceux des omnivores dont le ratio moyen rapporté par le même auteur est de 1,3. Ces différentes données et analyses écomorphologiques confirment que *Heterotis niloticus* n'est ni un « détritivores - spécialiste » ni un « consommateurs d'invertébrés - spécialiste » ni un « granivore spécialiste ». Mais en se référant à ses habitudes alimentaires actuellement diagnostiquées, *H. niloticus* ingère un mélange de toutes sortes de proies dans des proportions qui indiquent qu'elle est une espèce omnivore.

L'analyse des différentes proies consommées révèlent que les principales parties végétales ingérées par *Heterotis* sont les graines coriaces qui contiennent une teneur relativement élevée en énergie et en protéines comparées aux autres parties des plantes. En conséquence, les graines coriaces sont probablement plus voisines des animaux que les tissus des plantes en terme de propriétés digestives.

Dans notre étude, la plupart des gésiers des spécimens contiennent une forte proportion de sables, ce qui confirme que *Heterotis* se nourrit des ressources du benthos. Etant donné que les

proportions de détritus consommés étaient relativement faibles, quelle est alors la principale ressource que *H. niloticus* sélectionne dans la vase ? Et quelle est la principale fonction du gésier dans le processus digestif de cette espèce ? Les petites graines qui sont des ressources alimentaires très riches en énergie, étaient dominantes dans le contenu stomacal de *Heterotis* quelque soit l'habitat ou la saison. La plupart de ces graines sont coriaces et proviennent en majorité des graminées. En conséquence, la présence du gésier chez *Heterotis niloticus* est probablement une adaptation de l'espèce pour l'écrasement ou le moulage des graines dures (qui sont des ressources alimentaires caractéristiques de son habitat) afin de faciliter sa digestion. La consommation de sable et sa rétention dans le gésier pourrait augmenter les abrasions à l'intérieur du gésier (Bowen, 1983). Par contre, dans les « Neotropiques », les espèces de poissons granivores de la famille des Characidae telles que *Brycon*, *Colosoma*, et *Piaractus*, à cause de l'absence du gésier, grignotent à l'aide de dents multicuspidées, des graines typiquement plus larges que celles provenant des graminées (Goulding, 1980). La question de savoir si « *Heterotis niloticus* facilite ou non la dispersion de graines » est actuellement sans réponse et des observations ultérieures sont nécessaires pour mettre en évidence ce rôle qu'on peut qualifier « d'auto conservation de la biodiversité végétale » et de maintien de l'équilibre de l'environnement aquatique. Ce comportement écologique de dispersion de graines est typique des grandes Characidae granivores des Neotropics (Goulding 1980 ; Horn 1997).

Les connaissances sur l'écologie trophique des poissons sont des données très importantes pour la gestion aussi bien du stock en milieu sauvage que du stock en captivité (exemple, aquaculture). Les stocks sauvages font partie intégrante du réseau trophique dynamique des cours d'eaux et plaines inondées. Selon Winemiller (1996), la dynamique du réseau trophique influence fortement l'abondance de la population. Les changements ontogénétiques du régime alimentaire sont en partie liés aux disponibilités saisonnières et spatiales des ressources alimentaires nécessaires pour la croissance et le développement des différentes classes de tailles.

Des informations détaillées sur les exigences nutritionnelles sont aussi importantes pour la valorisation piscicole de l'espèce. En Afrique de l'Ouest, *Heterotis niloticus* possède un potentiel piscicole élevé dans les fermes aquacoles. Les résultats de la présente étude révèlent que les juvéniles possèdent un régime alimentaire et des niches écologiques très différents de ceux des adultes. A l'opposé des données publiées dans un passé récent, *Heterotis* n'est pas un « détritivore - spécialiste », mais un omnivore qui probablement exige des ressources alimentaires d'une valeur nutritionnelle plus élevée pour une croissance rapide.

CHAPITRE V: STRUCTURE DE LA POPULATION ET ECOLOGIE DE LA REPRODUCTION DE *HETEROTIS NILOTICUS* (OSTEOGLOSSIFORME ; OSTEOGLOSSIDAE) DANS LE SYSTEME FLUVIO-LACUSTRE RIVIERE SÔ ET LAC HLAN AU SUD-BENIN

RESUME

L'écologie et les stratégies de la reproduction de *Heterotis niloticus* (Osteoglossiformes : Osteoglossidae) ont été examinées sur une période de dix-huit (18) mois dans la rivière Sô et le lac Hlan, tous deux situés au sud du Bénin. Le lac Hlan, situé à environ 60 km du cours inférieur de la rivière Sô, reçoit chaque année un volume important d'eau pendant la crue. La pêche est très intense dans ces deux écosystèmes et *Heterotis niloticus* constitue la principale espèce capturée pendant les périodes de crue. Les individus adultes et les reproducteurs (45,7%) sont très abondants au lac Hlan, tandis que seulement 3,5% des individus capturés sur la rivière Sô sont des adultes. De Mars à Novembre, l'évolution progressive et continue des moyennes mensuelles de l'indice gonadosomatique (GSI), du pourcentage d'individus avec des gonades mûres et du niveau d'eau, indiquent que *Heterotis niloticus* se reproduit pendant la saison pluvieuse et pendant les périodes de crue (Mars-Octobre). La courbe sigmoïde, réalisée à partir d'individus sexuellement mûres (stade 2 – stade 5), révèle que sur les écosystèmes étudiés, la taille de première maturation sexuelle (L50) de *Heterotis niloticus* est de 575 mm LT pour les deux sexes. L'analyse de la distribution des fréquences de tailles des ovocytes obtenues à partir des ovaires mûres indique que *Heterotis niloticus* libère plusieurs cohortes pendant les saisons de reproduction. La fécondité ou nombre d'ovocytes provenant d'ovaires mûres, croît avec la taille. Les plus faibles et les plus fortes fécondités individuelles enregistrées sont respectivement 2697 ovocytes (545 mm LT ; 500 mm LS; 1332 g) et 27508 ovocytes (815 mm LT; 735 mm LS; 4650 g). *Heterotis niloticus* adopte une stratégie démographique (stratégie K) proche du type « équilibre », caractérisée par un âge avancé à la première maturation sexuelle, une fécondité modérée ou faible et une forte dépense énergétique pour la survie de la progéniture.

Au lac Hlan, le nombre moyen de nids actifs par hectare et par mois varie de 37 à 51 pendant la période de reproduction (Mars à Octobre). Le nombre de larves enregistrées par nids varie de 3953 à 6125. La longueur et les poids moyens des larves âgées de 5-7 jours sont respectivement de $13,10 \pm 0,51$ mm LT et $15,79 \pm 1,09$ mg. Les sacs vitellins des larves sont résorbés à 6-7 jours après éclosion. A 5-6 jours après éclosion, les larves se déplacent en essaim le jour pour la recherche de nourriture, mais à partir de 25-30 jours d'âge, ces larves commencent à

se déplacer de façon indépendante. La population de *Heterotis* du lac Hlan constitue une importante « sous-population source » d'où migrent les juvéniles et les pré-adultes vers les rivières et plaines inondables lesquelles constituent des nurseries et des lieux d'intenses d'activités de pêche.

Mots clés : fécondité, garde parentale, maturité sexuelle, plaines inondables, reproduction stressante, stratégie démographique.

5.1. INTRODUCTION

Les cours d'eaux tropicaux notamment les rivières et les fleuves, supportent une activité de pêches extensives et intensives qui fournit une source importante de protéines animales pour la population des pays tropicaux en voie de développement (FAO, 2003). Particulièrement en Afrique, les populations rurales dépendent des protéines d'origine halieutique, et une multitude d'espèces de poissons est pêchée dans les écosystèmes des plaines inondées des fleuves et des rivières. Parmi ces espèces de poissons, celles de grandes tailles constituent la première cible et sont fréquemment et intensivement pêchées à cause de leur haute valeur économique. A mesure que la population des espèces de grandes tailles chute, les espèces de petites tailles, de faible valeur économique, deviennent naturellement la cible des pêcheurs (Welcomme, 2001). Parmi les espèces ayant une haute valeur économique dans les eaux continentales de l'Afrique de l'Ouest et de l'Afrique Centrale, figure *Heterotis niloticus* (Cuvier, 1829) (Osteoglossidae, Osteoglossiformes), une espèce d'origine Africaine et largement distribuée dans les cours d'eaux tropicaux et les lacs d'eaux douces d'Afrique (Moreau, 1982; Levêque et al., 1990).

Heterotis niloticus est intensément exploité par les pêcheurs artisanaux du sud du Bénin, du delta du fleuve Niger, et autres régions de l'Afrique de l'Ouest. Au Bénin, les captures annuelles ont été estimées à 742 tonnes (Gbaguidi & Pfeiffer, 1996) et d'une valeur monétaire de \$1,485,000. Ces productions proviennent en majorité des pêches sur les fleuves Ouémé, Mono, les rivières Couffo, Sô, Zou et les lacs Nokoué, Hlan, Toho-Todougba, et Toho (Van Thielen et al., 1987; Adite & Van Thielen, 1995 ; Adité et al., 2006). Malgré son importance économique, très peu d'études bioécologiques ont été entreprises sur cette espèce (Moreau, 1982). Dans le fleuve Oubangui du bassin du Congo, Micha (1973) a décrit les aspects de la biologie de la reproduction de *Heterotis* et en Afrique de l'Ouest (Cote d'Ivoire), Moreau (1974) a étudié les différents stades larvaires et quelques aspects de la biologie de la reproduction.

Au Sud du Bénin, les écosystèmes aquatiques et les ressources halieutiques sont fortement influencées par la démographie sans cesse croissante (Adite & Van Thielen, 1995). L'exploitation durable des ressources halieutiques exige un recrutement annuel suffisant pour équilibrer les pertes dues aux prélèvements successifs. Dans les plaines inondables des systèmes de cours d'eaux, le recrutement d'espèces halieutiques peut être fortement influencé par les variations saisonnières et inter annuelles du régime des crues (Welcomme, 1979; Agostinho & Zalewski, 1994). De plus, les connections entre les habitats lotiques et lentiques dans le système cours d'eaux et plaines inondables influencent la croissance et la survie de plusieurs espèces (Lowe-McConnell, 1975, 1987; Junk et al., 1989; Winemiller & Jepsen, 1998; Ward et al., 1999). Au Bénin, *Heterotis niloticus* est principalement exploité dans les cours d'eaux et les plaines inondables qui y sont

associées. Pour cela, il est impératif de comprendre les facteurs de base qui régissent leur démographie et leur distribution. Jusqu'ici, il n'existe aucune donnée sur la dynamique et l'écologie de la reproduction de *Heterotis niloticus* sur les écosystèmes aquatiques béninois.

Les données rapportées ici sont les résultats de dix huit (18) mois d'étude sur l'écologie de la reproduction de *Heterotis* collectés sur la rivière Sô et le lac Hlan, un lac naturel dont la morphométrie dépend du régime hydrologique de la rivière Sô. La présente étude vise la description de la variation saisonnière de la structure de la population, du développement des gonades et de la fraie, pour déboucher sur la maturité sexuelle et les périodes de reproduction. L'écologie et la stratégie de la reproduction, et le mode de recrutement ont été analysés en relation avec les méthodes actuelles de capture et le potentiel de durabilité de l'exploitation de la ressource.

5.2. MATERIEL ET METHODES

La description de la région d'étude et des stations d'échantillonnage, les méthodes de collecte du matériel biologique et du traitement préliminaire des poissons échantillonnés ont été discutés dans les chapitres II (Région d'étude) et III (Méthodes générales).

5.2.1. Détermination de la Maturité Sexuelle et de la Période de Reproduction

Tous les spécimens capturés étaient retenus pour les analyses. Après collection, les données biométriques (longueur totale = LT, longueur standard = LS, poids corporel, tailles et poids des gonades) des spécimens collectés ont été mesurées conformément à la procédure décrite au chapitre III (Méthodes Générales). Avant la dissection, des pressions ont été appliquées à la partie ventrale des adultes pour provoquer l'émission des ovules afin d'apprécier la maturation gonadale. Chez *H. niloticus*, la taille des gonades étant relativement plus petite par rapport au poids corporel, et la grande épaisseur de la partie ventrale qui est également recouverte de grandes écailles rendent difficile l'efficacité de la pression abdominale. Le sexe a été déterminé par l'examen macroscopique des gonades (Moreau, 1982). Les stades de maturation des gonades ont été évalués en utilisant la version modifiée des stades décrits par Amon-Kothias (1980) et Albaret & Legendre (1985):

- Femelles: (1) Immature (juvénile) correspondant à des gonades de très petite taille, de couleur rose avec des ovocytes non visible à l'œil nu; (2) Début de maturation correspondant à des ovaires de taille intermédiaire avec de petits ovocytes de couleur pale jaune et visible à l'œil nu; (3) Maturation avancée où les ovaires sont très développés avec des ovocytes de couleur

jaune orange; (4) Gonade mature avec des ovaires entièrement développés et remplissant la région ventrale de la cavité abdominale ; les œufs, au stade post-vitellogénique (diamètre : 2,5-3,0 mm) sont de couleur jaune orange et plus ou moins facilement expulsés lorsqu'une pression externe est appliquée à la région ventrale; (5) Post-ponte, correspondant à des ovaires flasques, le nombre d'ovocytes mûres est insignifiant.

- Mâles : (1) Immature (juvénile) avec des testicules non développés et réduits à un filament clair; (2) Début de maturation correspondant à des testicules de taille intermédiaire de couleur jaune clair; (3) Maturation avancée où les testicules sont assez larges, de couleur blanche opaque avec plusieurs petites tâches noires; (4) Testicule mature : ce stade correspondant à des testicules entièrement développés ; on obtient la laitance suite à une pression à la région abdominale; (5) Post-ponte où les testicules sont flasques et sans laitance.

Après la détermination des stades de maturité, chaque gonade a été conservée dans une solution de formol à 5% et transportée au laboratoire de l'Unité de Recherches sur les Zones Humides (URZH) du Département de Zoologie et Génétiques, Université d'Abomey-Calavi. Après 1-7 jours, les gonades préservées ont été retirées de la solution de formol et stockées dans de l'éthanol à 75% pour permettre une manipulation ultérieure plus facile.

5.2.2. Détermination de la Fécondité et Appréciation de la Structure

Ovarienne

La fécondité a été estimée par extrapolation à partir du nombre moyen d'œufs résultant de trois (3) échantillons de gonade de 1g chacun. Chaque échantillon a été prélevé en différentes parties (un échantillon à la partie antérieure, un échantillon à la partie postérieure et un échantillon à la partie centrale) de la gonade et a été pesé à 0,1g près à l'aide d'une balance électronique. Les ovocytes ont été ensuite séparés à l'aide de pinces et dénombrés à la loupe binoculaire (modèle Pierron). Les diamètres de dix (10) œufs mûres ont été mesurés en utilisant un micromètre oculaire incorporé à un stéréo microscope.

Afin d'apprécier la structure ovarienne des gonades pendant la période de reproduction, une femelle mûre a été sélectionnée dans les collections de chaque saison de reproduction, notamment en Juillet 2002 et en Mai 2003. Les femelles ont été choisies parmi celles qui possèdent des indices gonadosomatiques les plus élevés. Les diamètres des ovocytes de ces deux gonades ont été mesurés suivant la méthode décrite précédemment. Ces données sur les diamètres ont servi plus tard à l'analyse de la distribution des fréquences de tailles des ovocytes.

5.2.3. Méthode d'Evaluation du Statut Ecologique des Frayères (nids)

Le statut écologique des frayères ou nids de *Heterotis* a été apprécié en évaluant leurs caractéristiques et en investiguant sur le degré de leur utilisation.

5.2.3.1. Méthode d'évaluation des caractéristiques des frayères (nids)

Sur le système rivière Sô – lac Hlan, l'évaluation des caractéristiques des frayères se réfère uniquement au lac Hlan identifié comme étant l'habitat potentiel de reproduction. Les inondations sur la rivière Sô étant temporaires et relativement courtes, permettent uniquement aux populations juvéniles migratrices de profiter des ressources disponibles pour croître. Sur le lac Hlan, les caractéristiques des frayères ont été directement évaluées sur les nids construits par les reproducteurs. Vingt (20) nids ont été échantillonnés au hasard sur l'aire de frayères et sur chacun de ces nids, en plus des paramètres généraux (qualité physico-chimique de l'eau, profondeur, transparence, température de l'eau, pH, oxygène dissous et pourcentage de saturation, conductivité, fer total, nitrites, régime des crues, conditions atmosphériques, nature du sédiment, type de substrat, végétation aquatique, habitats terrestres adjacents et utilisation) décrits au chapitre IV (4.2), des caractéristiques additionnelles spécifiques ont été collectées sur les nids. Il s'agit de :

- la localisation du nid (à l'intérieur de la végétation flottante, à l'intérieur de la végétation aquatique, en zone ouverte),
- la forme du nid,
- des dimensions du nid (diamètre, profondeur), diamètre de l'ouverture du nid, mesurés à 1 mm près à l'aide d'une règle graduée,
- hauteur de la touffe entourant le nid mesuré à 1 mm près à l'aide d'une règle graduée, et
- le statut du nid (actif = en utilisation, présence de larves, présence d'œuf, abandonné)

5.2.3.2. Appréciation de l'utilisation des frayères

En vue d'apprécier la pression de pêche sur les reproducteurs, il a été mensuellement dénombré par hectare, le nombre total de nids, le nombre de nids actifs, c'est à dire ceux dont les ouvertures sont visibles (aménagées) et qui abritent des reproducteurs. Les nids non actifs, sont ceux qui ont été abandonnés par les géniteurs, et dont les ouvertures sont fermées par la végétation. Le nombre de nids actifs en exploitation par les pêcheurs (effort de pêche), c'est à dire ceux qui possèdent des nasses disposées à leur ouverture ont été également dénombrés. Les larves

de sept (7) nids ont été collectées afin d'estimer la portée d'une reproductrice et afin d'obtenir du matériel biologique (larves) pour les observations en bassins.

5.2.4. Analyse des Données

- **Structure de la population** : Relatif à la population des deux habitats, les fréquences de tailles de *Heterotis niloticus* ont été représentées à l'aide d'histogrammes. Les relations taille - poids ont été examinées en fonction de l'habitat, de la saison, du sexe, et des classes de tailles en utilisant le modèle ci-après :

$$W = a L^b$$

et sa forme logarithmique

$$\text{Log } W = \text{Log } a + b \text{ Log } L$$

où L est la longueur totale, W le poids, a une constante, et b le coefficient d'allométrie (Tesch, 1971 ; Fiogbé et al., 2003). L'analyse de variance à un critère de classification a été utilisée pour apprécier les différences entre les pentes des divers groupes et de faire des inférences sur la condition des poissons suivant les habitats (rivière Sô, lac Hlan), les sexes (mâle, femelle), les saisons (pluvieuse, crue, sèche) et les tailles (juvéniles, pré-adultes, adultes). Les effectifs successifs (N) correspondant à chaque catégorie de variable, les pentes des équations linéaires, les ordonnées à l'origine, les intervalles de confiance à 95%, et les valeurs du coefficient de détermination (r^2) correspondant à chaque équation ont été récapitulés dans un tableau.

- **Sex-ratio** : Il a été évalué par habitat mais aussi par classe de tailles
- **Index gonadosomatique (GSI)** : L'indice gonadosomatique a été calculé en utilisant la formule suivante:

$$\text{GSI} = (\text{Poids Gonade} / \text{Poids Corporel}) \times 100$$

- **Période de reproduction** : La période de reproduction a été déterminée à partir de la représentation graphique des moyennes mensuelles de l'indice gonadosomatique.
- **Taille de première maturation sexuelle** : La taille de première maturation sexuelle (L50) (taille à laquelle 50% des individus sont sexuellement mûres) a été déterminée pour les deux sexes à l'aide de la courbe sigmoïde construite à partir du pourcentage d'individus mûres (stade 2- stade 5) par classes de tailles.
- **Appréciation de la structure ovarienne** : La structure ovarienne a été appréciée à l'aide d'histogrammes en représentant la distribution des fréquences de diamètres des ovocytes provenant de deux ovaires (ovaires sélectionnés pendant les deux saisons de reproduction, le

- premier en Juillet 2002 et le second en Mai 2003) et ayant les indices gonadosomatiques les plus élevés.
- **Fécondité** : Elle a été estimée en utilisant uniquement les ovaires mûres. Les relations allométriques entre la fécondité et la longueur totale ont été examinées suivant le modèle :

$$F = aL^b,$$

où F est la fécondité, L la longueur totale, a une constante, et b l'exposant d'allométrie. La relation linéaire entre la fécondité et le poids corporel a été examinée suivant le modèle ci-après :

$$F = bW + a,$$

où F est la fécondité, W est le poids corporel, a une constante, et b la pente.

- La pression de pêche sur les reproducteurs a été appréciée mensuellement en calculant le pourcentage de nids en exploitation par les pêcheurs.

5.3. RESULTATS

5.3.1. Structure de la Population

La structure de la population de *Heterotis niloticus* au lac Hlan était significativement différente de celle de la rivière Sô. Même avec plusieurs individus de petites tailles (juvéniles) formant le premier mode (Figure 39), la taille moyenne de *Heterotis niloticus* au lac Hlan demeure plus élevée que celle observée à la rivière Sô. Les plus larges spécimens sont rencontrés au lac Hlan (Figure 39) où la longueur standard (LS) moyenne était de 370 mm (74-762 mm) et le poids moyen était de 1128 g (5-4750 g). Sur les 908 spécimens collectés au lac Hlan, 36,45% étaient des juvéniles (<300 mm), et la plupart d'eux était collecté pendant les périodes de hautes eaux ; les pré-adultes (300-500 mm) constituaient 17,8% et les adultes (>500 mm) constituaient 45,7%. La rivière Sô par contre abrite des spécimens de tailles relativement petites (juvéniles et pré-adultes). La longueur standard moyenne de *Heterotis* sur ce cours d'eau est 305 mm (148-765 mm) et le poids corporel moyen est de 465 g (51-5838 g). Sur les 553 spécimens collectés à rivière Sô, 35,1% sont des juvéniles (<300 mm), 60,2% sont des pré-adultes (300-500 mm), et seulement 3,4% sont des adultes (>500 mm). Relatifs aux échantillons des deux habitats, sur les 1461 spécimens collectés au total, 53,7% sont des mâles et 46,3% sont des femelles (Tableau 28).

Par ailleurs, la population de *Heterotis* du lac Hlan présente une structure en tailles de type bimodal, avec un premier mode à la taille 200 mm LS et un second mode à la taille 650 mm LS. Par contre, la population de *Heterotis* sur la rivière Sô présente une structure en tailles de type unimodal avec un mode situé à 300 mm LS, intermédiaire entre les deux modes du lac Hlan (Figure 39).

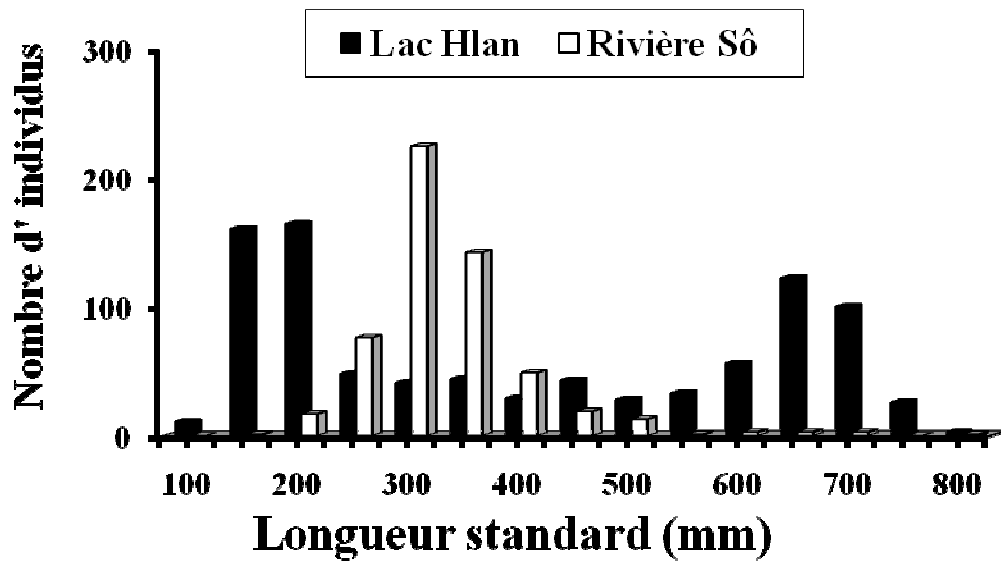


Figure 19 : Structure en tailles (Longueur standard) de *Heterotis niloticus* capturés sur la rivière Sô et le lac Hlan de Juillet 2003 à Décembre 2004.

Tableau 28 : Pourcentage de mâles et de femelles (Sex-ratio) de *Heterotis niloticus* collectés sur le système rivière Sô - lac Hlan de Juillet 2002 à Décembre 2003.

Classes de tailles LS(mm)	Mâle		Femelle	
	Nombre	(%)	Nombre	(%)
<100	5	55,56	4	44,44
200	205	69,29	135	39,71
300	217	58,33	155	41,67
400	141	50,54	138	49,46
500	52	47,71	57	52,29
600	24	30,77	54	69,23
700	108	45,57	129	54,43
800	32	86,49	5	13,51
Total	784	53,66%	677	46,34%

5.3.2. Condition des Poissons

Les régressions tailles - poids, réalisées à partir de spécimens regroupés par habitat, par sexe, par classes de tailles et par saison étaient toutes hautement significatives ($P < 0,0001$) avec des coefficients de corrélation variant entre 0,74 et 0,99 et des pentes variant entre 2,74 et 4,05 (Tableau 29). Les analyses de variance à un critère révèlent des différences significatives ($p < 0,0001$) entre les pentes des deux habitats (Rivière Sô versus lac Hlan), les sexes (mâle versus femelle), les classes de tailles (juvéniles, pré-adultes, adultes), et les saisons (pluvieuses [Avril.-Juillet], de crues [Août.-Novembre.], et sèches [Décembre.-Mars]). La population de la rivière Sô possède les pentes les plus élevées indiquant que la condition de *Heterotis* s'améliore plus rapidement avec l'augmentation de la taille (Tableau 29 ; Figure 40). En effet, Adite et al. (2005) rapportent que la rivière Sô est considérée comme une zone d'alimentation et de forte croissance de *Heterotis* à cause de la crue qui inonde de vastes zones riches en ressources. Sur la rivière Sô, la condition des poissons est plus élevée à la décrue (saison sèche). Au lac Hlan par contre, les plus fortes conditions sont enregistrées pendant la saison pluvieuse et pendant la crue. Les juvéniles provenant du lac Hlan possèdent de meilleures conditions mais plus faibles que celles de la rivière Sô (Tableau 29). Par ailleurs, la longueur totale et le poids présente une relation exponentielle significative ($r^2 = 0,98$) (Figure 41).

Tableau 29 : Régressions linéaires par habitat, par sexe, par classe de taille et par saison de Log (LS) – Log (W) de *H. niloticus* capturées de Juillet 2002 à Décembre 2003 sur le système fluvio-lacustre rivière Sô et lac Hlan. Les longueurs standards (LS) et les poids individuels (W) ont subi une transformation logarithmique (\log_{10}). N = effectif ; a = pente ; CI = intervalle de confiance ; r^2 = coefficient de détermination ; b = constante.

Facteurs de régressions	N	Pente (a)	95% CI	r^2	b	95% CI
Habitat						
Lac Hlan	908	2,81	2,79-2,83	0,99	-4,47	-4,51- (-4,42)
Rivière Sô	553	2,94	2,87-3,01	0,92	-4,73	-4,90-(-4,55)
Sexe						
Mâle – lac Hlan	465	2,81	2,79-2,84	0,99	-4,47	-4,53- (-4,41)
Femelle – lac Hlan	443	2,80	2,78-2,83	0,99	-4,44	-4,50- (-3,80)
Mâle – rivière Sô	320	3,03	2,95-3,11	0,94	-4,94	-5,14- (-4,74)
Femelle – rivière Sô	233	2,81	2,67-2,94	0,88	-4,39	-4,73- (-4,05)
Taille						
Juvenile – lac Hlan	573	2,89	2,85-2,92	0,98	-4,63	-4,71- (-4,56)
Adulte – lac Hlan	335	2,75	2,57-2,92	0,74	-4,30	-4,79- (-3,81)
Juvenile – rivière Sô	543	3,00	2,92-3,08	0,91	-4,87	-5,07- (-4,67)
Adulte – rivière Sô	10	4,05	2,83-5,27	0,90	-4,91	-11,34- (-4,48)
Saison						
Pluvieuse – Hlan	139	2,77	2,62-2,92	0,91	-4,38	-4,80- (-3,96)
Crue – Hlan	561	2,82	2,80-2,84	0,99	-4,49	-4,54- (-4,43)
Sèche – Hlan	208	2,74	2,65-2,83	0,95	-4,27	-4,50- (-4,04)
Pluvieuse – Rivière Sô	29	2,79	2,53-3,05	0,95	-4,40	-5,08- (-3,71)
Crue – Rivière Sô	309	2,94	2,87-3,00	0,96	-4,70	-4,78- (-4,54)
Sèche – Rivière Sô	215	3,26	3,09-3,43	0,87	-5,53	-5,95- (-5,11)

$P < 0,001$ pour toutes les pentes des régressions

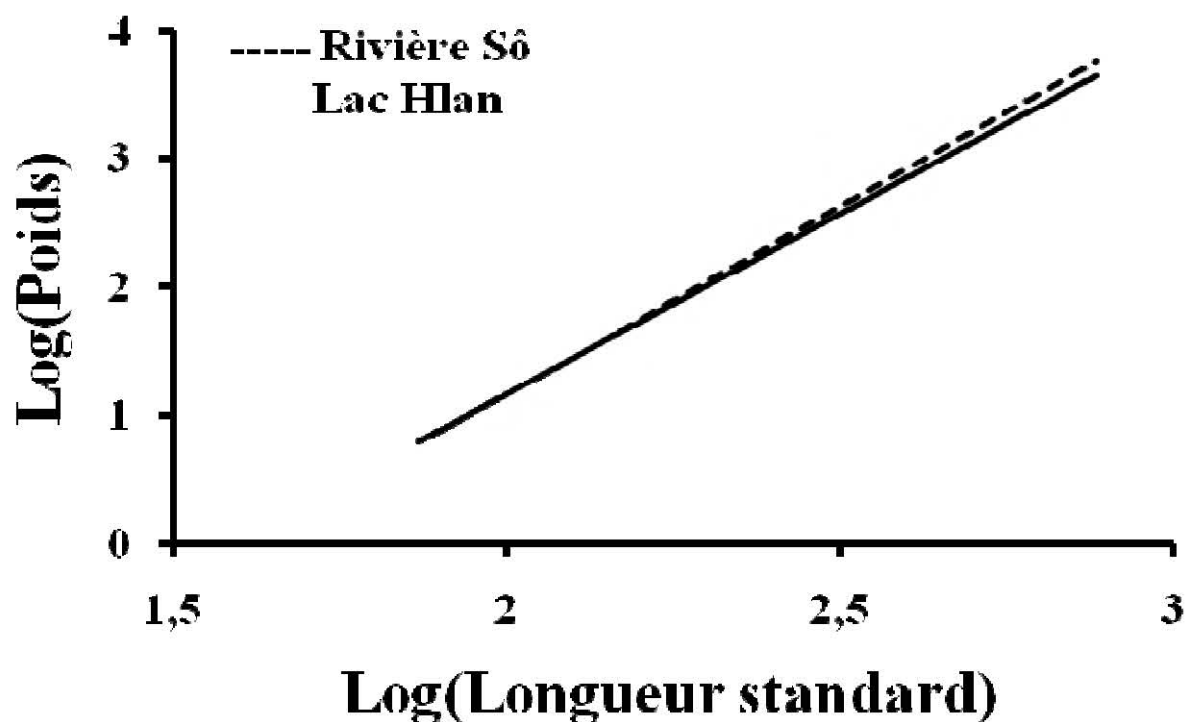


Figure 20: Relations linéaires entre la longueur standard (LS) et le poids corporel (W) de *Heterotis niloticus* capturés sur la rivière Sô ($\text{Log } W = 2.94 * \text{Log } LS$; $r^2 = 0.92$; $N = 553$) et sur le lac Hlan ($\text{Log } W = 2.81 * \text{Log}$; $r^2 = 0.99$; $N = 908$).

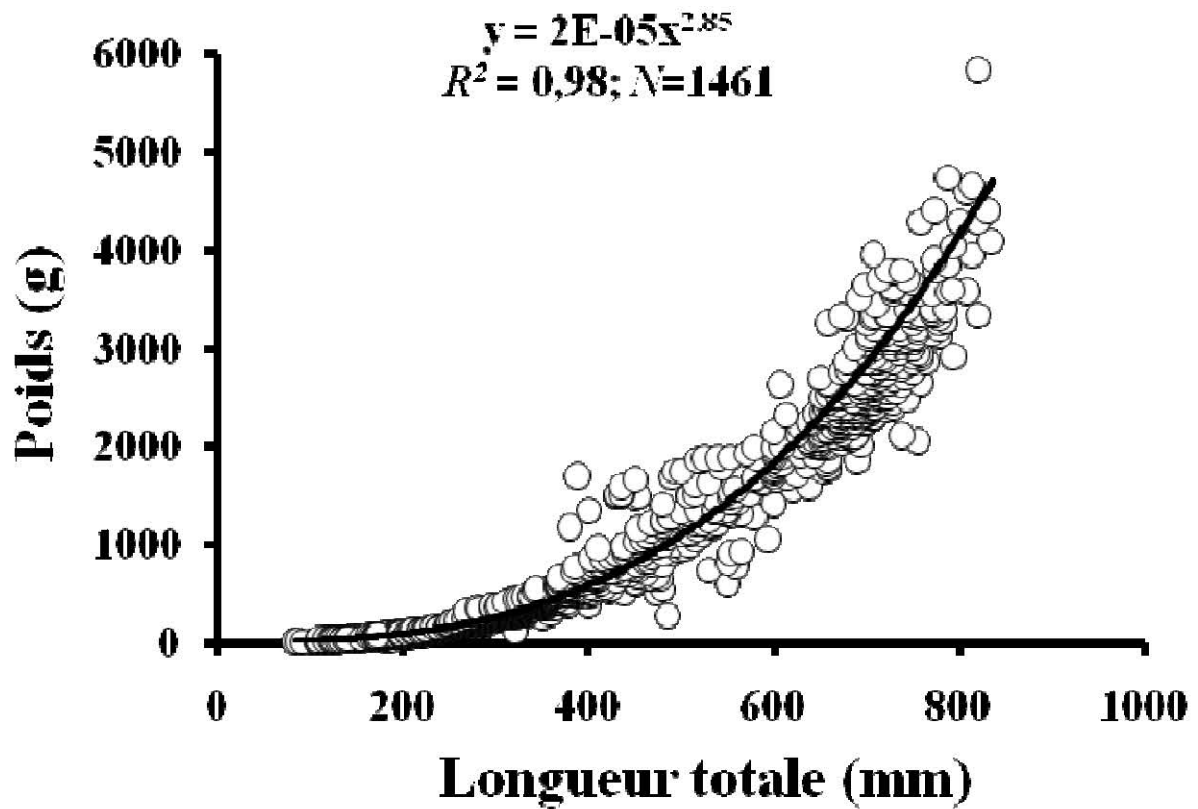


Figure 21: Relation exponentielle entre la longueur totale et le poids corporel de *Heterotis niloticus* collectés sur le système fluvio-lacustre rivière Sò et lac Hlan de Juillet 2002 à Décembre 2003.

5.3.3. Maturation Sexuelle

Sont considérées sexuellement matures, uniquement les gonades du stade 2 au stade 5 de l'échelle de maturation. En général, on note une relation linéaire positive significative entre la proportion des individus matures et les classes de tailles pour les mâles ($r^2 = 0,90$; $p < 0,01$) et les femelles ($r^2 = 0,82$; $P < 0,01$) indiquant que la proportion d'individus matures augmente avec la taille. La taille de première maturation sexuelle (L50) (déterminée à l'aide de la courbe sigmoïde « Longueur totale – Pourcentage d'individus matures ») aussi bien pour les mâles que pour les femelles a été estimée à 575 mm LT (Figures 42 et 43). La longueur totale du plus petit individu mâle mature enregistré était de 560 mm LT (515 mm LS; 1490g) et celle de la plus petite femelle mature enregistrée était de 545 mm LT (499 mm LS; 1772g).

5.3.4. Evolution de l'Indice Gonadosomatique (IGS) et de la Période de Reproduction

Les variations de l'indice gonadosomatique (IGS) sont significativement affectées par les saisons aussi bien pour les mâles ($F = 10,67$; d.f. = 2, 156; $P < 0,01$) que pour les femelles ($F = 20,98$; d.f. = 2, 175; $P < 0,01$). Les moyennes mensuelles les plus élevées de l'IGS ont été enregistrées pendant la saison pluvieuse (Mai - Août) Décembre (Figures 44 et 45). L'IGS chute ensuite progressivement à partir de la période de crue jusqu'au début de la saison sèche Novembre - Décembre .

En général, le pourcentage d'individus avec des gonades mûres (stades 3 et 4) et les moyennes mensuelles de l'IGS sont significativement corrélés aussi bien pour les mâles ($r^2 = 0,31$; $p < 0,05$) que pour les femelles ($r^2 = 0,73$; $p < 0,01$). Ce résultat confirme effectivement que la période de reproduction couvre la saison pluvieuse et la saison des hautes eaux, périodes pendant lesquelles le niveau d'eau augmente graduellement, entraînant une stimulation des fonctions physiologiques reproductrices aussi bien des mâles que des femelles. Ceci se justifie également par la corrélation positive significative enregistrée entre les proportions mensuelles des mâles mûres et les proportions mensuelles des femelles mûres ($r^2 = 0,60$; $p < 0,01$). En effet, en Septembre 2002 (périodes de hautes eaux) et en Juin 2003 (saison pluvieuse), toutes les femelles adultes (100%) échantillonnées sont mûres.

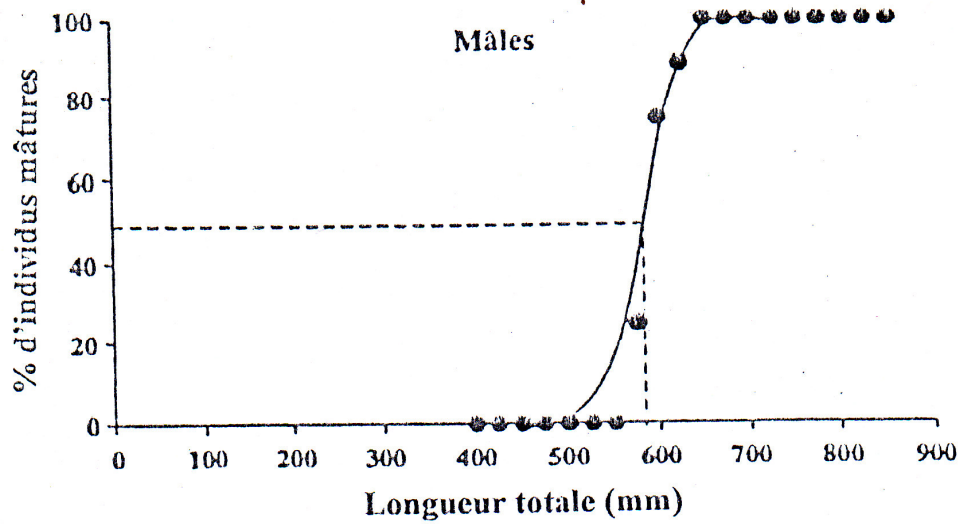


Figure 22 : Taille de première maturation sexuelle (L50) de *Heterotis niloticus* mâle capturés sur le système fluvio – lacustre rivière Sô et lac de Juillet 2002 à Décembre 2003. L50 a été déterminée à l'aide de la courbe sigmoïde.

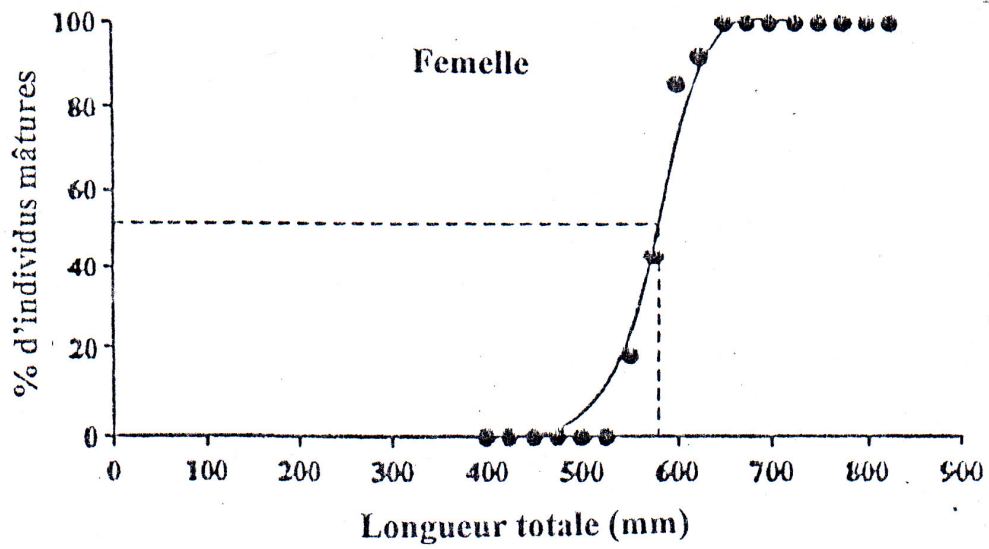


Figure 23 : Taille de première maturation sexuelle (L50) de *Heterotis niloticus* femelle capturés sur le système fluvio – lacustre rivière Sô et lac Hlan de Juillet 2002 à Décembre 2003. L50 a été déterminée à l'aide de la courbe sigmoïde.

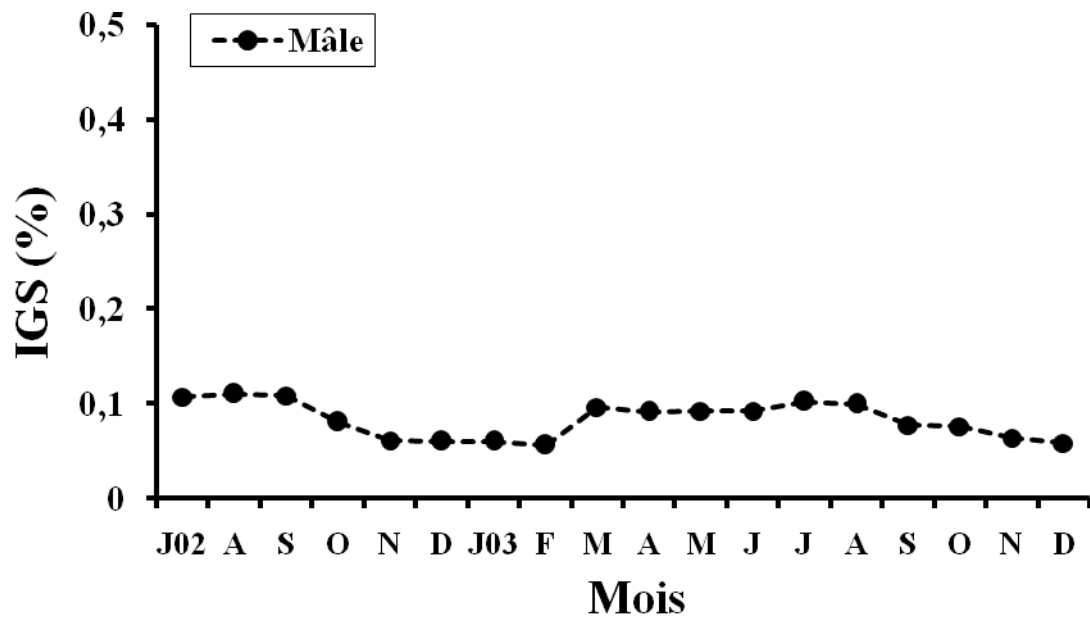
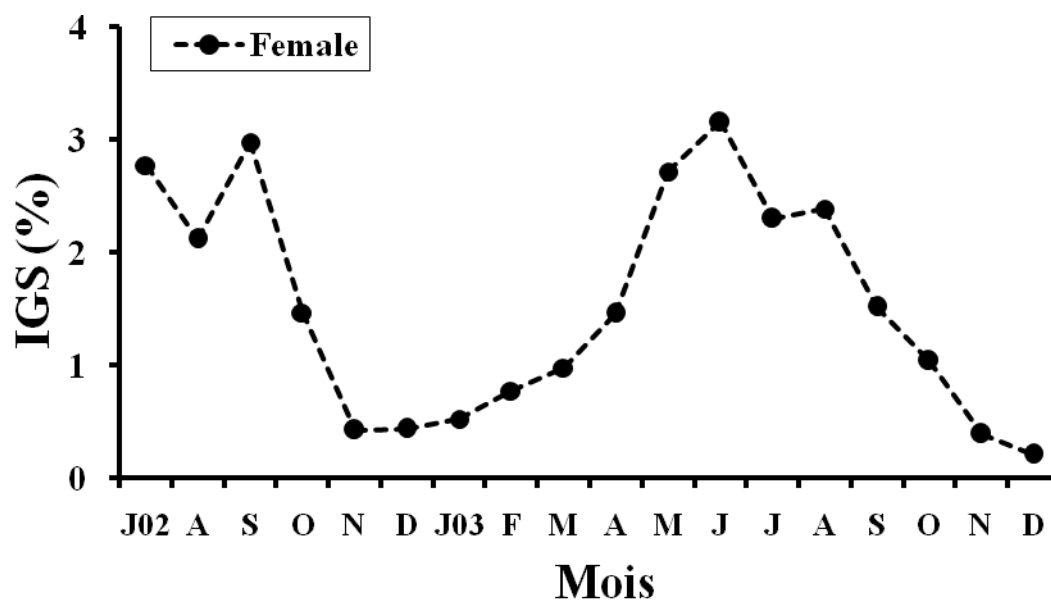


Figure 24: Evolution mensuelle de l'indice gonadosomatique (IGS) de *Heterotis niloticus* mâle collectés sur le système fluvio-lacustre rivière Sô et lac Hlan de Juillet 2002 à Décembre 2003.



Mois
Figure 25: Evolution mensuelle de l'indice gonadosomatique (IGS) de *Heterotis niloticus* femelle collectés sur le système fluvio-lacustre rivière Sô et lac Hlan de Juillet 2002 à Décembre 2003.

Par contre, de Novembre à Janvier (saison sèche), aucune femelle (0%) collectée n'est mûre et elles sont toutes bloquées au stade 2 de l'échelle de maturation. De Février à Janvier 2003 (saison sèche), une seule femelle mûre a été enregistrée. En conséquence, chez *Heterotis*, la croissance ou le développement physiologique des gonades précédemment bloquées au stade 2 de l'échelle de maturation pendant la saison sèche (Novembre à mi-Mars), n'est initié qu'au début de la saison de pluie (mi-Mars) ou le niveau d'eau commence à augmenter et s'étendre jusqu'en Octobre.

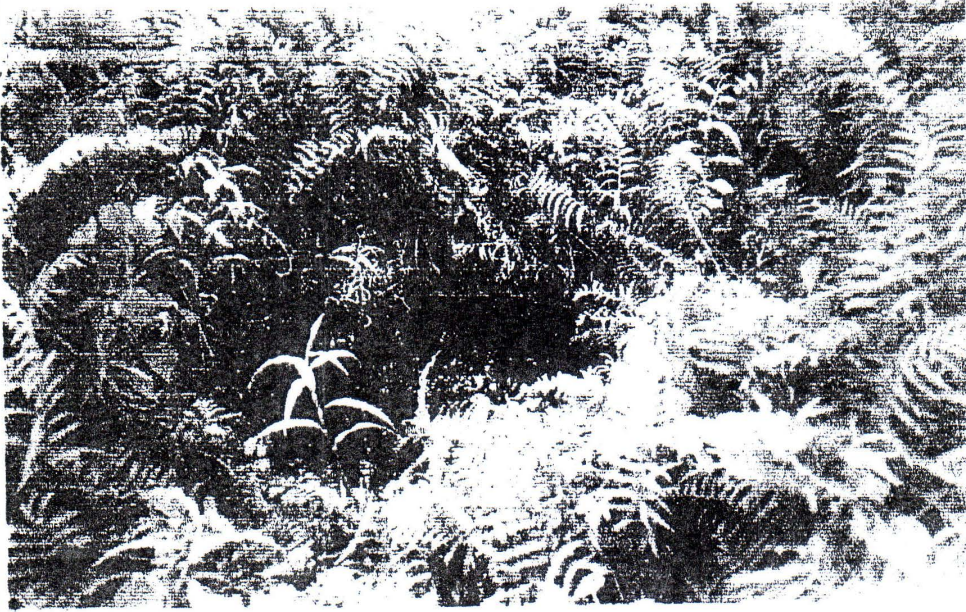
5.3.5. Zones de Reproduction

Au lac Hlan, les nids des producteurs sont établis uniquement dans des zones de végétation à profondeurs relativement faibles (77,0-165,0 cm) (Tableau 30), mais avec un niveau d'eau suffisant qui permet à *Heterotis* d'être en communication avec l'ensemble du lac. En effet, ces nids (Figure 46) sont pourvus d'une ouverture qui permet au reproducteur d'y pénétrer et de sortir. Pendant la saison sèche, avec le retrait des eaux, un nombre important de nids sont presque isolés du lac. 95% des nids examinés étaient construits au sein des touffes de végétation et ces nids étaient débarrassés de tous débris qui occasionnerait une consommation abusive d'oxygène ou qui entraînerait une désoxygénation de l'eau.

Tableau 30 : Valeurs moyennes ($n=20$) et variation des caractéristiques des nids de *Heterotis niloticus*

PARAMETRE	MOYENNE	VARIATION
Diamètre (cm)	116,7	77,0-165,0
Ouverture du nid (cm)	33,3	20,0-47,0
Hauteur de la vegetation (cm)	89,0	30,0-135,0
Profondeur (cm)	59,6	40,0-86,0
Transparence (cm)	59,6	40,0-86,0
Température (°C)	28,8	27,5-31,8
pH	5,0	4,7-5,3
Oxygène dissous(mg/l)	1,25	0,6-2,8
Pourcentage de saturation (%)	18,1	9,0-46,0
Conductivité (µS/cm)	98,4	94,6-106,0
Fer total (mg/l)	0,99	0,6-1,5
Nitrite (mg/l)	0,004	0,0-0,01

(a)



(b)

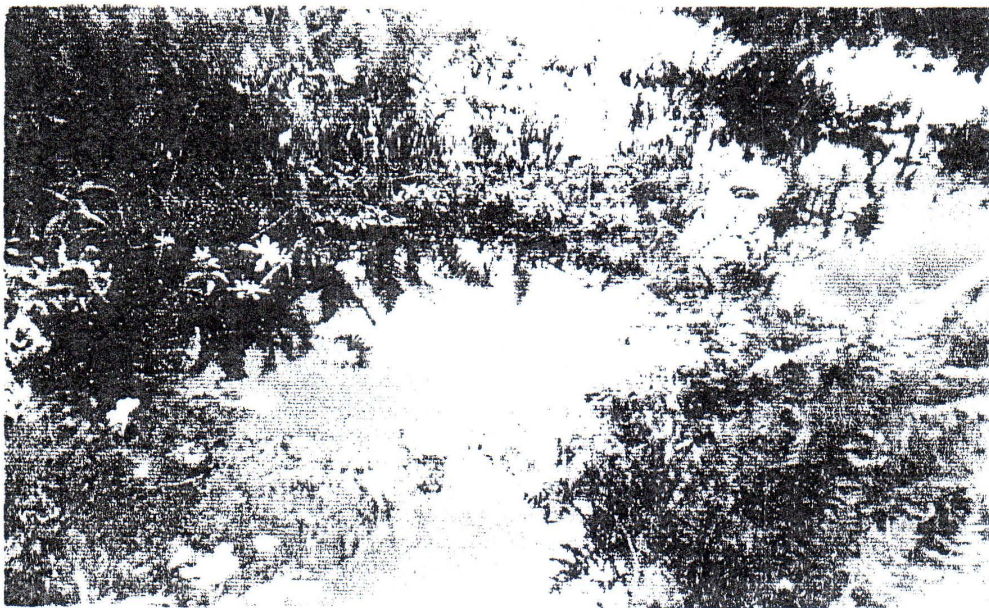


Figure 26 : Nids de forme circulaire, construites au sein de la végétation aquatique par une reproductrice de *Heterotis niloticus* : (a) nid sous abri : (b) nid exposé au soleil (photo Adité).

5.3.6. Structure Ovarienne, Taille des Oeufs et Fécondité

A l'instar des autres Osteoglossomorphes, tels que *Mormyrus kannume* Forsskål, 1775 et *Scleropages formosus* (Schlegel & Müller, 1839-1844) (Scott, 1974; Scott & Fuller, 1976), *Heterotis* possède un seul ovaire (64 ovaires examinés en 2002 et 115 ovaires examinés en 2003). Les ovaires des femelles complètement immatures (juvéniles) sont de couleur rose tandis que ceux des individus mâtures sont de couleur jaune orange (Figure 47). Les ovaires sont de forme allongée, comprimés latéralement avec 54-76 (moyenne : 64) replis lamellaires arrangés dorsalement. Le diamètre des ovocytes provenant des gonades mâtures varie de 0,5 à 3,0 mm (moyenne = 2,04 mm). L'analyse de la distribution des fréquences de taille des ovocytes (ovocytes provenant des femelles ayant les IGS les plus élevées) durant les deux saisons de reproduction (2002, 2003) révèle la présence de cohortes d'ovocytes immatures (latents) parmi ceux mâtures. Ce qui suggère que *Heterotis* pond plusieurs fois par saison de reproduction (Figures 48 et 49). La distribution obtenue pendant l'année 2002 est fortement inclinée vers les ovocytes de grandes tailles, indiquant probablement un fort degré de synchronie dans la reproduction.

En général, la fécondité (définie comme le nombre d'ovocytes mâtures dans l'ovaire) augmente de façon significative avec la longueur corporelle ($r^2 = 0,47$; $p < 0,01$) et le poids corporel ($r^2 = 0,43$; $p < 0,01$) (Figures 50 et 51). La plus faible fécondité enregistrée était 2697 ovocytes, obtenue avec un spécimen de longueur totale de 545 mm (500 mm LS; 1332 g) et la plus forte fécondité enregistrée était 27508 ovocytes, obtenue avec un spécimen de longueur totale de 815 mm (735 mm LS; 4650 g) (Tableau 31). En général, le poids des ovaires augmente avec la taille de *Heterotis*. Cependant, le nombre d'ovocytes par gramme d'ovaire est indépendant de la taille corporelle des spécimens de *Heterotis*. De même, il n'existe aucune association entre la fécondité relative (nombre d'ovocytes par gramme de poids corporel) et la taille corporelle.



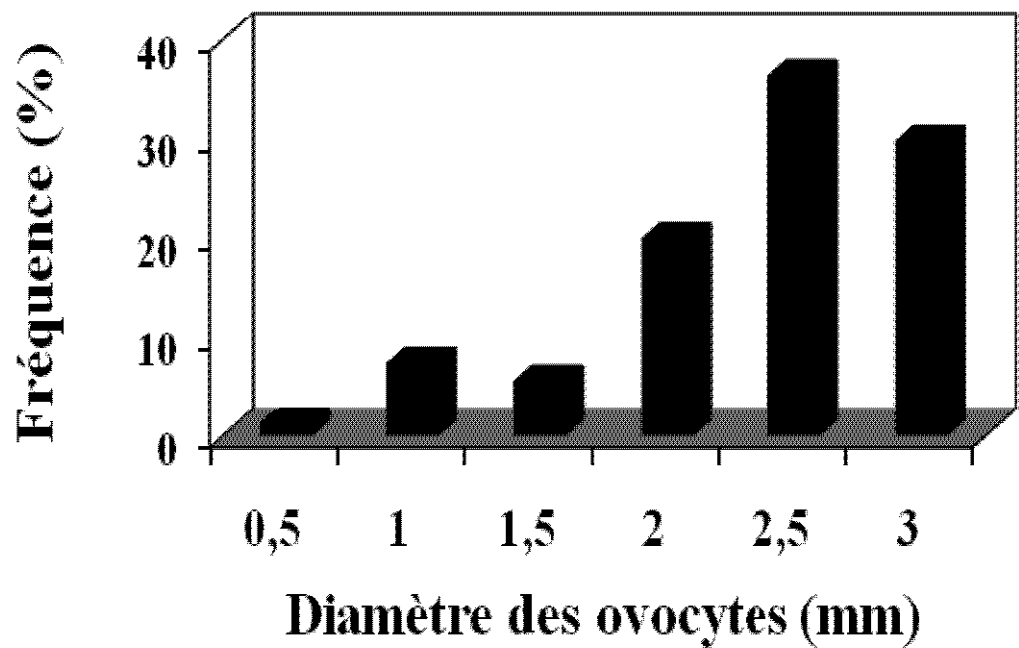


Figure 28: Distribution des fréquences de diamètres des ovocytes de *Heterotis niloticus* (à ovaire complètement mûre) collectés sur le système fluvio-lacustre rivière Sô et lac Hlan pendant la saison de reproduction de l'année 2002.

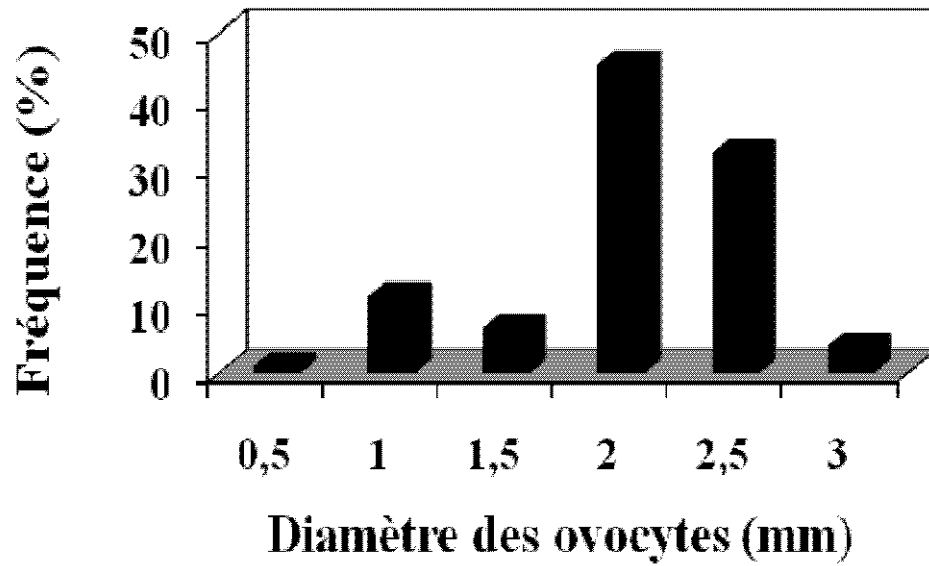


Figure 29: Distribution des fréquences de diamètres des ovocytes de *Heterotis niloticus* (à ovaire complètement mûre) collecté sur le système fluvio-lacustre rivière Sô et lac Hlan pendant la saison de reproduction de l'année 2003.

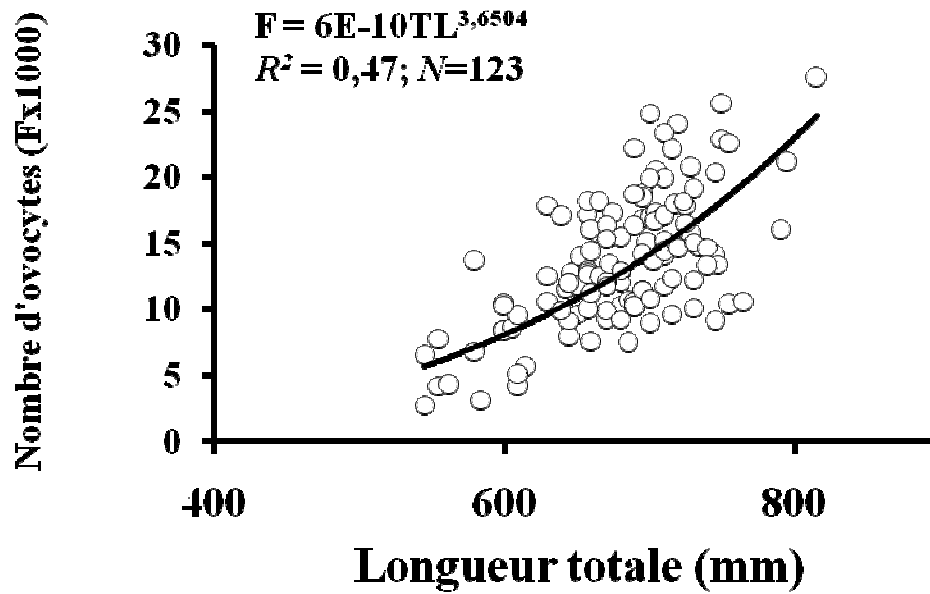


Figure 30: Relation exponentielle entre fécondité (F) et longueur totale (LT) de *Heterotis niloticus* capturés sur le système fluvio-lacustre rivière Sô et lac Hlan de Juillet 2002 à Décembre 2003.

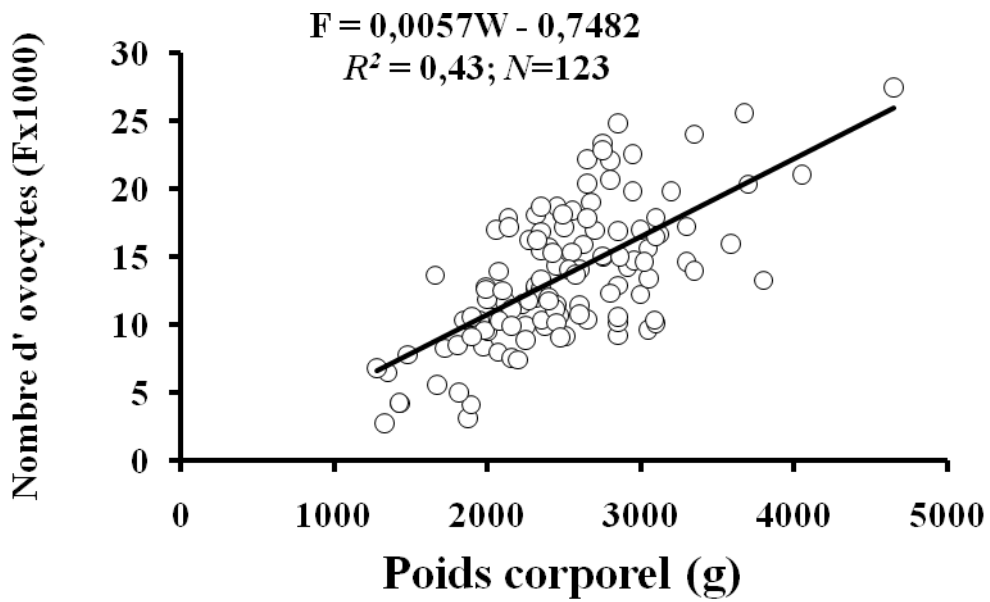


Figure 31: Relation linéaire entre fécondité (F) et poids corporel (W) de *Heterotis niloticus* capturés sur le système fluvio-lacustre rivière Sô et lac Hlan de Juillet 2002 à Décembre 2003.

Tableau 31 : Fécondité de *Heterotis niloticus* (N = 123) capturé sur le système fluvio-lacustre rivière Sô et lac Hlan de Juillet 2002 à Décembre 2003.

Classes de tailles (mm)	Poids moyen corporelle (g)	Poids moyen ovarien	Fécondité moyenne	Intervalle de fécondité	No d'œufs/gramme d'ovaire	Fécondité relative	IGS moyen	N
500	1343,0	14,0	4578	2697-6459	327	3,40	1,0	2
600	1881,6	39,2	9554	3108-17850	271	5,00	2,1	28
700	2661,7	58,6	14854	9048-25584	359	5,60	2,2	89
800	3783,7	81,5	18769	10548-27508	297	4,82	2,1	4

N= effectif

IGS = Indice gonadosomatique

5.3.7. Caractéristiques et Utilisation des Nids

Au lac Hlan, les investigations révèlent que le nombre moyen de nids actifs de *Heterotis* enregistré par hectare (ha) et par mois dans les zones de frayère est 25,4. Les moyennes les plus élevées (37-51/ha/mois) ont été enregistrées au pic de la période de reproduction (Tableau 32). Aucun nid actif n'a été observé de Décembre à Février, et seulement 10 nids ont été enregistrés en Novembre et en Mars (Tableau 32). Plus de 85% de nids actifs ont été enregistrés pendant la période de reproduction qui se situe en 2002 entre Juillet et Septembre (aucun échantillonnage n'a été effectué de Janvier - Juin 2002), et entre Avril et Octobre en 2003. Le diamètre des nids a varié entre 77 et 165 cm (moyenne = 116,5 cm) et leur profondeur a varié entre 40 et 86 cm (moyenne = 59,6 cm). La hauteur moyenne de la touffe de végétation entourant les nids était de 89 cm (30-135 cm), et le diamètre des ouvertures des nids a varié entre 20 et 47 cm (moyenne = 33,3 cm). La garde des nids et le phénomène de rétention de la progéniture dans la bouche en cas de danger s'observent depuis l'éclosion jusqu'au jour où les larves se dispersent et quittent les nids. Il a été observé que lorsqu'un nid contenant des larves est dérangé, les parents prennent les larves dans leur bouche et les transportent à un autre lieu (observations personnelles). Ce phénomène est très courant et confirmé par les pêcheurs.

Tableau 32 : Nombre total par hectare et par mois de nids actifs de *Heterotis* sur le lac Hlan, nombre de nasses collectées par hectare à l'ouverture des nids (effort de pêche), proportion des nids ayant de nasses à leur ouverture et niveau de l'eau.

Mois	No total . de nids actifs (#/ha)	Effort de pêche(nids posés/ha)	Percent (%) (nids posés)	Profondeur de l'eau(mm)
Julillet2002	41	35	85.37	314
Août	37	36	97.28	316
Septembre	42	42	100	320
Octobre	35	13	37.14	315
Novembre	10	0	0	340
Décembre	0	0	-	327
Janvier 2003	0	0	-	248
Février	0	0	-	200
Mars	10	4	40	210
Avril	36	31	86.11	250
Mai	49	42	85.71	295
Juin	45	45	100	340
Juillet	51	48	94.12	380
Août	45	43	95.56	400
Septembre	31	31	100	670
Octobre	20	20	100	650
Novembre	0	0	-	410
Décembre	0	0	-	310
Moyenne(s.d)	25.4(19.5)	22.3(18.8)	87.7%	

5.3.8. Observation des Larves en Bassins

Les larves de *Heterotis niloticus* utilisées ont été collectées dans sept nids actifs pour des observations comportementales en bassins. Le nombre de larves collectées par nids variait de 3953 à 6125 (moyenne = 5028). Les larves ont été collectées à 5-7 jours après éclosion, et mesuraient en moyenne $13,10 \pm 0,51$ mm LS avec un poids moyen de $15,79 \pm 1,09$ mg. Les sacs vitellins sont résorbés à 6-7 jours après éclosion. Elles étaient nourries aux zooplancton et aux nauplii d'*Artemia*. Les observations des larves de 5-6 jours après éclosion révèlent qu'elles se déplacent de façon permanente en essaim. La nuit, les larves se dispersent dans la colonne d'eau et se posent ensuite sur le fond du bassin. Lorsqu'on apporte une source de lumière dans le bassin, les larves

suivent la lumière et se regroupent très rapidement au point lumineux dans l'intervalle d'une minute. Par contre lorsque la taille augmente (10-15 jours après éclosion), de petits groupes (2-4) commencent à se former mais reviennent fréquemment ensemble pour reconstituer un seul essaim. A l'âge de 25-30 jours, les larves commencent à se disperser momentanément à la recherche individuelle de nourriture et ensuite reviennent ensemble tout en formant une ligne dans leur déplacement.

5.4. DISCUSSIONS

Au cours de cette étude sur la biologie de la reproduction de *Heterotis niloticus*, des spécimens ont été mensuellement capturés au lac Hlan et à la rivière Sô. La structure en tailles de type bimodal observée sur la population de *Heterotis* du lac Hlan est le résultat des émigrations et des immigrations probables des sous-populations au cours de la période de hautes eaux. En effet, les petites juvéniles (200 mm LS = premier mode au lac Hlan) migrent vers la rivière Sô (et autres plaines inondables) où elles sont massivement entraînées par les fortes crues. Juste après cette migration, les petites juvéniles se raréfient au lac Hlan et les grandes juvéniles (300 mm LS = mode obtenu à la rivière Sô) qui en résultent dominant la population de *Heterotis* de la rivière Sô. En conséquence, sur la rivière Sô et les plaines inondables qui y sont associées, plus de 90% des *Heterotis* collectés sont capturés pendant la période de crue et au début de l'étiage (Octobre - Novembre), et dont la presque totalité sont des juvéniles et des pré-adultes. La forte disponibilité de ressources alimentaire des plaines inondées de la rivière Sô due à la présence de végétation flottante, herbacée et arbustive, participe à la croissance rapide des juvéniles de cette espèce omnivore (Adite et al., 2005) qui y atteignent la taille pré-adulte et migrent plus ou moins massivement en retour vers le lac Hlan pour atteindre la taille adulte (générateur) (650 mm LS = second mode au lac Hlan) et participer à la reproduction et assurer le recrutement du lac. Ce comportement est typique de plusieurs espèces fluviales à stratégie démographique de type « équilibre » (Winemiller, 1992 ; Pianka, 1994) lequel comportement leur permet d'augmenter et d'assurer la survivance de leur progéniture et de maintenir la densité de la population à un niveau plus ou moins stable.

Dans le système rivière Sô – lac Hlan, la population de *Heterotis* possède un sex-ratio voisin de 1/1 (mâles = 53,7%; femelles = 46,3%). Des résultats similaires ont été rapportés par Daget (1957) et Micha (1973) respectivement pour la population de *Heterotis* du Niger moyen et celle de l'Oubangui. Moreau (1982) a rapporté pour la population du lac Manakane à Madagascar des pourcentages de mâles et de femelles de même ordre (56%; 44%) que nos résultats. Par contre, le même auteur a enregistré un pourcentage de mâles plutôt moins élevé que celui des femelles

pour la populations du lac Kan en Côte d'Ivoire (48%; 52%) et la population du lac Tamatave à Madagascar (47%; 53%). Le sex-ratio dépend de l'espèce, mais aussi des conditions écologiques du milieu. Par exemple, Laleye et al. (1995) a rapporté sur *Chrysichthys auratus* (57,1% de mâles ; 42,9% de femelles) et *Chrysichthys nigrodigitatus* (51,6% de mâles ; 48,4% de femelles) des tendances similaires à nos résultats. Cependant le sex-ratio des ces deux espèces de même genre demeure significativement différents. Anato (2000) a rapporté pour l'espèce marine, *Dentex angolensis*, un pourcentage des femelles (57,07%), plutôt plus élevé que celle des mâles (42,93%).

Par ailleurs, relative à la condition de *Heterotis niloticus*, l'analyse des pentes résultant des régressions taille - poids des individus collectés, révèle des variations spatiales, saisonnières, ontogénétiques et liées au sexe. En général, sur la rivière Sô, les pentes sont plus élevées comparées à celles du lac Hlan quelque soit le sexe, la taille et la saison, indiquant qu'en dépit de leur abondance périodique et de leur séjour relativement court dans les plaines inondées, la condition de la population de *Heterotis* de la rivière Sô est meilleure à celle de la population du lac Hlan (Tableau 28 et Figures 21 et 22) à cause de la forte disponibilité de ressource alimentaire dans cet habitat pendant cette période et qui permet une croissance rapide de *Heterotis*.

Sur la rivière Sô, la condition des poissons augmente graduellement de la saison pluvieuse à la période des hautes eaux et ensuite à la décrue. Pendant la saison sèche (décrue), les invertébrés sont plus concentrés dans les habitats qui ont subi un retrait des eaux. Par contre au lac Hlan les conditions des poissons sont meilleures pendant la saison pluvieuse et pendant la saison de crue probablement à cause de la forte disponibilité de graines et de l'accès facile à ces graines. Cet accès facile résulte de l'émergence et de la submergence de la végétation terrestre adjacente.

Au lac Hlan, les conditions des mâles et des femelles sont quasi - identiques probablement parce que ce lac est un habitat potentiel de reproduction de *Heterotis* et les deux sexes participant à la garde parentale, induisent certainement des dépenses énergétiques de plus ou moins d'égale importance. En général, *Heterotis* présente une croissance allométrique indiquant que l'embonpoint chute progressivement avec l'âge ou la taille. Cette caractéristique de la croissance s'observe dans la population du lac Hlan où les juvéniles en croissance ont une condition plus élevée que les adultes qui utilisent une partie de leur énergie métabolique pour les dépenses énergétiques liées à la reproduction. Cependant, la tendance contraire obtenue à la rivière Sô où la pente résultant des adultes est supérieure à celle des juvéniles est simplement due au faible effectif d'adultes (10 spécimens) enregistré dans cet habitat. Cette tendance allométrique de la croissance de *Heterotis* a été rapportée par plusieurs auteurs notamment FAO/UNDP (1970), Micha (1973), Depierre (1977), Moreau (1982) respectivement dans le Niger, dans l'Oubangui, dans le Nyong et

dans des lacs en Côte d'Ivoire (à Ayamé et Bouaké) et à Madagascar et les différentes pentes respectives 2,56 ; 2,95 ; 2,58 ; 1,78 ; 2,59 ; et 2,61 rapportées par ces auteurs sur ces plans d'eaux suscités confirment la variation de la condition de *Heterotis* en fonction des facteurs hydrologiques et de la disponibilité en ressources alimentaire de l'habitat.

Au lac Hlan, plusieurs nids actifs abritant des reproducteurs et des larves de *Heterotis* ont été enregistrés pendant la saison pluvieuse et pendant les périodes de hautes eaux, indiquant que le lac Hlan est un habitat potentiel de reproduction de cette espèce. En effet, les habitats de végétation aquatique à niveau d'eau relativement faible constituent les lieux de fraie par excellence de *Heterotis* (Moreau, 1982). Cependant, dans le système étudié, compte tenu de la spécificité du régime hydrologique, on assiste parfois à une variation ou à un déplacement instantané des lieux de fraie à cause de la modification du régime des crues.

En effet, au fur et à mesure que le niveau de l'eau du lac augmente pendant la saison pluvieuse (Mars - Juillet), *Heterotis* sélectionne des sites peu profonds et marginaux du lac et y construit son nid. Cependant, lorsque le nid est complètement submergé d'eau pendant les périodes de forte crue suite à un apport hydrique important provenant du fleuve Ouémé, *Heterotis* s'évade vers les zones moins profondes pour construire d'autres nids. Pendant les hautes crues de 2003 (les crues au lac Hlan étaient plus importantes en 2003 qu'en 2002), la plupart des reproducteurs de *Heterotis* ont abandonné leur nid original (construits pendant la saison pluvieuse) car la profondeur de l'eau est devenue trop élevée au niveau des frayères. Ainsi, d'Août à Octobre, de nouveaux nids apparaissent le long des nouvelles berges inondées. La reconstruction de nouveaux nids suite à l'inondation excessive, peut expliquer partiellement pourquoi on note en 2003 une distribution relativement moins inclinée vers les œufs de grandes tailles (à diamètres plus élevés) comparée aux observations de 2002 (Figures 27 et 28). Les œufs de l'ovaire de 2003 constituent une seconde cohorte de reproduction qui est probablement affectée par une soudaine perturbation (due à la forte crue) du cycle de reproduction, tandis que l'ovaire de 2002 provient probablement d'une femelle qui se prépare à se reproduire pour la première fois dans la saison parce que les conditions environnementales saisonnières sont remplies et en dehors de toutes perturbations climatiques et environnementales.

Dans le système rivière Sô – lac Hlan, la maturation sexuelle de *Heterotis* mâle et femelle est initiée à une taille relativement élevée ($L_{50} = 575$ mm LT, Figures 23 et 24). Cette maturité tardive se justifie probablement par la modification du cycle des crues et des conditions trophiques qui toutes deux se combinent pour affecter la physiologie de la reproduction. Bien que les L_{50} n'aient pas été déterminées, les observations de Micha (1973) et de Moreau (1974) indiquent une maturation précoce de *Heterotis* dans d'autres systèmes aquatiques. En effet Micha (1973)

rapporte une taille de première maturité de 400 mm LT (600 g) dans l'Oubangui tandis que dans les lacs Kan et d'Ayamé en Côte d'Ivoire, 35% des individus de poids entre 0,8 et 1 kg étaient à maturité et qu'au-delà de 1 kg, 100% des individus étaient mûres (Moreau, 1974). Une fois arrivées à maturité, les gonades (surtout femelles), bloquées au stade deux de l'échelle de maturation (stade début maturation) depuis la décrue (Novembre) jusqu'à la fin de la saison sèche (mi-Mars), initient leur développement juste au début de la pluie avec la montée progressive des eaux dans les zones de frayères. Cette montée des eaux stimule les organes reproducteurs et se remarque par une augmentation progressive de l'indice gonadosomatique, de la saison pluvieuse jusqu'à la crue notamment de Mars à Octobre, considérée comme étant la période de reproduction de *Heterotis*. Cette tendance périodique de la fraie de certaines espèces de grandes tailles habitant les grands fleuves et zones humides de l'Afrique a été largement documentée par plusieurs auteurs (Welcomme, 1979 ; Lowe-McConnell, 1987 ; Winemiller, 1992; Laleye et al., 1995).

D'intenses activités de pêche s'observent sur la rivière Sô et *Heterotis niloticus* est la ressource dominante dans les captures pendant la période de crue (Gbaguidi & Pfeiffer, 1996). Pendant cette période, plus des deux tiers des pêcheurs autochtones et migrants exploitent cette ressource disponible de façon saisonnière. Des filets éperviers de grandes tailles sont les plus efficaces et constituent des engins populaires pour la capture de *Heterotis* dans les rivières. Dans la mesure où un nombre insignifiant d'adultes a été capturé sur les lieux d'échantillonnage de la rivière Sô, cette sous-population peut être considérée comme la « métapopulation sink » (Pulliam, 1988) et maintenue par les immigrations périodiques de la « sous-population source » du lac Hlan. En d'autres termes, le lac Hlan et autres systèmes d'eaux douces de conditions écologiques similaires constituent des zones de frayères de *Heterotis*. Pendant les hautes crues, les juvéniles obtenues à partir de ces habitats considérés comme des « sous-populations source » migrent dans les rivières et les vastes plaines inondables qui y sont associées lesquelles sont considérées comme « l'habitat destination » ou « métapopulation sink ».

Dans les eaux peu profondes des zones marginales des lacs d'inondations, à cause de l'importance de la reproduction et du phénomène de rétention buccale (en vue de déplacer les larves) des larves de *Heterotis*, ces habitats probablement supportent une importante « population source » qui migre vers les rivières et leurs plaines inondables, garantissant ainsi une intense activité de pêche dans ces cours d'eaux et dans leurs plaines inondées. En conséquence, une modification du recrutement de la population source aura inévitablement une influence négative sur le succès de la pêche dans les fleuves, les rivières, et leurs zones d'inondation.

Le lac Hlan est l'un des plans d'eaux qui reçoit l'eau de la rivière Sô et est localement connue comme « lac d'*Heterotis* ». Sur ce lac, l'utilisation du filet épervier est prohibée par la

réglementation locale et *Heterotis* est surtout capturé par des nasses disposées aux ouvertures des nids. Ce mode d'exploitation augmente la mortalité non seulement du stock de reproducteurs mais aussi des cohortes de larves qui deviennent vulnérables aux prédateurs surtout lorsque les parents sont capturés dans leurs nids de reproduction. En effet, entre 1-7 jours après éclosion, les larves sont incapables de mouvement significatif, et sont particulièrement vulnérables.

Dans le système aquatique étudié, *Heterotis niloticus* possède des œufs (ovocytes mûrs) de tailles relativement larges (diamètres compris entre 2,5 mm - 3,0 mm). Des observations similaires (2,5 mm - 2,8 mm) ont été rapportées par plusieurs auteurs notamment Daget (1957), Olanyan & Zwillling (1963), Reizer (1964), et Rakotomanampison (1966). Cependant, bien que les poids des ovaires obtenus par ces auteurs (70 g – 90 g) soient en moyenne supérieurs à nos observations (moyenne = 54,18 g), des valeurs maximales plus élevées (100 g -156 g) ont été enregistrées sur le système rivière Sô – lac Hlan. En conséquence, une fécondité moyenne plus élevée (moyenne = 13607 œufs ; 2700 œufs – 27500 œufs) a été obtenue sur le système rivière Sô – lac Hlan comparée aux observations (2400 œufs –15246 œufs) de ces auteurs qui ont travaillé sur un échantillon réduit de 16 spécimens dans l'Oubangui (Micha, 1973), 12 dans le lac Ivakoina Pangalanea (Rakotomanampison,1966), 10 dans le lac Kan et 10 dans le lac Ayamé (Moreau, 1982) contre un effectif de 123 femelles pour nos observations du système rivière Sô – lac Hlan. Relative à la fécondité, *Heterotis* vérifie les tendances classiques de l'augmentation significative de la fécondité avec celle de la longueur corporelle et le poids corporel.

Par ailleurs, *Heterotis* présente une stratégie reproductive très particulière caractérisée par l'optimisation du succès de la reproduction qui déjà, est prise en compte depuis la construction du nid. Cette espèce construit son nid au sein des touffes de végétation suffisamment grande et qui servent d'abri et de protection. Les nids sont suffisamment larges et font environ 1,5 à 2 fois la taille des géniteurs (taille moyenne des géniteurs = 680 mm; diamètre moyen des nids = 116,7 mm) pour permettre un mouvement facile, et sont relativement débarrassés de tout débris afin d'assurer une condition physico-chimique (bonne oxygénation) favorable à la survie des œufs et des larves. La rétention des larves dans la bouche à la suite d'une perturbation humaine et l'évasion du géniteur du nid originel pour un autre, participent à une stratégie particulière dont l'objectif est d'augmenter la survie du faible nombre de larves (3953 à 6125 ; moyenne = 5028) contenu dans un nid et générée par une ponte, afin de maintenir plus ou moins stable la population de *Heterotis* dans le système. C'est le cas des espèces à stratégie démographique de type « equilibrium », et *Heterotis* présente la presque totalité des caractéristiques.

En effet, *Heterotis* possède une maturation tardive à environ deux ans d'âge (Moreau, 1982), une fécondité modérée voire faible, et des œufs relativement larges, donc constitués d'une réserve énergétique appréciable pour optimiser le taux d'éclosion et les chances de survie larvaire. Cette espèce pratique une forte garde parentale des œufs et des larves dans laquelle les deux sexes y sont impliqués. En conséquence, *Heterotis* possède une stratégie démographique plus proche du type « equilibrium » (stratégie K) que du type « périodique » (Winemiller & Rose, 1992) où la garde parentale est essentielle pour la survie des premiers stades de vie de *Heterotis* afin d'assurer un niveau élevé de recrutement nécessaire à une viabilité à long terme de la population (VanWinkle et al., 1993 ; Rose et al., 2001).

En théorie, la stratégie démographique de type « equilibrium » doit être associée à un recrutement qui dépend significativement de la densité de la population, de sorte que la densité minimale et optimale de reproducteurs puisse être estimée. Le maintien d'une population stable de reproducteurs au lac Hlan (sous-population source) est probablement essentiel pour une exploitation durable des ressources (sous-population sink = destination comprenant les individus immatures) des plaines inondées de la rivière Sô.

La pression de pêche sur les reproducteurs a été mensuellement évaluée sur la base du nombre total de nids actifs enregistré par hectare et les efforts de pêche (le nombre total de nids actifs ayant des nasses disposées aux ouvertures). Les analyses révèlent que les efforts de pêche étaient positivement corrélés avec la densité de nids actifs ($r^2 = 0,92$; $p < 0,01$; $N=18$). Globalement on estime à 87,8%, le pourcentage de nids actifs qui possédait de nasse posée à son ouverture. Ce résultat indique qu'une forte pression de pêche est exercée sur les reproducteurs. Cette situation constitue un danger pour le recrutement et pour la sous-population source de *Heterotis*. En fait, les *Heterotis* adultes sont exploités pendant qu'ils construisent leur nid, pendant qu'ils se reproduisent et au cours de la garde parentale. En conséquence, elles échappent très rarement aux pièges (nasses) qui leur sont tendus. Au lac Hlan, en raison de l'interdiction de l'utilisation du filet épervier par la réglementation locale, le stock halieutique de ce plan d'eau est relativement moins dégradé que la plupart des autres écosystèmes aquatiques du Bénin. Néanmoins, la haute valeur économique de *Heterotis* a entraîné beaucoup de pêcheurs à adopter des pratiques de pêches controversées, notamment les nasses, qui ne garantissent pas la durabilité de l'exploitation de la ressource. Des entretiens avec les pêcheurs révèlent qu'ils sont conscients des impacts potentiels négatifs de l'utilisation des nasses, mais ils ont besoin de sources de revenus pour satisfaire les besoins vitaux de leur famille. Les chances d'une exploitation durable du stock de *Heterotis* du système de la rivière Sô- lac Hlan dépendent d'une part de la mise en œuvre de la réglementation en vigueur dans les écosystèmes aquatiques et d'autre part d'une gestion

participative de la ressource. L'approche participative doit associer les pêcheurs dans les prises de décisions et permettra de réduire les efforts de pêche sur les géniteurs pendant les périodes maximales de reproduction (Avril - Août).

TROISIEME PARTIE :

VALORISATION PISCICOLE DE *HETEROTIS NILOTICUS*

CHAPITRE VI : SEVRAGE PRECOCE DES LARVES DE *HETEROTIS NILOTICUS* (CUVIER, 1829) ET EFFETS SUR LA SURVIE ET LES FACTEURS DE CROISSANCE

RESUME

Heterotis niloticus (Osteoglossiformes, Osteoglossidae) est une espèce économiquement très importante à cause de sa grande taille (adultes > 4 kg) et de sa haute valeur commerciale. Cependant, le stock naturel est en déclin en raison de la dégradation des habitats et de la forte pression de pêche. En plus du renforcement de la réglementation traditionnelle et administrative en matière de pêche, la valorisation piscicole de certaines espèces constitue une alternative efficace pouvant aider à réduire la pression et l'effort de pêche sur certains stocks naturels de poisson. Cependant, l'élevage des larves de *Heterotis niloticus*, et particulièrement la phase de sevrage, est l'un des problèmes majeurs liés au succès de la valorisation piscicole de *Heterotis*. La présente étude vise principalement à investiguer sur l'âge de sevrage des larves de *Heterotis niloticus* et les effets sur la survie et les facteurs de croissance. Spécifiquement, une expérience de sevrage précoce a été conduite en condition artificielle en bassins et comprend quatre traitements, notamment T1 (contrôle) : larves nourries uniquement aux nauplii d'Artémia ; T2 : larves sevrées à 11 jours après éclosion (JAE) ; T3 : larves sevrées à 13 JAE, T4 : larves sevrées à 15 JAE ; après quoi elles ont été uniquement nourries à l'aliment artificiel jusqu'au 16 jours d'âge. Chaque traitement comporte deux replicats. La substitution d'aliments a été progressive, et a été de 25%, 50%, et 100% d'aliment artificiel respectivement le premier, le deuxième et le troisième jour. Au bout de huit jours d'élevage, l'expérience a conduit à de faibles taux de survies (14,7%; 10,0%; et 14,1%) et de faibles taux de croissance spécifique (SGR) ($6,56\%.j^{-1}$, $6,55\%.j^{-1}$, et $7,68 \%.j^{-1}$) respectivement pour des larves de 11 JAE, 13 JAE, et 15 JAE. Le taux de survie (65,29%) et SGR ($12,55\%.j^{-1}$) des larves nourries uniquement à l'Artémia sont les plus élevés et diffèrent significativement ($p < 0,05$) de ceux des larves sevrées. Ce résultat indique que le sevrage précoce des larves de *Heterotis niloticus* engendre de médiocres performances zootechniques notamment une forte mortalité et une faible croissance. Les fortes performances zootechniques obtenues avec les larves nourries uniquement à l'Artémia suggèrent que de 1 JAE à 16 JAE, les larves doivent être nourries à l'aliment vivant (zooplancton, nauplii d'Artémia). Les recherches doivent continuer pour déterminer l'âge approprié auquel le changement d'aliment naturel à l'aliment artificiel doit s'opérer afin d'améliorer la survie et la croissance des larves de *Heterotis niloticus* et ceci en tenant compte des conditions d'élevage et de l'alimentation.

Mots clés: âge au sevrage; aquaculture ; *artemia*; aliment artificiel; *Heterotis niloticus*; larve; survie et croissance.

6.1. INTRODUCTION

Le succès d'une espèce de poisson en aquaculture dépend de la production et de la disponibilité d'alevins pour l'approvisionnement des fermes et centres piscicoles. Cependant, l'élevage larvaire a été rapporté comme étant le problème majeur de plusieurs industries aquacoles (El-Dakar et al., 2001). En particulier, l'élevage larvaire de certaines espèces conduit à de fortes mortalités spécialement pendant la phase de sevrage à cause de la mauvaise digestion des aliments ingérés qui résulte du développement embryonnaire et de l'état rudimentaire du tractus digestif des larves (Watanabe & Kiron, 1994; Rønnestad et al., 2001). A l'instar de plusieurs espèces de poissons, l'élevage larvaire de *Heterotis niloticus* en étang conduit à de faibles taux de survie (Moreau, 1982). De fortes mortalités larvaires variant entre 80% et 100% (Daget & Aubenton, 1956; Reizer, 1964, 1968; Rakotomanampison, 1966; De Kimpe, 1967; Vincke, 1971) ont été rapportées et plusieurs hypothèses ont été formulées pour expliquer ces faibles taux de survie. Daget (1957) avance l'hypothèse suivant laquelle la mortalité massive survient à la phase de sevrage à cause des besoins alimentaires élevés pour assurer la croissance rapide des larves. Selon Micha (1973), la forte densité larvaire due à la vie en essaim des stades inférieurs, réduit le taux d'ingestion individuel. Moreau (1982) suggère que les effets combinés de ces causes peuvent agir pour accroître le taux de mortalité des larves de *Heterotis niloticus*. Jusqu'ici, aucune donnée n'existe sur l'élevage contrôlé et semi-contrôlé des larves de *Heterotis niloticus* et particulièrement sur l'âge de sevrage. Cependant, la connaissance de ces données s'avère très importante pour une expansion rapide des fermes d' *Heterotis* et pour la diversification piscicole. La présente expérience vise à investiguer sur l'âge de sevrage des larves de *Heterotis niloticus* et les effets sur la survie et les facteurs de croissance.

6.2. MATERIEL ET METHODES

Des larves de *Heterotis niloticus* de six jours après éclosion (JAE) ont été collectées en Juillet 2003 sur le lac Hlan situé au Sud du Bénin. La température, le pH et l'oxygène dissous mesurés dans les zones de frayères (nids) sont respectivement profondeur, la 0,62 m ; 30,5°C ; 5,71; et 1,34 mg.l⁻¹ (22% de saturation). Les larves ont été ensuite acheminées à la station de recherches piscicoles du Département de Zoologie et Génétiques de la Faculté des Sciences et Techniques de l'Université d'Abomey-Calavi et disposées dans un bassin rectangulaire de 0,4-m³ (1,22 x 1,06 x 0,66 m). Dans ce bassin, les larves sont nourries pendant 48 heures avec un mélange de zooplancton, notamment les rotifères d'eaux douces (*Brachionus spp*) et de nauplii d'*Artemia*. Les rotifères ont été collectés dans les bassins de la station à l'aide d'un filet planctonique (modèle

HYDRO-BIOS KIEL) et des tamis planctoniques (modèle ISO 3310-1) de mailles 63 et 100 μ . Les larves ont été ensuite réparties dans 8 bassins rectangulaires de 0,4-m³ (1,22 x 1,06 x 0,66 m) avec une densité de 170 larves par bassin suivant quatre (4) traitements et deux replicats :

T1 (contrôle) : larves nourries uniquement aux nauplii d'*Artémia*; T2 : larves sevrées à 11 jours après éclosion (JAE) ; T3: larves sevrées à 13 JAE; T4 : larves sevrées à 15 JAE ; après quoi elles ont été uniquement nourries à l'aliment artificiel jusqu'au 16 jours d'âge. Chaque traitement comportait deux replicats. La substitution d'aliment a été progressive, et a été de 25%, 50%, et 100% d'aliment artificiel respectivement le premier, le deuxième et le troisième suivant le plan de nourrissage ci-dessous :

Tableau 32 : Plan de nourrissage de larves de *Heterotis niloticus* dans l'expérience de sevrage précoce.

Age des larves	TRAITEMENTS			
	T1	T2	T3	T4
J6-J8 (Pré-expérience)	A + zooplancton	A + zooplancton	A + zooplancton	A + zooplancton
J9 (Début de l'expérience)	A	25% AS + 75% A	A	A
J10	A	50% AS + 50% A	A	A
J11*	A	100% AS	25% AS + 75% A	A
J12	A	100% AS	50% AS + 50% A	A
J13*	A	100% AS	100% AS	25% AS + 75% A
J14	A	100% AS	100% AS	50% AS + 50% A
J15*	A	100% AS	100% AS	100% AS
J16	A	100% AS	100% AS	100% AS

A = Nauplii d'*Artemia* ; AS = Aliment sec ou aliment artificiel

J : Jours ; * Indique les âges de sevrage

Les nauplii d'*Artemia* ont été obtenues à partir des cystes d'œufs d'*Artemia* (Kurios-*Artemia* cyst 90% Grade A). Ces cystes d'*Artemia* sont conditionnés pour une éclosion maximale, ce qui rend disponible les nauplii d'*Artemia* pour l'alimentation précoce des larves de poissons. Les nauplii d'*Artemia* fournissent les nutriments essentiels dont les larves ont besoin pour leur croissance. Le Kurios-*Artemia* 90% Grade A contient environ 54% de protéines et 12% de graisse avec 10mg.g⁻¹ d'acide gras poly-insaturé. Les nauplii d'*Artemia* sont obtenus après 24 heures d'incubation des cystes d'*Artemia* dans une bouteille plastique et cylindrique de 1,5 litres de volume et contenant de l'eau à environ 25°C et de salinité 30‰. L'eau salée est continuellement oxygénée à l'aide d'une pompe à air motorisée pour permettre une éclosion plus ou moins rapide des nauplii d'*Artemia*. La nourriture artificielle contient 40% de protéines et 2249 kcal et est un mélange de poisson sec (10%), maïs (25%), tourteaux d'arachide (25%), tourteaux de soja (15%), cossettes de manioc (2%), son de blé (10%), drèches de brasserie (10%), coquille d'huître (2%), et du sel (1%). Ces ingrédients ont été mélangés et moulus en de très fines particules. Pendant toute la période d'élevage, les paramètres de l'eau tels que la température, l'oxygène dissous et le pH ont été quotidiennement mesurés respectivement à l'aide d'un Oxythermomètre (W.T.W. oxi 197) et d'un pH-mètre (W.T.W. LT 330). L'expérience a été conduite pendant 8 jours et les larves ont été quotidiennement nourries à satiété toutes les deux heures (7 am; 9 am; 11 am; 1 pm; 3 pm; 5 pm; 7 pm). La lumière du jour a été d'environ 12 heures (7 am- 7 pm). Les larves mortes sont siphonnées et comptées deux fois par jour (7 am et 7 pm) afin d'apprécier la survie journalière. Elles sont ensuite observées à la loupe binoculaire pour l'observation des cas de cannibalisme et de déformations éventuelles. La température de l'eau, le pH et l'oxygène dissous ont été mesurés trois fois par jour (7 :am; 2 pm; 7 pm) et l'eau des bassins a été renouvelée tous les deux jours. Au début de l'expérimentation, 30 larves choisies au hasard ont été mesurées et pesées. A la fin de l'expérience dix (10) larves provenant de chaque replicat ont été introduites dans 10 litres d'eau salée à 30‰ et y ont séjournés pendant 15 minutes afin d'examiner leur résistance au stress osmotique. Quinze (15) larves par bassins ont été mesurées et pesées afin d'évaluer à la fin de l'expérience le niveau des paramètres de croissance. La longueur totale des larves a été mesurée à 1 mm près à l'aide d'une règle graduée et le poids a été mesuré à 0,1mg près à l'aide d'une balance électronique (SCALTEC SBA 32).

Les paramètres de croissance et de survie qui suivent ont été calculés :

$$S(\%) = N_f \times 100 / N_i$$

$$SGR (\% \cdot J^{-1}) = [LN(PCF) - LN(PCI)] \times 100 / \Delta T$$

$$SOR(\%) = N_s \times 100 / N_t$$

$$\text{CMJ (mg. J}^{-1}\text{)} = (\text{PCI-PCF}) / \Delta\text{T}$$

Où S(%) = Survie; SGR = Taux individuel de croissance spécifique; SOR = Survie résultant de la résistance osmotique; CMJ = Croissance moyenne journalière; Ni, Nf = nombre initial et final de larves; ΔT = durée de l'expérience; LCI = longueur corporelle initiale (mm); LCF = longueur corporelle finale (mm); PCI = Poids corporel initial (mg); PCF = poids corporel final (mg); BI = Biomasse initiale (mg); BF = Biomasse finale (mg); Ni, Nf = nombre initial et final de larves soumises à la résistance osmotique.

Le logiciel statistique SPSS (Morgan, 2001) a été utilisé pour l'analyse de variance (One way-ANOVA) afin de comparer les différentes valeurs moyennes des traitements.

6.3. RESULTATS

Les valeurs moyennes (\pm SD) des paramètres zootechniques des larves de *Heterotis niloticus* élevées en bassin à partir de 9 JAE (LCI=13,03 mm; PCI=16,22 mg) sont consignées dans le tableau 33. En général, pour les quatre traitements, l'analyse de variance révèle des différences significatives pour la survie ($p < 0,01$), SGR ($p < 0,01$), CMJ ($p < 0,01$) et le poids corporel ($p < 0,01$). Par ailleurs, les larves nourries avec les nauplii d'*Artemia* montrent de meilleures performances zootechniques: les comparaisons deux à deux avec les trois traitements restants (larves sevrées à 11 JAE; 13 JAE; 15 JAE) montrent des différences significatives pour la survie ($p < 0,05$), SGR ($p < 0,05$), CMJ ($p < 0,01$), le poids corporel ($p < 0,01$) et la longueur totale ($p < 0,05$). Par contre, les larves sevrées à 11 JAE, 13 JAE et 15 JAE avec de la nourriture artificielle montrent de faibles performances qui se caractérisent par de fortes mortalités larvaires (85,3%; 90%; 85,9% respectivement) associées à de faibles taux de croissance spécifique et de faibles taux moyens de croissance journalière. Les mortalités journalières sont élevées pendant toute l'expérience avec pour corollaire, une chute rapide de la survie (Figure 32). Pour les trois âges de sevrage (11 JAE, 13 JAE et 15 JAE), aucune différence significative n'est enregistrée pour la survie, le SGR, la CMJ.

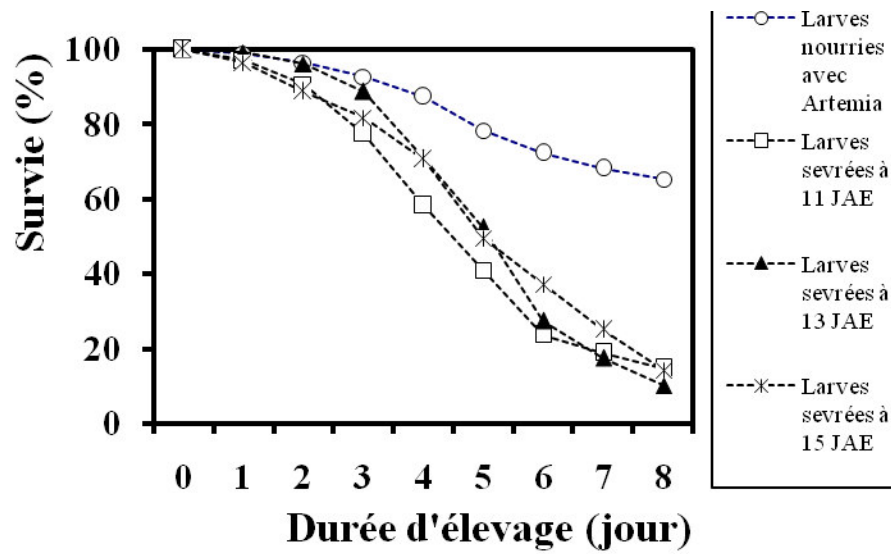


Figure 32: Tendence de la survie journalière des larves de *Heterotis niloticus* pendant le sevrage précoce.

Tableau 33 : Taux de survies et facteurs de croissance des larves de *Heterotis niloticus* sevrées, (sevrage précoce) à différents jours après éclosion et élevées pendant 8 jours. Les valeurs du tableau, suivies de (\pm STDEV) représentent des moyennes. Aucune différence significative ($p>0,05$) n'a été observée pour les moyennes des lignes marquées en haut par une même lettre. j^{-1} = par jour.

Paramètres	Ages de sevrage			
	Artemia (contrôle)	11 JAE	13 JAE	15 JAE
Nombre initial	340	340	340	340
Nombre final	222	50	34	48
LCI (mm)	13,03 \pm 0,71	13,03 \pm 0,71	13,03 \pm 0,71	13,03 \pm 0,71
LCF (mm)	17,96 \pm 1,27	15,13 \pm 0,86 ^a	14,96 \pm 1,50 ^a	15,86 \pm 0,86 ^a
PCI (mg)	16,22 \pm 1,98	16,22 \pm 1,98	16,22 \pm 1,98	16,22 \pm 1,98
PCF (mg)	44,25 \pm 6,86	27,41 \pm 4,81 ^b	28,11 \pm 5,05 ^b	30,27 \pm 3,09 ^b
Biomasse initiale (mg)	5514,8	5514,8	5514,8	5514,8
Biomasse finale (mg)	9823,5	1370,5	955,74	1452,9
Survie (%)	65,29 \pm 1,66	14,70 \pm 5,82 ^c	10,00 \pm 3,33 ^c	14,10 \pm 14,14 ^c
SGR (% \cdot j ⁻¹)	12,55 \pm 0,23	6,56 \pm 0,47 ^d	6,85 \pm 0,70 ^d	7,68 \pm 0,79 ^d
CMJ (mg \cdot j ⁻¹)	3,50 \pm 0,10	1,40 \pm 0,12 ^e	1,49 \pm 0,20 ^e	1,76 \pm 0,24 ^e
SOR (%)	80	95	95	100

Ce qui suggère que pour ces trois âges de sevrage, les performances zootechniques sont similaires. Des corrélations positives ont été enregistrées entre la survie et SGR ($r^2=0,88$; $p<0,01$), la survie et PCF ($r^2=0,87$; $p<0,01$) et la survie et LCF ($r^2=0,87$; $p<0,01$). Ce résultat suggère que la survie augmente avec l'augmentation des SGR, PCF et LCF. Pendant l'expérience, l'observation des poissons morts à l'aide de loupe binoculaire couplée avec des observations directes dans les bassins d'élevage n'a révélé aucun signe de cannibalisme et de malformation. Le taux de survie résultant du test de la résistance au stress osmotique varie de 80% à 100%. Ce résultat indique que les larves de *Heterotis niloticus*, bien que d'eaux douces, sont résistantes à une courte exposition à l'eau salée.

6.4. DISCUSSIONS

En aquaculture, la phase de sevrage est la période critique de l'élevage larvaire. Pendant cette phase de changement du régime alimentaire, les larves doivent ingérer et digérer progressivement des aliments artificiels et également absorber les nutriments essentiels afin d'assurer leur croissance rapide. Cette tâche requiert un système digestif assez développé. Dans l'expérience de sevrage précoce (larves sevrées à 11 JAE, 13 JAE, 15 JAE) les larves de *Heterotis*

niloticus sevrées avec de l'aliment sec et élevées de 9 JAE à 16 JAE montrent de très faibles taux de survie et de croissance très probablement à cause de leur tractus digestif peu développé. Des résultats similaires ont été rapportés par Fiogbé et al. (1995) pour la perche commune (*Perca fluviatilis*) sevrée à 13 et 15 JAE et dont les taux de survie et le taux de croissance spécifique (SGR) étaient très faibles à cause de la faible utilisation des protéines alimentaires. Alors que certaines larves de poissons possédant des vitellus incomplètement résorbés commencent à ingérer et à progressivement digérer de la nourriture exogène (Kamler 1992), beaucoup d'autres par contre comme les larves de *Heterotis niloticus* se nourrissent d'aliments vivants (zooplancton essentiellement) jusqu'à un âge appelé âge de sevrage. A cet âge, les larves passent d'une alimentation vivante à enzymes endogènes à une alimentation qui requiert des enzymes digestives. A cet âge, les larves peuvent ingérer et digérer plus ou moins facilement un aliment artificiel formulé (Dabrowsky, 1992; Fiogbé et al., 1995). Selon Rønnestad (2001), le système digestif non développé des larves de poissons est la cause première des faibles taux de survie et de croissance et par conséquent joue un rôle central dans l'acquisition de nutriments après la résorption du vitellus. En conséquence, l'alimentation artificielle est le principal facteur ayant affecté les performances zootechniques des larves de *Heterotis niloticus*. Ainsi, l'hypothèse d'une faible digestion des aliments résultant d'un système digestif peu développé est la cause la plus probable ayant entraîné de fortes mortalités et une croissance faible des larves de *Heterotis*.

Durant la présente expérience, la qualité physico-chimique de l'eau des bassins satisfait les normes recommandées en matière d'élevage larvaire (Schlumberger, 1993; Imorou Toko, 2002) (Tableau 34). De plus, aucune différence significative n'a été enregistrée entre bassins pour la température, le pH et l'oxygène dissous. Ce qui suggère que les qualités de l'eau dans les bassins sont similaires et ne peuvent être la cause des faibles tendances observées dans les paramètres zootechniques. Cependant les variations journalières des paramètres physico-chimiques enregistrées à l'intérieur de chaque bassin pour les deux séries d'expérience (Tableau 34) peuvent avoir affecté, à un certain degré, le taux de croissance et de survie ; mais les effets observés sont de même ordre car les qualités des eaux dans les bassins sont identiques.

Les observations sur le comportement des larves durant leur alimentation révèlent que les larves de *Heterotis niloticus* consomment fortement les nauplii d'*Artemia*. En effet, une fois les nauplii d'*Artemia* introduites dans les bassins, les larves précédemment en essaim se dispersent pour chasser leur proie et reviennent ensuite ensemble après la préhension. De même, les larves ingèrent l'aliment artificiel en nageant perpendiculairement à la surface de l'eau pour y prélever l'aliment. Les observations sur le contenu stomacal révèlent également que les larves de *Heterotis niloticus* ingèrent fortement les nauplii d'*Artemia* et l'aliment artificiel. Visuellement, les larves nourries avec les nauplii d'*Artemia* étaient plus vigoureuses que celles nourries avec l'aliment

sec. Ce résultat suggère qu'à cet âge, les nauplii d'*Artemia* (aliments vivants) sont plus efficaces dans la fourniture des nutriments essentiels que l'aliment sec. En effet, la faible production d'enzymes digestifs limite probablement l'assimilation des nutriments disponibles dans l'aliment artificiel. Bien que la perte possible de nutriments, rapportée par Grabner et al. (1981) et Fiogbé et al. (1995) pourrait partiellement affecter la croissance des larves nourries à l'aliment sec, le nourrissage des poissons à satiété par contre augmente la disponibilité d'aliments, ce qui compense les éventuelles pertes de nutriments essentiels.

Tableau 34 : Valeurs moyennes (n=20) et variations des paramètres de la qualité de l'eau des bassins durant le sevrage précoce.

Traitement	Température(°C)		pH		Oxygène dissous (mg.l ⁻¹)	
	Moyenne	Variation	Moyenne	Variation	Moyenne	Variation
T1A	28,3	26,1-29,8	6,6	4,7-10,2	10,2	5,2-14,8
T1B	28,4	26,7-29,8	6,7	4,9-10,2	10,8	5,8-14,3
T2A	28,4	26,6-29,9	6,7	4,7-10,2	10,2	5,0-13,8
T2B	28,4	26,8-29,8	6,6	4,9-10,1	9,9	5,4-13,9
T3A	28,3	26,3-30,0	6,7	5,1-10,1	10,0	5,1-13,5
T3B	28,7	26,9-30,0	6,5	4,6-10,0	10,1	5,0-14,0
T4A	28,5	26,5-30,1	6,7	5,1-10,1	9,8	5,4-12,9
T4B	28,7	26,9-30,2	6,5	4,9-10,1	9,9	4,8-13,2

Les corrélations positives significatives entre la survie et SGR, survie et PCF, survie et LCF suggèrent l'existence d'une relation de dépendance entre la survie et les facteurs de croissance (SGR, PCF, LCF) lesquels à leur tour dépendent surtout de la digestion des aliments et de l'assimilation des nutriments.

Les faibles performances zootechniques enregistrées au sevrage précoce chez *Heterotis* sont comparables à celles obtenues chez d'autres espèces piscicoles. En effet, Bengtson et al. (2000) rapporta que les larves de *Paralichthys dentatus* sevrées entre 14 JAE et 21 JAE présente une survie nulle (mortalité de 100%). Dinis et al. (2000), dans leur expérience sur l'âge de sevrage de la sole sénégalaise (*Solea senegalensis*), rapporte qu'en dessous de 31 JAE le tractus digestif de cette espèce présente une morphologie incomplète et ne peuvent pas absorber des nutriments complexes. Dans l'expérience actuelle sur le sevrage précoce de *Heterotis niloticus*, le taux de

survie final pour les larves sevrées à 11 JAE, 13 JAE et 15 JAE sont respectivement 14,70 %, 10,00%, et 14,10%, indiquant que la sécrétion des enzymes digestives n'est probablement pas amorcée. Les faibles taux de croissance spécifique (SGR) enregistrés confirment ce constat.

6.5. CONCLUSIONS

Cette expérience de sevrage précoce, bien que préliminaire, donne un aperçu sur l'élevage larvaire de *Heterotis niloticus* en milieu semi-contrôlé. Les résultats révèlent que, dans les limites des conditions d'élevage actuelles, le sevrage des larves de *Heterotis niloticus* doit s'opérer à un âge supérieur à 16 JAE. Les recherches futures pour améliorer la survie et les facteurs de croissance doivent inclure l'amélioration des conditions d'élevage, le rationnement, les types d'aliments, la forme des aliments, les exigences nutritionnelles, l'analyse des enzymes digestives, les comportements liés à l'ingestion des aliments et d'autres facteurs environnementaux.

CHAPITRE VII : SEVRAGE TARDIF DES LARVES DE *HETEROTIS NILOTICUS* (CUVIER, 1829) ET EFFETS SUR LA SURVIE ET LES FACTEURS DE CROISSANCE

RESUME

Malgré son importance économique, la valorisation piscicole de *Heterotis niloticus* (Osteoglossiformes, Osteoglossidae) reste confrontée à la non disponibilité d'alevins pour approvisionner les fermes et centres piscicoles. Jusqu'ici, la larviculture de *Heterotis* est peu maîtrisée en raison de la méconnaissance de l'âge de sevrage des larves de cette espèce. Une étude récente a montré que le sevrage précoce (à 15 jours après éclosion) est inefficace car conduit à de médiocres performances zootechniques. La présente étude sur le sevrage tardif a pour but d'investiguer sur l'âge auquel l'aliment artificiel peut être substitué à l'aliment vivant sans incidences majeures sur la survie et les facteurs de croissance. Ainsi, une expérience de sevrage tardif a été conduite en bassins en milieu semi-contrôlé et comprend trois traitements, notamment T1 (contrôle) : larves nourries uniquement aux nauplii d'Artémia ; T2 : larves sevrées à 24 jours après éclosion (JAE) ; T3: larves sevrées à 26 JAE, après quoi elles ont été uniquement nourries à l'aliment artificiel jusqu'au 33 jours d'âge. Chaque traitement comportait deux replicats. La substitution d'aliment a été progressive, et est de 25%, 50%, et 100% d'aliment artificiel respectivement le premier, le deuxième et le troisième jour. Contrairement au sevrage précoce, le sevrage tardif (larves sevrées au 24 JAE et 26 JAE), a donné des réponses positives suite à la substitution de l'aliment vivant par l'aliment artificiel. Après douze jours d'élevage, les taux de survies (45% et 50,83% respectivement pour les larves de 24 JAE et de 26 JAE) et SGR (8,90%.j⁻¹ et 9,95% j⁻¹ respectivement pour les larves de 24 JAE et de 26 JAE) se sont significativement améliorés. Ce résultat indique que le sevrage des larves de *Heterotis niloticus* devrait être initié approximativement à 24-26 jours après éclosion. Les recherches doivent continuer pour réduire l'âge auquel la substitution d'aliment vivant par l'aliment artificiel doit s'opérer tout en améliorant la survie et la croissance des larves de *Heterotis niloticus* afin de réduire les coûts liés à l'utilisation de nauplii d'Artemia.

Mots clés: aquaculture, *artemia*; aliment artificiel; *Heterotis niloticus*; larve; sevrage tardif ; survie ; taux de croissance spécifique.

7.1. INTRODUCTION

L'espèce *Heterotis niloticus* (Osteoglossidae) satisfait à la plupart des critères de choix d'une espèce de pisciculture. En effet, elle s'adapte bien aux conditions d'étang avec des taux de croissance élevés (Reizer, 1964). En captivité, *H. niloticus* accepte et consomme des aliments artificiels (aliments secs) à bon marché formulés suivant les objectifs de production. En conséquence cette espèce a fait l'objet d'essai d'élevage dans plusieurs stations piscicoles notamment en R.C.A. (République Centre Afrique), en Oubangui, en Côte d'Ivoire, au Cameroun, au Nigeria, à Madagascar, et maintenant au Bénin (Daget & Aubenton, 1956; Iltis, 1961 ; N'vogo, 1962 ; Reizer, 1964, 1968; Rakotomanampison, 1966; De Kimpe, 1967; Vincke, 1971 ; Micha, 1973 ; Moreau, 1974, 1982 ; Depierre & Vivien, 1977 ; Nguenga & Brumett, 2003 ; Akegbejo-Samsons et al., 2003). Cependant, jusqu'aujourd'hui, la reproduction artificielle et surtout l'élevage larvaire de *Heterotis niloticus* ne sont pas encore maîtrisés. En particulier l'élevage larvaire conduit à des résultats médiocres à cause de la méconnaissance de l'âge de sevrage. La réussite de la larviculture demeure une priorité pour l'obtention d'alevins commercialisable afin d'approvisionner les fermes aquacoles. Un essai sur le sevrage précoce des larves de *Heterotis* (chapitre VI) a conduit à de très faibles performances zootechniques : le sevrage des larves à 11 JAE au 16 JAE a engendré une mortalité massive allant de 85,3% à 90% et de faibles taux de croissance spécifique (SGR) variant entre 6,55%.j⁻¹ et 7,68 %.j⁻¹. Ce résultat qui confirme les constats en étangs de plusieurs auteurs (Daget, 1957; Reizer, 1968; Micha 1973, Moreau, 1974) résulte de la mauvaise digestion des aliments inertes ingérés, conséquence du développement embryonnaire et de l'état rudimentaire du tractus digestif des larves (Watanabe & Kiron, 1994; Rønnestad et al., 2001). La présente étude constitue une mise en œuvre des suggestions de l'élevage précoce, et vise principalement à investiguer sur le sevrage tardif des larves de *Heterotis niloticus* élevées en conditions semi-contrôlées et les effets sur la survie et les facteurs croissances.

7.2. MATERIEL ET METHODES

Des larves de *Heterotis niloticus* de sept (7) JAE ont été collectées dans les zones de frayère du lac Hlan (sud Bénin) en Août 2003. La profondeur, la température, le pH et l'oxygène dissous mesurés dans les zones de frayère (nids) sont respectivement 0,80 m ; 27,7°C ; 5,0 ; et 1,2 mg.l⁻¹ (20% de saturation). Avant le début de l'expérience de sevrage tardif, les larves ont été élevées pendant deux (2) semaines (jusqu'à 21 JAE) et nourries avec un mélange de zooplancton, notamment les rotifères d'eaux douces (*Brachionus spp*) et de nauplii d'*Artemia*. Les rotifères ont été collectés dans les bassins de l'URZH de la Faculté des Sciences et Techniques de l'Université

d'Abomey-Calavi à l'aide d'un filet planctonique (modèle HYDRO-BIOS KIEL) et des tamis planctoniques (modèle ISO 3310-1) de mailles 63 et 100 μ . Les nauplii d'*Artemia* ont été obtenues à partir des cystes d'œufs d'*Artemia* (Kurios-*Artemia* cyst 90% Grade A) (confère Chapitre VII pour le processus d'incubation des œufs et la préparation de l'aliment artificiel). Le protocole expérimental est le même que celui de l'expérience du sevrage précoce (Chapitre VII). Cependant, à cause du nombre limité de larves, seulement trois traitements ont été envisagés : (T1 = larves uniquement nourries avec les nauplii d'*Artemia*; T2 = larves sevrées à 24 JAE; T3 = Larves sevrées à 26 JAE avec 120 larves par traitement. Chaque traitement comportait deux replicats. La substitution d'aliment a été progressive, et est de 25%, 50%, et 100% d'aliment artificiel respectivement le premier, le deuxième et le troisième jour suivant le plan de nourrissage consigné au tableau 35.

Tableau 35: Plan de nourrissage de larves de *Heterotis niloticus* dans l'expérience de sevrage tardif.

Age des larves	Traitements		
	T1	T2	T3
J7-J21 (Pré-expérience)	A + zooplancton	A + zooplancton	A + zooplancton
J22 (Début de l'expérience)	A	25% AS + 75% A	A
J23	A	50% AS + 50% A	A
J24*	A	100% AS	25% AS + 75% A
J25	A	100% AS	50% AS + 50% A
J26*	A	100% AS	100% AS
J27	A	100% AS	100% AS
J28	A	100% AS	100% AS
J29	A	100% AS	100% AS

J30	A	100% AS	100% AS
J31	A	100% AS	100% AS
J32	A	100% AS	100% AS
J33	A	100% AS	100% AS

L'expérience a été conduite pendant douze (12) jours et les paramètres de croissance et de survie qui suivent ont été calculés :

$$S(\%) = N_f \times 100 / N_i$$

$$SGR (\% \cdot J^{-1}) = [\ln(PCF) - \ln(PCI)] \times 100 / \Delta T$$

$$SOR(\%) = N_s \times 100 / N_t$$

$$CMJ (mg \cdot J^{-1}) = (PCI - PCF) / \Delta T$$

Où S(%) = Survie; SGR = Taux individuel de croissance spécifique; SOR = Survie résultant de la résistance osmotique; CMJ = Croissance moyenne journalière; Ni, Nf = nombre initial et final de larves; ΔT = durée de l'expérience; LCI = longueur corporelle initiale (mm); LCF = longueur corporelle finale (mm); PCI = Poids corporel initial (mg); PCF = poids corporel final (mg); BI = Biomasse initiale (mg); BF = Biomasse finale (mg)

Le logiciel statistique SPSS (Morgan, 2001) a été utilisé pour l'analyse de variance (One way-ANOVA) afin de comparer les différentes valeurs moyennes des traitements.

7.3. RESULTATS

Les valeurs moyennes (\pm SD) des paramètres zootechniques des larves de *Heterotis niloticus* élevées en bassin à partir de 22 JAE (LCI=20,7mm; PCI=36,7mg) à 33 JAE sont consignées dans le tableau 36. A l'instar du sevrage précoce, des différences significatives ont été enregistrées entre les trois traitements en ce qui concerne la survie ($p < 0,05$), SGR ($p < 0,01$), CMJ ($p < 0,01$), le poids corporel ($p < 0,01$) et la longueur totale ($p < 0,01$). Tout comme le sevrage précoce, les larves nourries avec les nauplii d'*Artemia* montrent de meilleures performances zootechniques: Les comparaisons deux à deux avec les deux traitements restants (larves sevrées à 24 JAE et 26 JAE) montrent des différences significatives pour la survie ($p < 0,05$), SGR ($p < 0,05$), CMJ ($P < 0,05$), le poids corporel

($p < 0,05$) et la longueur totale ($p < 0,05$). Par contre, entre les sevrages à 24 JAE et à 26 JAE, aucune différence significative ($p = 0,05$) n'a été enregistrée pour la survie, le taux de croissance

spécifique (SGR), la croissance moyenne journalière (CMJ), le poids corporel final (PCF) et la longueur corporelle finale (LCF).

Contrairement au sevrage précoce, les mortalités journalières enregistrées au cours de l'expérience du sevrage tardif sont considérablement réduites à partir du quatrième jour d'élevage et les taux de survie sont relativement stables les jours suivants (Figure 33). Tout comme le sevrage précoce, aucun signe de cannibalisme ou de malformation n'a été enregistré. Lorsque nous comparons les performances des larves sevrées pour les deux expériences de sevrage (sevrage précoce et sevrage tardif), des différences significatives ont été enregistrées pour la survie ($p < 0,01$) et SGR ($p < 0,05$). Ce résultat suggère que le sevrage à 24-26 JAE est relativement efficace pour l'amélioration du taux de survie et des facteurs de croissance des larves de *Heterotis niloticus*.

Tableau 36: Taux de survies et facteurs de croissance des larves de *Heterotis niloticus*, sevrées (sevrage tardif) à différents jours après éclosion et élevées pendant 12 jours. (Les valeurs du tableau suivies de (\pm STDEV) représentent des moyennes. Aucune différence significative ($p > 0,05$) n'a été observée pour les moyennes des lignes marquées en haut par une même lettre. j^{-1} = par jour).

Paramètres	Ages de sevrage		
	Artemia (contrôle)	24 JAE	26 JAE
Nombre initial	120	120	120
Nombre final	105	54	61
LCI (mm)	20,7 \pm 3,34	20,7 \pm 3,34	20,7 \pm 3,34
LCF (mm)	36,7 \pm 3,79	29,5 \pm 2,83 ^a	30,5 \pm 2,92 ^a
PCI (mg)	64,2 \pm 33,62	64,2 \pm 33,62	64,2 \pm 33,62
PCF (mg)	391,8 \pm 103,8	186,8 \pm 58,67 ^b	211,9 \pm 63,22 ^b
Biomasse initiale (mg)	7,224	7,224	7,224
Biomasse finale (mg)	41,133,3	10,086,1	12,928,5
Survie (%)	87,5 \pm 0,06	45,0 \pm 0,12 ^c	50,83 \pm 0,035 ^c
SGR (%.d ⁻¹)	15,07 \pm 0,06	8,90 \pm 0,56 ^d	9,95 \pm 1,39 ^d
CMJ (mg.d ⁻¹)	27,2 \pm 0,24	10,2 \pm 1,05 ^e	12,3 \pm 2,93 ^e

7.4. DISCUSSIONS

La disponibilité permanente d'alevins demeure la condition principale pour la valorisation piscicole efficace et à grande échelle de *Heterotis niloticus*. Bien que de tailles relativement grandes les premiers jours après éclosion (LCI=13,03 mm; PCI=16,22 mg à 9 jours après éclosion), les larves de *Heterotis* possèdent encore un système digestif à développement

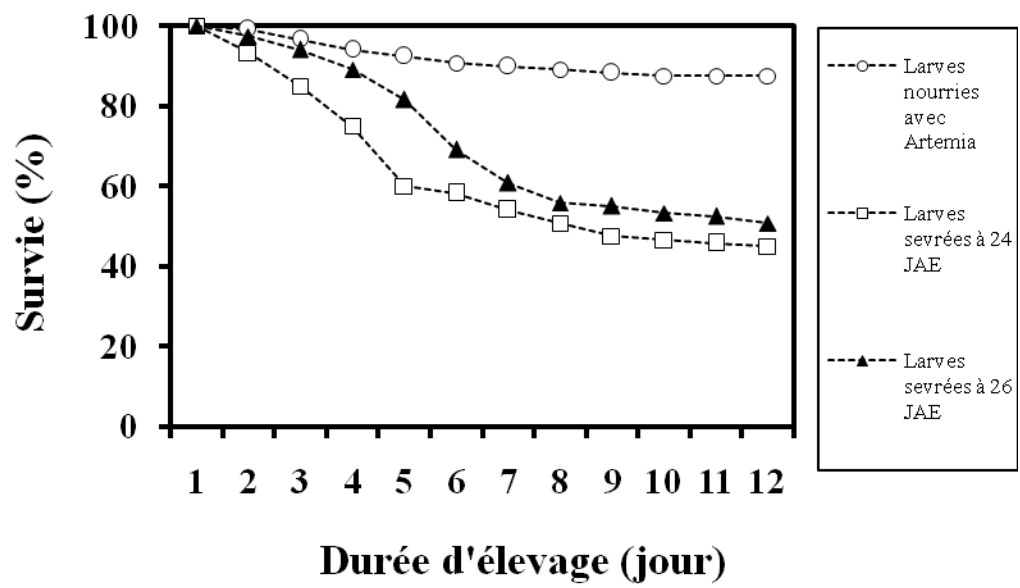


Figure 33: Tendence de la survie journalière des larves de *Heterotis niloticus* pendant le sevrage tardif.

rudimentaire et incomplet qui engendre une mortalité massive lors du sevrage précoce. Ce comportement est commun à plusieurs espèces notamment la perche commune (*Perca fluviatilis*) rapportés par Kestemont et al.(1995), et *Paralichthys dentatus* rapportée par Bengtson et al. (2000). Il en résulte que durant les trois (3) semaines qui suivent l'éclosion, et dans les limites des conditions d'élevage actuelles, les larves de *Heterotis* doivent être nourries à l'aliment vivant pour améliorer de façon significative leur survie et leur croissance.

Dans la présente expérience de sevrage tardif, contrairement au sevrage précoce, la survie et les facteurs de croissance sont significativement améliorés. Ce résultat est probablement dû à un système digestif plus développé permettant à ces larves plus âgées de mieux digérer l'aliment sec. Des résultats similaires ont été obtenus pour d'autres larves de poissons. En effet, Bengtson et al. (2000) rapporta que les larves de *Paralichthys dentatus* sevrées à 35 JAE survivent jusqu'à la fin de l'expérience avec un taux de survie relativement élevé tandis qu'une mortalité de 100% (survie nulle) a été enregistrée pour les larves sevrées entre 14 JAE et 21 JAE. Garcia-Ortega et al. (2003) rapporta qu'un taux de survie final relativement élevé de 49,3% a été enregistré pour les larves de *Sphoeroides annulatus* sevrées à 29-34 JAE avec des micro particules. Dinis et al. (2000), dans leur expérience sur l'âge de sevrage de la sole sénégalaise (*Solea senegalensis*), suggère que c'est seulement après 31 JAE que les larves acquièrent un tractus digestif de morphologie complète leur permettant d'absorber des nutriments complexes. Dans l'expérience actuelle sur le sevrage tardif de *Heterotis niloticus*, le taux de survie final pour les larves sevrées à 24 JAE et à 26 JAE sont respectivement 45% et 50,83 %, indiquant que la sécrétion des enzymes digestives a été initiée. Ceci s'est traduit par une augmentation du SGR pendant le sevrage tardif comparé aux faibles SGR du sevrage précoce (11 JAE, 13 JAE et 15 JAE). Les corrélations positives significatives entre la survie et le taux de croissance spécifique (SGR), entre la survie et le poids corporel final (PCF), entre la survie et longueur corporelle finale (LCF) suggèrent l'existence d'une relation de dépendance entre la survie et les facteurs de croissance (SGR, PCF, LCF) lesquels à leur tour dépendent surtout de la digestion des aliments et de l'assimilation des nutriments.

Tout comme le sevrage précoce, la qualité physico-chimique de l'eau des bassins satisfait les normes recommandées en matière d'élevage larvaire (Schlumberger, 1993; Imorou Toko, 2002) (Tableau 37) et qu'aucune différence significative ($p=0,05$) n'a été enregistrée entre bassins pour la température, le pH et l'oxygène dissous.

Par ailleurs, les meilleures performances obtenues au sevrage précoce (survie = 65,29% ; $SGR = 12,55\%.J^{-1}$) et au sevrage tardif (survie = 87,5%; $SGR = 15,07\%.J^{-1}$) à partir du nourrissage au nauplii d'*Artemia* suggèrent que dans les limites des conditions d'élevage actuelles, le

nourrissage des larves aux aliments vivants (*Artemia*, zooplanctons) pendant les trois (3) premières semaines d'âge, est indispensable pour une survie et une croissance élevée. Cependant, le coût de l'*Artemia* très élevé (80.000 FCFA/kg), constitue une contrainte majeure pour les pays en Afrique subsaharienne et le coût des alevins qui en résulte est trop élevé pour rentabiliser les fermes piscicoles, à moins d'une subvention. Les alternatives possibles que l'on peut envisager pour limiter les coûts de l'aliment au sevrage sont :

- la production à grande échelle et la collecte de zooplanctons (rotifères) pour nourrir les alevins ;
- la combinaison du zooplancton et des nauplii d'*Artemia*, et
- l'incorporation à l'aliment sec, des additifs pour stimuler le développement précoce du système digestif.

Tableau 37 : Valeurs moyennes (n=28) et variations des paramètres de la qualité de l'eau des bassins durant le sevrage tardif.

Traitement	Température(°C)		pH		Oxygène dissous (mg.l ⁻¹)	
	Moyenne	Variation	Moyenne	Variation	Moyenne	Variation
T1A	29,1	26,7-31,7	6,8	3,8-8,9	8,9	3,6-11,9
T1B	28,9	26,1-31,5	6,7	3,9-8,9	9,1	5,0-12,0
T2A	28,9	25,7-31,	6,7	3,9-9,0	8,2	3,3-11,8
T2B	28,9	25,9-31,7	6,5	3,8-9,1	7,8	2,2-12,0
T3A	28,9	25,6-31,4	6,8	3,8-8,7	8,5	3,7-12,8
T3B	28,7	24,4-31,3	6,7	3,8-9,0	8,6	4,1-11,9

7.5. CONCLUSIONS

Les résultats de l'expérience du sevrage tardif réalisée dans les conditions actuelles d'élevage, révèlent que le sevrage des larves de *Heterotis niloticus* avec l'aliment artificiel est possible, mais à un âge avancé (au moins à 24 JAE). Les recherches futures doivent inclure la réduction de l'âge auquel la substitution d'aliment vivant par l'aliment artificiel doit s'opérer afin d'améliorer la survie et les facteurs de croissance des larves et de réduire les coûts liés à l'utilisation des nauplii d'*Artemia*, l'amélioration des conditions d'élevage, le rationnement, les types d'aliments, la forme des aliments, les exigences nutritionnelles, l'analyse des enzymes digestives, les comportements liés à l'ingestion des aliments, la stimulation précoce du

développement du système digestif et les possibilités d'alimentation au zooplancton jusqu'à l'âge de sevrage

QUATRIEME PARTIE :

**DISCUSSIONS GENERALES, CONCLUSIONS ET
PERSPECTIVES**

CHAPITRE VIII : DISCUSSIONS GENERALES

Heterotis niloticus (Osteoglossidae, Osteoglossiforme) est la seule espèce de la famille des Osteoglossidae présente en Afrique (Greenwood, 1973). Elle est très répandue dans les cours d'eaux, plaines d'inondations et lacs d'eaux douces d'Afrique et du Bénin. Au Bénin, *Heterotis niloticus* est inégalement distribuée dans presque tous les systèmes d'eaux douces (Direction des Pêches, 1995) et fait l'objet d'une forte exploitation en raison de son importance économique et alimentaire.

Dans cette étude sur la biologie et l'écologie de *Heterotis niloticus* des écosystèmes d'eaux douces du Sud-Bénin, trois aspects principaux ont été investigués notamment :

- L'écologie trophique qui, en plus de l'habitude alimentaire a investigué sur les variations spatiales, saisonnières et ontogénétiques du régime alimentaire;
- La structure de la population et l'écologie de la reproduction et
- La valorisation piscicole (élevage larvaire) de *H. niloticus*.

Les résultats des différents aspects étudiés ont permis de proposer une stratégie conceptuelle de gestion durable de *Heterotis niloticus* sur les plans d'eaux et cours d'eaux douces du Bénin.

8.1. ECOLOGIE TROPHIQUE DE *HETEROTIS NILOTICUS*

Dans cette partie de l'étude, les résultats de nos investigations ont permis de répondre aux différentes interrogations suivantes :

- (1) Quelles sont les principales proies ingérées par *H. niloticus* et quelle est l'importance de sa niche écologique ?
- (2) Quel est le régime ou l'habitude alimentaire de *H. niloticus* et quels sont les avantages écologiques associés à ses préférences alimentaires ?
- (3) Quel est le modèle ou le schéma de variation ontogénétique et saisonnière dudit régime alimentaire ?
- (4) Et enfin quelles sont les considérations écomorphologiques et adaptatives qu'implique l'écologie trophique de *H. niloticus* ?

Dans la présente étude, la réponse à toutes ces questions ont permis de mieux cerner l'écologie trophique de *H. niloticus* et les bases anatomo-morphologiques sur lesquelles elle repose ainsi que les implications majeures en matière de gestion des pêcheries.

8.1.1. Tendances Générales de l'Habitude Alimentaire de *Heterotis niloticus*

L'analyse complète des contenus stomacaux de 1461 spécimens collectés sur le système rivière Sô – lac Hlan révèle que *Heterotis niloticus* se nourrit de plus de 35 différentes proies (ressources) provenant aussi bien du benthos que du pelagos. Ce qui justifie la relative large niche écologique enregistrée dans les deux habitats. En général, les niches écologiques des deux populations ne sont pas significativement différentes, et globalement, ne présentent aucune variation saisonnière. Au lac Hlan où toutes les classes de tailles sont représentées, la niche écologique croît avec la taille et la longueur du tractus digestif. Cette tendance n'est pas apparente à la rivière Sô où seules les grandes juvéniles et les pré-adultes dominent la population. Par ailleurs, on note une tendance benthophage de l'habitude alimentaire indiquée par la forte proportion de sables et de détritits (11,32%-41,93% au lac Hlan ; 19,98% - 66,16% à la rivière Sô) enregistrée dans les contenus stomacaux et qui hébergent surtout des graines et des larves d'insectes. La tendance pélagique du régime alimentaire est indiquée par la présence remarquable et persistante de zooplanctons dans les contenus stomacaux. Plusieurs auteurs (Daget, 1957 ; Lowe McConnell, 1975 ; Welcomme, 1979) ont rapporté le régime benthique de *H. niloticus*. D'après Welcomme (1979), *Heterotis niloticus* se nourrit de la vase (substrat) constituée d'éléments autochtones (vase associée aux insectes, vers, petits crustacés, mollusques, crustacés décapodes) de l'écosystème ou d'éléments allochtones (graines, fleurs, termites) provenant de l'environnement terrestre immédiat ou des apports liés aux crues périodiques. Les investigations de Lauzanne (1972) sur le lac Tchad indiquent des tendances presque similaires sur ces proies ingérées, mais sans aucune indication sur la présence de sable et de détritits dans les contenus stomacaux. De plus, sur le système rivière Sô – lac Hlan, les microcrustacés ingérés par *Heterotis* sont constitués majoritairement de cladocères de la famille des Daphnidae. Par contre sur le lac Tchad (Lauzanne 1972) et sur l'Oubangui (Micha, 1973), les ostracodes ont dominé les microcrustacés ingérés par *Heterotis*. Ces différences alimentaires constatées qui traduisent en effet une certaine plasticité trophique (Bowen, 1982), peuvent provenir des disponibilités alimentaires de chaque environnement aquatique. *Heterotis* ayant un régime alimentaire à tendance « généraliste », tire profit de son environnement immédiat pour satisfaire ses besoins nutritionnels en exploitant au maximum les ressources disponibles dans son habitat et dans les limites permises par ses organes de préhension, de digestion et d'assimilation. Bowen (1982)

rapporte des comportements trophiques similaires chez le Cichlidae *Tilapia mossambica* suite à un changement d'habitat de la zone littorale profonde vers les zones moins profondes. Par ailleurs, contrairement aux résultats de Lauzanne (1972) qui indiquent 2,2% de poissons dans les contenus stomacaux de *Heterotis*, dans la présente étude, nos observations sur 1461 spécimens n'ont révélé aucune consommation de petits poissons lesquelles proviendraient probablement d'une préhension accidentelle.

8.1.2. Tendances Ecomorphologiques

En général, les tendances obtenues sur la niche écologique et les proportions volumétriques de ressources consommées en fonction de la taille suggèrent que la consommation des détritiques et des graines augmente avec l'âge et le développement du système digestif de *Heterotis*. En effet, les détritiques et les graines sont plus difficile à digérer et requièrent un système digestif plus développé. La tendance contraire obtenue avec les microcrustacés et les insectes aquatiques suggèrent que *Heterotis niloticus* réduit la consommation de ces ressources pour tirer profit des détritiques mais surtout des graines qui sont disponibles en quantité. Par ailleurs, les corrélations morphologiques mises en évidence sur *Heterotis niloticus* nous conduisent aux hypothèses suivantes :

8.1.2.1. Adaptation

Chez les espèces ichthyologiques, les considérations écomorphologiques sont capitales en ce sens que la morphologie des différents organes peuvent déterminer les diverses fonctions bio-écologiques des poissons (Gosline, 1971 ; Gatz, 1979, 1981 ; Adite & Winemiller, 1997). Plusieurs adaptations liées à l'écologie trophique, à la respiration, à la reproduction, à la vie dans les eaux salées ont été rapportées par nombres d'auteurs (Daget, 1957 ; Lowe-McConnell, 1975 ; 1987 ; Welcomme , 1975 ; 1989 ; Moreau, 1974 ; 1982 ; Leveque et al., 1990 ;)

Lorsqu'on se réfère à l'anatomie interne de *H. niloticus*, on distingue un tractus digestif constitué entre autre d'un gésier qui se présente sous la forme d'une poche musculuse et épaisse, localisée entre la région cardiaque molle et l'intestin (Moreau, 1982). En général, la présence de gésier est fréquente chez plusieurs espèces de poissons surtout les détritivores (Lowe-McConnell, 1975 ; 1987 ; Welcomme , 1975 ; 1989 ; Bowen, 1983 ; 1984 ; Bowen et al., 1995) qui ingèrent la vase d'où elles tirent les ressources nécessaires à leur développement et à leur croissance. Dans le lac Nokoué au sud du Bénin, l'espèce *Ethmalosa fimbriata*, est un exemple typique de « détritivore spécialiste » dont le tractus digestif est muni d'un gésier, et qui consomme presque exclusivement la vase dans laquelle elle tire plusieurs ressources alimentaires telles que les détritiques, les algues, les

protozoaires, les rotifères, les microcrustacés, et les insectes aquatiques. Il en est de même des Bagridae *Chrysichthys nigrodigitatus* (lac Nokoué) et *Chrysichthys auratus* (lagune Tohodougba), des Mugilidae *Liza falcipinis*, *Mugil cephalus*, *Mugil bananensis* (lac Nokoué) (Adite & Winemiller, 1997). Bowen (1983) rapporta que le peuplement ichthyologique de plusieurs systèmes fluviaux est constitué d'une forte proportion d'espèces détritivores qui résultent en effet des adaptations anatomiques et physiologiques lesquelles permettent la collecte, la digestion et la valorisation nutritionnelle des détritiques. Chez *Heterotis*, considérant que la proportion de détritiques consommés est quasi-insignifiante (en moyenne 4,78% au lac Hlan et 4,02% à la rivière Sô), quel est alors le rôle réel joué par le gésier présent chez cette espèce ? Avec la grande proportion de sables et de vase ingérée par *H. niloticus* on s'attendait à la consommation d'une forte proportion de détritiques ; ce qui n'était pas le cas. Par ailleurs, s'agissant des deux habitats, la relative grande proportion de graines coriaces consommées (en moyenne 22,62% au lac Hlan ; 23,27% à la rivière Sô ; et les 14,70% rapportés par Lauzanne en 1972 sur lac Tchad) requiert la présence de gésier pour son abrasion afin de faciliter sa digestion. En conséquence, on peut avancer l'hypothèse que le gésier chez *H. niloticus* est spécialisé dans la digestion des graines coriaces et que sa présence est probablement le résultat de l'adaptation de cette espèce pour exploiter les ressources végétales disponibles dans son habitat notamment les multitudes de graines qui tombent dans la vase ou qui flottent. La grande taille de *H. niloticus* et sa croissance rapide (1 kg/an) exigent des aliments de hautes valeurs énergétiques et à forte concentration en protéines. La question de savoir si *H. niloticus* dispersent les graines dans l'environnement, comme c'est le cas chez les Characidae granivores des Neotropics (Goulding, 1980 ; Horn, 1997) reste à élucider afin d'apprécier son rôle dans la restauration de l'environnement et dans la conservation de la diversité biologique végétale. Ce qui est évident chez *Heterotis*, est que lorsque les graines et autres proies sont ingérées, elles passent par l'œsophage, transitent par la région cardiaque molle sans subir aucune modification avant d'être propulsées dans le gésier où est amorcée leur digestion. Les graines observées dans le gésier sont soit en entier, surtout celles qui sont très dures, soit en début de digestion, soit complètement digérées. Ce qui suggère que certaines graines peuvent échapper à la digestion et être rejetées dans l'environnement pour reconstituer le couvert végétal marginal.

8.1.2.2. Omnivore ou détritivore ?

En se basant sur la littérature, l'unanimité n'est pas faite sur le régime alimentaire de *Heterotis niloticus*. La raison est que jusqu'ici, aucune étude trophique véritable n'a été menée sur cette espèce et les tendances trophiques évoquées sont essentiellement basées sur des observations sporadiques incluant un nombre très limité de spécimens. En effet, certains auteurs classent *Heterotis* parmi les omnivores (Lauzanne, 1972) tandis que d'autres le catégorisent parmi les

détritivores (Lowe- McConnell 1975 ; Welcomme, 1979) en raison de la grande proportion de vase ingérée. Dans la présente étude, les observations sur un effectif de 1461 spécimens révèlent que *H. niloticus* ingère une faible proportion de débris aussi bien au lac Hlan qu'à la rivière Sô et possède un régime alimentaire beaucoup plus équilibré dominé par les graines et des invertébrés (zooplancton et insectes) qui sont respectivement des sources potentielles d'énergie et de protéines. Par ailleurs, comme rapportés par plusieurs auteurs (Keast & Webb, 1966 ; Gosline, 1971; Gatz, 1979, 1981 ; Webb, 1984 ; Wainwright & Richard, 1995 ; Adité, 1995 ; Adite & Winemiller, 1997), il existe un lien direct entre la morphologie des différents organes des poissons et les différentes tendances trophiques. Par exemple, les espèces possédant un museau de type inférieur possède un régime alimentaire benthique tandis que la plupart des espèces possédant un museau de type terminal associé à un corps rectiligne sont pour la plupart des prédateurs (Lowe-McConnell, 1975 ; Winemiller, 1991) qui opèrent en zone pélagique. De même, sur le plan trophique, il est généralement admis que les espèces à tendance herbivore possède un long tractus digestif de sorte que les végétaux sont suffisamment imprégnés d'enzymes en parcourant le tube digestif, tandis que les espèces carnivores en général possèdent un tube digestif court (Lowe-McConnell, 1975).

Chez *Heterotis*, lorsque nous examinons les corrélations écomorphologiques en relation avec les classifications trophiques de Paugy (1994) sur les espèces détritivores d'Afrique et de Kramer (1995) sur les espèces des rivières de l'Amérique Centrale, la valeur des pentes moyennes issues de la régression entre la longueur du tractus digestif ($\log(GL)$) et le poids ($\log(W)$) d'une part et les ratios moyens GL/LS d'autre part suggèrent que *H. niloticus* n'est pas un « détritivore – spécialiste » (Adite et al., 2005), mais plutôt un « omnivore » qui ingère une variété de ressources pour satisfaire ses besoins nutritionnels. Ainsi, la présence de gésier au niveau du tractus digestif des espèces détritivores, et qui facilite la digestion des débris (Bowen, 1983), joue plutôt chez *Heterotis*, le rôle d'abrasion et de digestion des graines coriaces plus ou moins massivement ingérées par cette espèce.

8.1.3. Groupes Trophiques

Dans les investigations relatives à l'écologie trophique d'une communauté d'espèces ichtyologique, les groupes trophiques se réfèrent aux associations d'espèces qui se nourrissent des mêmes catégories de ressources (Nico, 1991).

La présente étude sur l'écologie trophique de *Heterotis niloticus*, en se basant plutôt sur les catégories ontogénétiques (juvénile < 100 mm ; Juvénile > 100 mm ; pré - adultes ; adultes) met en

évidence deux groupes trophiques notamment les « consommateurs d'invertébrés » et les « consommateurs de graines ».

8.1.3.1. Prédateurs des invertébrés

Comme la plupart des stades larvaires et juvéniles de plusieurs espèces de poissons (Koen Alonso et al., 2002), les petites juvéniles de *H. niloticus* de tailles inférieures à 100 mm se nourrissent essentiellement d'invertébrés (environ 90% du contenu stomacal). La majorité de ces invertébrés est constituée de formes immatures d'insectes aquatiques (larves et nymphes de chironomides) qui dominent surtout le contenu stomacal des petites juvéniles de *H. niloticus*, les larves d'éphéméroptères, les nymphes d'odonates, les microcrustacés notamment les cladocères, les ostracodes et les copépodes, et enfin des œufs d'invertébrés. La présence de sable (10% environ) dans le contenu stomacal suppose que les petites juvéniles, logées dans la végétation, commence à ingérer précocement la vase qui constitue le réservoir dans lequel elles retirent ces différentes proies. Ce comportement trophique suggère qu'il existe une certaine association entre la phase juvénile de *H. niloticus* et la végétation aquatique. En effet, ce séjour dans la végétation aquatique (qui abrite un nombre important d'invertébrés), est non seulement indispensable pour la protection des larves et juvéniles contre les prédateurs mais aussi assure une alimentation en quantité suffisante et en qualité pour leur survie et leur croissance rapide. Parlant de cette association, Moreau (1982) rapporta que les larves et juvéniles de *H. niloticus* séjournent dans la végétation aquatique et après 3-6 mois, elles effectuent leur première sortie dans l'eau libre. Nico (1991) confirme les mêmes tendances sur *Serrasalmus elongatus* (<40 mm) dont les petites juvéniles séjournent dans la végétation aquatique et consomment essentiellement des formes immatures d'invertébrés. En 1991, le même auteur rapporta l'existence d'une association identique entre les jeunes Piranha et la végétation aquatique.

8.1.3.2. Prédateurs de graines

L'un des indicateurs de la forte association de tous les stades de développement de *H. niloticus* avec la végétation aquatique est la consommation d'une quantité importante de graines aussi bien dans la rivière Sô que dans le lac Hlan. Si les petites juvéniles consomment presque exclusivement des invertébrés, les grandes juvéniles, les pré-adultes et les adultes ingèrent entre 20 et 39% de graines coriaces qui fournissent une quantité importante d'énergie nécessaire aux fonctions métaboliques et à la croissance rapide de *Heterotis niloticus* qui croit d'environ 1 kg par an. En conséquence, ces trois stades ontogénétiques constituent un groupe trophique de « granivores ». En général, les graines sont entièrement avalées et accumulées dans la région cardiaque molle sans aucune modification ou mastication (observation personnelle). Elles

subissent ensuite une abrasion au niveau du gésier avant de passer dans le système intestinal. Bien qu'aucune proportion n'ait été mentionnée, Lauzanne (1972) et Daget (1957) ont rapporté la consommation de graines par *H. niloticus* sur la base de collections ponctuelles, peu représentatives. Nico (1991) rapporta que plusieurs espèces notamment *Serrasalmus* consomment des graines, mais contrairement à *H. niloticus*, *Serrasalmus* agit surtout sur l'endocarpe (partie recouvrant la graine) sans mastication de la chair.

Par ailleurs, à l'opposé des petites juvéniles <100 mm, qualifiées de « consommateurs d'invertébrés » et dont la diète est constituée à 90% d'invertébrés immatures, les grandes juvéniles, les pré-adultes et les adultes ont une ration à 35% d'invertébrés et 20-39% de graines. Ce comportement alimentaire est comparable à celui observé par Nico (1991) sur *Serrasalmus* spp dans la rivière Orinoco au Venezuela.

8.1.3.3. Tendance zooplanctinivore généralisée

Bien que plus marquée pendant les phases juvéniles (Moreau, 1982), *H. niloticus* affiche une tendance zooplanctinivore pendant tous les stades de son cycle de vie (de la phase larvaire jusqu'à la phase adulte) où les proportions de microcrustacés (cladocères, copépodes, rotifères, et ostracodes) demeurent relativement élevées et varient de 4,35 % (600 mm LS) à 27,07% (200 mm LS) au lac Hlan. A la rivière Sô, les faibles proportions (0% - 6,32% pour les tailles respectives 800 mm LS et 500 mm LS) enregistrées au niveau de toutes les classes de tailles sont probablement due à une faible disponibilité de microcrustacés dans cet habitat.

8.1.4. Variations Ontogénétiques du Régime Alimentaire et Niche

Ecologique

Notre approche sur l'écologie trophique de *Heterotis niloticus* a également consisté en l'étude de la variation du régime alimentaire en fonction de la taille ou de l'âge de l'espèce. Le changement ontogénétique du régime alimentaire a été documenté sur plusieurs espèces par plusieurs auteurs (Winemiller, 1989 ; Garcia-Berthou, 1999) qui s'accordent sur le fait que les stades jeunes (larvaires, petites juvéniles) consomment essentiellement des aliments vivants (zooplancton, larves d'insectes à carapace molle) en raison du développement incomplet et embryonnaire de leurs tractus digestifs. Et au fur et à mesure que leur taille augmente et le système digestif se développe (cas des grandes juvéniles, des pré-adultes, des adultes), ils initient la consommation de proies inertes notamment les détritiques et les graines coriaces. L'analyse du contenu stomacal d'une part et les expériences de sevrage d'autre part permettent d'établir le

diagramme ci-dessous qui met en évidence le changement ontogénétique du régime alimentaire de *H. niloticus*.

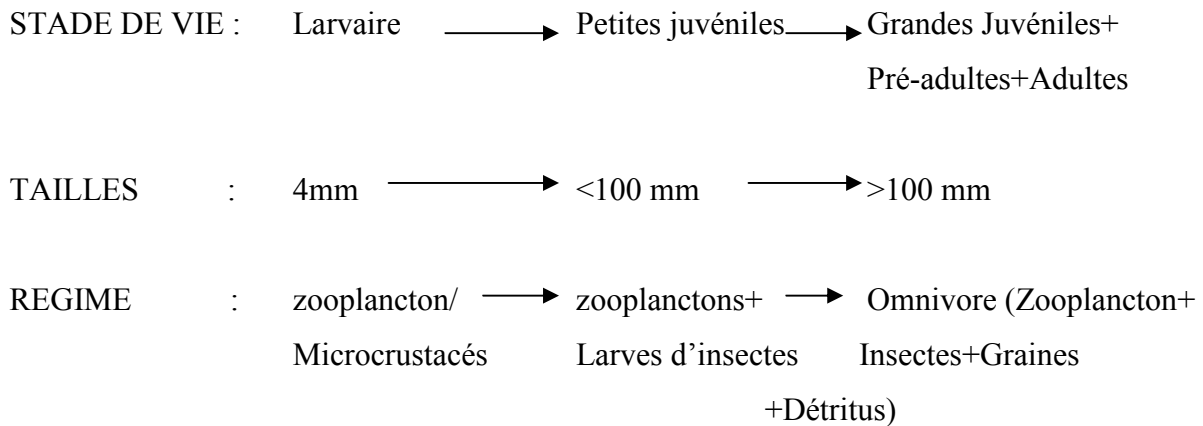


Figure 34 : Diagramme mettant en évidence le changement ontogénétique du régime alimentaire *Heterotis niloticus* capturés sur le système fluvio-lacustre rivière Sô et lac Hlan de Juillet 2002 à Décembre 2003.

De ce diagramme, il résulte que *H. niloticus* passe successivement du régime exclusivement « zooplanctinivore » (stade larvaire) au régime de « prédateurs d'invertébrés » (stade petites juvéniles) avec la consommation combinée de microcrustacés et de divers taxons d'invertébrés notamment les larves et nymphes d'insectes, et enfin au régime « omnivore » aux stades grande juvénile, pré-adulte et adulte où *Heterotis* possèdent un tractus digestif assez bien développé pour la digestion des graines coriaces, des détritits et d'insectes adultes. El-Dakar et al. (2001) rapporte que la variation ou le changement ontogénétique du régime alimentaire est due aux différences morphologiques des différents stades lesquelles limitent la locomotion, la préhension et les processus de mastication au stade larvaire et petites juvéniles. En effet, le développement embryonnaire ou incomplet du tube digestif des phases larvaires et petites juvéniles ne permettent pas une digestion facile des proies inertes et dures (graines, détritits) qui sont digérées avec succès au fur et à mesure que la métamorphose est avancée ou complète et que la sécrétion de certaines enzymes digestives est initiée (Fiogbé et al., 1995 ; Bengton et al., 2000 ; Dinis et al., 2000 ; El-Dakar et al., 2001 ; Imorou Toko, 2002, Garcia-Ortega et al., 2003). Cependant, la persistance de certaines proies notamment les microcrustacés et le zooplancton pendant les phases « grande juvénile », « pré-adultes » et « adultes » nous conduisent à l'analyse des hypothèses suivantes :

8.1.4.1. Zooplanctinivores versus insectivores

L'étude de l'écologie trophique de *H. niloticus* révèle que cette espèce consomme des microcrustacés (zooplancton, ostracodes) durant toutes les phases de son développement (larvaire à adultes). Ceci est le résultat de la structure et du nombre relativement élevé de branchiospines (42 - 94 sur le premier arc branchial) (Moreau, 1982) à tous les stades de développement de l'espèce. Ces branchiospines permettent en effet le filtrage du zooplancton et des microcrustacés. De même, hormis la phase larvaire, les larves et nymphes d'insectes et les insectes adultes sont consommés par toutes les autres phases de développement de *H. niloticus*. Cependant, *H. niloticus* ne peut pas être qualifié ni de « zooplanctinivore - spécialiste » ni « d'insectivore - spécialiste » en raison de la proportion importante de graines consommées par cette espèce et qui persiste durant les phases juvéniles, pré-adultes et adultes. Lorsqu'on se réfère au modèle trophique hypothétique de Nico (1991) sur les *Serrasalmus*, beaucoup d'espèces montrent un certain degré de plasticité trophique de sorte que le régime alimentaire peut changer en fonction de la disponibilité alimentaire qu'offre le milieu. Dans notre étude, les proportions de zooplancton sont plus élevées sur le lac Hlan que sur la rivière Sô. En effet, le lac Hlan est une eau plus ou moins stagnante avec probablement une relative grande production de phytoplancton et de zooplancton comparée à la rivière Sô.(eaux courantes) où la turbidité est relativement plus élevée réduisant l'activité photosynthétique. La présence d'une forte végétation inondée de façon permanente (lac Hlan) ou de façon temporaire (Rivière Sô) engendre sur ces deux habitats, une forte concentration de graines et d'insectes.

8.1.4.2. Spécialiste versus Généraliste

Plusieurs écologistes (Pianka, 1973, 1994 ; Winemiller, 1990, 1991, 2003 ; Nico, 1991) ont évoqué la notion de régime trophique à tendance « Spécialiste » avec une diète restreinte et de régime trophique « Généraliste » caractérisé par un éventail plus large des proies consommées. La niche écologique ou « Diet breadth » estimée à partir de l'indice de Levin mesure la diversité et l'éventail des ressources utilisées. Elle permet en effet d'évaluer ou de mesurer à partir des proportions de proies consommées, le degré de spécialisation du régime alimentaire d'une espèce donnée. Les valeurs élevées de la niche écologique (DB) indiquent une habitude alimentaire de type « Généraliste » et les faibles valeurs de la DB indiquent une habitude alimentaire de type « Spécialiste ». Sur le lac Hlan et la rivière Sô, *H. niloticus*, bien qu'ingérant une relative forte proportion de zooplancton, d'insectes, de graines coriaces et de sable, *Heterotis* ne peut être qualifiée ni de « zooplanctinivore - spécialiste », ni « d'insectivore - spécialiste », ni de « granivore - spécialiste » et ni de « détritivore - spécialiste ». La consommation de ces proies dominantes répond à une alimentation riche équilibrée en protéines et en énergie afin de satisfaire

très rapidement les besoins élevés de croissance de *H. niloticus* (environ 1 kg/an) qui atteint 10 kg en milieu naturel (Micha, 1973). En conséquence *H. niloticus* possède une habitude alimentaire à tendance « Généraliste ». Cette tendance est confirmée par la relative forte valeur de la niche écologique (DB) moyenne aussi bien pour la population du lac Hlan (2,79-4,87) que pour celle de la rivière Sô (2,08-3,96). De toute évidence, la DB de *H. niloticus* évolue avec l'âge et avec le développement du système digestif, et les relatives faibles valeurs enregistrées à la rivière Sô comparées à celle du lac Hlan sont dues à une forte proportion de spécimens aux stades juvéniles et pré-adultes collectés à la rivière Sô. De plus, le lac Hlan est un écosystème relativement plus stable et moins dynamique avec probablement un stock de proies ou de ressources plus abondantes et quasi- permanentes.

8.1.5. PLASTICITE TROPHIQUE

Lorsqu'on examine les proportions volumétriques moyennes des principales proies (détritrus, graines, microcrustacés, insectes aquatiques) consommées par *Heterotis*, on constate que seules les proportions volumétriques des microcrustacés ingérés présentent une différence significative ($P < 0,05$) entre les deux habitats, et les proportions consommées par *Heterotis* au lac Hlan sont largement supérieures à celles consommées de la rivière Sô. En effet, les volumes moyens de microcrustacés consommés à la rivière Sô et au lac Hlan sont respectivement 2,64 % (variation : 0 % - 6,32% pour les classes de tailles respectives 800 mm LS et 500 mm LS) et 13,76 % (variation : 4,35 % - 27,07% pour les classes de tailles respectives 600 mm LS et 200 mm LS). Cette grande variation enregistrée au niveau des microcrustacés consommés entre les deux habitats est probablement due à la faible disponibilité de cette ressource alimentaire à la rivière Sô. Cette faible disponibilité peut résulter des différences entre les caractéristiques physico-chimiques des deux habitats. En effet, la rivière Sô est une eau courante dont l'eau est soumise à une plus ou moins forte turbulence qui engendre une forte turbidité surtout pendant la période de crue avec des matières en suspension qui réduisent l'activité photosynthétique. Cette relative faible activité photosynthétique probablement influence négativement la production phytoplanctonique et zooplanctonique.

Il en résulte que la tendance zooplanctinivore observée chez *Heterotis* au lac Hlan, n'est pas apparente à la rivière Sô à cause de la faible disponibilité de microcrustacés. En revanche, sur la rivière Sô, *Heterotis* semble plutôt intensifier sa consommation de mollusques probablement plus disponibles sur la rivière Sô que sur le lac Hlan. En effet, les volumes moyens de mollusques consommés à la rivière Sô et au lac Hlan sont respectivement 4,91% (variation : 0% - 11,59%) et 0,73% (variation : 0% - 1,65%).

Cette dynamique trophique traduit ou suggère un certain degré de plasticité trophique chez *Heterotis* qui est capable de modifier sa structure trophique en tenant compte des ressources disponibles dans l'habitat. Chez *Heterotis* cette plasticité trophique est favorisée par son régime omnivore et sa relative large niche écologique qui résulte de sa structure morphologique spécialisée, notamment la présence d'un nombre relativement important de branchiospines (42-94 sur le premier arc branchial ; voir Moreau, 1982 pour description) qui permet la filtration du zooplancton et des microcrustacés, et de la présence de gésier qui est capable de digérer les ressources coriaces comme les coquilles, les détritiques et les graines.

Considérant la faible disponibilité de microcrustacés à la rivière Sô d'une part, et la forte disponibilité de graines dans le même habitat d'autre part (les graines résulte en majorité des invasions périodiques des vastes zones de végétation adjacentes par la crue), pourquoi *Heterotis* n'augmente plutôt pas sa consommation de graines et de détritiques au lieu des mollusques comme c'est le cas constatée actuellement ? Les proportions volumétriques moyennes de graines consommées à la rivière Sô (23,37%) et au lac Hlan étant similaires (22,62%) et celles des détritiques, 32,34% et 32,09% consommées dans les mêmes habitats respectifs étant également similaires, nous formulons l'hypothèse que probablement, *Heterotis* a tendance à maintenir naturellement une ration alimentaire équilibrée en consommant de façon équilibrée les différentes proies disponibles en vue de satisfaire ses besoins protéiques et énergétiques pour une croissance rapide. La consommation de mollusques (proie animale) est probablement la preuve de la recherche de cette alimentation équilibrée.

Cette plasticité trophique mise en évidence chez *Heterotis* est commune chez les espèces migratrices et celles habitant les écosystèmes instables. Dans lac Sibaya (Afrique du Sud) par exemple, Bowen et al. (1982) ont rapporté une tendance similaire de plasticité trophique chez *Tilapia mossambica* (Cichlidae) dont la diète passe du régime alimentaire benthique (agrégats de détritiques benthiques) à un régime plus ou moins pélagique (consommation de périphyton) lorsque *T. mossambica* se déplace du fond de l'eau vers les parties littorales moins profondes de profondeur d'environ 0,5 m.

La plasticité trophique chez *Heterotis* est probablement un avantage pour cette espèce car cette caractéristique lui permettra non seulement de s'adapter à plusieurs habitats aquatiques instables mais aussi de coloniser plusieurs autres différents écosystèmes d'eaux douces de caractéristiques différentes tels que les fleuves, les rivières, les ruisseaux, les plaines inondables, les lacs d'eaux douces capables de varier leur niveau d'eau pour permettre la stimulation de la maturation gonadale et d'assurer le succès de la reproduction (Adite et al, 2006).

8.1.6. Analyse de la Valeur Nutritionnelle des Proies Ingérées

En général, aussi bien en milieu naturel qu'en condition expérimentale, les ressources où proies consommées doivent pouvoir satisfaire les besoins en nutriments des poissons pour leur croissance et assurer les autres fonctions biologiques notamment la digestion, la reproduction, la respiration etc. Dans la nature, *H. niloticus* exploite un nombre relativement élevé de ressources alimentaires notamment les microcrustacés (zooplancton et ostracodes), les arthropodes, les graines, fleurs et les détritits. Ces différentes proies diffèrent en éléments nutritifs en l'occurrence les protéines, les lipides, les hydrates de carbone et en énergie calorifique. La disponibilité, la digestibilité et la qualité nutritionnelle différentielle des ressources est un facteur important de choix ou de préférence. Le fort taux de croissance (1 kg/an) et la grande taille de *H. niloticus* requièrent une alimentation équilibrée à forte teneur protéinique et énergétique assurée par les différentes proies consommées :

Arthropodes (insectes): Les insectes (formes immatures et adultes) et d'autres invertébrés consommés par *H. niloticus* font partie des proies les plus riches en terme de nutriments par unité de poids. Bell (1990) rapporta que le poids sec d'un insecte (larves ou adultes) est composé de 59,5% de protéines, 15,5% de lipides (ces deux nutriments atteignent 85,4% chez certains insectes), 5,0% de cendre, 7,2% d'hydrate de carbone et de 22-29,7 kJ/g de matière sèche.

Microcrustacés (zooplancton et ostracodes) : Tout comme les arthropodes, les microcrustacés sont très riches en nutriments. Cummins et Wuycheck (1971) rapportèrent une teneur énergétique de 20 KJ/g de matière sèche et De Verga & Bohm (1992) cité par Fiogbé (1996) rapportèrent une teneur en protéines de 60-95 %.

Les graines : En règle générale, les graines sont plus riches en hydrates de carbone. Elles sont aussi relativement riches en protéines. Snow (1981) rapporta des concentrations variant entre 1,9 et 21,6% pour les protéines, entre 0,6 et 67% pour les lipides et entre 10,8 et 90,9% pour les hydrates de carbones. Kerly & Erasmus (1991) rapportèrent une teneur énergétique de 20 KJ/g de matière sèche.

Les détritits : Ils sont un mélange de détritits grossiers et de détritits végétaux qui en générale sont riches en hydrates de carbone et en énergie et relativement riche en protéines.

8.2. ECOLOGIE DE LA REPRODUCTION

8.2.1. Structure en Tailles

La différence dans la structure en tailles de la population de *Heterotis* de la rivière Sô et de celle du lac Hlan, mise en évidence dans cette étude est imputable aux différences de comportements hydrologiques (lac Hlan - faciès lentique versus rivière Sô - faciès lotique) de ces deux habitats. Ces différences environnementales liées à chaque entité aquatique induisent des fonctionnements spécifiques. Dans la présente étude, la presque totalité des spécimens capturés à la rivière Sô est constituée de juvéniles provenant des zones de frayères (e. g. lac Hlan) et qui envahissent les vastes et riches plaines inondables pendant les périodes de crue pour se nourrir et croître. En conséquence, la sous-population de *H. niloticus* de la rivière Sô, maintenue par des migrations périodiques de juvéniles qui proviennent des zones potentielles de reproduction, est qualifiée de « métapopulation sink » (population qui échoue à la rivière Sô) (Pulliam, 1988). Par contre, les habitats de reproduction, écologiquement plus stables (cas du lac Hlan) et abritant une « sous-population source » de *Heterotis*, sont qualifiés d'« habitats sources » (Pulliam, 1988). En effet, la reproduction et la garde parentale buccale des alevins de *H. niloticus* se produisent dans ces eaux moins profondes et plaines marginales des lacs qui probablement supportent une « sous-population source » qui assure ou maintient une exploitation durable de *H. niloticus* dans les rivières et plaines inondables. Par ailleurs, le présent fonctionnement du lac Hlan (« habitat source ») et de la rivière Sô (« habitat de métapopulation sink ») peut avoir des répercussions significatives sur l'exploitation durable de la population de *Heterotis*. En effet, l'utilisation des méthodes controversées de pêches (e. g. nasses) et des pratiques malsaines dans les zones de frayères peut engendrer une modification de la population de reproducteurs et affecter sérieusement la reproduction, le recrutement et la « population source » de *Heterotis*. Il en est de même des modifications des rythmes ou cycles de crue qui auront des répercussions significativement négatives sur l'« habitat source » d'une part et sur la pêche à la rivière Sô d'autre part, à cause de la réduction ou de l'absence des migrations périodiques des juvéniles vers les plaines inondables des rivières (Welcomme, 1975).

8.2.2. Condition des Poissons

La complexité du réseau hydrologique béninois caractérisé par des interconnexions temporaires et permanentes entre les grands cours d'eau et lacs, et favorisée par des phénomènes climatiques et des inondations périodiques, est en grande partie comptable du comportement

global de la structure de la population et de la condition de *H. niloticus*, mise en évidence dans cette étude. En général, aussi bien sur le lac Hlan que sur la rivière Sô, *Heterotis* présente une croissance allométrique indiquant que l'embonpoint diminue régulièrement avec l'âge ou la taille. Ces tendances sont comparables à celles observées par Daget (1957) sur le Niger, par Depierre (1977) dans le Nyong au Cameroun, et par Moreau (1982) à Madagascar et en Côte d'Ivoire. Cependant, la population de *Heterotis* de la rivière Sô constituée de juvéniles et de pré-adultes, tout comme celle du Haut Niger (Daget, 1957) présente une condition meilleure comparée à celle du lac Hlan. De plus, le séjour des juvéniles dans les riches plaines inondables de la rivière Sô (lieux de croissance par excellence), influence positivement la condition de *Heterotis*. En effet, la dense végétation aquatique de ces plaines, probablement fournit une abondante ressource qui permet une croissance rapide de ces poissons omnivores (Adite et al, 2005). Au lac Hlan, la condition des mâles, quasi identique à celle des femelles, est probablement due à un investissement de même importance (mâles et femelles participent à la garde parentale) dans la reproduction par les deux sexes. Cependant, actuellement, sur la base des données, il est impossible d'établir une règle générale quant à la différence de condition des deux sexes. Ce qui est certain, les dépenses énergétiques liées à la reproduction et la richesse de l'habitat peuvent se combiner pour engendrer une condition différentielle sexuelle de *Heterotis*. Dans l'Oubangui par exemple, Micha (1973) rapporta que les femelles en reproduction présente une condition meilleure à celle des mâles. A la rivière Sô par contre où la population de *Heterotis* est presque exclusivement constituée de juvéniles, les mâles présentent des conditions meilleures.

Par ailleurs, les variations saisonnières de la condition de *Heterotis* sont non seulement liées à la disponibilité différentielle de nourriture (ressources) suivant les saisons, mais également dépend du cycle de reproduction. A la rivière Sô, les conditions augmentent graduellement de la saison pluvieuse vers le pic de la crue et ensuite à l'étiage. En effet, pendant la décrue, les invertébrés deviennent plus concentrés dans la colonne d'eau rétrécie et plus disponibles aux poissons. Au lac Hlan par contre, les poissons présentent une condition meilleure pendant la saison pluvieuse et la crue lorsque les graines provenant de la végétation terrestre émergée et immergée deviennent abondantes. En effet, les graines coriaces des plaines inondées sont spécialement importantes dans le régime alimentaire des adultes de *H. niloticus*.

8.2.3. Cycle Gonado-somatique et Périodes de Reproduction

L'analyse de la variation mensuelle de l'indice gonado-somatique suggère que *H. niloticus* se reproduit de façon continue pendant les périodes de pluie et de crue (Mars - Octobre). Ces résultats sont comparables aux tendances observées par Daget (1957) sur le Niger, par Depierre (1977) dans le Nyong au Cameroun, et par Moreau (1982) à Madagascar et en Côte d'Ivoire. En effet, pendant les périodes de basses eaux (Novembre - Mars), les gonades de *H. niloticus* sont bloquées au stade début maturation (stade 2 de l'échelle de maturation) et c'est seulement lorsque l'augmentation du niveau d'eau est initiée suite aux déclenchements des premières pluies, que la maturation gonadale est enclenchée (Moreau, 1982). Ce phénomène a été confirmé par les observations en étang où le relèvement du niveau d'eau dans le milieu d'élevage a permis la stimulation des processus physiologiques conduisant à une maturation des gonades et à la ponte des œufs (Tillon, 1957 ; M'vogo, 1962 ; Reizer, 1964).

L'analyse de la structure ovarienne de *H. niloticus* (distribution des fréquences de diamètre des ovocytes) mis en évidence dans cette étude pour les deux saisons de reproduction (2002 et 2003) révèle l'existence de plusieurs cohortes, conduisant ainsi à des pontes multiples pendant la même saison de reproduction. Laleyè (1995) rapporte des tendances similaires de stratégie de reproduction sur *Chrysichthys nigrodigitatus* collectés sur le lac Nokoué.

Comme rapporté par plusieurs auteurs, les lieux de reproduction de *Heterotis* sont limités aux zones marginales moins profondes auxquelles est associée une formation végétale aquatique herbacée et arbustive à l'intérieur de laquelle les géniteurs construisent leurs nids. Les niveaux d'eau élevés dans les nids ne permettent probablement pas une aération convenable et suffisante des œufs pondus ou plus généralement ne garantissent pas une survie maximale des œufs et des alevins qui sont condamnés à séjourner quelques jours dans ces nids avant leur sortie en eau libre. En effet, les niveaux d'eau élevés ne permettent pas aux larves de remonter pour piper l'oxygène superficiel. De même, les grandes crues cycliques engendrant une submersion des nids et engendrent la dispersion des larves qui probablement échapperont à la garde parentale pour être livrées aux prédateurs. Pour preuve, en 2003, lorsque par le jeu des fortes crues le niveau de l'eau dans les frayères a augmenté de façon brusque, les reproducteurs ont abandonné leurs nids pour remonter vers les nouvelles zones marginales de faible profondeur afin de construire de nouveaux nids.

Dans ces conditions, la question est de savoir si la période de crue peut être considérée comme étant la période maximale de reproduction de *Heterotis* ? Bien que la reproduction continue pendant la période des hautes eaux, on peut avancer que, en raison du stress qui accompagne cette reproduction (reproduction stressante), lequel est du à l'abandon des nids, la

période de crue n'est probablement pas une saison où le succès de la reproduction est maximal. Cette situation nous amène à distinguer trois périodes :

1. De Novembre à mi-Mars : Absence de reproduction
2. D'Avril à Août : Période de reproduction maximale
3. De Septembre à Octobre : Période de « reproduction stressante »

8.2.4. Maturité Sexuelle

Chez *Heterotis*, la maturation sexuelle est atteinte approximativement à deux ans d'âge (Moreau, 1982) avec des œufs matures de plus ou moins grandes tailles (2,5-3 mm). La garde parentale qui s'effectue au niveau des nids et en pleine eau et la rétention des larves dans la bouche lorsque survient un danger combinent pour assurer une forte survie de la progéniture. En plus, *Heterotis* possède une fécondité modérée (2697 - 27508 œufs). En conséquence, cette espèce présente une stratégie démographique (histoire de la vie) proche du type « équilibre » que du type « périodique » et où la garde parentale est indispensable pour la survie des stades inférieurs.

Les tailles de première maturation sexuelle obtenues dans cette étude (575 mm pour mâle et femelle) diffèrent de celles obtenues dans d'autres systèmes aquatiques comme celui l'Oubangui (400 mm) (Micha, 1973). Moreau (1974) a rapporté que la maturation sexuelle semble atteinte à une taille plus élevée en étang de pisciculture qu'en milieu naturel. Ces différences dans l'âge et la taille de maturation peuvent être dues aux facteurs écologiques et à la disponibilité de ressources liées à chaque type d'habitat.

8.2.5. Stratégie Reproductrice et Démographique de *H. niloticus* : Tendances

« Opportuniste » ou Tendances « Equilibrium »

Heterotis niloticus est une espèce de taille relativement grande (atteint 10 kg en milieu naturel) et dont la reproduction saisonnière est stimulée par la montée du niveau de l'eau pendant la pluie et la crue. La présente étude a globalement mise en évidence que (1) pendant la période de reproduction, *Heterotis niloticus* construit avec grand soins son nid au sein de la végétation aquatique et que l'eau dudit nid est entièrement débarrassée de débris, ce qui crée des conditions optimales pour l'éclosion des œufs et pour la survie des larves; (2) *Heterotis* possède une fécondité modérée (2697 à 27508), ce qui requiert une stratégie reproductrice conséquente pour maintenir la population à un niveau appréciable; (3) *Heterotis* possède une maturité sexuelle tardive (2 ans) (Moreau, 1974; Adite et al., 2005) ; (4) les œufs de *Heterotis* sont d'assez grande taille (2,5-3.0 mm), et possèdent de ce fait une forte réserve énergétique pour permettre une éclosion optimale et

contribuer à une bonne survie larvaire; (5) *Heterotis* assure la garde des stades inférieurs (œufs, larves, petites juvéniles) (observations personnelles ; Micha, 1973 ; Moreau, 1982) et lorsqu'un danger survient, on assiste à une rétention buccale des œufs ou des larves par le reproducteur qui déserte le nid et va s'installer ailleurs.

En conséquence, *Heterotis niloticus* adopte une stratégie reproductrice à forte dépense énergétique pour maintenir ou favoriser une forte survie de la progéniture. Se référant au modèle triangulaire bi-dimensionnel de l'histoire de la vie de Winemiller (1992) dont les trois axes sont la survie, la fécondité et l'âge de la première maturation sexuelle (Figure 35), on peut avancer que *Heterotis* adopte une stratégie démographique proche du type « équilibre » (stratégie K). Pianka (1970) rapporte que les espèces à stratégie démographique de type « equilibrium » sont en équilibre avec la densité de leurs ressources ou proies, et se trouvent dans un régime environnemental plus stable ou prédictible (avec absence de phénomène catastrophique) conduisant à une densité plus stable de la population.

8.2.6. Migrations : Fonctions et Implications Bioécologiques

Heterotis niloticus est une espèce potamodrome dont les migrations s'observent uniquement dans les systèmes d'eau douce. Les observations effectuées sur les habitats étudiés révèlent que dès que la saison pluvieuse est initiée, les aires de frayères se reconstituent progressivement entraînant une migration interne progressive et permanente des reproducteurs de l'eau libre du lac vers les zones marginales adjacentes de reproduction d'une part et de l'eau libre des lits principaux des systèmes fluviaux vers la végétation adjacente. Ce type de mouvement qu'on peut qualifier de migration latérale (Leveque, 1997) est nécessaire pour l'accomplissement des fonctions de reproduction saisonnière. Par contre chez certaines espèces comme *Brienomyrus niger*, *Petrocephalus bovei*, *Gymnarchus niloticus*, *Ichthyoborus besse*, *Clarias sp.* et *Siluranodon auritus* (Leveque, 1997), ce comportement de migration latérale est beaucoup plus lié à la fonction d'alimentation. Par ailleurs, l'existence d'« habitat source » (lac Hlan) et d'« habitat sink » (plaines inondables de la rivière Sô) suggère l'existence d'une migration longitudinale

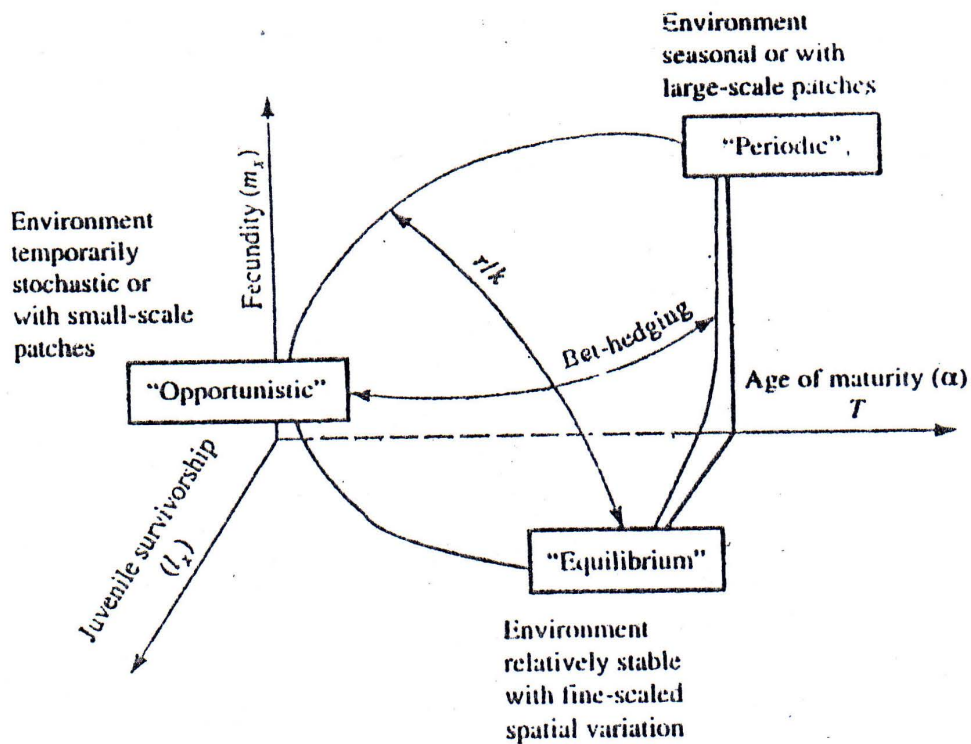


Figure 35 : Modèle triangulaire à trois axes (survie, fécondité, âge de première maturation sexuelle) de l'histoire de vie des poissons. La représentation tridimensionnelle de la stratégie de reproduction révèle le caractère continu de la sélection r - K . Winemiller (1992).

assurant l'alimentation et la croissance des juvéniles et pré-adultes provenant de l' « habitat source » pour exploiter les nombreuses proies des vastes et riches plaines inondables disponibles pendant la crue. En conséquence, on peut avancer que chez *H. niloticus*, les migrations latérales (internes) sont associées à la saison pluvieuse pour assurer les fonctions de reproduction alors que les périodes de crues bien qu'intervenant dans la reproduction initie les migrations longitudinales pour disperser les juvéniles (obtenues au terme de la reproduction) vers les riches plaines inondables des rivières afin d'assurer les fonctions d'alimentation et de croissance rapide et retourner plus tard à l'habitat source pour atteindre l'âge adulte.

8.2.7. Hypothèse de « Reproduction Stressante »

L'analyse de la stratégie de reproduction de *Heterotis niloticus* en relation avec le régime hydrologique notamment le rythme des crues nous conduit à avancer l'hypothèse de « Reproduction Stressante » chez cette espèce sur le système aquatique rivière Sô - lac Hlan dont le mobile principal est la modification brusque et instantanément élevée du niveau de l'eau dans l'écosystème. En effet, le changement brusque du régime hydrologique engendre (1) un niveau d'eau élevé dans les frayères et dans les nids ; (2) une submersion complète des nids en activité; (3) l'évasion des reproducteurs de leurs nids pour la recherche d'autres frayères ; (4) et probablement une mortalité massive des larves qui dépendent essentiellement de garde parentale pour s'alimenter et pour se protéger contre les prédateurs. Ce « syndrome » du stress pendant la reproduction peut entraîner une élévation du taux corporel d'adrénaline ayant pour conséquence une agressivité des géniteurs lequel peut négativement affecter le succès de la reproduction. Ceci nous permet d'avancer que la saison pluvieuse est la période de « Reproduction Optimale » où les conditions s'améliorent de façon progressive sans excès et sans une évolution négative de l'aire de frayère et sans une perturbation des reproducteurs (Tableau 38). Ladite perturbation a pour conséquence un stress physiologique. Pianka (1994) rapporte un phénomène similaire qu'il désigne par « stress phenomena » mais occasionné par une élévation extrême de la densité de la population qui a occasionné des agressivités dues à un stress physiologique.

L'impact réel de ce phénomène de « Reproduction Stressante » sur la ponte et le recrutement reste à élucider à partir de données quantitatives (échantillonnages et collections ciblées) sur les reproducteurs et sur le rythme hydrologique. Ce qui est certains, la reproduction pendant cette période de fortes crues augmente les dépenses énergétiques sans probablement pour autant améliorer le succès de la reproduction.

8.2.8. Hypothèse d'Existence de « Métapopulation »

La présente étude a mis en évidence que le lac Hlan, une entité écologiquement plus stable que la rivière Sô, assure la fonction de reproduction et de renouvellement du stock de *Heterotis niloticus*. Adultes/reproducteurs, pré-adultes, juvéniles et larves y sont présents dans la population et leurs abondances relatives sont fonction du succès de la reproduction, des conditions environnementales, du niveau de dégradation de l'habitat et du mode d'exploitation de la ressource.

Tableau 38 : Définition de trois statuts de reproduction de *Heterotis niloticus* (1) AR= Absence de Reproduction ; (2) RFO = Reproduction Favorable Optimale et (3) RFS = Reproduction Favorable Stressante, liés respectivement aux trois saisons (1) décrue/sèche, (2) pluvieuse et (3) crue.

CHARACTERISTIQUES	AR : « Absence de reproduction »	RFO : « Reproduction Favorable Optimale »	RFS : « Reproduction Favorable Stressante »
Saison	Sèche/décru (Etiage)	Pluvieuse	Crue (inondation)
Période	Novembre à mi-Mars	Mi-mars à Juillet	Août à Octobre
Niveau d'eau	Bas	Elevé	Très élevé
Changement instantané du niveau d'eau	faible	Modéré	Rapide
Etendue de l'aire de frayère	Réduite	Large et stable	Large et instable
Migration des reproducteurs sur l'aire de frayère	faible	Forte	variable
Nids construits (nombre)	Aucun*	Très élevé	Elevé
Arrangement spatial des nids	-	Concentrés/denses	Dispersés
Statuts des nids actifs	Presque isolés du système	Rarement submergés	Fréquemment submergés et abandonnés par les reproducteurs
Statut des œufs pondus et des larves	-	Vie normale	Dispersement et mortalité massive probable

* Les nids retrouvés sur l'aire de frayère pendant cette période sont des nids non actifs construits pendant les périodes de pluie et de crue.

L'étude a également révélé l'existence du phénomène de migration massive des juvéniles de *Heterotis* des « lacs frayères » tels que le lac Hlan vers les grandes plaines inondables des systèmes lotiques (fleuves, rivières) caractérisés par de fortes inondations périodiques et fonctionnant comme lieu de croissance des juvéniles en raison de leur forte richesse alimentaire. Se référant à la notion de « sous-population » de Pulliam (1988) et de Pianka (1994), on peut avancer que la population de *Heterotis* du lac Hlan constitue une « métapopulation » agissant comme une « population source » et la rivière Sô une « sous - population sink ». Cette migration de la population juvénile s'effectue probablement par entraînement et sous faible dépense d'énergie eu égard à l'orientation (Nord-Sud) du régime hydrologique qui périodiquement achemine les juvéniles reproduites au début de la saison de reproduction et qui sortent des zones de végétation pour se diriger vers les zones de croissance. Par ailleurs, la complexité du système lagunaire aquatique béninois caractérisé par des interconnexions permanentes (sans barrière d'isolation) permet d'affirmer que nous sommes en présence d'une métapopulation de Levin (Pianka,1994) ou l'existence de recolonisation en retour (de la rivière Sô au lac Hlan) est possible.

8.2.9. Hypothèse sur l'Evolution et l'Adaptation de l'Espèce : Implications Liées au Succès de la Reproduction

Heterotis niloticus est une espèce ancienne, phylogénétiquement isolée et appartenant à la division des Osteoglossomorpha (Scott, 1976, 1974 ; Li & Wilson, 1996). Elle est originellement et exclusivement distribuée dans les eaux douces des régions tropicales. Nos observations confirment qu'elle se reproduit dans les marécages caractérisés par des conditions écologiques peu favorables (forte turbidité, pH faible, faible taux d'oxygène, présence de végétation aquatique). Par ailleurs, relatif à l'anatomie interne de *Heterotis*, on distingue quelques particularités structurales provenant probablement de l'évolution de l'espèce et qui lui permettent de s'adapter à son environnement : (1) Sur le plan structural, la gonade de la femelle présente des rangées d'œufs disposés latéralement et séparées par des espaces qui probablement facilitent une bonne oxygénation des ovocytes et par suite un bon développement des œufs. La zone de frayère étant relativement pauvre en oxygène, cette structure a probablement pour rôle de faciliter l'utilisation optimale de la faible quantité d'oxygène disponible; (2) *Heterotis* possède des systèmes accessoires de respiration notamment les organes supranchiaux et la vessie aérienne (Aubenton, 1955 ; Moreau, 1982) qui lui permettent de respirer à la surface et de peupler les milieux aquatiques à fond vaseux et dont la concentration en oxygène dissous est faible. En conséquence, nous formulons l'hypothèse que l'évolution de *Heterotis* (probablement anciennement confiné dans un milieu presque anoxique et de condition marginale), a conduit à

l'apparition de ces modifications anatomiques, laquelle apparition est considérée comme une adaptation de l'espèce pour l'utilisation optimale des zones marécageuses pauvres en oxygène dissous, afin de maximiser le succès de la reproduction (vitalité des œufs, taux d'éclosion élevé, forte survie larvaire) qui s'opère uniquement dans ces habitats. Nombre d'espèces (*Clarias*, *Gymnarchus*, *Protopterus* etc.) au cours de leur évolution, ont développé des stratégies adaptatives spécifiques afin de gérer le manque d'oxygène de l'habitat auquel elles sont restreintes (Lowe-McConnell, 1975 ; Welcomme, 1979). L'espèce primitive *Protopterus annectens* par exemple possède un véritable poumon qui lui permet de respirer l'oxygène de l'air car limité aux zones marécageuses.

8.2.10. Impact du mode d'exploitation sur le stock de reproducteurs et sur le recrutement

La présente étude sur *H. niloticus* a révélé une forte pression de pêche sur les reproducteurs au lac Hlan par l'utilisation de nasses au niveau de chaque nid construit par les reproducteurs. La pose de cet engin dévastateur s'effectue de façon permanente par la plupart des pêcheurs pendant la période de reproduction de *Heterotis* (saison pluvieuse et saison sèche) et occasionne un prélèvement important de géniteurs, prêt à se reproduire. En effet, sur 100 nids fonctionnels au lac Hlan, 87,70% sont munis de nasses qui dans la plupart des cas capturent un reproducteur. Il s'agit d'un véritable désastre écologique qui déjà au dire des pêcheurs et confirmé par nos observations affecte dangereusement le recrutement de *Heterotis* et le stock exploitable.

8.3. ELEVAGE LARVAIRE

Hormis le coût relativement élevé de l'aliment vivant, deux problèmes fondamentaux liés à la biologie de l'espèce d'élevage, affectent sérieusement le développement de la pisciculture dans le monde et particulièrement en Afrique : (1) la difficulté de certaines espèces piscicoles à se reproduire en étang ou en captivité. Si la reproduction se passe plus ou moins bien en milieu naturel, en captivité, elle n'est pas sans difficultés. Ainsi, pour nombre de ces espèces telles que *Clarias gariepinus*, *Heterobranchus longifilis*, la pratique de la reproduction artificielle utilisant des extraits hypophysaires ou des hormones synthétiques est maîtrisée et constitue une solution efficace dont l'utilisation est très répandue dans les fermes et unités piscicoles ; (2) la difficulté d'approvisionnement en alevins à cause de la non maîtrise de la larviculture de beaucoup d'espèces et qui engendre des mortalités massives, allant parfois jusqu'à 100% lors des essais de sevrage précoce (Dabrowsky, 1992 ; Watanabe & Kiron, 1994 ; Ronnestad et al., 2001).

Jusqu'aujourd'hui, le développement de la pisciculture de *H. niloticus* se heurte à l'approvisionnement en alevins à cause de la non maîtrise de la larviculture (Bengtson et al., 2000 ; El-Dakar et al., 2001) et particulièrement à cause de la méconnaissance de l'âge de sevrage, lesquels empêchent la production d'alevins nécessaires à l'extension de l'aquaculture de *Heterotis* dans les fermes et unités piscicoles. Chez *H. niloticus* aucune information relative à la reproduction artificielle et à l'élevage larvaire n'est disponible contrairement à d'autres espèces, comme *Clarias gariepinus*, *Heterobranchus longifilis*, *Cyprinus carpio* où la reproduction artificielle et l'élevage larvaire sont maîtrisés et pratiqués régulièrement pour satisfaire les nombreuses sollicitations des fermes et unités piscicoles.

Relatif à l'industrie larvaire, depuis environ deux décennies, les aquaculturistes s'efforcent de substituer ou de remplacer les aliments vivants tels que les rotifères et les nauplii d'*artemia* dont les coûts sont très élevés comparés aux aliments artificiels (Fiogbé, 1996 ; Kestemont et al., 1996). Dans cette perspective, il y a eu plusieurs avancés en matière (1) de nutrition larvaire ; (2) de technologie des aliments et (3) sur la connaissance de l'anatomie et de la physiologie du tractus digestif des larves en vue de la valorisation de l'aliment artificiel par les larves des poissons. Le développement du tractus digestif inclut un développement de sa musculature et des glandes gastriques capables de produire la pepsinogène et l'acide pour une protéolyse optimale (Dabrowsky, 1992).

La présente expérience sur l'élevage larvaire a mis en évidence que la connaissance de l'âge de sevrage est la clé de la réussite de la larviculture de *Heterotis niloticus*. A l'instar des observations rapportées sur d'autres espèces notamment la perche commune *Perca fluviatilis* (Kestemont et al., 1995), *Paralichthys dentatus* (Bengtson et al., 2000) et la sole sénégalaise *Solea senegalensis* (Dinis et al., 2000), nos résultats révèlent qu'un sevrage précoce (11-16 jours post éclosion) des larves de *Heterotis* est inefficace et a conduit à une mortalité massive larvaire en raison du faible développement du tractus digestif très embryonnaire pour permettre une mastication, une digestion et une assimilation efficace des aliments artificiels. En conséquence pendant cette période de vie larvaire, seuls les aliments vivants (e. g. zooplancton) peuvent être efficacement ingérés par les larves pour leur survie et leur croissance (Dabrowsky, 1992 ; Fiogbe et al., 1995 ; Kestemont et al., 1995 ; Rønnestad, 2001). Dans les limites des conditions du milieu d'élevage, nos résultats révèlent que le sevrage tardif (24-26 jours post éclosion) assure un taux élevé de survie larvaire avec des paramètres de croissance plus améliorés, ce qui suggère que la consommation d'aliments artificiels peut être initiée à cet âge où le développement du tractus digestif est très avancé. En effet, le succès du sevrage chez *Heterotis* sera optimal lorsque la larve approche ou subit une métamorphose complète.

CHAPITRE IX : PERSPECTIVES POUR UNE GESTION DURABLE ET UNE VALORISATION PISCICOLE DE *HETEROTIS NILOTICUS* AU BENIN

Au regard des résultats de la présente étude sur « la Biologie et l' Ecologie de *Heterotis niloticus* (Osteoglossidae, Osteoglossiforme) du système aquatique rivière Sô - Lac Hlan (Sud Bénin) : Conservation et Intérêt Pour L'aquaculture », l'exploitation efficace de la population de *Heterotis* inclut deux aspects fondamentaux que sont (1) la mise au point d'un schéma de gestion durable de l'espèce, qui intègre aussi bien des études écologiques et biologiques sur d'autres habitats potentiels, que des actions de protection des habitats et de conservation de la ressource et (2) la valorisation piscicole de *Heterotis*.

9.1. STRATEGIE CONCEPTUELLE DE GESTION DURABLE DE *HETEROTIS NILOTICUS* AU BENIN

L'objectif du présent schéma conceptuel (Figure 36) est de proposer une stratégie holistique qui contribue à assurer une gestion durable de la population de *Heterotis niloticus* dans les écosystèmes béninois. Cette approche conceptuelle comporte cinq principales étapes que sont :

❖ L'identification des « habitats sources » et des « habitats sink »

Elle consistera à identifier d'une part tous les habitats abritant les « populations sources », lesquelles constituent les lieux de fraie et d'où proviennent les juvéniles et d'autres part les « habitats sink » qui en général sont de vastes et riches plaines temporairement inondées et qui constituent des lieux de croissance par excellence de *Heterotis*.

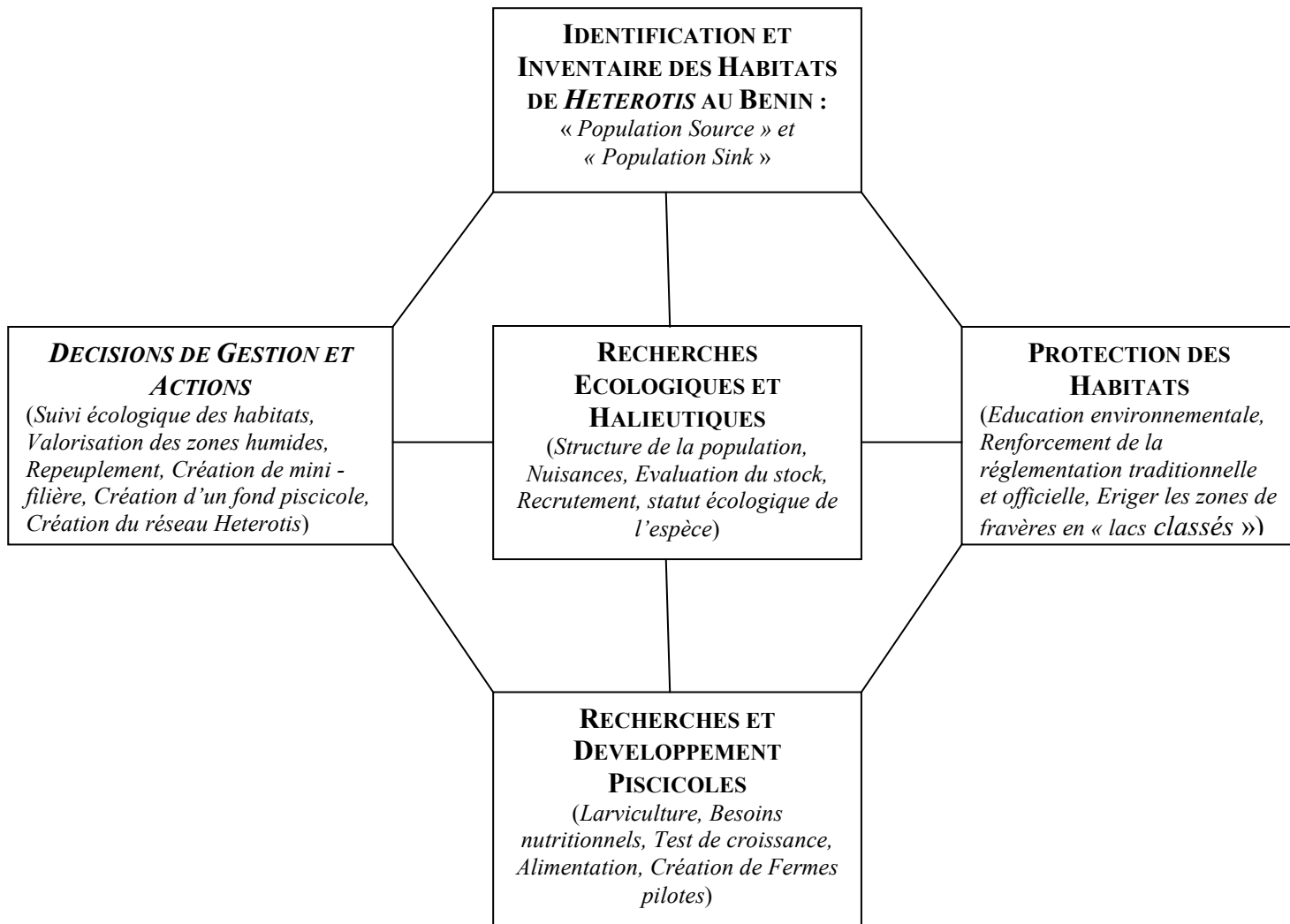


Figure 36 : Stratégie conceptuelle de gestion durable de *H. niloticus* au Bénin, incluant l'inventaire des habitats « source » et « sink », les recherches écologiques et halieutiques, les recherches piscicoles, la protection des habitats et les décisions en matière de gestion et d'actions

❖ Recherches halieutiques et écologiques

Ces recherches sur les « *populations sources* » et « *populations sink* » permettront une meilleure connaissance de la ressource notamment la structure de la population, les aspects écologiques et biologiques sur d'autres « habitats sources » et d'autres « habitats sink », l'évaluation du stock, le recrutement, les nuisances et le statut écologique de l'espèce. Les résultats de ces recherches constitueront des bases de données nécessaires pour la protection des habitats et de la ressource ainsi que pour des prises de décisions en matière de gestion.

❖ Simulation

Un autre aspect de recherche pour le futur est le développement d'un modèle hypothétique de gestion des frayères (Grant, 1986) pour un recrutement efficace de *Heterotis niloticus* sur le système aquatique rivière Sô et Lac Hlan.

L'objectif principal de cette simulation sera de développer un modèle écologique hypothétique permettant de diagnostiquer les effets du changement climatique notamment la pluviométrie et la crue et les effets du mode d'exploitation sur la densité des reproducteurs et le recrutement de *Heterotis*. De plus, il sera examiné le comportement du modèle lorsque différents schémas de gestion (régulation des pêches) y sont incorporés et constituent des plans de conservation des reproducteurs et du stock.

❖ Protection des habitats

La connaissance du statut écologique de l'espèce et des différents modes de gestion à partir des recherches halieutiques et écologiques y compris les différentes simulations écologiques d'une part et les résultats de la recherche et du développement piscicole d'autre part, permettront d'asseoir un plan efficace de protection des habitats et de la ressource. Pour cela, il urge de mettre en œuvre surtout sur les habitats de reproduction, un plan rigoureux de protection des frayères afin de permettre le recrutement périodique normal de *Heterotis* et d'assurer ainsi une pêche durable dans les zones inondables. A cet effet, un modèle hypothétique de gestion des frayères a été introduit, et dont les différentes composantes ont été développées (sauf la simulation) afin de permettre un recrutement meilleur.

Par ailleurs, certaines frayères potentielles comme le lac Hlan peuvent être érigées en « lacs classés » où la pêche peut être réglementée ou interdite pendant les périodes potentielles de reproduction. Les comités locaux de pêche, sur la base d'une approche participative, faciliteront la mise en œuvre des réglementations officielles et traditionnelles. A cet effet, un programme d'éducation environnementale doit être mis en œuvre en faveur des utilisateurs des lacs afin de développer une conscience écologique qui contribuera à protéger la ressource dans son habitat.

❖ Décisions de gestion et actions

Les résultats des recherches écologiques et halieutiques contribueront à prendre de grandes décisions en matière de gestion et à inventorier les différentes actions à mettre en œuvre. Ces actions peuvent être le suivi écologique et hydrologique des habitats, le suivi des captures, l'identification des zones humides propice au repeuplement, le repeuplement des plans d'eau

dégradés, le repeuplement des lacs artificiels et naturels, la création d'une mini – filière *Heterotis*, la création d'un fond piscicole et la création du réseau régional « Réseau *Heterotis* ».

❖ Valorisation piscicole de *Heterotis niloticus*

● *Recherches piscicoles*

Le développement de la recherche piscicole de *Heterotis niloticus* permettra la valorisation piscicole de *Heterotis* et contribuera à la protection des habitats et la conservation de la ressource.

La recherche piscicole s'intéressera surtout :

- ✓ à l'éco-éthologie en étang
- ✓ à la reproduction induite,
- ✓ à la poursuite de l'élevage larvaire (larviculture) notamment le sevrage,
- ✓ à un pré-traitement des larves à l'hormone thyroïdienne laquelle accélère le développement stomacal des larves afin d'optimiser les performances zootechniques du sevrage précoce
- ✓ aux essais de croissance à partir de diverses formulations alimentaires
- ✓ aux besoins nutritionnels

● *Création de fermes pilotes de Heterotis niloticus*

- *Actions de repeuplement : Introduction de juvéniles de Heterotis niloticus dans les plans d'eaux pour une meilleure adaptation avant l'âge de reproduction*

Les plans d'eaux suivants seront les écosystèmes cibles de cette introduction :

- ✓ les lacs artificiels
- ✓ certains lacs permanents et
- ✓ les lacs dégradés notamment les lacs acides à faible diversité ichthyologique

9.2. CONCLUSIONS GENERALES

Nos investigations sur la biologie, l'écologie et la valorisation piscicole de la population de *Heterotis niloticus* (Osteoglossidae : Osteoglossiformes) du système aquatique rivière Sô – lac Hlan au sud du Bénin, nous apportent des informations et des éléments utiles pour la gestion durable de cette espèce à haute valeur économique. Cette étude a été guidée par le principe selon lequel, la protection des habitats, la conservation, l'exploitation durable et la valorisation piscicole d'une espèce, requiert une connaissance approfondie des traits écologiques et biologiques en rapport avec la dynamique de son environnement. Dans cette étude, les informations réunies sur *Heterotis* comprennent des données sur la structure de la population, la stratégie et l'écologie de la reproduction, l'écologie trophique et la larviculture notamment le sevrage précoce et le sevrage tardif.

Les résultats révèlent que le lac Hlan, dont la population de *Heterotis* est constituée d'une grande proportion d'adultes et de reproducteurs, est considéré comme un *habitat potentiel de reproduction* d'où émigrent les juvéniles pour envahir les grandes plaines inondables des rivières pendant les périodes de hautes eaux, et pour cette raison est qualifié d'«*habitat source*» abritant une «*métapopulation source*». La rivière Sô et ses plaines inondées par contre, dont la population de *Heterotis* est constituée presque exclusivement de juvéniles et de pré-adultes provenant des habitats de reproduction comme le lac Hlan, est qualifiée d'«*habitats sink = habitat destination*» et par conséquent fonctionne comme lieux de croissance de *Heterotis*.

Heterotis niloticus possède un régime alimentaire à tendance « généraliste » et consomme une variété de ressources alimentaires à hautes valeurs énergétiques et protéiques notamment les microcrustacés, les insectes, les graines coriaces et à un moindre degré, les détritiques et les algues. Les corrélations écomorphologiques et le niveau des différentes ressources consommées suggèrent que *Heterotis* possède un régime alimentaire à tendance omnivore. En général, sur le plan trophique, il a été observé une variation spatiale, saisonnière et ontogénétique du régime alimentaire de *Heterotis*. Du fait de la structure anatomique particulière de *Heterotis*, notamment celle des branchiospines, les microcrustacés sont consommés par toutes les tailles, depuis les larves jusqu'à l'âge adulte. La présence du gésier chez *H. niloticus* est probablement le résultat de l'adaptation de cette espèce pour exploiter les ressources végétales disponibles dans son habitat notamment les multitudes graines.

Dans le système aquatique étudié, *Heterotis* se reproduit pendant les périodes de pluie et pendant les périodes de hautes eaux (Mars – Octobre). Les zones marginales et marécageuses inondées associées aux lacs (e. g. lac Hlan) à régime hydrologique plus stable, constitue les lieux potentiels de reproduction de cette espèce. *H. niloticus* présente une croissance allométrique indiquant que l'embonpoint diminue régulièrement avec l'âge ou la taille. La population de la rivière Sô possède une condition meilleure à celle du lac Hlan et en général, la condition varie

avec les saisons, les tailles et les sexes. *Heterotis* construit très soigneusement son nid de manière à créer les conditions optimales pour le succès de la reproduction. La taille de première maturation sexuelle est élevée (575 mm pour les deux sexes). *Heterotis* montre une stratégie démographique de type « equilibrium » (stratégie k) caractérisée par un âge avancé de première maturité sexuelle, une fécondité modérée et une forte dépense énergétique pour la survie de la progéniture. Chez *Heterotis*, on distingue quelques particularités structurales anatomiques provenant probablement de l'évolution de l'espèce et qui lui permet de s'adapter à son environnement de marécages et de végétation aquatique. Dans les habitats de reproduction, les périodes à régime hydrologique caractérisé par de très grandes crues constituent les périodes de « reproduction stressante » à l'opposé de la saison pluvieuse et des périodes de crues modérées qui constituent des saisons de « reproduction optimale ».

Dans les limites des conditions d'élevage en bassin, le sevrage précoce (11-16 jours post éclosion) des larves de *Heterotis* est inefficace et conduit à une mortalité massive larvaire en raison du faible développement du tractus digestif très embryonnaire pour permettre une mastication, une digestion et une assimilation efficace des aliments artificiels. Le sevrage tardif (24-26 jours post éclosion) par contre a conduit à un taux élevé de survie larvaire avec des paramètres de croissance plus améliorés, ce qui suggère que la consommation d'aliments artificiels peut être initiée à cet âge où le tractus digestif a subi une métamorphose très avancée ou complète.

Les résultats obtenus au terme de cette étude suggèrent la mise en œuvre de la plate forme de perspectives notamment le schéma de gestion durable de la ressource qui inclut aussi bien des recherches écologiques, biologiques et piscicoles complémentaires, que des actions de repeuplement, d'éducation environnementale et de protection des habitats. Par ailleurs, la protection efficace des habitats requiert la simulation du modèle hypothétique de gestion des frayères afin de mettre en œuvre un plan d'exploitation efficace de la ressource qui permet un recrutement normal.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Adite, A. 1987. Données préliminaires sur l'écologie et la production halieutique du complexe lagunaire Toho-Ahouangan. Thèse d'Ingénieur Agronome. Faculté des Sciences Agronomiques, Université Nationale du Bénin. 157 pp.
- Adite, A. 1995. Fishery ecological survey of Natural coastal lakes of Bénin, West Africa. Master of Sciences Thesis. Department of Wildlife and Fisheries Sciences, Texas A&M University. 113 pp.
- Adite, A. & R. Van Thielen. 1995. Ecology and fish catches in natural lakes of Benin, West Africa. *Env. Biol. Fish.* 43: 381-391.
- Adite, A. & K. O. Winemiller. 1997. Trophic ecology and ecomorphology of fish assemblages in coastal lakes of Benin. *Ecoscience.* 4: 6-23.
- Adite, A. 2002. Diversity and management of mangrove fishes in the Bénin coastal zone. Research Technical Report. International Foundation for Science-IFS. 26 pp.
- Adite, A., Winemiller, K. O. & E. D. Fiogbe. 2005. Ontogenetic, seasonal, and spatial variation in the diet of *Heterotis niloticus* (Osteoglossiformes; Osteoglossidae) in the Sô River and Lake Hlan, Benin, West Africa. *Env. Biol. Fish.* 73: 367-378.
- Adite, A., Winemiller, K. O. & E. D. Fiogbe. 2006. Population structure and reproduction of the African bonytongue *Heterotis niloticus* in the Sô River-floodplain system (West Africa) : implications for management. *Ecology of Freshwater Fishes* 15: 30-39.
- Adriaens, D., P. Aerts & W. Verraes. 2001. Ontogenetic shift in mouth opening mechanisms in a catfish (Clariidae, Siluriformes): A response to increasing functional demands. *J. Morphol.* 247: 197-126.
- Agostinho, A.A. & M. Zalewski. 1994. The dependence of fish community structure and dynamics on floodplain and riparian ecotone zone in Paraná River, Brazil. *Hydrobiologia* 303, 141-148.
- Akegbejo-Samsons, F.O., A. George & A.O. Agbon. 2003. Growth, reproduction and aquaculture potentiel of the African bonytonque fish (*Heterotis niloticus*) in ponds and reservoirs in coastal south-west states of Nigéria. PAFFA In abstract African fish and fisheries symposium, Cotonou.
- Albaret, J-J. & M. Legendre. 1985. Biologie et écologie des Mugilidae en lagune Ebrié (Côte d'Ivoire): Intérêt potentiel pour l'aquaculture lagunaire. *Revue Hydrobiologie tropicale.* 18, 247-318.
- Allen, G.S., S.H. Midgley & M. Allen. 2002. Fields guide to the freshwater fishes of Australia, Western Australia Museum, Perth, Australia.

- Amon-Kothias J-B. 1980. Reproduction et incubation buccale chez *Tylochromis jentengi* (Cichlidae). Doc. Sci. Centre Rech. Océanogr, Abidjan 11, 1-38.
- Anato, C.B. 2000. Les Sparidae des côtes béninoises, milieu de vie, pêche, présentation des espèces et biologie de *Dentex angolensis*. Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Tunis.
- ASCENA, 2003 . Données sur la pluviométrie des années 2002 et 2003. Agence pour la sécurité de la navigation Aérienne. Service de la Météorologie Nationale Cotonou, 2003.
- Aubenton, F. 1955. Etude de l'appareil branchiospinal et de l'organe suprabranchial d'*Heterotis niloticus* (Cuv.). Bull. Inst. Fondm. Afr. Noire (A Sci. Nat.). 17: 1179-1201.
- Barbarino Duque, A. & K.O. Winemiller. 2003. Dietary segregation among large catfishes of the Apure and Arauca Rivers, Venezuela. . Fish J.. Biol. 63: 410-427.
- Bengtson, D.A., T.L. Simlick, E. W. Binette, R. R. Lovett IV, D. Alves, A.M. Schreiber & J. L. Specker. 2000. Survival of larval summer flounder *Paralichthys dentatus* on formulated diets and failure of thyroid hormone treatment to improve performances. Aquaculture nutrition. 6: 193-198.
- Blache, J. 1964. Les poissons du bassin du lac Tchad et du Mayo Kebbi. Mém.ORSTOM, Paris. 4 : 483 p.
- Blanco-Belmonte, L., J.J. Neiff & A. Poi de Neiff. 1998. Invertebrate fauna associated with floating macrophytes in the floodplain lakes of the Orinoco (Venezuela) and Paraná (Argentina). Verhein International Verein. Limnologie 26: 2030-2034.
- Bond, E. C. 1979. Biology of fishes. Saunders Collège Publishers. 514.
- Bourrelly, P. 1957. Algues d'eaux douces du Soudan Français, région du Macina. Bull. I.F.A.N. sér. A, 19 : 1047-1102.
- Bowen, S.H. & B. R. Allanson. 1982. Behavioral and trophic plasticity of juvenile *Tilapia mossambica* in utilization of the unstable littoral habitat. Env. Biol. Fish. 7: 357-362.
- Bowen, S.H. 1983. Detritivory in neotropical fish communities. Env. Biol. Fish. 9: 137-144.
- Bowen, S.H. 1984. Microorganisms and detritus in the diet of a typical neotropical riverine detritivore, *Prochilodus platensis* (Pisces: Prochilodontidae). Limnol. Oceanogr. 29(5): 1120-1122.
- Bowen, S.H., E. V. Lutz & M.O. Ahlgren. 1995. Dietary protein and energy as determinants of food quality: trophic strategies compared. Ecology 76(3): 899-907.
- Claessen, D., C. Van Oss, A.M. De Roos, & L. Persson. 2002. The impact of size-dependent predation on population dynamics and individual life history. Ecology. 83: 1660-1675.
- Cummins, K. W. & C.E. Wuycheck. 1971. Caloric equivalents for investigations in ecological energetics. Mitt. Internat. Verein. Limno. 18: 1-158.
- Dabrowsky, K. 1992. Ecophysiological adaptations exist in nutrient requirements of fish:

- true or false? *Comp. biochemi. Physiol.* 104A (A): 579-584.
- Daget J. 1957. Mémoire sur la biologie des poissons du Niger moyen. Reproduction et croissance d' *Heterotis niloticus* (Erh.). Bull. Inst. Fondm. Afr. Noire (A Sci. Nat.) 19 : 295-329.
- Daget, J. & F. d'Aubenton 1956. *Heterotis niloticus* peut être un poisson de pisciculture? *Publ.Cons.Sci.Afr.Sud Sahara /Comm.Coop.Tech.Afri.* 25 :109-11.
- Danson-Ofori, P. 1992. Ecology of some species of catfish *Synodontis* (Pisces: Mochocidae) in the Kpong Headpond in Ghana. *Env. Biol. Fish.* 35: 49-61.
- De Kimpe, P. 1967. *Heterotis niloticus* : Recherche sur la survie des alevins. Bouaké, Centre Technique Forestier Tropical, 18 p. (miméo).
- Depierre, D. & J. Vivien. 1977. Une réussite du service forestier du Cameroun: l'introduction de d' *Heterotis niloticus* dans le Nyong. *Bois For.Trop.* 173: 59-66.
- Dinis, M.T., L.E.C. Ribeiro Conceicao, & C. Aragao. 2000. Larvae digestion and new weaning experiments in *Sola senegalensis*. Recent advances in Mediterranean aquaculture finfish species diversification 47 : 193-204.
- Durand, J.R. & C. Leveque. 1980. *Flore et faune aquatiques de l'Afrique Sub-Sahelo-Soudanienne.* O.R.S.T.O.M. Paris.
- El-Dakar, A. Y., S. M. Shalaby, G. D. Hassanein & S. I. Ghoneim, 2001. The use of rotifers cultured on different microalgal species in larval feeding on seabass, *Dicentrarchus labrax*. In: Hendry, C.I., Van Stapen, G., Wille, M. & Sorgeloos, P. (Eds). *LARVI '01-Fish and Shellfish Larviculture Symposium.* European Aquaculture Society. Special Publication N°30: 174-177.
- Euzet, L. & C. Dossou. 1979. *Anatomie et position systématique du monogène Heterotesia voltae* Paperna, 1969. Bulletin de l'I.F.A.N., t. 41, série A , 3 : 505-512.
- Fagade, S.O. & C.I.O. Olaniyan. 1973. The food and feeding interrelationships of the fishes in the Lagos lagoon. *J. Fish. Biol.* 5: 205-225.
- FAO/UNDP. 1970. Report to the government of Nigeria on the fishery investigations on the Niger and Benue rivers in the Northern region and development of a programme of riverine fishery management and training. Based on the work of M.P. Motwani, inland fishery biologist. Rep.FAO/UNDP(TA), (2771), 196 p.
- FAO Inland Water Resources and Aquaculture Service, Fishery Resources Division. 2003. Review of the state of world fisheries Resources : inland fisheries. Food and Agriculture Organization Fisheries Circular N°. 942 : 1-60.

- Ferraris, C.J. Jr. 2003. Family Arapaimatidae (Bonytongues). In: Reis, R.E., Kullander, S.O., & Ferraris, C.J. Jr, eds. Check list of the freshwater fishes Of South and Central America. Porto Alegre, Brazil : EDIPUCRS, pp.31.
- Fiogbe, E. D. 1996. Contribution à l'étude des besoins nutritionnels chez les larves et juvéniles de la perche fluviatile (*Perca fluviatilis*) PhD thesis, Presses Universitaires Namur, Namur, Belgium, 334 pp.
- Fiogbé, E. D., P. Kestemont, J. C. Micha & C. Melard. 1995. Comparative growth of *Perca fluviatilis* larvae fed with enriched and standard *Artemia* metanauplii (instar II), frozen *Artemia* nauplii and dry food. In: Larvens, P., Jaspers, E., & Roelants, I. (Eds). *LARVI 95- Fish and Shellfish Larviculture Symposium*. European Aquaculture Society. Special Publication N°24: 166:169.
- Fiogbé, E.D. & P. Kestemont . 2003. Optimum ration for Eurasian perch *Perca fluviatilis* L. reared at its optimum growing temperature. *Aquaculture* 216 : 243-252.
- Garcia-Berthou, E. 1999. Food of introduced mosquitofish: ontogenetics diet shift and prey selection. *J. Fish. Biol.* 55: 135-147.
- Garcia-Berthou, E. & R. Moreno-Amich. 2000. Food introduced pumpkinseed sunfish: ontogenetic diet shift and seasonal variation. *J. Fish. Biol.* 57: 29-40.
- Garcia-Ortega, A., I. Abdo & C. Hernandez. 2003. Weaning of the bullseye puffer (*Sphoeroides annulatus*) from live food to microparticulate diets made with decapsulated cysts of *Artemia* and fishmeal. *Aquaculture International* 11: 183-194.
- Gatz, A. J. Jr. 1979. Community organization in fish as indicated by morphological features. *Ecology*, 60: 711-718.
- Gatz, A. J. Jr. 1981. Morphological inferred niche differentiation in streams fishes. *American Midland Naturalist*, 106: 10-21.
- Gbaguidi, A. S. & P. Pfeiffer, V. (1996). Statistiques des Pêches Continentales, Année 1995. Cotonou: GTZ-GMBH & Direction des Pêches.
- Gill, H.S. & D.L. Morgan. 2003. Ontogenetic changes in the diet of *Galaxiella nigrostriata* (Shipway, 1953) (Galaxiidae) and *Lepidogalaxias salamandroides* (Mees, 1961) (Lepidogalaxiidae) *Ecol. Fresh. Fish* 12: 151-158.
- Goulding, M. 1980. The fishes and the forest: Exploration in the Amazonian Natural History. University of California Press, Berkeley, California. 280 pp.
- Gosline, W.A. 1971. Functional morphology and classification of teleostean fishes. University of Hawaii Press. Honolulu. Hawaii.
- Grabner, M., W. Wieser & R. Lackner. 1981. The suitability of frozen and freeze-dried zooplankton as food for fish larvae: a biochemical test program. *Aquaculture* 26: 85-94.

- Grant, E. G. 1986. System analysis and simulation in wildlife and fisheries sciences. John Wiley & Sons. 338 pp.
- Greenwood, P.H., D. E. Rosen, S. H. Weitzman, & G. S. Myers. 1966. Phyletic studies of Teleostean fishes with a provisional classification of living forms. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 131: 339-456.
- Greenwood, P.H. 1973. Interrelationships of Osteoglossomorphs. pp. 307-320. *In*. P. H. Greenwood, R. S. Miles & C. Petterson (ed.) *Interrelationships in fishes*. London, Academic Press.
- Hickley, P. & R.G. Bayley. 1987. Food and feeding relationships of fish in the Sudd swamps. *J. Fish. Biol.* 30: 147-159.
- Holden, M. & W. Reed. 1972. *West African freshwater fish*. Longman Group Ltd. London.
- Horn, M.H. 1997. Evidence of dispersal of fig seeds by the fruit-eating characid fish *Brycon guatemalensis* Regan in a Coata Rican tropical rain forest. *Oecologia* 109: 259-264.
- Iltis, A. 1961. Observations sur le comportement de *Heterotis niloticus* à la station piscicole de Kokondekro, Bouaké, Centre Technique Forestier Tropical, 11 p. (miméo)
- Imorou Toko, I., 2002. Influence de l'alimentation sur quelques paramètres zootechniques nutritionnels chez les larves du Sandre *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758). Travail de fin de formation pour l'obtention du DES Aquaculture. CEFRA, Faculte des Sciences, Universite de Liège, Belgium.
- Junk, W.J., P.B. Bayley & R.E. Sparks. 1989. The flood pulse concepts in the river-floodplain systems. pp. 110-127. *In* D.P. Dodge (ed) *Proceeding of International Large Rivers Symposium*, Canadian Publication in Fisheries and Aquatic Sciences 106, Ottawa.
- Kamler, K., 1992. *Early life history of fish. An energetic approach*. Chapman et Hall. London. 106 pp.
- Keast, A. & D. Webb. 1966. Mouth and body form relative to feeding ecology in the fish fauna of a small lake. Lake Opinicon, Ontario. *Journal of Fisheries Research Board of Canada*, 23: 1845-1874.
- Kerley, G.I.H. & T. Erasmus. 1991. What do mice select for in seeds? *Oecologia*, 86: 261-267.
- Kestemont, P., E. D. Fiogbé, O. Parfait, J. C. Micha & C. Melard. 1995. Relationship between weaning size, growth, survival and cannibalism in the common perch larvae *Perca fluviatilis*: Preliminary data. *In*: Larvens, P., Jaspers, E., & Roelants, I. (Eds). *LARVI 95- Fish and Shellfish Larviculture Symposium*. European Aquaculture Society. Special Publication N°24: 285:288.

- Kestemont, P., C. Melard, E.D. Fiogbé, R. Vlavanou & G. Masson. 1996. Nutritionnel and animal husbandry aspects of rearing early life stages of Eurasian perch *Perca fluviatilis*. J. Applied Ichthyol.12 : 157-165.
- Koen Alonso, M., E.A. Crespo, N.A. Garcia, S.N. Pedraza, P.A. Mariotti & N.J. Mora. 2002. Fishery and ontogenetic driven changes in the diets of the spiny dogfish, *Squalus acanthias*, in Patagonian waters, Argentina. Env. Biol. Fish. 63: 193-202.
- Kramer, D.L. 1995. Intestine length in the fishes of a tropical stream: Ontogenetic allometry. Env. Biol. Fish. 42: 115-127.
- Krebs, C.J. 1989. Ecological Methodology. Harper & Row Publishers, New York. 654 pp.
- Laleye, P., J. C. Philipart & J.C. Heymans. (1995). Cycle annuel de l'indice gonadosomatique et de la condition chez de deux espèces de *Chrysichthys* (Siluriformes, Bagridae) au lac Nokoue et à la lagune de Porto-Novo au Benin. Cybium 19(2) : 131-142.
- Laleye, P., E. Baras & J. C. Philipart. 1995. Biologie de la reproduction de deux espèces de *Chrysichthys* (Siluriformes, Bagridae) du lac Nokoue et de la lagune de Porto-Novo au Benin. Journal of African Zoology 109, 213-224.
- Lauder, G.V. & Liem, K.F. 1983. The evolution and interrelationships of the actinopterygian fishes. Bull. Mus. Comp. Zool. 150 : 95-197.
- Lauzanne, L. 1972. Régime alimentaire des principales espèces de poissons de l'archipel oriental du lac Tchad. Fort Lamy, ORSTOM, 30 p. (mimeo).
- Lauzanne, L. 1976. Régimes alimentaires et relations trophiques des poissons du lac Tchad. Cahiers ORSTOM, série Hydrobiologie, 10: 267-310.
du Languedoc, 253 p.
- Levêque, C., D. Paugy & G.G. Teugels. 1990a. Faunes des poissons d'eaux douces et saumâtres et de l'Afrique de l'Ouest. Tome 1. Editions ORSTOM/MRAC, Paris.
- Levêque, C., D. Paugy & G.G. Teugels. 1990b. Faunes des poissons d'eaux douces et saumâtres et de l'Afrique de l'Ouest. Tome 2. Editions ORSTOM/MRAC, Paris.
- Levêque, C. 1997. Biodiversity dynamics and conservation: the freshwater fish of tropical Africa. Cambridge University press. 438 pp.
- Levins, R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. Bull. Ent. Soc. Amer. 15: 237-240.
- Li, G-Q. & M.V.H. Wilson. 1996. Phylogeny of Osteoglossomorpha. pp. 163-174. In: M. L.J. Stiassny, L.R. Parenti & G. D. Johnson (eds). Interrelationships of Fishes. Academic Press, New York.
- Lowe McConnell, R.H. 1975. Fish communities in tropical freshwaters. Longman, London. 337 pp.

- Lowe McConnell, R.H. 1987. Ecological studies in tropical fish communities. Cambridge University Press, Cambridge. 382 pp.
- Micha, J. C., 1973. Etude des populations piscicoles de l'Oubangui et tentation de sélection et d'adaptation de quelques espèces à l'étang de pisciculture. Nogent-sur-Marne, Centre Technique Forestier Tropicale, 110p. (miméo).
- Moreau, J. 1974. Premières observations écologiques sur la reproduction d'*Heterotis niloticus* (Osteoglossidae). Ann. Hydrobiol. 5:1-13.
- Moreau, J. 1982. Exposé synoptique des données biologiques sur *Heterotis niloticus* (Cuvier, 1829). Food and Agriculture Organization Synopsis des Pêches 131: 1-45.
- Morgan, G.A., O.V. Grieggo & G.W. Gloeckner. 2001. SPSS for Windows: An introduction to use and interpretation in research. Lawrence Erlbaum Associates, Publishers, Mahwah, New Jersey. 214 pp.
- Needham, G.J. & P.R. Needham. 1962. A guide to the study of fresh-water biology. Holden Day, San Francisco, California. 108 pp.
- Nelson, G.J. 1968. Gill arches of the teleosts fishes of the division of Osteoglossomorpha. J. Linn.Soc.London, Zool. 47 : 261-277.
- Nelson, G.J. 1969b. Infraorbital bones and their bearing on the phylogeny and geography of osteoglossomorph fishes. Am.Mus.Novit. 2394 : 1-37.
- Nguenga, D. & R. Brummett. 2003. Introduction du "Kanga" *Heterotis niloticus* (Cuvier, 1829) dans le fleuve Nyong (Cameroun) : Echec ou réussite ? PAFFA In abstract African fish and fisheries symposium, Cotonou.
- Nessimian, J. L., L.F.M. Dorvillé, A. M. Sanseverino & D.F. Baptista. 1998. Relation between flood pulse and functional composition of the macroinvertebrate benthic fauna in the lower Rio Negro, Amazonas, Brazil, Amazoniana 15: 35-50.
- Nico, L.G. 1991. Trophic ecology of piranhas (Characidae: Serrasalminae) from savanna and the forest regions in the Orinoco River Basin of Venezuela. Ph.D. Dissertation. University of Florida. 208pp.
- N'Vogo, L. 1962. Elevage de l'*Heterotis niloticus* dans les stations de pisciculture du Cameroun oriental. Nogent-sur –Marne, Centre Technique Forestier Tropical (miméo).
- Olanyan, C.I.O. & K.K. Zwilling. 1963. The suitability of *Heterotis niloticus* (Ehrenberg) as a fish for cultivation with a note on their spawning behavior. Bull. Inst. Fondm. Afr. Noire (A Sci. Nat.) 252(2) : 513-25.
- Patterson, C. & D. E. Rosen. 1977. Review of ichtyodectiform and other Mesozoic teleost fishes and the theory and practice of classifying fossils. Bull.Am.Mus.Nat.Hist. 158 : 81-172.

- Paugy, D. 1994. Ecologie des poissons tropicaux d'un cours d'eau temporaire (Baoulé, haut bassin du Sénégal au Mali): Adaptation au milieu et plasticité du régime alimentaire. *Rev. Hydrobiol. Trop.* 27: 157-172.
- Pianka, E.R. 1976b. Natural selection of optimal reproduction tactics. *Amer.Zool.* 16 : 775-784.
- Pianka, E.R. 1994. *Evolutionary ecology*, 5th edition. HarperCollins College Publishers. New York. 486 pp.
- Pulliam, H.R. 1988. Sources, sinks, and population regulation. *Am. Nat.* 132: 652-661.
- Rainboth, W. J. 1996. *Fish of the Cambodian Mekong*. Food and Agriculture Organization, Rome.
- Rakotomanampison, A. 1966. Premiers résultats de l'acclimatation de *Heterotis niloticus* à Madagascar. Tananarive, Direction des forêts, 32 p. (miméo).
- Reizer, C. 1964 . Comportement et Reproduction de *Heterotis niloticus* en petits étangs. *Bois For.Trop.* 95 : 49-60.
- Reizer, C. 1968. Influence et distribution de la nourriture artificielle sur la mortalité des alevins, la croissance préadulte, et la maturité sexuelle chez *Heterotis niloticus*. *FAO Fish.Rep.* (44)vol.3 :326-58
- Rønnestad, I., C. R. Rojas Garcia, Y. Kamisaka, W. Koven, Y. Barr, H. J. Pyhn & L. E. C. Conceição. 2001. Ontogeny of digestive function of marine fish larvae. In : C. I. Hendry, G., Van Stapen, M. Wille, & P. Sorgeloos (eds). *LARVI '01-Fish and Shelfish Larviculture Symposium*. European Aquaculture Society. Special Publication N°30 : 514-516.
- Rose, K. R., J. H. Cowan, K. O. Winemiller, R. A. Myers, & R. Hilborn. 2001. Compensatory density-dependence in fish population : importance controversy, understanding, and prognosis. *Fish and Fisheries* 2 : 293-327
- Sainte-Marie, B. & D. Chabot. 2002. Ontogenetic shift in natural diet during benthic stages of American lobster (*Homarus americanus*), off the Magdalen Islands. *Fish. Bull.* 100: 106-116.
- Schlumberber, O., 1993. Etudes pour le développement de la production de Sandre (Programme 1992). Arac-CEMAGREF. France. 15 p.
- Scott, D.B.C. 1974. The reproductive cycle of *Mormyrus kannume* Forsk. (Osteoglossomorpha, Mormyriiformes) in Lake Victoria, Uganda. *J. Fish Biol.* 6 : 447-54.
- Scott, D. B. C. & D. J. Fuller. 1976. The reproductive biology of *Scleropages formosus* (Müller & Schlegel) (Osteoglossomorpha, Osteoglossidae) in Malaya and the morphology of its pituitary gland. *J. Fish Biol.* 8 : 45-53.
- Simpson, E.H. 1949. Measurement of diversity. *Nature* 163: 688.
- Snow, D.W. 1981. *Tropical frugivorous birds and their food plants: a world survey*.

- Biotropica, 13: 1-14.
- Steingrímsson, S.O. & G.M. Gislason. 2002. Body size, diet and growth of landlocked brown trout, *Salmon trutta*, in the subarctic River Laxa, North-East Iceland. *Env. Biol. Fish.* 63: 417-426.
- Taverne, L. 1979. Otéologie, phylogénèse et systématique des téléostéens fossiles et actuels du superordre des ostéoglossomorphes. Troisième partie. *Mém.CL. Sci., Acad.R.Belg.* 43, Fasc. 3 : 1-168.
- Tesh, F. W. 1971. Age and growth. Pages 98-130 in W.E. Ricker, editor. *Methods for assessment of fish production in fresh waters*. Blackwell Scientific Publication, London.
- Tillon, R. 1957. Premiers résultats sur le comportement d'*Heterotis niloticus* en station de pisciculture. Nogent-sur-Marne, Centre Technique Forestier Tropical 6 pp. (miméo).
- Van Thielen, R., C. Hounkpe, G. Agon & L. Dagba. 1987. Guide de Détermination des Poissons et Crustacés des Lagunes et Lacs du Bas-Bénin. Cotonou: GTZ-GMBH & Benin Direction des Pêches.
- Van Winkle, W., K. A. Rose, K. O. Winemiller, D. L. DeAngelis, S. W. Christensen, R. G. Otto & B. J. Shuter. 1993. Linking life history theory, environmental setting, and individual-based modeling to compare responses of different fish species to environmental change. *Transactions of the American Fisheries Society* 122 : 459-466.
- Vincke, M., 1971. Recherche sur *Heterotis niloticus* à la station de du Périnet. Tananarive. Centre Technique Forestier Tropical, 18 p. (miméo).
- Wainwright, P.C. 1988. Morphology and ecology. Functional basis of feeding constraints in Caribbean labrid fishes. *Ecology*, 69: 635-645.
- Wainwright, P.C. & B.A. Richard. 1995. Predicting patterns of prey use from morphology of fishes. *Env. Biol. Fish.* 44: 97-113.
- Ward, J. V., K. Tockner & F. Schiemer. 1999. Biodiversity of floodplain river ecosystems: ecotones and connectivity. *Regulated Rivers: Research and Management* 15 : 125-139.
- Watanabe, T. & V. Kiron. 1994. Prospects in larval fish dietetics. *Aquaculture* 124: 223-251.
- Webb, P.W. 1984. Body form, locomotion and foraging in aquatic vertebrates. *American Zoologist*, 24: 107-120.
- Welcomme, R.L. 1975. L'écologie des pêches dans les plaines inondables de plaines inondables africaines. *Doc. Tech. FAO. CPCA* 3: 1-51.
- Welcomme, R.L. 1979. *Fisheries ecology of floodplain rivers*. Longman, New York. 317 pp
- Welcomme, R.L. 2001. *Inlands fisheries : ecology and management*. London : FAO & Blackwell.
- Winemiller, K.O. 1989. Ontogenetic diet shifts and resource partitioning among

- piscivorous fishes in the Venezuelan llanos. *Env. Biol. Fish.* 26: 177-199.
- Winemiller, K.O. 1990. Spatial and temporal variation in tropical fish trophic networks. *Ecological Monographs* 60: 331-367.
- Winemiller, K.O. 1991. Comparative ecology of *Serranochromis* species (Teleostei: Cichlidae) in the Upper Zambezi River floodplain. *J. Fish. Biol.* 39: 617-639.
- Winemiller, K. O. 1992. Life history strategy and the effectiveness of sexual selection. *Oikos* 63 : 318-327.
- Winemiller, K.O. 1996. Factors driving spatial and temporal variation in aquatic floodplain food webs. pp. 298-312, *In*: G.A. Polis & K.O. Winemiller (ed.) *Food webs: Integration of patterns and dynamics*. Chapman and Hall, New York.
- Winemiller, K. O. & K. A. Rose. 1992. Patterns of life-history diversification in North American fishes: implications for population regulation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49 : 2196-2218.
- Winemiller, K.O. & B. Ponwith. 1998. Comparative ecology of eleotrid fishes in Central American coastal streams. *Env. Biol. Fish.* 53: 373-384.
- Winemiller, K. O. & D. B. Jepsen. 1998. Effects of seasonality and fish movement on tropical river food webs. *J. Fish Biol.* 53(Supplement A) : 267-296.
- Winemiller, K.O. & L.C. Kelso-Winemiller. 2003. Food habits of tilapiine cichlids of the Upper Zambezi River and floodplains during the descending phase of the hydrological cycle. *J. Fish. Biol.* 63: 120-128.
- Yao K., A. Yapo, K. N'da & S. Aoussi. 2003. Effet de la densité d'élevage sur la croissance et la survie de *Heterotis niloticus* (Osteoglossidae) en captivité étroite. PAFFA In abstract African fish and fisheries symposium, Benin.

ANNEXES

**ANNEXE 1 : COPIES DES
PUBLICATIONS**

ANNEXES 2, 3, 4, 5

ANNEXES 2 : Fiches d'évaluation des (1a) habitats et (1b) des frayères

(1a) : Fiche N°EH

FAST/UAC

Département de Zoologie et Génétiques

Unité de Recherches sur les Zones Humides

Laboratoire d'Ecologie des Zones Humides

Projet de Recherche «Biologie et Ecologie de Heterotis niloticus (Osteoglossidae) du système fluvio-lacustre Rivière Sô-Lac Hlan (Sud-Bénin) : Conservation et Intérêt pour l'Aquaculture»

FICHE D'EVALUATION DES HABITATS

N° de la Station :

Date:

Plan d' Eau :

Type d'Habitat :

Coordonnées Géographiques :

Localisation (Département, Commune, Village):

Saison (Sèche, Pluvieuse, Crue/Intermédiaire) :

Régime des crues (forte, moyen, faible, étiage) :

Conditions Atmosphériques (Temps ensoleillé=TE ; Temps modéré=TM ; Ciel couvert=CC ; Vent=V):

Nature du Fond/Lit (bloc ou cailloux=BC, gravier=G, sable grossier=SG, boue ou vase/argile)=A :

Nature du substrat /Couverture (sans couverture=SC, déchets organiques=DO, feuilles=F, autres) :

Nature des berges (Végétation herbeuse-VH, arbustive=VA, arborée=VAB):

Végétation aquatique :

Végétation flottantes :

Utilisation de l'environnement immédiat :

Culture Jardinage Utilisation de pesticides plantation chasse
pêche (Spécifiez l'engin de pêche)

Qualité physico-chimique de l'eau

PARAMETRES	EAU LIBRE	VEGETATION	OBSERVATIONS
Heures d'échantillonnage			
Température ambiante (°C)			
Température de l'eau (°C)			
Profondeur (cm)			
Transparence (cm)			
pH			
Salinité (‰)			
Oxygène dissout (mg/l)			
Pourcentage de saturation (%)			
Conductivité électrique (µS/cm)			
Nitrites (mg/l)			
Nitrates (mg/l)			
Fer total (mg /l)			
Couleur de l'eau			

(1b) : Fiche N°EH

FAST/UNB

Département de Zoologie et Génétiques
Unité de Recherches sur les Zones Humides
Laboratoire d'Ecologie des Zones Humides

Projet de Recherche «Biologie et Ecologie de Heterotis niloticus (Osteoglossidae) du système fluvio-lacustre Rivière Sô-Lac Hlan (Sud-Bénin) : Conservation et Intérêt pour l'Aquaculture»

BIOLOGIE DE LA REPRODUCTION :**Caractéristiques des Frayères**

N° Nid : Date: Plan d' Eau : Localité :

Habitat: En pleine eau à l'intérieur de végétation flottantes A la berge à l'intérieur de végétation
aquatique A la berge en zone ouverte

Forme du nid :

Dimensions du nid (Diamètre) :

Hauteur de la touffe entourant le nid :

Profondeur :

Saison (Sèche, Pluvieuse, Crue/Intermédiaire) :

Régime des crues (forte, moyen, faible, étiage) :

Conditions Atmosphériques (Temps ensoleillé=TE ; Temps modéré=TM ; Ciel couvert=CC ; Vent=V):

Nature du Fond/Lit (bloc ou cailloux=BC, graviers=G, sables grossiers=SG, boue ou vase/argile)=A :

Nature du substrat /Couverture (sans couverture=SC, déchets organiques=DO, feuilles=F, autres) :

Nature des berges (Végétation herbeuse-VH, arbustive=VA, arborée=VAB):

Végétation autour du nids (% des espèces dominantes):

Végétation flottantes :

Utilisation de l'environnement immédiat :

Culture Jardinage Utilisation de pesticides plantation chasse
pêche (Spécifiez l'engin de pêche)

Présence de géniteurs Présence d'alevins Nid en utilisation Nid abandonné

Qualité physico-chimique de l'eau des frayères

PARAMETRES	EAU LIBRE	VEGETATION	OBSERVATIONS
Heures d'échantillonnage			
Température ambiante (°C)			
Température de l'eau (°C)			
Profondeur (cm)			
Transparence (cm)			

--	--	--	--	--	--	--	--

ANNEXE 5: Proportions volumétriques des principales catégories de proies consommées (détritiques, insectes aquatiques, graines, microcrustacés et mollusques) utilisées pour l'analyse de variance à trois critères (3 WAY-ANOVA) du régime alimentaire de *Heterotis niloticus* de la rivière Sô et du lac Hlan. Les trois critères considérés sont l'habitat (H=lac Hlan; S=Rivière Sô), la saison (HW=Période de hautes eaux ; DR= Etiage ; WT=Saison pluvieuse) et les classes de tailles (Juvénile-T300 : <400 mm; Préadultes-T400 : spécimens de tailles supérieures ou égales à 400 et de tailles inférieures à 500; Adultes-T500 : ≥ 500 mm).

Habitat	Saisons	Tailles	%Détritiques	%Graines	% Insectes aquatiques	%Micro-crustacés	%Mollusques
H	HW	T300	52,6315789	0	36,8421	10,5263	0
H	HW	T300	0	0	60	40	0
H	HW	T300	0	0	100	0	0
H	HW	T300	0	0	100	0	0
H	HW	T300	0	0	100	0	0
H	HW	T300	0	0	85,7143	14,2857	0
H	HW	T300	0	0	100	0	0
H	HW	T300	0	0	15,3846	84,6154	0
H	HW	T300	5,20833333	0	84,375	10,4167	0
H	HW	T300	0	16,6667	58,3333	25	0
H	HW	T300	0	0	90,9091	9,09091	0
H	HW	T300	0	0	90	0	0
H	HW	T300	11,1111111	0	55,5556	33,3333	0
H	HW	T300	52,6315789	0	42,1053	5,26316	0
H	HW	T300	20	0	80	0	0
H	HW	T300	6,88705234	0	31,1295	48,2094	0
H	HW	T300	0	0	90	10	0
H	HW	T300	33,1858407	0	66,8142	0	0
H	HW	T300	20	0	65	15	0

H	HW	T300	28,3286119	0	71,6714	0	0
H	HW	T300	9,09090909	0	75,7576	15,1515	0
H	HW	T300	0	0	83,3333	16,6667	0
H	HW	T300	0	0	71,4286	14,2857	0
H	HW	T300	0	0	62,5	37,5	0
H	HW	T300	49,6688742	0	33,7748	16,5563	0
H	HW	T300	0	0	67,1053	32,8947	0
H	HW	T300	49,5049505	0	50,495	0	0
H	HW	T300	0	0	100	0	0
H	HW	T300	0	0	60,1594	39,8406	0
H	HW	T300	0	0	95,9459	4,05405	0
H	HW	T300	0	0	0	100	0
H	HW	T300	10	0	60	20	0
H	HW	T300	0	0	33,3333	66,6667	0
H	HW	T300	4,54545455	0	77,2727	18,1818	0
H	HW	T300	0	0	100	0	0
H	HW	T300	0	0	83,3333	16,6667	0
H	HW	T300	16,5562914	0	66,8874	16,5563	0
H	HW	T300	0	0	53,8462	46,1538	0
H	HW	T300	0	0	0	0	0
H	HW	T300	24	0	60	16	0
H	HW	T300	16,6666667	0	83,3333	0	0
H	HW	T300	0	0	78,2609	21,7391	0
H	HW	T300	0	0	100	0	0
H	HW	T300	0	0	50	50	0
H	HW	T300	0	0	65	30	3
H	HW	T300	29,4117647	0	70,5882	0	0
H	HW	T300	18,1818182	0	81,8182	0	0
H	HW	T300	0	10,5263	10,5263	78,9474	0
H	HW	T300	10	20	60	10	0
H	HW	T300	0	0	72	23	0
H	HW	T300	40	0	60	0	0
H	HW	T300	0	0	73,3333	26,6667	0
H	HW	T300	0	0	16	80	4
H	HW	T300	12,4378109	0	62,6866	24,8756	0
H	HW	T300	20	20	50	0	0
H	HW	T300	62,5	0	31,25	6,25	0
H	HW	T300	0	0	100	0	0
H	HW	T300	0	2,77778	91,6667	5,55556	0
H	HW	T300	10	0	70	20	0
H	HW	T300	50	0	30	20	0
H	HW	T300	0	0	70	25	0
H	HW	T300	0	0	40	60	0
H	HW	T300	16,6666667	50	33,3333	0	0
H	HW	T300	0	0	70	30	0
H	HW	T300	0	1,1976	20,9581	77,8443	0
H	HW	T300	0	4,7619	28,5714	66,6667	0
H	HW	T300	0	0	84	16	0
H	HW	T300	0	28,8462	51,9231	0	0
H	HW	T300	5,74712644	5,74713	80,4598	8,04598	0
H	HW	T300	5	0	60	35	0
H	HW	T300	5	0	65	30	0
H	HW	T300	39	0	21	35	0
H	HW	T300	0	66,6667	33,3333	0	0
H	HW	T300	0	0	33,3333	66,6667	0
H	HW	T300	22,2222222	0	44,4444	11,1111	0
H	HW	T300	0	0	100	0	0
H	HW	T300	16,6666667	25	25	25	0
H	HW	T300	5	7	63	25	0
H	HW	T300	25	0	37,5	12,5	0
H	HW	T300	0	0	42,8571	42,8571	0
H	HW	T300	0	0	100	0	0
H	HW	T300	0	0	40	60	0

H	HW	T300	40	0	60	0	0
H	HW	T300	30	0	45	20	0
H	HW	T300	18,75	12,5	68,75	0	0
H	HW	T300	0	0	100	0	0
H	HW	T300	0	0	93,75	0	0
H	HW	T300	0	0	50	50	0
H	HW	T300	0	0	94	0	0
H	HW	T300	0	0	46	54	0
H	HW	T300	12,5	0	50	37,5	0
H	HW	T300	23,0769231	0	15,3846	61,5385	0
H	HW	T300	0	0	60	30	0
H	HW	T300	0	0	50	50	0
H	HW	T300	0	0	24,5455	75,4545	0
H	HW	T300	28,1690141	7,04225	53,5211	7,04225	0
H	HW	T300	5	0	60	30	5
H	HW	T300	15,3846154	0	56,4103	25,641	0
H	HW	T300	0	60	0	40	0
H	HW	T300	12,5	0	68,75	18,75	0
H	HW	T300	0	0	20	50	0
H	HW	T300	22,2222222	11,1111	55,5556	0	0
H	HW	T300	0	0	70	30	0
H	HW	T300	10,5263158	0	63,1579	26,3158	0
H	HW	T300	6	0	55	32	0
H	HW	T300	0	5,26316	73,6842	21,0526	0
H	HW	T300	0	5	35	60	0
H	HW	T300	0	40	13,3333	46,6667	0
H	HW	T300	0	0	40	60	0
H	HW	T300	75	0	25	0	0
H	HW	T300	5,76923077	0	50	25	0
H	HW	T300	0	0	44,4444	0	0
H	HW	T300	0	0	75	25	0
H	HW	T300	10,3092784	0	84,5361	5,15464	0
H	HW	T300	20,5357143	0	46,4286	28,5714	0
H	HW	T300	35	0	60	0	0
H	HW	T300	5,22648084	0	16,3763	78,3972	0
H	HW	T300	20	0	50	30	0
H	HW	T300	0	0	65	35	0
H	HW	T300	0	0	60	34	0
H	HW	T300	5,88235294	11,7647	76,4706	0	0
H	HW	T300	0	0	81,8182	18,1818	0
H	HW	T300	5,15463918	2,06186	32,9897	59,7938	0
H	HW	T300	7,69230769	0	92,3077	0	0
H	HW	T300	0	0	32	68	0
H	HW	T300	0	0	62,5	37,5	0
H	HW	T300	0	0	100	0	0
H	HW	T300	0	0	60	38,0952	0
H	HW	T300	0	0	73,3333	26,6667	0
H	HW	T300	4	0	40	6	0
H	HW	T300	5	5	70	20	0
H	HW	T300	1	0	78	20	1
H	HW	T300	10,5263158	3,15789	7,36842	78,9474	0
H	HW	T300	18,1818182	0	36,3636	45,4545	0
H	HW	T300	41,6666667	0	48,3333	8,33333	0
H	HW	T300	0	0	70,8333	0	0
H	HW	T300	10	10	40	40	0
H	HW	T300	0	0	50,4762	40	0
H	HW	T300	52,3809524	0	33,3333	14,2857	0
H	HW	T300	30,7692308	15,3846	46,1538	0	0
H	HW	T300	32,0987654	0	61,7284	3,7037	0
H	HW	T300	60,9756098	0	9,7561	24,3902	4,87805
H	HW	T300	0	0	87,6289	5,15464	0
H	HW	T300	0	0	62,1212	37,8788	0
H	HW	T300	5,49450549	0	72,5275	16,4835	5,49451

H	HW	T300	15	0	50	0	10
H	HW	T300	40	0	20	0	0
H	HW	T300	27,9069767	4,65116	38,7597	20,9302	3,10078
H	HW	T300	1,37931034	0	56,5517	37,931	0
H	HW	T300	25	0	62,5	0	0
H	HW	T300	4	0	83	10	0
H	HW	T300	18,1818182	0	81,8182	0	0
H	HW	T300	9,9009901	0	59,4059	30,6931	0
H	HW	T300	8,33333333	0	91,6667	0	0
H	HW	T300	15,7894737	0	63,1579	21,0526	0
H	HW	T300	2	5	60	30	0
H	HW	T300	5	0	95	0	0
H	HW	T300	15	0	70	15	0
H	HW	T300	0	0	50	45	0
H	HW	T300	0	0	70	25	5
H	HW	T300	3	0	36	61	0
H	HW	T300	19,9203187	0	80,0797	0	0
H	HW	T300	11,7647059	0	64,7059	11,7647	0
H	HW	T300	0	0	78,0488	21,9512	0
H	HW	T300	8,06451613	0	64,5161	27,4194	0
H	HW	T300	5	65	0	0	0
H	HW	T300	7,14285714	0	71,4286	14,2857	0
H	HW	T300	0	0	60	40	0
H	HW	T300	27,173913	0	51,087	21,7391	0
H	HW	T300	0	0	50	50	0
H	HW	T300	5	0	63	30	0
H	HW	T300	18,8679245	7,54717	37,7358	28,3019	0
H	HW	T300	62,5	0	15,625	0	0
H	HW	T300	0	0	81,4815	18,5185	0
H	HW	T300	30	0	45	20	0
H	HW	T300	0	0	72	25	3
H	HW	T300	10	0	65	20	0
H	HW	T300	0	0	65	35	0
H	HW	T300	0	0	70	30	0
H	HW	T300	55,5555556	0	37,037	0	0
H	HW	T300	0	0	95	5	0
H	HW	T300	6,25	6,25	75	12,5	0
H	HW	T300	6,84931507	2,73973	46,5753	41,0959	1,36986
H	HW	T300	21,0526316	0	78,9474	0	0
H	HW	T300	10	3	62	25	0
H	HW	T300	0	0	60,8696	34,7826	0
H	HW	T300	47,6190476	11,9048	40,4762	0	0
H	HW	T300	1,98412698	0	8,92857	89,0873	0
H	HW	T300	25	0	75	0	0
H	HW	T300	28,5714286	0	35,7143	0	0
H	HW	T300	25	16,6667	58,3333	0	0
H	HW	T300	0	25	25	37,5	0
H	HW	T300	15	0	70	15	0
H	HW	T300	14,2857143	0	71,4286	14,2857	0
H	HW	T300	10	10	5	75	0
H	HW	T300	4,76190476	5,71429	77,381	12,1429	0
H	HW	T300	70	0	15	15	0
H	HW	T300	4	0	81	15	0
H	HW	T300	30	0	20	0	0
H	HW	T300	33,3333333	0	66,6667	0	0
H	HW	T300	0	0	22,2222	77,7778	0
H	HW	T300	0	18,1818	54,5455	18,1818	0
H	HW	T300	5	5	65	20	0
H	HW	T300	90	10	0	0	0
H	HW	T300	0	0	37	58	0
H	HW	T300	0	0	100	0	0
H	HW	T300	12,5	0	50	37,5	0
H	HW	T300	14,0186916	0	43,9252	42,0561	0

H	HW	T300	1,27388535	0	70,0637	28,6624	0
H	HW	T300	20	0	50	25	0
H	HW	T300	30	0	43	20	0
H	HW	T300	19,2307692	0	80,7692	0	0
H	HW	T300	5,15463918	2,74914	74,5704	15,4639	0
H	HW	T300	0	0	57,1429	42,8571	0
H	HW	T300	1	0	69	30	0
H	HW	T300	5	0	58	35	0
H	HW	T300	3,27868852	1,63934	20,765	69,9454	0
H	HW	T300	3	0	67	30	0
H	HW	T300	0	9,43396	62,2642	28,3019	0
H	HW	T300	42,8571429	0	42,8571	0	0
H	HW	T300	5	0	10	85	0
H	HW	T300	13,6363636	0	59,0909	27,2727	0
H	HW	T300	50	12,5	25	12,5	0
H	HW	T300	0	4,7619	76,1905	19,0476	0
H	HW	T300	10	0	35	55	0
H	HW	T300	0	5	50	45	0
H	HW	T300	33,3333333	8,33333	36,6667	21,6667	0
H	HW	T300	0	0	54,5455	32,4675	0
H	HW	T300	0	0	70	25	0
H	HW	T300	5,55555556	0	0	66,6667	0
H	HW	T300	33,3333333	33,3333	33,3333	0	0
H	HW	T300	45	0	30	15	0
H	HW	T300	0	0	44,4444	55,5556	0
H	HW	T300	6,25	0	50	43,75	0
H	HW	T300	30	20	0	50	0
H	HW	T300	5,05050505	0	49,4949	45,4545	0
H	HW	T300	14,2857143	21,4286	28,5714	21,4286	0
H	HW	T300	19,6078431	29,4118	49,0196	0	1,96078
H	HW	T300	29,0023202	11,6009	34,8028	23,4339	1,16009
H	HW	T300	50	25	0	0	0
H	HW	T300	4	0	60	30	0
H	HW	T300	4,76190476	0	66,6667	28,5714	0
H	HW	T300	0	44,4444	33,3333	22,2222	0
H	HW	T300	0	0	60	40	0
H	HW	T300	10	0	70	20	0
H	HW	T300	0	0	5	92	1
H	HW	T300	0	0	36,8421	63,1579	0
H	HW	T300	10,5263158	0	63,1579	26,3158	0
H	HW	T300	7,61904762	28,5714	20,9524	42,8571	0
H	HW	T300	30,6748466	0	61,6564	0	7,66871
H	HW	T300	42,2535211	1,40845	56,338	0	0
H	HW	T300	12,1212121	18,1818	48,4848	18,1818	3,0303
H	HW	T300	14,0350877	5,26316	66,6667	14,0351	0
H	HW	T300	41,1764706	0	52,9412	0	5,88235
H	HW	T300	15	10	50	20	0
H	HW	T300	10	0	45	45	0
H	HW	T300	30	0	46	22	0
H	HW	T300	0	0	32,7869	65,5738	1,63934
H	HW	T300	8,33333333	41,6667	0	33,3333	0
H	HW	T300	19,9203187	19,9203	50,1992	9,96016	0
H	HW	T300	0	0	49,2958	36,6197	0
H	HW	T300	4,76190476	0	66,6667	23,8095	0,95238
H	HW	T300	20,4081633	5,10204	74,4898	0	0
H	HW	T300	0	0	35	65	0
H	HW	T300	4,04040404	10,101	0	85,8586	0
H	HW	T300	9,52380952	0	71,4286	19,0476	0
H	HW	T300	23,8095238	11,9048	38,0952	26,1905	0
H	HW	T300	22,2222222	5,55556	72,2222	0	0
H	HW	T300	3	5	42	47	3
H	HW	T300	0	0	66,6667	0	0
H	HW	T300	50	0	50	0	0

H	HW	T300	15,2905199	0	69,419	15,2905	0
H	HW	T300	11,2359551	5,61798	15,7303	67,4157	0
H	HW	T300	21,2765957	0	10,6383	68,0851	0
H	HW	T300	35,2941176	0	35,2941	23,5294	5,88235
H	HW	T300	100	0	0	0	0
H	HW	T300	27,2727273	18,1818	45,4545	9,09091	0
H	HW	T300	39,2156863	0	41,1765	19,6078	0
H	HW	T300	7,24309642	54,3232	36,5776	1,81077	0
H	HW	T300	0	25	60	15	0
H	HW	T300	6,25	0	46,875	46,875	0
H	HW	T300	19,0114068	14,2586	42,9658	9,5057	0
H	HW	T300	18,9473684	0	44,2105	31,5789	5,26316
H	HW	T300	30	0	70	0	0
H	HW	T300	40	0	60	0	0
H	HW	T300	38,1518152	53,3333	3,16832	5,34653	0
H	HW	T300	37,5	0	62,5	0	0
H	HW	T300	45,4545455	27,2727	27,2727	0	0
H	HW	T300	20	0	60	20	0
H	HW	T300	0	2,94118	73,5294	23,5294	0
H	HW	T300	0	0	100	0	0
H	HW	T300	29,0214797	63,9618	6,77804	0,23866	0
H	HW	T300	15,6626506	0	0	84,3373	0
H	HW	T300	12,5	0	25	62,5	0
H	HW	T300	16,6666667	0	44,4444	38,8889	0
H	HW	T300	19,047619	42,8571	33,3333	0	4,7619
H	HW	T300	0	0	85,1064	0,70922	14,1844
H	HW	T300	50	10	40	0	0
H	HW	T300	15,7894737	0	47,3684	36,8421	0
H	HW	T300	66,6666667	0	33,3333	0	0
H	HW	T300	8	0	62	30	0
H	HW	T300	27,2727273	0	63,6364	9,09091	0
H	HW	T300	30,4092788	66,6578	0,93321	1,99973	0
H	HW	T300	30,6122449	10,2041	46,9388	12,2449	0
H	HW	T300	18,7032419	37,4065	37,6559	0	0
H	HW	T300	25	50	0	25	0
H	HW	T300	0	0	80	20	0
H	HW	T300	0	100	0	0	0
H	HW	T300	0	0	0	100	0
H	HW	T300	8,30564784	0	83,3887	0	0
H	HW	T300	15	40	30	15	0
H	HW	T300	30	10	50	0	0
H	HW	T300	10	0	40	50	0
H	HW	T300	19,9203187	29,8805	50,1992	0	0
H	HW	T300	58,6206897	32,3276	4,74138	4,20259	0
H	HW	T300	10	10	80	0	0
H	HW	T300	52,3809524	38,0952	9,52381	0	0
H	HW	T300	0	0	34,8958	62,5	2,60417
H	HW	T300	60,9898108	21,8341	11,936	3,93013	0
H	HW	T300	25,4820937	66,1157	4,95868	3,44353	0
H	HW	T300	23,8095238	23,8095	31,746	4,7619	0
H	HW	T300	11,1111111	0	88,8889	0	0
H	HW	T300	27,972028	57,3427	9,79021	4,8951	0
H	HW	T300	27,2727273	0	72,7273	0	0
H	HW	T300	7,29927007	0	82,4818	10,219	0
H	HW	T300	2,43902439	0	36,5854	60,9756	0
H	HW	T300	9,52380952	4,7619	85,7143	0	0
H	HW	T300	0	18,75	50	31,25	0
H	HW	T300	11,7647059	0	88,2353	0	0
H	HW	T300	29,4117647	5,88235	17,6471	47,0588	0
H	HW	T300	11,0864745	33,2594	27,9379	27,7162	0
H	HW	T300	28,2618119	65,0195	0	6,67534	0
H	HW	T300	5	10	45	40	0
H	HW	T300	0	13,3333	33,3333	53,3333	0

H	HW	T300	40	60	0	0	0
H	HW	T300	40	30	0	30	0
H	HW	T300	5	0	35	60	0
H	HW	T300	0	0	42,8571	50	7,14286
H	HW	T300	41,5229885	48,8506	7,18391	2,29885	0
H	HW	T300	8	0	50	40	0
H	HW	T300	35,188216	32,8969	9,4108	22,5041	0
H	HW	T300	18,1818182	0	72,7273	9,09091	0
H	HW	T300	0	5,88235	35,2941	58,8235	0
H	HW	T300	12	0	68	20	0
H	HW	T300	42,1052632	26,3158	21,0526	0	0
H	HW	T300	40	20	20	20	0
H	HW	T300	30	0	70	0	0
H	HW	T300	0	0	25,9259	74,0741	0
H	HW	T300	18,75	0	75	0	0
H	HW	T300	50	30	20	0	0
H	HW	T300	38,0952381	19,0476	42,8571	0	0
H	HW	T300	42,8571429	0	57,1429	0	0
H	HW	T300	0	0	20	80	0
H	HW	T300	49,5049505	50,165	0,33003	0	0
H	HW	T300	60	40	0	0	0
H	HW	T300	15,3061224	10,2041	31,6327	40,8163	0
H	HW	T300	72,7272727	0	27,2727	0	0
H	HW	T300	17,6470588	47,0588	35,2941	0	0
H	HW	T300	14,2857143	4,7619	76,1905	4,7619	0
H	HW	T300	40	20	20	20	0
H	HW	T300	20	10	55	15	0
H	HW	T300	0	0	100	0	0
H	HW	T300	0	20	30	50	0
H	HW	T300	0	10	45	45	0
H	HW	T300	46,4547677	29,3399	22,0049	1,95599	0
H	HW	T300	0	0	11,7647	88,2353	0
H	HW	T300	30	15	55	0	0
H	HW	T300	18,9189189	37,8378	43,2432	0	0
H	HW	T300	19,98002	19,98	40,0599	19,98	0
H	HW	T300	68,1444992	24,6305	0,65681	0	0
H	HW	T300	28,5714286	0	71,4286	0	0
H	HW	T300	4,72589792	93,5728	0,28355	1,41777	0
H	HW	T300	71,4285714	14,2857	14,2857	0	0
H	HW	T300	100	0	0	0	0
H	HW	T300	0	93,3333	6,66667	0	0
H	HW	T300	0	100	0	0	0
H	HW	T300	30,7692308	38,4615	30,7692	0	0
H	HW	T300	50	50	0	0	0
H	HW	T300	33,3333333	66,6667	0	0	0
H	HW	T300	9,2879257	0	89,7833	0	0,92879
H	HW	T300	51,4995456	7,20994	27,4765	6,66465	4,66525
H	HW	T300	38,0952381	38,0952	23,8095	0	0
H	HW	T300	57,1428571	14,2857	28,5714	0	0
H	HW	T300	35	10	55	0	0
H	HW	T300	5,5033557	83,2215	11,2752	0	0
H	HW	T300	12,5	18,75	50	18,75	0
H	HW	T300	98,0392157	0	1,96078	0	0
H	HW	T300	7,18475073	41,0557	27,1261	24,6334	0
H	HW	T300	0	88,8889	0	11,1111	0
H	HW	T300	20	80	0	0	0
H	HW	T300	0	54,5455	42,4242	3,0303	0
H	HW	T300	59,0909091	9,09091	22,7273	0	0
H	HW	T300	37,5	0	50	0	0
H	HW	T300	86,6359447	1,0843	11,7105	0,27108	0
H	HW	T400	53,3460499	20,9824	14,1154	11,1588	0
H	HW	T400	69,7211155	0	29,8805	0	0,39841
H	HW	T400	50	50	0	0	0

H	HW	T400	13,1440589	44,6898	7,99159	26,2881	0
H	HW	T400	10	60	10	20	0
H	HW	T400	50	44	6	0	0
H	HW	T400	0	100	0	0	0
H	HW	T400	24,5043263	26,6996	36,796	11,3721	0,03956
H	HW	T400	0	29,9401	24,9501	44,9102	0,1996
H	HW	T400	30	0	70	0	0
H	HW	T400	36,8421053	63,1579	0	0	0
H	HW	T500	38,1185912	0	41,4623	5,88498	11,5916
H	HW	T500	79,7639824	19,9452	0	0	0
H	HW	T500	60,6787049	19,9564	15,193	3,89166	0
H	HW	T500	18,1818182	72,7273	9,09091	0	0
H	HW	T500	39,0625	39,0625	21,4844	0	0,39063
H	HW	T500	60	20	20	0	0
H	HW	T500	64,7058824	35,2941	0	0	0
H	HW	T500	18,1208054	75,1678	0,80537	5,36913	0
H	HW	T500	77,9435269	17,5812	2,66383	0,42621	0,21311
H	HW	T500	83,5427136	15,4523	0,50251	0	0
H	HW	T500	4	70	26	0	0
H	HW	T500	77,9576221	17,6574	0	4,3555	0
H	HW	T500	67,2579453	2,95639	9,7561	19,4383	0
H	HW	T500	53,4568781	3,56379	34,355	7,12758	0
H	HW	T500	8,33333333	25	66,6667	0	0
H	HW	T500	0	50	50	0	0
H	HW	T500	15	85	0	0	0
H	HW	T500	72,7762803	23,1036	4,08163	0	0
H	HW	T500	49,588015	0,09988	44,9938	0,24969	0
H	HW	T500	70,4225352	29,3427	0	0	0
H	HW	T500	64,8861803	21,5092	8,06596	5,5207	0
H	HW	T500	77,1971496	10,6888	6,4133	0	0
H	HW	T500	56,1654327	32,8312	10,9778	0	0
H	HW	T500	8,7320992	91,1631	0,10479	0	0
H	HW	T500	98,6885246	0	0,59016	0	0
H	HW	T500	69,6700508	0	1,77665	0	3,04569
H	HW	T500	63,6002271	0,34072	22,2601	2,49858	9,65361
H	HW	T500	57,5373993	29,9194	5,52359	1,8412	0
H	HW	T500	82,5105783	14,1044	2,2567	0	0
H	HW	T500	45,5555556	45,5556	0	0	0
H	HW	T500	2,00803213	70,058	16,6444	4,23918	0
H	HW	T500	55,3147575	0,4128	20,227	0	0
H	HW	T500	92,9698709	1,43472	1,86514	1,86514	0
H	HW	T500	68,9987937	2,50905	17,9493	10,5187	0
H	HW	T500	86,6269626	2,27396	0	0,05414	0
H	HW	T500	37,5	62,5	0	0	0
H	HW	T500	80,4387569	3,65631	0,73126	0	0
H	HW	T500	100	0	0	0	0
H	HW	T500	40,302267	31,4861	27,33	0,37783	0,50378
H	HW	T500	24,111573	75,0972	0,32185	0,44254	0
H	HW	T500	62,8616518	27,4066	4,47133	0	0
H	HW	T500	20	30	0	50	0
H	HW	T500	56,9312169	2,6455	36,7196	0,21164	1,26984
H	HW	T500	59,4308685	6,77034	27,6526	5,28933	0
H	HW	T500	5	57,5	37,5	0	0
H	HW	T500	81,2274368	0,72202	15,0271	0,27076	0
H	HW	T500	83,9612487	0,86114	6,17151	8,28848	0
H	HW	T500	62,7240143	3,82318	23,7157	9,57288	0,11947
H	HW	T500	45,4545455	0	27,2727	27,2727	0
H	HW	T500	50	50	0	0	0
H	HW	T500	82,9066887	16,5153	0	0,24773	0
H	HW	T500	62,2183709	34,4887	3,29289	0	0
H	HW	T500	71,0861423	12,0599	12,9588	0	0
H	HW	T500	67,1918443	0,55607	26,8767	4,63392	0
H	HW	T500	33,4073526	29,6077	36,2201	0,6415	0

H	HW	T500	0	0	15	85	0
H	HW	T500	55,8912387	9,06344	8,76133	5,74018	0
H	HW	T500	1,9365771	76,7369	21,3023	0	0
H	HW	T500	11,7009751	5,64464	73,0119	1,89599	0,08667
H	HW	T500	40	30	30	0	0
H	HW	T500	10	90	0	0	0
H	HW	T500	87,5	0	0	12,5	0
H	HW	T500	28,5899935	16,8941	39,896	2,92398	4,41845
H	HW	T500	80	0	0	20	0
H	HW	T500	40	60	0	0	0
H	HW	T500	90,2985075	0	2,48756	6,71642	0
H	HW	T500	77,3881499	4,03063	7,17453	6,52963	0
H	HW	T500	72,2717417	19,2725	0,62636	7,75717	0
H	HW	T500	9,6740638	67,9612	19,5793	0,5779	2,12668
H	HW	T500	20	80	0	0	0
H	HW	T500	0	89,2857	3,57143	0	0
H	HW	T500	80	20	0	0	0
H	HW	T500	57,1428571	14,2857	28,5714	0	0
H	HW	T500	21,8309859	69,0141	9,15493	0	0
H	HW	T500	86,0534125	12,6113	0,59347	0	0
H	HW	T500	70,9709216	5,12568	21,0941	2,80927	0
H	HW	T500	56,1403509	43,8596	0	0	0
H	HW	T500	13,4989201	80,9935	5,50756	0	0
H	HW	T500	0	0	60	40	0
H	HW	T500	70,9570957	28,4653	0,16502	0	0
H	HW	T500	75,848977	0	18,8568	0,2953	2,53111
H	HW	T500	0	0	0	57,1429	0
H	HW	T500	28,3953543	4,93008	1,99099	64,6599	0
H	HW	T500	100	0	0	0	0
H	HW	T500	63,2183908	22,9885	8,04598	0	0
H	HW	T500	20	66,6667	13,3333	0	0
H	HW	T500	33,0154072	66,0308	0,58694	0,14674	0,07337
H	HW	T500	31,4136126	36,6492	0,52356	31,4136	0
H	HW	T500	66,6666667	33,3333	0	0	0
H	HW	T500	49,0196078	49,0196	1,83824	0	0
H	HW	T500	47,5584695	50,1027	0,274	2,03542	0
H	HW	T500	34,6260388	16,6205	45,1062	0,41551	0,92336
H	HW	T500	15	65	0	20	0
H	HW	T500	85,6816451	3,04646	0,41889	10,7007	0
H	HW	T500	25,5277939	41,8361	0,40674	31,9582	0,23242
H	HW	T500	66,6666667	0	33,3333	0	0
H	HW	T500	75	15	10	0	0
H	HW	T500	0	0	50	50	0
H	HW	T500	20	80	0	0	0
H	HW	T500	0	29,5082	9,83607	60,6557	0
H	HW	T500	0	16	32	52	0
H	HW	T500	60	26,6667	0	13,3333	0
H	HW	T500	52,6315789	43,8596	3,50877	0	0
H	HW	T500	29,4117647	11,7647	58,8235	0	0
H	HW	T500	12,4247361	10,3421	72,2816	2,55012	1,53007
H	HW	T500	49,0196078	39,2157	9,80392	0	1,96078
H	HW	T500	100	0	0	0	0
H	HW	T500	57,1428571	0	0	42,8571	0
H	HW	T500	40	60	0	0	0
H	HW	T500	11,9577626	25,1142	37,2146	23,4018	0,57078
H	HW	T500	10	90	0	0	0
H	HW	T500	28,5714286	42,8571	28,5714	0	0
H	HW	T500	10	0	90	0	0
H	HW	T500	96,3133641	3,59447	0	0,09217	0
H	HW	T500	71,5868109	22,6687	0	5,7187	0
H	HW	T500	71,4285714	28,5714	0	0	0
H	HW	T500	11,0619469	88,4956	0,22124	0	0,22124
H	HW	T500	29,4117647	47,0588	23,5294	0	0

H	HW	T500	50	33,3333	16,6667	0	0
H	HW	T500	62,9850746	33,3731	0,23881	0,1194	0
H	HW	T500	60	40	0	0	0
H	HW	T500	50	50	0	0	0
H	HW	T500	25,2865132	69,8634	4,21748	0,62345	0
H	HW	T500	18,2066869	72,9483	6,38298	2,43161	0
H	HW	T500	28,9389068	43,4084	3,53698	24,1158	0
H	HW	T500	92,3076923	0	7,69231	0	0
H	HW	T500	40	60	0	0	0
H	HW	T500	40,1351922	47,5989	12,1391	0,11266	0
H	HW	T500	34,3790288	4,01089	58,6449	2,95087	0
H	HW	T500	50	21,4286	14,2857	14,2857	0
H	HW	T500	78,9473684	21,0526	0	0	0
H	HW	T500	57,1428571	0	28,5714	14,2857	0
H	HW	T500	100	0	0	0	0
H	HW	T500	70,5882353	0	17,6471	11,7647	0
H	HW	T500	9,375	20,8333	21,875	47,9167	0
H	WT	T300	30	40	10	0	0
H	WT	T300	20	80	0	0	0
H	WT	T400	26,4227642	10,1626	0,406504	60,97561	0
H	WT	T400	11,1111111	11,11111	11,11111	66,66667	0
H	WT	T400	20,6185567	61,85567	2,061856	10,30928	0
H	WT	T400	5,88235294	70,58824	23,52941	0	0
H	WT	T400	59,1630592	8,658009	15,87302	2,886003	1,443001
H	WT	T400	66,6666667	0	33,33333	0	0
H	WT	T400	10	30	10	50	0
H	WT	T500	81,5972222	0	17,36111	0	0
H	WT	T500	50,5	25	0,666667	0	0
H	WT	T500	70,8333333	16,66667	0	0	0
H	WT	T500	98,1675393	1,04712	0,26178	0	0
H	WT	T500	16,4835165	76,92308	6,593407	0	0
H	WT	T500	67,5675676	0	24,49324	7,939189	0
H	WT	T500	83,8252656	0	2,597403	7,201889	0
H	WT	T500	67,5287356	0	10,34483	13,50575	0
H	WT	T500	80,1248699	5,723205	2,705515	0	0
H	WT	T500	66,7539267	0	5,235602	13,08901	0
H	WT	T500	100	0	0	0	0
H	WT	T500	53,9245057	11,98322	20,37148	12,6423	0
H	WT	T500	20	80	0	0	0
H	WT	T500	92,445328	0	0,994036	1,988072	0
H	WT	T500	59,9022005	7,334963	29,33985	1,711491	0,488998
H	WT	T500	66,6666667	33,33333	0	0	0
H	WT	T500	87,5	12,5	0	0	0
H	WT	T500	61,4814815	5,555556	11,11111	21,85185	0
H	WT	T500	75	12,5	0	0	0
H	WT	T500	72,9281768	11,04972	12,1547	2,983425	0
H	WT	T500	52,1831736	37,2737	6,389776	0,106496	0
H	WT	T500	89,4039735	5,298013	0	5,298013	0
H	WT	T500	39,9201597	9,98004	13,37325	34,73054	0
H	WT	T500	49,9001996	39,92016	0,199601	9,98004	0
H	WT	T500	40	20	20	0	0
H	WT	T500	50	30	20	0	0
H	WT	T500	10	40	35	15	0
H	WT	T500	0	0	0	100	0
H	WT	T500	87,4524715	0	1,901141	3,041825	0
H	WT	T500	65	5	2	0	0
H	WT	T500	26,0416667	10,41667	0	20,83333	1,041667
H	WT	T500	5,20984081	5,209841	2,026049	81,3314	0
H	WT	T500	95,3516091	0	0,357569	0	0
H	WT	T500	50	50	0	0	0
H	WT	T500	55,5555556	33,33333	11,11111	0	0
H	WT	T500	27,9627164	59,92011	1,997337	9,986684	0,133156
H	WT	T500	55	20	0	15	0

H	WT	T500	45	15	0	0	0	0
H	WT	T500	62,5	12,5	25	0	0	0
H	WT	T500	66,666667	33,33333	0	0	0	0
H	WT	T500	100	0	0	0	0	0
H	WT	T500	73,6842105	5,263158	0	21,05263	0	0
H	WT	T500	8,42105263	2,105263	5,263158	84,21053	0	0
H	WT	T500	5,53097345	49,77876	44,69027	0	0	0
H	WT	T500	70,6260032	20,06421	0,963082	0	0	0
H	WT	T500	30	0	0	30	0	0
H	WT	T500	54,8902196	29,94012	0,199601	0	0	0
H	WT	T500	9,93048659	19,86097	60,24495	9,930487	0,033102	0
H	WT	T500	17,8217822	79,20792	2,970297	0	0	0
H	WT	T500	11,7647059	35,29412	13,23529	39,70588	0	0
H	WT	T500	5,15021459	83,83405	11,01574	0	0	0
H	WT	T500	80	13,33333	6,666667	0	0	0
H	WT	T500	76,4705882	23,52941	0	0	0	0
H	WT	T500	5	90	5	0	0	0
H	WT	T500	17,8403756	82,15962	0	0	0	0
H	WT	T500	50	50	0	0	0	0
H	WT	T500	16,6666667	66,66667	0	0	0	0
H	WT	T500	65	35	0	0	0	0
H	WT	T500	14,6689019	52,38894	5,699916	4,526404	0	0
H	WT	T500	56,1519405	4,541701	23,28654	15,44178	0	0
H	WT	T500	60	30	0	0	0	0
H	WT	T500	66,6666667	33,33333	0	0	0	0
H	WT	T500	73,0622618	22,23634	3,17662	0,25413	0	0
H	WT	T500	10	5	0	70	0	0
H	WT	T500	50	0	0	50	0	0
H	WT	T500	99,4764398	0,52356	0	0	0	0
H	WT	T500	67,7197802	20,6044	11,53846	0	0	0
H	WT	T500	65,7894737	34,21053	0	0	0	0
H	WT	T500	56,9744597	10,47806	15,71709	1,047806	0	0
H	WT	T500	5	95	0	0	0	0
H	WT	T500	33,3333333	33,33333	0	33,33333	0	0
H	WT	T500	65	20	0	15	0	0
H	WT	T500	20	0	10	70	0	0
H	WT	T500	39,1061453	33,51955	15,0838	1,117318	0	0
H	WT	T500	20	80	0	0	0	0
H	WT	T500	60	40	0	0	0	0
H	WT	T500	49,8007968	0	50,1992	0	0	0
H	WT	T500	30	60	4	6	0	0
H	WT	T500	74,7663551	0	24,92212	0	0	0
H	WT	T500	20	80	0	0	0	0
H	WT	T500	14,8148148	14,81481	22,22222	48,14815	0	0
H	WT	T500	3	90	7	0	0	0
H	WT	T500	50	10	0	0	0	0
H	WT	T500	48,828125	25,39063	0,390625	9,765625	0	0
H	WT	T500	99,8	0	0,2	0	0	0
H	WT	T500	33,3333333	66,66667	0	0	0	0
H	WT	T500	22,4719101	5,617978	13,48315	44,94382	2,247191	0
H	WT	T500	84,8952591	0	13,45094	1,157663	0	0
H	WT	T500	28,8461538	43,26923	5,769231	0	0	0
H	WT	T500	81,6326531	5,102041	0	8,163265	0	0
H	WT	T500	30	70	0	0	0	0
H	WT	T500	75	0	0	25	0	0
H	WT	T500	15,625	39,0625	32,29167	2,604167	0	0
H	WT	T500	11,1111111	11,11111	11,11111	66,66667	0	0
H	WT	T500	49,9445061	49,94451	0,110988	0	0	0
H	WT	T500	100	0	0	0	0	0
H	WT	T500	40,237467	19,78892	0,395778	0	0	0
H	WT	T500	90	0	0	10	0	0
H	WT	T500	95	5	0	0	0	0
H	WT	T500	100	0	0	0	0	0

H	WT	T500	76	20	4	0	0
H	WT	T500	19,9335548	0	0	79,73422	0
H	WT	T500	38,8888889	33,33333	5,555556	22,22222	0
H	WT	T500	51,9480519	25,97403	2,597403	6,493506	0
H	WT	T500	100	0	0	0	0
H	WT	T500	6,23960067	12,4792	37,4376	43,6772	0,166389
H	WT	T500	60	40	0	0	0
H	DR	T300	48,8069414	0	22,23427	0,10846	2,169197
H	DR	T300	59,7728631	0,478183	7,172744	2,151823	0
H	DR	T300	26,6723116	30,48264	39,03472	1,354784	1,69348
H	DR	T300	76,2585642	1,668156	0	0	1,78731
H	DR	T300	70,754717	19,81132	0	0	0
H	DR	T300	62,4457936	3,12229	1,734605	0	0
H	DR	T300	61,5044248	15,48673	14,15929	0	0
H	DR	T300	0	99,81851	0,163339	0	0
H	DR	T300	46,854083	4,016064	0,267738	0	2,008032
H	DR	T300	66,2814412	5,370496	23,24949	0	0
H	DR	T300	50,2302219	15,06907	4,52072	0	0
H	DR	T300	86,6666667	5,555556	0	0	0
H	DR	T300	54,6799614	4,824702	1,865552	38,59762	0
H	DR	T300	10,7739271	86,33507	0	0	0
H	DR	T300	51,1600238	14,27722	8,328376	1,427722	14,27722
H	DR	T300	61,047683	0,80591	5,171256	1,343183	5,372733
H	DR	T300	19,0657769	2,955195	1,429933	0	0
H	DR	T300	76,4705882	21,84874	1,008403	0	0
H	DR	T300	43,1127398	49,70899	0,431127	0	0
H	DR	T300	85,0187266	14,98127	0	0	0
H	DR	T300	54,8112058	0	17,17418	0	0
H	DR	T300	57,1428571	42,85714	0	0	0
H	DR	T300	99,6666667	0	0	0,333333	0
H	DR	T300	63,8214565	34,45576	1,566171	0	0
H	DR	T300	52,6690391	4,270463	17,79359	23,13167	0
H	DR	T300	60	0	0	30	0
H	DR	T300	4,93262455	85,05378	0	0	0
H	DR	T300	57,6923077	38,46154	3,846154	0	0
H	DR	T300	87,7192982	0	1,754386	0	10,52632
H	DR	T300	19,6078431	15,03268	55,55556	7,843137	1,960784
H	DR	T300	22,4299065	18,15754	45,60748	13,03071	0
H	DR	T300	27,7136259	6,158584	26,32794	0,230947	6,928406
H	DR	T300	50	25	0	25	0
H	DR	T300	29,6178974	67,78856	0,554346	0	0
H	DR	T300	0,98039216	14,70588	48,03922	3,921569	17,64706
H	DR	T300	0	93,75	6,25	0	0
H	DR	T300	31,3527181	12,33881	25,84071	0,101138	8,091024
H	DR	T300	80,8435852	12,30228	4,393673	0	0
H	DR	T300	40	40	0	0	0
H	DR	T300	1,88634756	75,4539	22,63617	0	0
H	DR	T300	80,8080808	16,16162	0	0	0
H	DR	T300	15,7811678	84,16623	0	0	0
H	DR	T300	21,0526316	78,94737	0	0	0
H	DR	T300	91,8518519	8,148148	0	0	0
H	DR	T300	26,4705882	14,70588	0	58,82353	0
H	DR	T300	27,0910938	67,72773	1,896377	3,250931	0
H	DR	T300	35,7142857	21,42857	7,142857	0	0
H	DR	T300	0	31,8202	66,75567	0	1,424121
H	DR	T300	23,5294118	8,823529	26,47059	41,17647	0
H	DR	T300	80	0	15	5	0
H	DR	T300	26,3157895	73,68421	0	0	0
H	DR	T300	10,6761566	56,9395	30,60498	1,779359	0
H	DR	T300	20	77,5	2,5	0	0
H	DR	T300	0	99,8767	0,123305	0	0
H	DR	T300	4	40	56	0	0
H	DR	T300	51,8672199	2,904564	3,319502	41,49378	0

H	DR	T300	50	50	0	0	0
H	DR	T300	68,4210526	10,52632	10,52632	10,52632	0
H	DR	T300	60,8272506	24,3309	0	12,40876	2,43309
H	DR	T300	70	30	0	0	0
H	DR	T300	68,4210526	10,52632	10,52632	0	10,52632
H	DR	T300	90	10	0	0	0
H	DR	T300	47,0588235	47,05882	5,882353	0	0
H	DR	T300	89,0207715	1,186944	5,341246	0	0
H	DR	T300	77,7777778	11,11111	11,11111	0	0
H	DR	T300	80	20	0	0	0
H	DR	T300	12,5	18,75	0	68,75	0
H	DR	T300	38,0368098	0,338481	47,81045	0,253861	0
H	DR	T300	73,4693878	5,102041	16,32653	0	0
H	DR	T300	59,0163934	40,98361	0	0	0
H	DR	T300	29,4117647	70,58824	0	0	0
H	DR	T300	71,4285714	28,57143	0	0	0
H	DR	T300	58,1395349	0	31,99436	5,919662	1,127555
H	DR	T300	98,7654321	1,234568	0	0	0
H	DR	T300	30,1724138	14,54741	17,34914	0,215517	37,71552
H	DR	T400	43,7956204	0	55,47445	0	0
H	DR	T400	9,09090909	27,27273	0	63,63636	0
H	DR	T400	62,5	37,5	0	0	0
H	DR	T400	71,4285714	14,28571	0	0	0
H	DR	T400	0,83021436	4,899626	92,61654	0,217761	0,05444
H	DR	T400	26,3157895	15,78947	26,31579	31,57895	0
H	DR	T400	16,6666667	33,33333	50	0	0
H	DR	T400	25	10	15	50	0
H	DR	T400	42,8571429	0	0	0	0
H	DR	T400	12	88	0	0	0
H	DR	T400	75	15	0	0	0
H	DR	T400	17,8403756	58,68545	11,73709	11,73709	0
H	DR	T400	20	30	50	0	0
H	DR	T400	25	0	50	0	0
H	DR	T400	48,7614081	32,59452	16,77532	0	1,738375
H	DR	T400	39,6039604	15,18152	15,18152	20,13201	9,90099
H	DR	T400	75	25	0	0	0
H	DR	T400	60	0	40	0	0
H	DR	T400	16,6666667	83,33333	0	0	0
H	DR	T400	86,7924528	0	12,19158	0,870827	0
H	DR	T400	73,3333333	13,33333	13,33333	0	0
H	DR	T400	18,1818182	63,63636	18,18182	0	0
H	DR	T400	10,5263158	68,42105	21,05263	0	0
H	DR	T400	66,6666667	0	0	0	0
H	DR	T400	48,5436893	48,54369	0,970874	1,941748	0
H	DR	T400	84	0	0	0	0
H	DR	T400	70	30	0	0	0
H	DR	T400	19,4174757	58,25243	19,41748	0	0
H	DR	T400	4,91071429	47,76786	44,6875	0,848214	0
H	DR	T400	95,0118765	2,375297	2,612827	0	0
H	DR	T400	100	0	0	0	0
H	DR	T400	10	90	0	0	0
H	DR	T400	22,2222222	0	44,44444	0	0
H	DR	T400	50	50	0	0	0
H	DR	T400	78,5714286	0	0	0	0
H	DR	T400	20	0	50	0	0
H	DR	T400	19,7628458	69,16996	10,67194	0	0,395257
H	DR	T400	9,80392157	0	90,19608	0	0
H	DR	T400	23,0769231	28,84615	28,84615	19,23077	0
H	DR	T400	5,21327014	0	94,78673	0	0
H	DR	T400	20	0	55	0	0
H	DR	T400	43,4782609	56,52174	0	0	0
H	DR	T400	22,0426157	72,00588	5,878031	0	0
H	DR	T400	6,94444444	27,77778	62,5	0	0

H	DR	T400	47,0588235	47,05882	5,647059	0	0	0
H	DR	T400	16,6666667	16,66667	0	0	0	0
H	DR	T400	21,978022	5,494505	10,98901	61,53846	0	0
H	DR	T400	84,2105263	0	0	5,263158	0	0
H	DR	T400	0	30,82192	47,26027	3,082192	18,83562	0
H	DR	T400	22,7272727	27,27273	40,90909	0	0	0
H	DR	T400	86,4197531	12,34568	0	1,234568	0	0
H	DR	T400	50	50	0	0	0	0
H	DR	T400	66,6666667	33,33333	0	0	0	0
H	DR	T400	4,76190476	95,2381	0	0	0	0
H	DR	T500	83,0927835	13,40206	0,824742	2,57732	0	0
H	DR	T500	33,3333333	0	66,66667	0	0	0
H	DR	T500	67,7083333	10,41667	16,66667	0	0	0
H	DR	T500	63,1262525	5,01002	31,06212	0	0	0
H	DR	T500	33,3333333	66,66667	0	0	0	0
H	DR	T500	35	10	25	30	0	0
H	DR	T500	8,53658537	0	42,68293	36,58537	12,19512	0
H	DR	T500	66,1764706	33,08824	0,588235	0	0	0
H	DR	T500	26,3157895	31,57895	36,84211	0	5,263158	0
H	DR	T500	59,4059406	39,60396	0,792079	0	0	0
H	DR	T500	50	50	0	0	0	0
H	DR	T500	9,88700565	29,66102	39,54802	4,943503	9,887006	0
H	DR	T500	77,2449308	12,87416	1,287416	8,046347	0	0
H	DR	T500	54,3478261	45,65217	0	0	0	0
H	DR	T500	99,3612491	0	0,567779	0	0	0
H	DR	T500	31,4465409	5,24109	10,48218	52,4109	0	0
H	DR	T500	21,6322015	37,44362	24,52557	3,131648	13,17335	0
H	DR	T500	62,4140088	31,26954	6,253909	0	0	0
H	DR	T500	46,1538462	7,692308	23,07692	23,07692	0	0
H	DR	T500	5,36020583	87,90738	1,372213	0	0	0
H	DR	T500	59,3667546	0	40,63325	0	0	0
H	DR	T500	88,6057248	5,540166	0,295476	0	0	0
H	DR	T500	14,2857143	0	0	85,71429	0	0
H	DR	T500	89,2667375	7,438895	0	0,21254	0	0
H	DR	T500	50	50	0	0	0	0
H	DR	T500	77,4336283	22,12389	0,442478	0	0	0
H	DR	T500	16,5562914	0	0,496689	0	0	0
H	DR	T500	83,4394904	8,280255	0	0	0	0
H	DR	T500	14,6341463	51,21951	14,63415	0	0	0
H	DR	T500	100	0	0	0	0	0
H	DR	T500	31,25	0	56,25	0	0	0
H	DR	T500	29,7885572	39,801	16,41791	13,68159	0,248756	0
H	DR	T500	10,9170306	45,41485	0	0	0	0
H	DR	T500	92,5925926	7,407407	0	0	0	0
H	DR	T500	37,4006545	18,70033	0,249338	43,6341	0	0
H	DR	T500	69,9	10	0	20	0	0
H	DR	T500	53,3333333	46,66667	0	0	0	0
H	DR	T500	10	90	0	0	0	0
H	DR	T500	50	0	28,57143	0	0	0
H	DR	T500	63,1147541	0	36,88525	0	0	0
H	DR	T500	60,042508	26,56748	0	0	0,10627	0
H	DR	T500	10	5	20	65	0	0
H	DR	T500	9,77653631	90,22346	0	0	0	0
H	DR	T500	30,4347826	39,13043	17,3913	13,04348	0	0
H	DR	T500	66,518847	33,25942	0,221729	0	0	0
H	DR	T500	10,4790419	5,389222	5,389222	78,74251	0	0
H	DR	T500	67,5	32,5	0	0	0	0
H	DR	T500	17,6470588	0	11,76471	64,70588	0	0
H	DR	T500	50,3875969	25,1938	24,22481	0,193798	0	0
H	DR	T500	26,6666667	0	6,666667	66,66667	0	0
H	DR	T500	10,279068	49,16733	35,10441	1,510517	3,927344	0
H	DR	T500	60	40	0	0	0	0
H	DR	T500	18,6907154	48,03514	29,43788	3,831597	0	0

H	DR	T500	40	60	0	0	0
H	DR	T500	55,5845852	44,41541	0	0	0
H	DR	T500	70	30	0	0	0
H	DR	T500	12,1065375	9,079903	6,174334	72,63923	0
H	DR	T500	100	0	0	0	0
H	DR	T500	18,8330251	30,09921	48,57912	0,504456	0,269043
H	DR	T500	76,9888794	22,15569	0,855432	0	0
H	DR	T500	32,4074074	30,55556	13,88889	9,259259	9,259259
H	DR	T500	45	10	25	0	0
H	DR	T500	23,0769231	0	76,92308	0	0
S	HW	T300	61,11111111	11,11111	5,555556	0	0
S	HW	T300	33	0	0	4	0
S	HW	T300	30	27,14286	10	0	5,714286
S	HW	T300	33,33333333	0	11,11111	0	55,55556
S	HW	T300	57,74647887	14,08451	14,08451	0	0
S	HW	T300	53,47593583	0	32,62032	1,069519	10,69519
S	HW	T300	23,23232323	25,25253	0	0	0
S	HW	T300	36,36363636	0	63,63636	0	0
S	HW	T300	61,05263158	11,84211	16,05263	0,526316	0
S	HW	T300	10	80	0	0	0
S	HW	T300	46,15384615	23,07692	0	0	30,76923
S	HW	T300	21,83406114	1,746725	43,66812	0	21,83406
S	HW	T300	23,31002331	70,86247	0	0	0
S	HW	T300	50	0	33,33333	5,555556	0
S	HW	T300	33,33333333	13,33333	0	0	0
S	HW	T300	49,71098266	13,10212	0,192678	0	0
S	HW	T300	47,61904762	0	47,61905	0	4,761905
S	HW	T300	89,47368421	10,52632	0	0	0
S	HW	T300	15	2	0	1	0
S	HW	T300	5,223880597	79,10448	10,44776	0	0
S	HW	T300	25	0	15	0	60
S	HW	T300	10	15	75	0	0
S	HW	T300	64,98194946	10,83032	23,10469	0	0
S	HW	T300	52,08333333	0	41,66667	0,416667	5
S	HW	T300	44,44444444	44,44444	5,555556	0	0
S	HW	T300	40	26,66667	26,66667	0	0
S	HW	T300	37,5	12,5	25	0	0
S	HW	T300	19,54022989	34,48276	0	0	0
S	HW	T300	30,92783505	5,154639	10,30928	0	0
S	HW	T300	12,26993865	0,817996	71,57464	0	10,22495
S	HW	T300	63,7254902	5,882353	25,4902	0	4,901961
S	HW	T300	61,88118812	0	0	0	0,990099
S	HW	T300	56,98924731	0	21,50538	0	10,75269
S	HW	T300	27,27272727	18,18182	0	0	0
S	HW	T300	49,64539007	45,39007	0	0	0
S	HW	T300	39,21568627	2,521008	11,20448	0	0
S	HW	T300	41,66666667	5,208333	36,45833	1,041667	10,41667
S	HW	T300	47,36842105	0	0	0	0
S	HW	T300	49,34210526	49,34211	1,315789	0	0
S	HW	T300	49,73474801	4,973475	5,503979	0	39,7878
S	HW	T300	67,74193548	5,16129	8,709677	0	0
S	HW	T300	32,3943662	28,16901	4,225352	0	0
S	HW	T300	67,03296703	0	21,97802	0	5,494505
S	HW	T300	33,33333333	5,555556	44,44444	0	11,11111
S	HW	T300	63,28600406	6,085193	12,17039	0,20284	6,085193
S	HW	T300	65,16587678	4,739336	22,51185	0	7,109005
S	HW	T300	17,98561151	47,84173	8,992806	1,798561	0
S	HW	T300	27,77777778	0	41,66667	0	0
S	HW	T300	46,97986577	5,592841	44,74273	0	2,684564
S	HW	T300	20,36659878	18,5336	0	0	0
S	HW	T300	48,38709677	2,150538	0	0	0
S	HW	T300	41,72461752	27,81641	27,95549	0	2,503477
S	HW	T300	22,52252252	37,53754	0,15015	0	0

S	HW	T300	19,59183673	61,22449	0,204082	0	0
S	HW	T300	50,60240964	31,3253	0	0	0
S	HW	T300	44,44444444	27,77778	0	5,555556	0
S	HW	T300	53,75	6,25	0	0	0
S	HW	T300	44,44444444	11,11111	0	0	0
S	HW	T300	47,36842105	10,52632	42,10526	0	0
S	HW	T300	33,30161751	23,78687	2,664129	0,190295	0
S	HW	T300	25	0	50	0	25
S	HW	T300	48,19277108	0	2,409639	0	0
S	HW	T300	38,52201258	55,03145	0,943396	0	0
S	HW	T300	63,91752577	0	15,46392	0	20,61856
S	HW	T300	37,31343284	10,44776	0	0	0
S	HW	T300	0	25	75	0	0
S	HW	T300	39,408867	16,88951	22,51935	0	21,11189
S	HW	T300	49,85754986	14,24501	6,837607	0	0,569801
S	HW	T300	24,3902439	0,243902	1,95122	0	0
S	HW	T300	52,63157895	0	5,263158	0	0
S	HW	T300	53,76344086	3,225806	32,25806	0	10,75269
S	HW	T300	33,33333333	0	33,33333	0	22,22222
S	HW	T300	67,22689076	31,37255	0	0	0
S	HW	T300	29,67741935	5,806452	0	0	0
S	HW	T300	21,97802198	21,97802	56,04396	0	0
S	HW	T300	0	10	90	0	0
S	HW	T300	0	9,375	90,625	0	0
S	HW	T300	0	13,33333	86,66667	0	0
S	HW	T300	1	20	79	0	0
S	HW	T300	53,75	25	0	0	0
S	HW	T300	0	30	70	0	0
S	HW	T300	40,63018242	34,82587	1,3267	0	0
S	HW	T300	54,34782609	0	0	0	0
S	HW	T300	15,78947368	65,78947	0	2,631579	0
S	HW	T300	19,04761905	42,85714	38,09524	0	0
S	HW	T300	60	40	0	0	0
S	HW	T300	25	15	60	0	0
S	HW	T300	52,08333333	27,08333	0	0	0
S	HW	T300	52,0661157	1,652893	23,1405	0	0
S	HW	T300	45,25862069	43,10345	0,862069	0	0
S	HW	T300	22,22222222	11,11111	66,66667	0	0
S	HW	T300	5,882352941	23,52941	70,58824	0	0
S	HW	T300	10	10	80	0	0
S	HW	T300	14,28571429	33,33333	52,38095	0	0
S	HW	T300	15	15	70	0	0
S	HW	T300	10,45296167	5,226481	84,32056	0	0
S	HW	T300	13,44086022	32,25806	54,30108	0	0
S	HW	T300	0	40	60	0	0
S	HW	T300	37,5	0	62,5	0	0
S	HW	T300	10,34482759	62,06897	27,58621	0	0
S	HW	T300	83,05647841	0	0,332226	0	0
S	HW	T300	50	0	50	0	0
S	HW	T300	0	92,711	5,690537	0,959079	0
S	HW	T300	50	50	0	0	0
S	HW	T300	39,84063745	0	0,398406	0	0
S	HW	T300	10	0	45	5	10
S	HW	T300	22,12389381	26,54867	1,769912	0	0
S	HW	T300	12,5	12,5	75	0	0
S	HW	T300	32,86384977	32,86385	34,2723	0	0
S	HW	T300	4,666666667	10	63,33333	20	2
S	HW	T300	0	15,52795	62,73292	0	6,21118
S	HW	T300	56,89277899	0	0,437637	5,47046	4,376368
S	HW	T300	24,86187845	62,1547	12,98343	0	0
S	HW	T300	0	0	100	0	0
S	HW	T300	0	0	40	10	0
S	HW	T300	50	37,5	0	0	0

S	HW	T300	41,17647059	47,05882	0	0	0
S	HW	T300	11,53846154	73,07692	15,38462	0	0
S	HW	T300	36,61971831	7,042254	7,042254	0	0
S	HW	T300	75	20	0	0	0
S	HW	T300	5	50	45	0	0
S	HW	T300	50	31,25	18,75	0	0
S	HW	T300	16,12903226	16,12903	66,66667	0	0
S	HW	T300	7,142857143	0	92,85714	0	0
S	HW	T300	10	6,666667	83,33333	0	0
S	HW	T300	20	10	70	0	0
S	HW	T300	0	66,66667	33,33333	0	0
S	HW	T300	35,71428571	28,57143	0	0	0
S	HW	T300	0	0	100	0	0
S	HW	T300	0,348432056	43,55401	26,1324	26,1324	0,348432
S	HW	T300	43,63636364	3,272727	32,72727	0	10,90909
S	HW	T300	23,52941176	0	41,17647	35,29412	0
S	HW	T300	0	60	40	0	0
S	HW	T300	25	25	41,66667	0	8,333333
S	HW	T300	0	96,60799	3,392014	0	0
S	HW	T300	37,5	0	17,04545	0	0
S	HW	T300	29,41176471	58,82353	11,76471	0	0
S	HW	T300	15,38461538	46,15385	32,30769	0	6,153846
S	HW	T300	53,61930295	0,536193	21,71582	4,021448	20,10724
S	HW	T300	29,41176471	29,41176	41,17647	0	0
S	HW	T300	38,70967742	3,225806	58,06452	0	0
S	HW	T300	10,54852321	35,86498	52,74262	0	0,843882
S	HW	T300	10	70	20	0	0
S	HW	T300	49,55947137	0	0	0	0,881057
S	HW	T300	10	50	0	40	0
S	HW	T300	23,52941176	0	52,94118	0	23,52941
S	HW	T300	30	55	0	15	0
S	HW	T300	30	0	25	0	0
S	HW	T300	20,74431427	44,79669	34,45899	0	0
S	HW	T300	20	10	70	0	0
S	HW	T300	0	26,08696	60,86957	0	13,04348
S	HW	T300	26,66666667	20	26,66667	26,66667	0
S	HW	T300	3,03030303	95,9596	1,010101	0	0
S	HW	T300	0	82,71078	16,22199	0,213447	0,853789
S	HW	T300	42,1686747	3,614458	36,14458	0	12,04819
S	HW	T300	28,57142857	71,42857	0	0	0
S	HW	T300	100	0	0	0	0
S	HW	T300	0	85,71429	14,28571	0	0
S	HW	T300	42,10526316	57,89474	0	0	0
S	HW	T300	21,05263158	21,05263	36,84211	0	0
S	HW	T300	45,45454545	54,54545	0	0	0
S	HW	T300	20	50	0	0	0
S	HW	T300	11,76470588	0	0	0	0
S	HW	T300	0	49,8008	49,8008	0	0,398406
S	HW	T300	33,33333333	33,33333	33,33333	0	0
S	HW	T300	0	98,03922	0	0	1,960784
S	HW	T300	0	33,33333	66,66667	0	0
S	HW	T300	0	90	10	0	0
S	HW	T300	0	100	0	0	0
S	HW	T300	28,44036697	21,10092	32,11009	0	0
S	HW	T300	21,12676056	33,80282	28,16901	4,225352	8,450704
S	HW	T300	19,23076923	57,69231	23,07692	0	0
S	HW	T300	0,159457843	94,67809	5,142515	0,019932	0
S	HW	T300	40,92769441	1,091405	6,821282	0	0
S	HW	T300	0	65	35	0	0
S	HW	T300	27,5	30	42,5	0	0
S	HW	T300	32,67973856	0	33,00654	0	0
S	HW	T300	14,28571429	42,85714	42,85714	0	0
S	HW	T300	95,74468085	4,255319	0	0	0

S	HW	T300	32,67973856	0	33,00654	0	0
S	HW	T300	48,98373984	50,81301	0,203252	0	0
S	HW	T300	0	0	33,333333	6,666667	60
S	HW	T300	0	85,71429	0	0	14,28571
S	HW	T300	51,2605042	48,7395	0	0	0
S	HW	T300	0	50	50	0	0
S	HW	T300	42,85714286	57,14286	0	0	0
S	HW	T300	0	0	72,5	27,5	0
S	HW	T300	36,23188406	36,23188	27,53623	0	0
S	HW	T300	0	0	100	0	0
S	HW	T300	0	74,25743	24,75248	0	0,990099
S	HW	T300	33,33333333	0	0	66,66667	0
S	HW	T300	14,38848921	43,16547	42,44604	0	0
S	HW	T300	25	0	16,66667	50	8,333333
S	HW	T300	0	54,94505	27,47253	0	17,58242
S	HW	T300	44,44444444	11,11111	11,11111	0	0
S	HW	T300	57,14285714	42,85714	0	0	0
S	HW	T300	26,48648649	30,81081	42,7027	0	0
S	HW	T300	47,11538462	52,88462	0	0	0
S	HW	T300	50	50	0	0	0
S	HW	T300	0	90	0	0	10
S	HW	T300	60	40	0	0	0
S	HW	T300	50	50	0	0	0
S	HW	T300	38,37209302	3,488372	34,88372	0	11,62791
S	HW	T300	0	0	100	0	0
S	HW	T300	54,26829268	45,73171	0	0	0
S	HW	T300	100	0	0	0	0
S	HW	T300	100	0	0	0	0
S	HW	T300	30	50	20	0	0
S	HW	T300	23,07692308	53,84615	23,07692	0	0
S	HW	T300	0	10	50	0	20
S	HW	T300	39,1334731	5,24109	51,71209	0,55905	0,55905
S	HW	T300	0	12,58741	69,93007	13,98601	3,496503
S	HW	T300	5	95	0	0	0
S	HW	T300	15	10	65	0	10
S	HW	T300	35	40	0	0	0
S	HW	T300	28,57142857	57,14286	14,28571	0	0
S	HW	T300	5	10	75	10	0
S	HW	T300	15	65	0	0	0
S	HW	T300	30	40	30	0	0
S	HW	T300	21,05263158	47,36842	0	0	0
S	HW	T300	36,45833333	5,208333	52,08333	6,25	0
S	HW	T300	51,37614679	6,422018	0	0	0
S	HW	T300	53,84615385	46,15385	0	0	0
S	HW	T300	70,90909091	29,09091	0	0	0
S	HW	T300	12	48	40	0	0
S	HW	T300	45	30	25	0	0
S	HW	T300	42,85714286	0	28,57143	0	0
S	HW	T300	13,33333333	80	6,666667	0	0
S	HW	T300	50	50	0	0	0
S	HW	T300	15	5	25	40	15
S	HW	T300	15	0	30	25	30
S	HW	T300	37,06293706	37,96204	0	0	0
S	HW	T300	0	68,42105	21,05263	0	10,52632
S	HW	T300	29,97002997	0,0999	24,97502	0	0
S	HW	T300	0	0	75	0	0
S	HW	T300	27,27272727	0	54,54545	9,090909	9,090909
S	HW	T300	23,80952381	4,761905	19,04762	52,38095	0
S	HW	T300	30	0	40	27	3
S	HW	T300	10	0	40	40	10
S	HW	T300	33,33333333	33,33333	33,33333	0	0
S	HW	T300	0	100	0	0	0
S	HW	T300	0	0,248756	74,87562	0	0

S	HW	T300	5	0	33,33333	46,66667	15
S	HW	T300	0	0	73,17073	26,82927	0
S	HW	T300	0	0	91,66667	8,333333	0
S	HW	T300	32,74336283	30,97345	36,28319	0	0
S	HW	T300	0	86,66667	13,33333	0	0
S	HW	T300	50,27322404	38,25137	0,546448	0	0
S	HW	T300	28,57142857	71,42857	0	0	0
S	HW	T300	0	34,86056	65,13944	0	0
S	HW	T300	77,77777778	0	0	0	0
S	HW	T300	10	0	40	20	30
S	HW	T300	18,18181818	0	72,72727	0	9,090909
S	HW	T300	13,04347826	17,3913	0	8,695652	52,17391
S	HW	T300	18,75	0	37,5	43,75	0
S	HW	T300	0	99,81572	0,061425	0	0
S	HW	T300	28,57142857	71,42857	0	0	0
S	HW	T300	0	0	30	60	10
S	HW	T300	40	60	0	0	0
S	HW	T300	62,5	6,25	0	0	31,25
S	HW	T300	15,30153015	0,090009	75,60756	0	9,0009
S	HW	T300	24,48979592	0	65,30612	10,20408	0
S	HW	T300	22,5	7,5	40	30	0
S	HW	T300	23,80952381	0	66,66667	9,52381	0
S	HW	T300	25,92592593	0	74,07407	0	0
S	HW	T300	13,04347826	17,3913	0	8,695652	52,17391
S	HW	T300	75	25	0	0	0
S	HW	T300	27,00729927	0	72,9927	0	0
S	HW	T300	44,44444444	55,55556	0	0	0
S	HW	T400	16,66666667	66,66667	16,66667	0	0
S	HW	T400	12,5	20,83333	62,5	4,166667	0
S	HW	T400	28,43137255	56,86275	14,70588	0	0
S	HW	T400	50	50	0	0	0
S	HW	T400	0	100	0	0	0
S	HW	T400	20	0	46,66667	33,33333	0
S	HW	T400	5,263157895	94,73684	0	0	0
S	HW	T400	13,33333333	13,33333	73,33333	0	0
S	HW	T400	2,150537634	10,75269	86,02151	0	0
S	HW	T400	44,82758621	55,17241	0	0	0
S	HW	T400	15	0	35	50	0
S	HW	T400	10	60	30	0	0
S	HW	T400	26,59574468	42,55319	30,85106	0	0
S	HW	T400	20,13422819	0	46,30872	33,55705	0
S	HW	T400	71,42857143	28,57143	0	0	0
S	HW	T400	20	40	30	10	0
S	HW	T400	66,66666667	0	22,22222	0	0
S	HW	T500	63,88206388	18,34562	6,060606	6,388206	0
S	HW	T500	85,03401361	2,81827	0	0	0
S	HW	T500	43,29896907	25,7732	30,92784	0	0
S	DR	T300	50,32894737	1,315789	47,36842	0,986842	0
S	DR	T300	48,54368932	38,83495	2,912621	0	0
S	DR	T300	66,32653061	0	30,61224	0	0
S	DR	T300	15	0	85	0	0
S	DR	T300	34,24657534	31,50685	0	0	0
S	DR	T300	53,19148936	0,851064	42,65957	3,297872	0
S	DR	T300	73,80073801	15,12915	1,845018	0	0
S	DR	T300	75,10729614	0	7,725322	1,072961	0
S	DR	T300	15,72327044	0	81,13208	0	1,048218
S	DR	T300	15,625	0	83,33333	0	0
S	DR	T300	62,5	37,5	0	0	0
S	DR	T300	58,44155844	7,467532	14,61039	0	0
S	DR	T300	88,39050132	0	10,55409	0	0
S	DR	T300	0	34,72222	65,27778	0	0
S	DR	T300	28,57142857	0	71,42857	0	0
S	DR	T300	57,69230769	0	36,53846	4,807692	0

S	DR	T300	16,90981432	0,530504	79,5756	2,984085	0
S	DR	T300	66,39344262	4,918033	8,196721	0,819672	19,67213
S	DR	T300	46,66666667	13,33333	0	0	0
S	DR	T300	44,44444444	11,11111	22,22222	11,11111	0
S	DR	T300	36,23188406	54,34783	0,362319	0	0
S	DR	T300	17,64705882	70,58824	11,76471	0	0
S	DR	T300	69,82543641	9,975062	0,249377	0	0
S	DR	T300	46,66666667	33,33333	20	0	0
S	DR	T300	60	0	0	10	0
S	DR	T300	10,86956522	0	86,95652	0	0
S	DR	T300	63,42015855	11,32503	11,66478	0	2,265006
S	DR	T300	16,25722543	16,25723	65,0289	2,16763	0,289017
S	DR	T300	78,31325301	0	18,07229	0	0
S	DR	T300	0	25,06266	74,93734	0	0
S	DR	T300	43,83116883	0	53,8961	0,324675	0
S	DR	T300	5,12295082	0	91,80328	1,02459	0
S	DR	T300	21,97802198	0	76,92308	0	0
S	DR	T300	62,34413965	0	37,65586	0	0
S	DR	T300	35,29411765	5,882353	11,76471	35,29412	11,76471
S	DR	T300	25	0	75	0	0
S	DR	T300	17,24137931	75,86207	6,896552	0	0
S	DR	T300	8,866995074	0	88,76847	1,970443	0,394089
S	DR	T300	26,66666667	36,66667	0	10	0
S	DR	T300	62,5	37,5	0	0	0
S	DR	T300	0	17,24138	82,75862	0	0
S	DR	T300	66,26506024	24,09639	6,024096	0	0
S	DR	T300	21,76063304	0	69,33729	6,923838	0
S	DR	T300	40	3,333333	56,66667	0	0
S	DR	T300	14,28571429	33,33333	52,38095	0	0
S	DR	T300	29,41176471	11,76471	58,82353	0	0
S	DR	T300	68,42105263	6,578947	19,73684	2,631579	0
S	DR	T300	12,57253385	0	82,20503	0,967118	4,255319
S	DR	T300	81,13207547	0	9,433962	1,886792	0
S	DR	T300	36,36363636	27,27273	0	0	18,18182
S	DR	T300	13,85681293	0,923788	70,20785	3,464203	11,54734
S	DR	T300	62,5	6,25	0	0	31,25
S	DR	T300	6,18556701	0	92,78351	1,030928	0
S	DR	T300	78,02197802	10,98901	0	0	0
S	DR	T300	82	1	17	0	0
S	DR	T300	53,02491103	2,135231	42,70463	0	0
S	DR	T300	40	13,33333	46,66667	0	0
S	DR	T300	21,97802198	21,97802	56,04396	0	0
S	DR	T300	12,5	56,25	25	6,25	0
S	DR	T300	18,7585266	1,023192	79,12688	0	1,091405
S	DR	T300	78,94736842	9,868421	0	0	1,315789
S	DR	T300	65,78947368	32,89474	0	0	0
S	DR	T300	36,68763103	0	62,89308	0,419287	0
S	DR	T300	84,21052632	0	5,263158	0	0
S	DR	T300	10,71428571	60,71429	28,57143	0	0
S	DR	T300	7,537688442	17,08543	75,37688	0	0
S	DR	T300	67,10526316	0	25,19737	2,105263	0
S	DR	T300	38,88888889	11,11111	38,88889	0	0
S	DR	T300	78,74015748	5,249344	0,262467	5,249344	0
S	DR	T300	53,53393982	0,279916	41,9874	4,19874	0
S	DR	T300	9,887936717	0,593276	87,01384	0,988794	0,527357
S	DR	T300	82,35294118	11,76471	2,352941	0	0
S	DR	T300	51,72413793	0,530504	39,7878	4,973475	0
S	DR	T300	39,13043478	0	17,3913	21,73913	0
S	DR	T300	50	20	0	10	0
S	DR	T300	52,63157895	0	37,59398	3,759398	0
S	DR	T300	17,71653543	0	12,59843	9,448819	59,05512
S	DR	T300	74,25742574	9,90099	10,89109	0	0
S	DR	T300	17	0	81	1	0

S	DR	T300	27,3556231	60,79027	11,8541	0	0
S	DR	T300	35	0	65	0	0
S	DR	T300	77,31958763	2,061856	15,46392	0	0
S	DR	T300	10,23017903	0	86,95652	0	0,767263
S	DR	T300	82,23684211	0	0,219298	1,096491	0
S	DR	T300	47,77777778	0	44,44444	3,333333	0
S	DR	T300	70	10	15	0	0
S	DR	T300	47,36842105	46,05263	0	0	0
S	DR	T300	84,50704225	7,042254	7,042254	0	0
S	DR	T300	35,47557841	0	64,39589	0	0
S	DR	T300	15,29411765	1,176471	82,35294	0	0
S	DR	T300	2,471315093	0	97,52868	0	0
S	DR	T300	10	0	0	85	0
S	DR	T300	20	10	70	0	0
S	DR	T300	71,42857143	14,28571	0	0	0
S	DR	T300	36,84210526	0	52,63158	10,52632	0
S	DR	T300	30	15	0	45	10
S	DR	T300	22,22222222	0	77,77778	0	0
S	DR	T300	22,72727273	54,54545	13,63636	0	0
S	DR	T300	74,07407407	0	21,16402	2,645503	2,116402
S	DR	T300	75,64841499	10,08646	0,144092	2,017291	0
S	DR	T300	47,36842105	15,78947	26,31579	0	0
S	DR	T300	0	30	70	0	0
S	DR	T300	62,5	0	37,5	0	0
S	DR	T300	25	0	30	45	0
S	DR	T300	1,025641026	17,94872	81,02564	0	0
S	DR	T300	2,702702703	32,43243	64,86486	0	0
S	DR	T300	23,46570397	41,51625	35,01805	0	0
S	DR	T300	38,88888889	27,77778	33,33333	0	0
S	DR	T300	70,42253521	13,27968	6,237425	0	0
S	DR	T300	20	0	80	0	0
S	DR	T300	16,39344262	14,7541	68,85246	0	0
S	DR	T300	47,82608696	52,17391	0	0	0
S	DR	T300	22,10526316	0	75,78947	1,052632	0
S	DR	T300	68,42105263	31,57895	0	0	0
S	DR	T300	30,76923077	30,76923	38,46154	0	0
S	DR	T300	0	100	0	0	0
S	DR	T300	42,85714286	14,28571	33,33333	0	9,52381
S	DR	T300	61,42857143	0	38,09524	0	0
S	DR	T300	53,32302937	0	0,309119	23,18393	0
S	DR	T300	51,12359551	0	39,32584	2,247191	1,123596
S	DR	T300	0	38,70968	61,29032	0	0
S	DR	T300	22,15909091	0	74,71591	0	0
S	DR	T300	31,6413975	1,054713	59,32762	7,976269	0
S	DR	T300	36,1774744	0	56,65529	4,095563	0
S	DR	T300	59,09090909	9,090909	22,72727	0	0
S	DR	T300	19,98667555	0	6,728847	69,95336	0
S	DR	T300	0	65	35	0	0
S	DR	T300	29,62962963	0	25,92593	44,44444	0
S	DR	T300	70,155902	0	27,83964	1,113586	0,445434
S	DR	T300	60	20	10	0	0
S	DR	T300	50,72463768	0	28,98551	18,84058	0
S	DR	T300	17,39130435	0	76,08696	6,521739	0
S	DR	T300	13,51351351	13,51351	72,97297	0	0
S	DR	T300	21,10552764	0	75,37688	0	0
S	DR	T300	38,88888889	27,77778	5,555556	0	16,66667
S	DR	T300	36,84210526	0	52,63158	5,263158	0
S	DR	T300	66,66666667	0	4,166667	4,166667	0
S	DR	T300	80,45977011	0	11,49425	2,298851	0
S	DR	T300	62,35294118	0	35,29412	0	0
S	DR	T300	52,20883534	30,12048	10,04016	5,220884	2,409639
S	DR	T300	65,17690875	0,372439	27,93296	4,655493	1,862197
S	DR	T300	44,82758621	51,72414	3,448276	0	0

S	DR	T300	22,72727273	0,988142	74,3083	1,976285	0
S	DR	T300	80,41355543	0	17,23148	2,354968	0
S	DR	T300	3,764705882	0	96,23529	0	0
S	DR	T300	30,76923077	0	42,30769	0	19,23077
S	DR	T300	22,22222222	11,11111	66,66667	0	0
S	DR	T300	27,77777778	0	27,77778	44,44444	0
S	DR	T300	78,125	0	20,83333	0	0
S	DR	T300	17,70833333	0	67,70833	4,166667	10,41667
S	DR	T300	61,61971831	12,32394	0,528169	6,161972	0
S	DR	T300	0	9,202454	90,79755	0	0
S	DR	T300	5,882352941	23,52941	70,58824	0	0
S	DR	T300	36,36363636	40,90909	22,72727	0	0
S	DR	T300	57,65199161	0	41,92872	0	0,419287
S	DR	T300	56,81063123	0	43,18937	0	0
S	DR	T300	23,80952381	9,52381	23,80952	23,80952	0
S	DR	T300	10	70	20	0	0
S	DR	T300	28,57142857	0	62,85714	0	8,571429
S	DR	T300	87,5	0	12,5	0	0
S	DR	T300	35	55	0	0	0
S	DR	T300	10	0	90	0	0
S	DR	T300	20	10	70	0	0
S	DR	T300	4	60	36	0	0
S	DR	T300	72,22222222	13,88889	6,944444	0	0
S	DR	T300	22,72727273	40,90909	36,36364	0	0
S	DR	T300	74,47754558	0,444642	22,2321	0,622499	0
S	DR	T300	48,93617021	3,191489	45,74468	2,12766	0
S	DR	T300	14,4431775	4,751045	72,2539	4,751045	0
S	DR	T300	47,36842105	5,263158	36,84211	5,263158	0
S	DR	T300	47,61904762	0	52,38095	0	0
S	DR	T300	0,414507772	1,139896	98,4456	0	0
S	DR	T300	50	21,42857	28,57143	0	0
S	DR	T300	21,38492872	0	76,57841	2,03666	0
S	DR	T300	15,75630252	0,210084	78,78151	5,252101	0
S	DR	T300	56,04395604	0	32,96703	5,494505	0
S	DR	T300	20,83333333	0	5,208333	72,91667	0
S	DR	T300	52,94117647	0	35,29412	5,882353	0
S	DR	T300	15,38935057	0	76,94675	2,031394	2,585411
S	DR	T300	13,44086022	32,25806	54,30108	0	0
S	DR	T300	25,51020408	13,26531	61,22449	0	0
S	DR	T300	65,03198294	2,132196	31,98294	0	0,852878
S	DR	T300	64,22018349	5,504587	27,52294	2,752294	0
S	DR	T300	67,85714286	0,892857	13,39286	0	0
S	DR	T300	0	10,15228	89,84772	0	0
S	DR	T300	88,30409357	0	11,69591	0	0
S	DR	T300	28,41530055	0	65,57377	0	1,092896
S	DR	T300	78,26086957	0	18,18182	0	0
S	DR	T300	88,88888889	6,17284	0	2,469136	0
S	DR	T300	66,16052061	1,301518	0	16,26898	0
S	DR	T300	52,6119403	12,98507	16,86567	0	2,985075
S	DR	T300	54,34782609	5,434783	16,30435	10,86957	2,173913
S	DR	T300	10	6,666667	83,33333	0	0
S	DR	T300	2,150537634	10,75269	86,02151	0	0
S	DR	T300	50	11,11111	0	0	0
S	DR	T400	16,12903226	16,12903	66,66667	0	0
S	DR	T400	33,65384615	33,65385	32,69231	0	0
S	DR	T400	30	0	20	30	10
S	DR	T400	12,5	12,5	75	0	0
S	DR	T400	29,41176471	29,41176	41,17647	0	0
S	DR	T400	25	15	20	30	10
S	DR	T400	0	86,66667	13,33333	0	0
S	DR	T400	10	10	80	0	0
S	DR	T400	29,41176471	29,41176	23,52941	17,64706	0
S	DR	T400	33,33333333	0	66,66667	0	0

S	DR	T400	60	40	0	0	0
S	DR	T400	7,220216606	5,415162	87,36462	0	0
S	DR	T400	0	0	100	0	0
S	DR	T500	34,61538462	0	42,30769	23,07692	0
S	DR	T500	41,66666667	33,33333	0	0	0
S	WT	T300	37,5	12,5	25	0	0
S	WT	T300	44,34782609	42,02899	0,144928	0	0
S	WT	T300	41,72461752	27,81641	27,95549	0	2,503477
S	WT	T300	30	27,14286	10	0	5,714286
S	WT	T300	32,5732899	0,325733	1,737242	0	0
S	WT	T300	38,46153846	23,07692	30,76923	0	0
S	WT	T300	30,68965517	0	0	4,137931	0
S	WT	T300	67,03296703	0	21,97802	0	5,494505
S	WT	T300	56,89277899	0	0,437637	5,47046	4,376368
S	WT	T300	48,8372093	0	46,51163	0	4,651163
S	WT	T300	44,44444444	27,77778	0	5,555556	0
S	WT	T300	48,35820896	31,34328	0	0	0
S	WT	T300	13,63636364	70,45455	0	2,272727	0
S	WT	T300	72,04610951	8,645533	18,4438	0	0
S	WT	T300	49,30232558	4,186047	0	0	0
S	WT	T300	61,11111111	11,11111	5,555556	0	0
S	WT	T300	33,33333333	0	11,11111	0	55,55556
S	WT	T400	47,28789986	5,215577	5,771905	0	41,72462
S	WT	T400	48,19277108	0	2,409639	0	0
S	WT	T400	44,44444444	11,11111	0	0	0
S	WT	T400	61,88118812	0	0	0	0,990099
S	WT	T500	59,94152047	24,8538	5,847953	0	0
S	WT	T500	25,03912363	35,99374	14,08451	1,095462	15,64945
S	WT	T500	83,05647841	0	0,332226	0	0
S	WT	T500	46,15384615	23,07692	0	0	30,76923
S	WT	T500	44,09799555	12,91759	0,222717	0	0
S	WT	T500	49,85754986	14,24501	6,837607	0	0,569801
S	WT	T500	48,38709677	2,150538	0	0	0
S	WT	T500	62,37113402	4,639175	0	0	0

ANNEXE 6 : Résultats du logiciel STATISTICA de l'analyse de variance à trois critères (3 WAY-ANOVA) du régime alimentaire de *Heterotis niloticus* de la rivière Sô et du lac Hlan. Les trois critères considérés sont l'habitat, la saison et les classes de tailles. Les proportions volumétriques des principales catégories de proies consommées (détritrus, insectes aquatiques, graines, microcrustacés et mollusques) sont les données testées.

Synthèse de tous les Effets ; plan :		DETRITUS				
1-HABITAT, 2-SEASON, 3-SIZE						
	dl	MC	dl	MC		
	Effet	Effet	Erreur	Erreur	F	niveau p
1	1	475,7546	1358,0000	580,3051	0,8198	0,3654
2	2	484,4181	1358,0000	580,3051	0,8348	0,4342
3	2	3969,7092	1358,0000	580,3051	6,8407	0,0011
12	2	2042,0637	1358,0000	580,3051	3,5189	0,0299
13	2	262,5860	1358,0000	580,3051	0,4525	0,6361
23	4	2759,5264	1358,0000	580,3051	4,7553	0,0008
123	4	501,2135	1358,0000	580,3051	0,8637	0,4851

Test LSD; variable %DETRI (anova.diet.heterotis.sta)							
Probas des Tests Post Hoc							
INTERACTION: 1 x 2							
		{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}
		31,8287	35,01656	44,17505	39,45297	48,98316	33,39889
H	HW	{1}				
H	WT	{2}	0,196184			
H	DR	{3}	0	0,001255		
S	HW	{4}	0,000015	0,094059		
S	WT	{5}	0,000195	0,005302	0,316597	
S	DR	{6}	0,422988	0,561684	0,000008	
Test LSD; variable %DETRI (anova.diet.heterotis.sta)							
Probas des Tests Post Hoc							
INTERACTION: 1 x 3							
		{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}
		29,71992	32,69297	48,60741	37,84823	32,46152	51,52527
H	T300	{1}				
H	T400	{2}	0,32957274			
H	T500	{3}	1,4344E-25	5,227E-07		
S	T300	{4}	2,2362E-07	0,0905795	1,3651E-09	
S	T400	{5}	0,52170587	0,9631809	0,00021816	
S	T500	{6}	0,00131433	0,00958312	0,20785142	
Test LSD; variable %DETRI (anova.diet.heterotis.sta)							
Probas des Tests Post Hoc							
INTERACTION: 2 x 3							
		{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}
		22,86179	27,78464	56,27608	34,56741	39,50182	51,93034
....	HW	T300	{1}				
....	HW	T400	{2}	0,28968832			
....	HW	T500	{3}	0	1,416E-08		
....	WT	T300	{4}	0,03695028	0,34365696		
....	WT	T400	{5}	0,02322933	0,17188165	0,00023979	
....	WT	T500	{6}	0	2,1817E-06	0,58883393	
....	DR	T300	{7}	0	0,00076087	0,10201493	
....	DR	T400	{8}	0,01418609	0,62364328	0,55082315	
....	DR	T500	{9}	1,2978E-09	0,0091767	0,24803287	
RESULTS % MICROCRUSTACEA							
Synthèse de tous les Effets ; plan :							
1-HABITAT, 2-SEASON, 3-SIZE							
		dl	MC	dl	MC		
		Effet	Effet	Erreur	Erreur	F	niveau p
	1	1	1836,069	1358,000	311,399	5,896	0,015
	2	2	69,607	1358,000	311,399	0,224	0,800
	3	2	175,055	1358,000	311,399	0,562	0,570
	12	2	501,466	1358,000	311,399	1,610	0,200
	13	2	65,141	1358,000	311,399	0,209	0,811
	23	4	508,590	1358,000	311,399	1,633	0,163
	123	4	547,080	1358,000	311,399	1,757	0,135
Test LSD; variable %MICROC (anova.diet.heterotis.sta)							
Probas des Tests Post Hoc							

INTERACTION: 1 x 2						
	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}
	13,20251	12,82089	7,148726	4,351158	,3875398	7,187880
H HW {1}		0,83266884	4,7089E-05	8,9828E-12	0,00014531	2,9557E-05
H WT {2}	0,83266884		0,00635081	1,3566E-05	0,00070941	0,00586884
H DR {3}	4,7089E-05	0,00635081		0,08884506	0,05466751	0,98227489
S HW {4}	8,9828E-12	1,3566E-05	0,08884506		0,24907151	0,07648142
S WT {5}	0,00014531	0,00070941	0,05466751	0,24907151		0,0519476
S DR {6}	2,9557E-05	0,00586884	0,98227489	0,07648142	0,0519476	
Test LSD; variable %MICROC (anova.diet.heterotis.sta)						
Probas des Tests Post Hoc						
INTERACTION: 1 x 3						
	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}
	9,153082	14,20861	9,810437	2,764282	4,560696	4,601599
H T300 {1}		0,02372869	0,61234957	2,8189E-08	0,14301759	0,3591013
H T400 {2}	0,02372869		0,05735479	3,2786E-07	0,00870071	0,07104848
H T500 {3}	0,61234957	0,05735479		5,8086E-08	0,10012078	0,29746073
S T300 {4}	2,8189E-08	3,2786E-07	5,8086E-08		0,56629127	0,71111983
S T400 {5}	0,14301759	0,00870071	0,10012078	0,56629127		0,99432963
S T500 {6}	0,3591013	0,07104848	0,29746073	0,71111983	0,99432963	
Microcrustacés (suite)						
Test LSD; variable %MICROC (anova.diet.heterotis.sta)						
Probas des Tests Post Hoc						
INTERACTION: 2 x 3						
	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}
	12,68254	9,024126	4,623828	,5128433	13,63125	5,668551
.... HW T300 {1}		0,2827616	1,1818E-06	0,00309066	0,85965496	8,7478E-05
.... HW T400 {2}	0,2827616		0,22916196	0,10488155	0,46326208	0,36703831
.... HW T500 {3}	1,1818E-06	0,22916196		0,34124762	0,10349423	0,63922364
.... WT T300 {4}	0,00309066	0,10488155	0,34124762		0,04994738	0,23829213
.... WT T400 {5}	0,85965496	0,46326208	0,10349423	0,04994738		0,15301701
.... WT T500 {6}	8,7478E-05	0,36703831	0,63922364	0,23829213	0,15301701	
.... DR T300 {7}	4,5183E-10	0,21528548	0,97545272	0,31987277	0,09938061	0,61522186
.... DR T400 {8}	0,00152839	0,37479672	0,73925543	0,27722335	0,15681554	0,95003605
.... DR T500 {9}	0,55421746	0,56405306	0,01169777	0,01894142	0,68867111	0,03902849
RESULTS SEEDS						
Synthèse de tous les Effets ; plan :						
1-HABITAT, 2-SEASON, 3-SIZE						
	dl	MC	dl	MC		
	Effet	Effet	Erreur	Erreur	F	niveau p
1	1	4983,350	1358,000	559,234	8,911	0,0029
2	2	308,733	1358,000	559,234	0,552	0,5759
3	2	372,273	1358,000	559,234	0,666	0,5141
12	2	1965,728	1358,000	559,234	3,515	0,0300
13	2	43,402	1358,000	559,234	0,078	0,9253
23	4	2144,170	1358,000	559,234	3,834	0,0042
123	4	1716,894	1358,000	559,234	3,070	0,0157
Test LSD; variable SEEDS (anova.diet.heterotis.sta)						
Probas des Tests Post Hoc						
INTERACTION: 1 x 2						
	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}
	25,92599	37,43353	26,84164	26,49568	11,88796	16,81623
H HW {1}		2,1948E-06	0,64500809	0,74105459	0,00188289	2,3988E-06
H WT {2}	2,1948E-06		0,00014591	2,7444E-05	2,2609E-07	8,786E-14

H	DR	{3}	0,64500809	0,00014591		0,87516499	0,00153735	2,3269E-05
S	HW	{4}	0,74105459	2,7444E-05	0,87516499		0,0015522	6,9121E-06
S	WT	{5}	0,00188289	2,2609E-07	0,00153735	0,0015522		0,29299551
S	DR	{6}	2,3988E-06	8,786E-14	2,3269E-05	6,9121E-06	0,29299551	
Test LSD; variable SEEDS (anova.diet.heterotis.sta)									
Probas des Tests Post Hoc									
INTERACTION: 1 x 3									
				{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}
				32,21299	31,95800	26,03018	18,48508	21,03246	15,68232
H	T300	{1}		0,93210769	0,0003876	1,091E-18	0,00785075	0,0130275
H	T400	{2}	0,93210769		0,05594171	7,0879E-06	0,02656745	0,02253316
H	T500	{3}	0,0003876	0,05594171		1,4056E-05	0,24266361	0,12255079
S	T300	{4}	1,091E-18	7,0879E-06	1,4056E-05		0,54393679	0,67333448
S	T400	{5}	0,00785075	0,02656745	0,24266361	0,54393679		0,48792982
S	T500	{6}	0,0130275	0,02253316	0,12255079	0,67333448	0,48792982	
SEEDS									
Test LSD; variable SEEDS (anova.diet.heterotis.sta)									
Probas des Tests Post Hoc									
INTERACTION: 2 x 3									
				{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}
				17,69787	38,78421	22,15042	38,42380	15,78195	19,77648
....	HW	T300	{1}		4,168E-06	0,04438611	0,00017251	0,7898913	0,38437611
....	HW	T400	{2}	4,168E-06		0,00070971	0,95911354	0,00634817	0,00014281
....	HW	T500	{3}	0,04438611	0,00070971		0,00499107	0,39017841	0,42671618
....	WT	T300	{4}	0,00017251	0,95911354	0,00499107		0,01161266	0,00148478
....	WT	T400	{5}	0,7898913	0,00634817	0,39017841	0,01161266		0,59258878
....	WT	T500	{6}	0,38437611	0,00014281	0,42671618	0,00148478	0,59258878	
....	DR	T300	{7}	0,19219787	6,2251E-05	0,36874196	0,00100714	0,56902307	0,95490134
....	DR	T400	{8}	0,01734787	0,00927813	0,43176916	0,02818568	0,23514397	0,15727979
....	DR	T500	{9}	0,33832321	0,00070906	0,67159647	0,00399846	0,52857691	0,81361061
RESULTS AQ. INSECTS									
Synthèse de tous les Effets ; plan :									
1-HABITAT, 2-SEASON, 3-SIZE									
		dl	MC	dl	MC				
		Effet	Effet	Erreur	Erreur	F	niveau p		
1		1	791,326172	1358	620,606628	1,27508497	0,25901431		
2		2	4202,45605	1358	620,606628	6,7715292	0,00118503		
3		2	1687,28137	1358	620,606628	2,71876144	0,06631542		
12		2	2870,47607	1358	620,606628	4,62527466	0,00995588		
13		2	194,199799	1358	620,606628	0,31291932	0,73136163		
23		4	2873,19629	1358	620,606628	4,62965822	0,00102734		
123		4	1696,26025	1358	620,606628	2,7332294	0,02774451		
Test LSD; variable INSECT (anova.diet.heterotis.sta)									
Probas des Tests Post Hoc									
INTERACTION: 1 x 2									
				{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}
				26,93424	8,600383	14,71968	22,69571	5,734939	35,77131
H	HW	{1}		1,0552E-12	6,7061E-09	0,0197198	8,6985E-06	1,3868E-05
H	WT	{2}	1,0552E-12		0,03691119	3,0238E-07	0,5796544	1,7366E-20
H	DR	{3}	6,7061E-09	0,03691119		0,00060201	0,07046998	6,6568E-17
S	HW	{4}	0,0197198	3,0238E-07	0,00060201		0,00048896	8,8115E-09
S	WT	{5}	8,6985E-06	0,5796544	0,07046998	0,00048896		1,5013E-09
S	DR	{6}	1,3868E-05	1,7366E-20	6,6568E-17	8,8115E-09	1,5013E-09	

Test LSD; variable INSECT (anova.diet.heterotis.sta)						
Probas des Tests Post Hoc						
INTERACTION: 1 x 3						
	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}
	21,45641	17,44563	11,35227	25,46653	26,43578	12,29965
H T300 {1}		0,20347606	4,0902E-08	0,01314014	0,26054859	0,19131421
H T400 {2}	0,20347606		0,06214752	0,01094504	0,08310071	0,49316499
H T500 {3}	4,0902E-08	0,06214752		1,9247E-14	0,00083399	0,89319843
S T300 {4}	0,01314014	0,01094504	1,9247E-14		0,82649094	0,06026432
S T400 {5}	0,26054859	0,08310071	0,00083399	0,82649094		0,08206078
S T500 {6}	0,19131421	0,49316499	0,89319843	0,06026432	0,08206078	
RESULTS AQ. INSECTS						
Test LSD; variable INSECT (anova.diet.heterotis.sta)						
Probas des Tests Post Hoc						
INTERACTION: 2 x 3						
	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}
	37,86062	23,61633	12,96798	8,371902	7,902352	5,228727
.... HW T300 {1}		0,00309294	1,2798E-25	4,1401E-07	8,0226E-05	0
.... HW T400 {2}	0,00309294		0,0393749	0,0397057	0,07651216	0,00047588
.... HW T500 {3}	1,2798E-25	0,0393749		0,45100695	0,51642609	0,0139991
.... WT T300 {4}	4,1401E-07	0,0397057	0,45100695		0,96032965	0,6104933
.... WT T400 {5}	8,0226E-05	0,07651216	0,51642609	0,96032965		0,73386586
.... WT T500 {6}	0	0,00047588	0,0139991	0,6104933	0,73386586	
.... DR T300 {7}	4,6551E-14	0,91378945	1,9116E-05	0,00770405	0,03413672	1,3519E-11
.... DR T400 {8}	0,26553357	0,05681393	1,0904E-08	6,5421E-05	0,0011513	5,7531E-14
.... DR T500 {9}	2,8237E-10	0,26079863	0,24997273	0,17051193	0,2483972	0,00186084
RESULTS MOLLUSK						
Synthèse de tous les Effets ; plan :						
1-HABITAT, 2-SEASON, 3-SIZE						
	dl	MC	dl	MC		
	Effet	Effet	Erreur	Erreur	F	niveau p
1	1	252,45369	1358	29,7364941	8,48969269	0,00363012
2	2	99,410614	1358	29,7364941	3,34305096	0,03562
3	2	11,2959814	1358	29,7364941	0,37986931	0,68402344
12	2	142,10582	1358	29,7364941	4,77883577	0,00854766
13	2	14,5344315	1358	29,7364941	0,48877421	0,61348563
23	4	26,339777	1358	29,7364941	0,88577276	0,47165942
123	4	33,4317818	1358	29,7364941	1,12426782	0,3433848
Test LSD; variable MOLLUSK (anova.diet.heterotis.sta)						
Probas des Tests Post Hoc						
INTERACTION: 1 x 2						
	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}
	,2211641	,0815197	1,036964	1,214744	7,052616	,9502575
H HW {1}		0,80244142	0,07522531	0,01253925	7,0504E-11	0,10039799
H WT {2}	0,80244142		0,13647595	0,05887778	9,7178E-10	0,1687002
H DR {3}	0,07522531	0,13647595		0,72627336	3,6849E-08	0,87350333
S HW {4}	0,01253925	0,05887778	0,72627336		4,6352E-08	0,59281129
S WT {5}	7,0504E-11	9,7178E-10	3,6849E-08	4,6352E-08		1,9647E-08
S DR {6}	0,10039799	0,1687002	0,87350333	0,59281129	1,9647E-08	
Test LSD; variable MOLLUSK (anova.diet.heterotis.sta)						
Probas des Tests Post Hoc						
INTERACTION: 1 x 3						
	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}

			,6580811	,2789275	,4026389	3,187384	4,072380	1,957853		
H	T300	{1}	0,58277065	0,52400506	1,3628E-12	0,00043621	0,39671132		
H	T400	{2}	0,58277065	0,86256313	2,5962E-05	0,0008512	0,30711406		
H	T500	{3}	0,52400506	0,86256313	4,7075E-12	0,0002057	0,31408748		
S	T300	{4}	1,3628E-12	2,5962E-05	4,7075E-12	0,36059311	0,42258561		
S	T400	{5}	0,00043621	0,0008512	0,0002057	0,36059311	0,23459515		
S	T500	{6}	0,39671132	0,30711406	0,31408748	0,42258561	0,23459515		
Mollusk (suite)										
Test LSD; variable MOLLUSK (anova.diet.heterotis.sta)										
Probas des Tests Post Hoc										
INTERACTION: 2 x 3										
				{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	
				1,971317	,0289801	,1535655	2,302804	5,442411	2,955988	
....	HW	T300	{1}	0,06508214	0,00037987	0,79393572	0,03645875	0,0740688		
....	HW	T400	{2}	0,06508214	0,91224593	0,16088268	0,00534802	0,01097303		
....	HW	T500	{3}	0,00037987	0,91224593	0,10748424	0,00200366	4,9679E-05		
....	WT	T300	{4}	0,79393572	0,16088268	0,10748424	0,1288324	0,62868655		
....	WT	T400	{5}	0,03645875	0,00534802	0,00200366	0,1288324	0,14876124		
....	WT	T500	{6}	0,0740688	0,01097303	4,9679E-05	0,62868655	0,14876124		
....	DR	T300	{7}	0,22563002	0,1762049	0,01895728	0,53218246	0,01871777		
....	DR	T400	{8}	0,19042578	0,40297654	0,26682007	0,37903109	0,01352665		
....	DR	T500	{9}	0,02995234	0,74425924	0,73510063	0,18838529	0,00489217		

ANNEXE 7: Paramètres de la structure de la population et de la biologie de la reproduction de *Heterotis niloticus* capturés sur le lac Hlan et la rivière Sô de Juillet 2002 à Décembre 2003. LT = Longueur totale ; LS = Longueur standard. I = Immature ; DM = Début maturation ; MA = Maturation avancée ; M = Mûre ; PP = Post-ponte.

Habitat	LT (mm)	LS (mm)	Poids (g)	Sexe	Stade Sexuel	Poids Gonade (g)	Longueur Gonade (mm)	Largeur Gonade (mm)	Fécondité	Dépôt Graisse
HLAN	402	368	556	F	I	1	85	10		3
HLAN	413	383	590	M	I	1	100	2		2,5
HLAN	430	390	636	F	I	1,5	90	15		1,5
HLAN	435	398	694	F	I	1	85	14		2
HLAN	462	427	832	F	I	2	95	2		3,5
HLAN	470	432	870	M	I	1	80	2		2
HLAN	495	455	984	M	I	1	90	2,5		3
HLAN	510	475	1102	M	I	1	100	2		3
HLAN	520	491	1150	M	I	1	100	1,5		4
HLAN	590	540	1642	M	DM	1,5	120	8		2,5
HLAN	680	610	2350	F	M	46	200	40	12006	3,5
HLAN	681	611	2350	F	MA	42	185	50	12650	2,5
HLAN	700	645	2350	M	MA	2	110	5		3,5
HLAN	715	655	3050	F	MA	14	140	40	9604	3,5
HLAN	725	665	2635	M	M	2,7	120	10		3
HLAN	740	680	3150	M	MA	2,8	110	10		4
HLAN	750	690	2860	M	PP	1,5	155	8		3,5
HLAN	752	692	2915	M	MA	2,8	120	10		3
HLAN	755	695	2050	M	MA	2,8	175	4		3
HLAN	760	700	2900	M	M	2,9	120	10		3
HLAN	770	710	3400	M	M	2,8	125	8		4

HLAN	780	700	3200	M	PP	2,8	115	8		3
HLAN	815	735	4650	F	MA	156	280	70	27508	3,5
HLAN	723	666	2495	F	M	56	205	52	18106	1,5
HLAN	85	74	5	F	I	0,01	20	1		1
HLAN	86	75	5	F	I	0,01	20	1		1
HLAN	91	80	11	F	I	0,015	18	1		1
HLAN	103	91	10	M	I	0,015	30	1		1
HLAN	105	93	8	M	I	0,01	30	1		1
HLAN	105	95	8	M	I	0,01	35	1		1
HLAN	108	104	14	M	I	0,01	20	1		1
HLAN	108	104	16	F	I	0,01	29	1		1
HLAN	109	97	14	M	I	0,01	30	1		1
HLAN	111	100	13	F	I	0,01	30	1		1
HLAN	111	99	14	M	I	0,01	30	1		1
HLAN	112	100	8	F	I	0,01	35	1		1
HLAN	112	101	8	F	I	0,01	30	1		1
HLAN	112	99	13	F	I	0,01	30	1		1
HLAN	113	101	14	M	I	0,01	20	1		1
HLAN	114	101	10	M	I	0,01	27	1		1
HLAN	115	102	14	F	I	0,01	30	1		1
HLAN	115	103	17	F	I	0,01	30	1		1
HLAN	116	102	10	F	I	0,01	30	1		1
HLAN	116	105	12	F	I	0,01	30	1		1
HLAN	117	104	10	M	I	0,01	30	1		1
HLAN	117	105	12	F	I	0,01	35	1		1
HLAN	118	106	15	M	I	0,015	28	1		1
HLAN	119	107	16	M	I	0,01	30	1		1
HLAN	120	103	12	M	I	0,01	30	1		1
HLAN	120	108	13	M	I	0,01	35	1		1
HLAN	120	106	15	F	I	0,01	25	1		1
HLAN	122	110	12	M	I	0,01	30	1		1
HLAN	124	109	18	M	I	0,015	40	1		1
HLAN	125	114	12	M	I	0,01	30	1		1
HLAN	125	114	13	M	I	0,01	35	1		1
HLAN	125	113	14	M	I	0,01	35	1		1
HLAN	126	114	12	M	I	0,01	30	1		1
HLAN	126	115	12	M	I	0,01	35	1		1
HLAN	126	111	21	M	I	0,015	28	1		1
HLAN	127	113	22	F	I	0,01	30	1		1
HLAN	128	116	23	M	I	0,011	38	1		1
HLAN	130	117	10	M	I	0,01	30	1		1
HLAN	130	118	19	M	I	0,015	30	1		1
HLAN	130	118	20	M	I	0,01	35	1		1
HLAN	130	122	20	F	I	0,01	30	1		1
HLAN	132	117	18	M	I	0,02	40	1		1
HLAN	132	121	22	M	I	0,015	40	1		1
HLAN	132	129	23	F	I	0,011	35	1		1
HLAN	134	134	23	M	I	0,07	35	1		1
HLAN	134	121	25	M	I	0,007	38	1		1
HLAN	134	121	26	M	I	0,07	30	1		1
HLAN	134	123	28	M	I	0,015	40	1		1
HLAN	135	123	30	F	I	0,02	40	1		1
HLAN	136	122	25	M	I	0,012	30	1		1
HLAN	137	123	25	M	I	0,015	35	1		2
HLAN	137	125	25	M	I	0,01	25	1		1
HLAN	138	127	18	F	I	0,015	45	1		1
HLAN	138	126	24	M	I	0,015	50	1		1
HLAN	138	125	29	F	I	0,015	30	1		1
HLAN	140	104	25	F	I	0,01	30	1		1
HLAN	140	127	25	F	I	0,01	30	1		1
HLAN	140	121	30	F	I	0,02	30	1		1
HLAN	140	127	30	M	I	0,015	45	1		1
HLAN	141	128	31	M	I	0,012	35	1		1

HLAN	142	130	28M	I	0,015	45	1	1
HLAN	142	122	29M	I	0,01	35	1	1
HLAN	142	129	30M	I	0,015	40	1	1
HLAN	142	128	43M	I	0,009	35	1	1
HLAN	143	131	28F	I	0,015	38	1	1
HLAN	143	123	30M	I	0,09	38	1	1
HLAN	143	128	30M	I	0,009	30	1	1
HLAN	144	128	29F	I	0,009	35	1	1
HLAN	145	134	34M	I	0,009	38	1	1
HLAN	146	142	29M	I	0,01	35	1	1
HLAN	146	131	30M	I	0,02	38	1	1
HLAN	147	132	32F	I	0,015	35	1	1
HLAN	147	134	33M	I	0,015	45	1	1
HLAN	148	134	35F	I	0,01	35	1	1
HLAN	148	135	37F	I	0,008	32	1	1
HLAN	149	139	31M	I	0,02	35	1	1
HLAN	149	133	36F	I	0,011	30	1	1
HLAN	150	132	35M	I	0,01	40	2	1
HLAN	150	133	35M	I	0,02	40	1	1
HLAN	150	137	35F	I	0,01	38	1	1
HLAN	150	137	35M	I	0,007	38	1	1
HLAN	150	133	36M	I	0,017	35	1	1
HLAN	150	138	40M	I	0,009	39	1	1
HLAN	151	136	29M	I	0,015	40	1	1
HLAN	151	135	35M	I	0,008	40	1	1
HLAN	151	139	35M	I	0,009	41	1	1
HLAN	151	132	36M	I	0,011	35	1	1
HLAN	151	137	36F	I	0,012	40	1,5	1
HLAN	151	136	37M	I	0,009	35	1	1
HLAN	151	133	40F	I	0,01	38	1	1
HLAN	152	135	35M	I	0,015	45	1	1
HLAN	152	138	35F	I	0,009	38	1	1
HLAN	152	137	37F	I	0,01	30	1	1
HLAN	152	138	38M	I	0,011	37	1	1
HLAN	152	135	40F	I	0,015	35	1	1
HLAN	153	139	38M	I	0,013	40	1	1
HLAN	154	139	33M	I	0,008	39	1	1
HLAN	154	137	36M	I	0,011	38	1	1
HLAN	154	144	43F	I	0,008	35	1	1
HLAN	155	141	32F	I	0,02	35	1	1
HLAN	155	140	34F	I	0,02	35	2	1
HLAN	155	141	35M	I	0,009	30	1	1
HLAN	155	141	36M	I	0,012	45	1	1
HLAN	155	134	37M	I	0,11	42	1	1
HLAN	155	142	37F	I	0,017	38	1,1	1
HLAN	155	142	37M	I	0,016	35	1	1
HLAN	155	140	38M	I	0,012	35	1	1
HLAN	155	141	38M	I	0,01	30	1	1
HLAN	155	140	40M	I	0,015	38	1	1
HLAN	155	142	42F	I	0,018	35	1,5	1
HLAN	156	136	32M	I	0,011	41	1,5	1
HLAN	156	141	35F	I	0,012	35	1	1
HLAN	156	142	37F	I	0,012	42	1,5	1
HLAN	156	142	38F	I	0,012	38	1	1
HLAN	156	141	41M	I	0,11	42	1	1
HLAN	156	143	41F	I	0,01	40	1	1
HLAN	157	142	37M	I	0,01	40	1,5	1
HLAN	157	140	38M	I	0,015	35	1,5	1
HLAN	157	140	39F	I	0,012	30	1	1
HLAN	157	143	39M	I	0,015	38	1	1
HLAN	157	142	42F	I	0,02	35	1	1
HLAN	157	141	48M	I	0,014	45	2	1
HLAN	158	142	37M	I	0,012	30	1	1

HLAN	158	144	37M	I	0,009	35	1		1
HLAN	158	143	40M	I	0,02	50	1		1,5
HLAN	158	142	41F	I	0,012	41	1		1
HLAN	158	142	42F	I	0,012	35	1		1
HLAN	158	143	42M	I	0,011	40	1		1
HLAN	159	142	35M	I	0,01	36	1		1
HLAN	159	145	38F	I	0,01	32	1		1
HLAN	159	142	41M	I	0,01	40	1		1
HLAN	160	144	39M	I	0,019	45	1		1
HLAN	160	144	41M	I	0,01	35	1		1
HLAN	161	145	39M	I	0,014	38	1		1
HLAN	161	141	40M	I	0,01	38	1		1
HLAN	161	145	40F	I	0,012	40	1		1
HLAN	161	146	40M	I	0,015	35	1		1
HLAN	161	145	41F	I	0,016	39	1		1
HLAN	161	152	47M	I	0,012	35	1		1
HLAN	162	145	37M	I	0,011	40	1		1
HLAN	162	145	38M	I	0,011	35	1		1
HLAN	162	145	41M	I	0,015	30	1		1
HLAN	162	148	41M	I	0,012	38	1		1
HLAN	162	146	42F	I	0,015	45	1		1
HLAN	162	145	43F	I	0,08	32	1		1
HLAN	162	145	43M	I	0,011	34	1		1
HLAN	162	146	43M	I	0,015	45	1,5		1
HLAN	162	146	43M	I	0,011	38	1		1
HLAN	162	154	44M	I	0,02	60	1		1
HLAN	162	139	45M	I	0,016	45	1,5		1
HLAN	162	145	45M	I	0,016	38	3		1
HLAN	162	146	46F	I	0,016	35	1		1
HLAN	162	151	47F	I	0,023	45	1,5		1
HLAN	163	149	38M	I	0,012	41	1		1
HLAN	163	149	39M	I	0,01	38	1		1
HLAN	163	141	40M	I	0,008	32	1		1
HLAN	163	142	40M	I	0,08	42	1		1
HLAN	163	148	40F	I	0,012	43	1		1
HLAN	163	147	44F	I	0,014	36	1		1
HLAN	163	149	45M	I	0,009	40	1		1
HLAN	163	143	48M	I	0,09	41	1		1
HLAN	164	147	36F	I	0,018	55	1,5		1
HLAN	164	148	38M	I	0,012	41	1		1
HLAN	164	146	42M	I	0,008	32	1		1
HLAN	164	147	44M	I	0,011	35	1		1
HLAN	164	149	51M	I	0,018	35	1		1
HLAN	165	165	48F	I	0,08	35	1		1
HLAN	166	149	40F	I	0,013	38	1		1
HLAN	166	144	45F	I	0,11	38	1		1
HLAN	166	149	46F	I	0,016	45	2		1
HLAN	166	150	46F	I	0,02	45	1,5		1
HLAN	166	150	48F	I	0,014	37	2		1
HLAN	167	153	41M	I	0,011	35	1		1
HLAN	167	151	44F	I	0,06	30	1		1
HLAN	167	151	46M	I	0,021	40	1		1
HLAN	167	151	47M	I	0,016	35	1		1
HLAN	168	148	40M	I	0,01	35	1		1
HLAN	168	153	44M	I	0,007	37	1		1
HLAN	168	157	50M	I	0,019	35	1,5		1
HLAN	168	154	53M	I	0,012	39	1		1
HLAN	169	148	48M	I	0,018	35	1		1
HLAN	169	151	48M	I	0,011	45	1		1
HLAN	170	153	47M	I	0,019	45	1		1
HLAN	170	154	47M	I	0,012	48	1		1
HLAN	170	158	48M	I	0,015	50	1		1
HLAN	170	152	50F	I	0,019	42	2		1

HLAN	170	154	51M	I	0,01	40	1	1
HLAN	170	154	51M	I	0,016	39	1	1
HLAN	171	159	49M	I	0,07	43	1	1
HLAN	171	154	51M	I	0,11	45	2	1
HLAN	171	154	52F	I	0,1	40	1	1
HLAN	172	155	46M	I	0,07	46	1	1
HLAN	172	156	49M	I	0,014	45	1	1
HLAN	172	157	52M	I	0,09	35	1	1
HLAN	172	153	53F	I	0,01	40	1	1
HLAN	172	156	54F	I	0,11	44	1,5	1
HLAN	172	157	54M	I	0,012	38	1	1
HLAN	172	159	54M	I	0,011	40	1	1
HLAN	173	155	45F	I	0,019	50	2	1
HLAN	173	156	48M	I	0,02	48	1	1
HLAN	173	151	50M	I	0,09	35	1	1
HLAN	173	155	51M	I	0,012	40	2	1
HLAN	173	157	80M	I	0,015	45	1,5	1
HLAN	174	155	52M	I	0,02	40	1	1
HLAN	174	157	58F	I	0,012	46	1	1
HLAN	174	155	59F	I	0,011	40	1	1
HLAN	174	156	59M	I	0,02	40	1	1,5
HLAN	175	158	50M	I	0,016	35	1,5	1
HLAN	175	157	55F	I	0,02	40	2	1
HLAN	175	156	58F	I	0,02	50	2	1,5
HLAN	175	163	58F	I	0,027	45	2	1
HLAN	176	156	53M	I	0,015	50	1	1
HLAN	176	156	59M	I	0,014	45	2	1
HLAN	176	157	59F	I	0,02	40	1	1
HLAN	177	161	53F	I	0,023	50	1,5	1
HLAN	177	160	56F	I	0,015	40	1,5	1
HLAN	178	155	49F	I	0,015	40	1,5	1
HLAN	178	162	49M	I	0,06	40	1	1
HLAN	178	161	50M	I	0,012	49	1,5	1
HLAN	178	162	51M	I	0,01	40	1	1
HLAN	178	162	54F	I	0,1	47	1	1
HLAN	178	160	59F	I	0,02	40	2	1
HLAN	178	160	59F	I	0,015	50	1	1
HLAN	178	162	60F	I	0,01	45	1,5	1
HLAN	179	163	54F	I	0,01	42	1	1
HLAN	180	162	25M	I	0,015	55	1	1
HLAN	180	161	59F	I	0,01	20	1	1
HLAN	180	163	62F	I	0,019	45	1,5	1
HLAN	180	162	64M	I	0,01	45	1	1
HLAN	181	159	55M	I	0,11	35	1	1
HLAN	181	165	58M	I	0,015	38	1,5	1
HLAN	181	163	67M	I	0,013	41	1	1
HLAN	182	169	50M	I	0,02	60	1	1
HLAN	182	162	55F	I	0,02	35	2	2
HLAN	182	160	61M	I	0,011	38	1	1
HLAN	182	167	66M	I	0,013	41	1,5	1
HLAN	183	164	55F	I	0,02	55	1	1
HLAN	183	171	58M	I	0,015	50	1	1
HLAN	183	164	66M	I	0,009	45	1	1
HLAN	183	168	69F	I	0,09	47	1	1
HLAN	183	170	69M	I	0,015	30	1	1
HLAN	184	163	60F	I	0,015	40	2	1
HLAN	184	165	60M	I	0,015	59	1	1
HLAN	184	166	61M	I	0,01	40	1	1
HLAN	184	167	64F	I	0,015	45	1,5	1
HLAN	185	170	72F	I	0,015	50	2	2
HLAN	186	170	65F	I	0,02	45	1,5	1
HLAN	186	163	70M	I	0,02	55	1	1
HLAN	187	172	62F	I	0,011	43	1	1

HLAN	187	169	65F	I	0,02	45	1,5	1
HLAN	188	169	26M	I	0,015	55	1	1
HLAN	188	169	55F	I	0,017	50	2	1
HLAN	188	171	64F	I	0,02	30	2	1
HLAN	189	171	68F	I	0,017	50	2	1
HLAN	189	170	71M	I	0,02	52	1	1
HLAN	189	170	73M	I	0,03	40	1	1
HLAN	189	171	74M	I	0,016	45	1	1
HLAN	190	170	58M	I	0,01	40	1	1
HLAN	190	173	67M	I	0,02	50	1	1
HLAN	190	172	72F	I	0,02	55	1,5	1,5
HLAN	191	172	69F	I	0,018	50	2	1
HLAN	191	172	71M	I	0,02	45	1	1
HLAN	192	173	69F	I	0,017	50	2	1
HLAN	192	174	73M	I	0,018	45	1,5	1
HLAN	193	174	62F	I	0,019	50	2	1
HLAN	193	174	65M	I	0,018	50	1	1
HLAN	193	172	66M	I	0,02	45	1	1
HLAN	194	180	64M	I	0,02	60	1	1
HLAN	194	172	78F	I	0,025	45	1,5	1
HLAN	195	176	55M	I	0,012	40	1	1
HLAN	195	176	88F	I	0,015	58	1	1
HLAN	196	172	62M	I	0,012	42	1	1
HLAN	197	177	75F	I	0,025	50	1,5	1
HLAN	197	183	93F	I	0,02	50	3	1
HLAN	199	173	65F	I	0,025	55	1	1
HLAN	199	180	73M	I	0,02	45	1	1,5
HLAN	199	179	76M	I	0,02	45	1	1,5
HLAN	199	180	83F	I	0,21	45	2	1
HLAN	199	186	84F	I	0,015	55	1,5	1
HLAN	199	182	97F	I	0,017	54	2,5	1
HLAN	200	176	71M	I	0,02	40	1	1
HLAN	200	180	73M	I	0,015	55	1	1,5
HLAN	200	181	73F	I	0,02	55	1,5	1
HLAN	200	181	74F	I	0,02	60	1	1
HLAN	200	182	76F	I	0,02	60	2	1,5
HLAN	200	182	86F	I	0,02	50	1,5	1
HLAN	201	182	89F	I	0,013	51	1,5	1
HLAN	201	180	90M	I	0,011	50	1	1,5
HLAN	202	183	70M	I	0,02	60	1	1,5
HLAN	203	182	73M	I	0,02	50	1	1
HLAN	204	182	74M	I	0,015	60	1	1
HLAN	204	183	80M	I	0,016	45	1,5	1
HLAN	205	185	57F	I	0,015	55	1	1
HLAN	205	183	81M	I	0,02	60	1	2
HLAN	205	186	82M	I	0,02	45	1	1,5
HLAN	207	185	77M	I	0,02	55	1	1,5
HLAN	207	185	82M	I	0,03	30	1,5	1
HLAN	207	188	92F	I	0,02	50	1,5	1
HLAN	207	186	97F	I	0,13	52	1,5	1
HLAN	208	190	81F	I	0,02	47	3	1,5
HLAN	208	188	86M	I	0,03	35	1,5	1
HLAN	208	192	91M	I	0,02	48	1	1
HLAN	208	185	108M	I	0,025	55	1	1
HLAN	209	190	58F	I	0,015	60	1,5	1
HLAN	209	189	87M	I	0,015	50	1	1
HLAN	210	188	78F	I	0,02	50	1,5	1
HLAN	210	190	89M	I	0,02	55	1	1,5
HLAN	210	195	94F	I	0,02	50	1,5	1
HLAN	210	189	107M	I	0,025	50	1	1
HLAN	211	188	96F	I	0,025	60	1,5	1
HLAN	211	190	96M	I	0,02	55	1	1
HLAN	212	192	98F	I	0,015	65	1,5	1

HLAN	212	193	109M	I	0,017	60	2	2
HLAN	213	190	88M	I	0,02	30	1,5	1
HLAN	214	193	99F	I	0,025	50	1,5	1
HLAN	215	195	80F	I	0,02	35	1	1
HLAN	215	191	99F	I	0,02	60	2	1
HLAN	215	194	102F	I	0,02	60	2	1,5
HLAN	215	195	102M	I	0,15	45	1	1,5
HLAN	215	195	102M	I	0,015	55	1	1
HLAN	216	194	102F	I	0,025	50	2	1
HLAN	216	196	105F	I	0,02	65	2	1,5
HLAN	216	195	106M	I	0,01	50	1	1
HLAN	217	194	92F	I	0,02	35	3	1
HLAN	217	193	106M	I	0,025	65	1	1
HLAN	217	197	118M	I	0,009	55	1	1,5
HLAN	218	197	108M	I	0,02	55	1	1,5
HLAN	219	198	96F	I	0,2	30	4	1
HLAN	220	198	75M	I	0,015	60	2	1,5
HLAN	220	198	105F	I	0,02	65	1,5	1
HLAN	220	199	106F	I	0,025	65	1,5	1
HLAN	220	200	112F	I	0,015	60	1,5	1
HLAN	221	200	92M	I	0,02	30	1	1
HLAN	221	200	98F	I	0,03	35	3	1
HLAN	221	202	112M	I	0,02	50	2	1,5
HLAN	221	198	121F	I	0,035	48	3	1
HLAN	222	202	100M	I	0,025	55	1	1
HLAN	222	204	107M	I	0,02	45	1	1,5
HLAN	222	204	112F	I	0,02	60	1,5	1
HLAN	223	206	114M	I	0,02	60	1	2
HLAN	224	204	108M	I	0,015	60	1	1
HLAN	224	204	109F	I	0,02	50	2	1,5
HLAN	225	204	105F	I	0,034	45	3	1
HLAN	225	215	108M	I	0,02	50	1	1
HLAN	225	205	118M	I	0,009	55	1	1,5
HLAN	226	205	100F	I	0,02	30	2	1
HLAN	227	202	106M	I	0,03	35	1,5	1
HLAN	227	200	125F	I	0,038	56	3,5	1
HLAN	227	204	138F	I	0,025	60	2	1
HLAN	228	208	122M	I	0,009	55	1	1,5
HLAN	229	208	122F	I	0,02	58	2	2
HLAN	230	207	108F	I	0,02	60	2	1
HLAN	230	210	108F	I	0,02	39	4	1
HLAN	230	208	116M	I	0,009	50	1	1,5
HLAN	230	204	119F	I	0,025	60	1,5	1
HLAN	232	211	129M	I	0,033	55	2	2
HLAN	235	212	126F	I	0,015	55	1,5	1
HLAN	235	214	142F	I	0,02	55	3	3
HLAN	236	212	118M	I	0,015	35	1,5	1
HLAN	237	215	132M	I	0,025	68	1	1
HLAN	237	213	151F	I	0,077	62	5	1
HLAN	238	215	137F	I	0,02	70	2	1,5
HLAN	238	215	140M	I	0,009	50	1	1,5
HLAN	240	215	114M	I	0,02	50	1	1
HLAN	240	215	154F	I	0,02	65	3	2
HLAN	241	219	142M	I	0,009	40	1	2
HLAN	242	223	150F	I	0,009	60	2	1,5
HLAN	242	219	156F	I	0,033	55	2,5	1
HLAN	243	223	136M	I	0,009	50	1	1,5
HLAN	244	220	141F	I	0,015	65	1,5	1
HLAN	244	225	149F	I	0,025	55	2	1
HLAN	246	223	126M	I	0,02	30	1	1
HLAN	247	228	164M	I	0,009	65	2	1,5
HLAN	249	226	157F	I	0,039	60	3,5	1
HLAN	255	231	158M	I	0,009	50	1	1

HLAN	255	234	170	F	I	0,028	65	2,5	1
HLAN	255	232	198	M	I	0,009	60	2	2
HLAN	260	240	168	F	I	0,061	68	3,5	1
HLAN	260	238	198	M	I	0,02	37	2	1
HLAN	260	235	222	M	I	0,009	65	2	2
HLAN	263	241	192	F	I	0,02	60	3	2
HLAN	265	240	180	M	I	0,009	50	1	1,5
HLAN	271	245	192	M	I	0,009	60	1	1,5
HLAN	280	255	224	F	I	0,02	60	5	1
HLAN	280	253	230	M	I		60	1,5	2,5
HLAN	283	260	202	M	I	0,01			1,5
HLAN	285	260	200	F	I		70	3	1,5
HLAN	290	265	246	F	I	0,02	55	3	1
HLAN	292	263	220	F	I		75	5	2
HLAN	294	274	234	M	I		60	1,5	2,5
HLAN	295	270	254	F	I		70	8	1,5
HLAN	296	278	260	M	I		65	1,5	2,5
HLAN	297	270	268	F	I		70	5	2,5
HLAN	298	268	275	M	I		65	1,5	3
HLAN	300	280	252	M	I	0,3	60	5	1,5
HLAN	300	273	260	F	I		65	5	2,5
HLAN	300	277	280	F	I	0,01	55	5	2
HLAN	300	285	292	M	I	0,01	60	1	1,5
HLAN	305	275	230	F	I		70	5	2,5
HLAN	306	280	310	M	I		75	1,5	2,5
HLAN	309	284	274	M	I	0,01	40	1	1,5
HLAN	310	280	270	F	I		75	4	2,5
HLAN	310	285	276	M	I	0,3	70	5	1,5
HLAN	310	280	302	F	I		70	2,5	2,5
HLAN	315	290	280	M	I		60	1	2,5
HLAN	317	285	305	M	I	0,01	60	3	1,5
HLAN	319	292	350	M	I	0,01	80	1	2
HLAN	320	280	272	M	I				2,5
HLAN	320	295	290	F	I		75	7	2
HLAN	320	292	298	F	I		70	4	2
HLAN	320	290	308	F	I		65	3	2,5
HLAN	320	290	362	M	I		75	1	2
HLAN	323	290	280	M	I		75	2	2
HLAN	323	292	435	M	I	0,01	55	5	1,5
HLAN	325	288	280	F	I		70	3	2
HLAN	325	300	320	F	I		70	5	1,5
HLAN	325	300	322	M	I		70	2	2
HLAN	326	303	322	F	I	1	80	7	2,5
HLAN	327	302	330	F	I	1	80	8	2,5
HLAN	328	298	370	F	I		80	9	4
HLAN	330	305	342	F	I		70	7	1,5
HLAN	330	300	346	F	I		80	9	3
HLAN	332	302	344	M	I	0,01	60	2	1,5
HLAN	332	307	414	F	I	0,01	90	4	2
HLAN	336	305	304	M	I	1	75	2	1
HLAN	344	317	400	F	I		75	9	2
HLAN	345	315	360	F	I	0,01	55	5	2
HLAN	346	320	404	M	I	0,01	60	5	1
HLAN	350	325	255	F	I	0,01	55	5	2,5
HLAN	350	322	392	M	I	1	75	1,5	1,5
HLAN	350	325	394	F	I		85	3	2
HLAN	350	320	426	M	I	0,3	80	5	2,5
HLAN	352	322	475	M	I		85	1	2,5
HLAN	353	327	390	M	I		75	1	2
HLAN	355	335	344	M	I		80	1	2
HLAN	355	325	352	F	I	1	90	7	1
HLAN	355	325	394	F	I	1	60	8	1
HLAN	355	328	404	F	I	1	80	7	2,5

HLAN	355	325	468	F	I		80	7	3
HLAN	357	323	376	F	I		75	7	4
HLAN	358	328	404	F	I	0,01	80	4	1,5
HLAN	360	330	412	M	I		75	1	1,5
HLAN	361	330	414	F	I		65	6	2
HLAN	363	332	354	F	I		75	6	1
HLAN	364	330	450	M	I	0,01	70	5	1
HLAN	364	336	524	M	I	0,015			2
HLAN	365	335	404	M	I		80	1,5	1,5
HLAN	365	330	406	M	I		75	1	2
HLAN	365	330	430	M	I	0,01	60	2	3
HLAN	365	335	490	M	I	0,01	90	2	2
HLAN	372	340	398	M	I		85	2	1,5
HLAN	374	340	396	M	I	1	80	3	1
HLAN	375	343	410	F	I	1	90	8	1,5
HLAN	376	343	494	F	I	1	90	9	4
HLAN	378	342	390	F	I	1	90	10	1
HLAN	378	345	412	M	I	1,5	75	1,5	2
HLAN	379	345	532	F	I	0,03	70	9	2
HLAN	380	340	1168	M	I	0,4	110	2	2,5
HLAN	382	348	482	M	I		80	1	3
HLAN	388	357	540	M	I		80	2	2,5
HLAN	390	360	470	F	I	1	110	8	1,5
HLAN	390	350	486	F	I	0,3	60	10	3
HLAN	395	360	470	F	I	1	95	8	2
HLAN	395	360	516	M	I	0,4	90	5	1,5
HLAN	397	360	520	F	I	1	80	10	2
HLAN	400	365	480	F	I	1	80	10	1
HLAN	400	370	620	F	I	0,5	70	5	2,5
HLAN	400	370	1358	F	I	0,3	100	10	2,5
HLAN	403	367	510	M	I	1	90	3	1,5
HLAN	405	370	494	M	I	1	80	2	1
HLAN	407	398	610	F	I		90	11	3
HLAN	410	375	548	F	I	1	100	7	2
HLAN	410	373	630	F	I	1,5	90	12	1
HLAN	410	390	776	F	I	0,3	100	5	2,5
HLAN	413	375	646	F	I	1,5	90	12	1
HLAN	420	383	564	F	I	1,5	90	10	1,5
HLAN	420	390	720	F	I	0,7	110	5	3
HLAN	427	395	724	M	I		80	1,5	2
HLAN	430	400	802	F	I	0,35	100	5	3
HLAN	430	400	846	M	I	0,4	80	1	3
HLAN	434	404	882	F	I	0,02	100	3	3
HLAN	440	410	500	F	I	1	60	15	1,5
HLAN	440	410	952	M	I	0,4	100	1	3
HLAN	440	410	972	F	I	0,3	130	10	3
HLAN	442	430	906	M	I	0,02	90	2	2,5
HLAN	445	408	690	M	I	1	90	2	2
HLAN	450	410	926	F	I	0,6	70	1	1,5
HLAN	450	410	1034	M	I	0,6	130	1	3
HLAN	455	415	678	F	I	1	90	18	2
HLAN	455	420	802	F	I	1,5	95	15	3
HLAN	460	430	900	F	I	0,7	100	5	1,5
HLAN	460	425	902	F	I	0,3	120	5	1,5
HLAN	460	420	964	M	I	0,7	110	1	1,5
HLAN	460	425	1054	F	I	0,5	120	10	3
HLAN	463	418	704	M	I	1	90	2,5	1
HLAN	465	423	838	F	I	1,5	90	17	2,5
HLAN	465	430	1058	M	I	0,4	105	5	2,5
HLAN	466	432	1078	F	I	0,009	95	8	3
HLAN	470	430	1136	M	I	0,4	90	1	3
HLAN	475	430	500	F	I	1,5	85	10	2
HLAN	475	435	982	M	I	1	85	2	1,5

HLAN	480	435	550	F	I	1	80	10		1
HLAN	480	445	804	F	I	1	40	5		1,5
HLAN	480	445	1000	F	I	0,02	11	6		4
HLAN	480	440	1080	M	I	0,6	120	1		2,5
HLAN	480	450	1194	F	I	0,8	130	5		3
HLAN	480	460	1224	F	I	0,7	140	10		4
HLAN	480	450	1248	F	I	0,6	90	10		3,5
HLAN	482	445	908	F	I	1,5	110	20		3,5
HLAN	484	449	1154	F	I	0,02	105	12		3
HLAN	485	450	1056	F	I	1,5	100	18		4
HLAN	490	450	1154	F	I	0,7	140	5		2,5
HLAN	490	450	1186	M	I	0,5	130	1		2,5
HLAN	490	450	1280	M	I	0,8	130	1		3,5
HLAN	490	450	1282	F	I	0,4	90	5		4
HLAN	499	457	934	F	I	1,5	110	15		2
HLAN	500	465	1108	M	I		125	2		4
HLAN	500	460	1226	M	I	0,9	120	1		3,5
HLAN	510	470	992	M	I	1	100	2		3
HLAN	510	470	1110	F	I	1,5	120	15		2
HLAN	510	470	1316	F	I	0,8	105	20		3
HLAN	515	470	1046	M	I	1	120	4		4
HLAN	515	470	1202	M	I		115	2		4
HLAN	520	480	1346	M	I	0,9	100	2		2,5
HLAN	522	475	1096	M	I	1	90	3		2,5
HLAN	525	475	1202	F	I	2,5	90	20		4
HLAN	530	480	750	F	I	1	90	5		3
HLAN	530	495	1618	M	I	0,5	130	5		4
HLAN	533	488	1198	F	I	1,5	120	20		2
HLAN	534	484	1176	F	I	2	95	18		2,5
HLAN	535	490	1325	M	I	0,3	90	3		3
HLAN	535	492	1354	M	I		130	2		4
HLAN	540	495	1208	F	I		110	18		1,5
HLAN	540	490	1440	F	I	0,5	160	10		3,5
HLAN	549	501	1314	M	I		125	2,5		4
HLAN	550	420	600	M	I	0,2	70	3		2,5
HLAN	550	505	1320	F	I	1,5	125	20		2
HLAN	553	510	1350	M	I	1,5	110	5		3
HLAN	555	515	900	M	I	1	90	2		3
HLAN	560	515	1490	M	DM	0,5	140	5		4
HLAN	565	530	916	F	I	2	90	10		4
HLAN	575	530	1504	F	DM	10	125	33		4
HLAN	580	532	1972	M	I	0,5	120	3		3
HLAN	587	533	1632	F	DM	4	130	20		2,5
HLAN	590	545	1628	M	DM	1,1	130	7		4
HLAN	595	555	1042	F	I		120	15		4
HLAN	600	550	1694	M	DM	1,1	110	8		4
HLAN	601	548	1750	M	DM	1,9	110	5		2
HLAN	620	570	1564	M	DM	2,1	120	5		2
HLAN	630	575	2000	F	MA	42	175	40	12488	3
HLAN	640	600	2050	M	MA	1,5	120	9		4
HLAN	640	580	2060	F	MA	66	225	55	17006	3
HLAN	642	585	2015	F	MA	38	190	41	11514	2,5
HLAN	642	590	2230	F	DM	16	155	38		4
HLAN	646	591	2000	F	DM	6	140	34		4
HLAN	650	595	1994	F	DM	20	170	33		3
HLAN	650	604	2700	M	PP	1	110	40		4
HLAN	653	595	2075	F	MA	18	145	35	13932	3,5
HLAN	655	605	2150	F	DM	10	120	34		4
HLAN	655	600	2315	M	DM	1,1	160	10		4
HLAN	660	610	2160	F	M	48	225	60	11120	3
HLAN	663	608	2190	F	DM	10	140	38		4
HLAN	665	605	2100	F	M	72	265	62	12504	2
HLAN	670	625	2160	F	MA	44	210	50	9900	3,5

HLAN	670	620	2215	F	MA	34	160	45	16252	3
HLAN	670	605	2250	F	DM	16	160	40		4
HLAN	670	620	2270	F	MA	76	250	70	11729	1,5
HLAN	670	615	2400	F	MA	34	195	43	11990	4
HLAN	672	615	2350	F	MA	22	160	43	15429	4
HLAN	675	620	2040	F	DM	8	130	40		3,5
HLAN	675	615	2500	F	MA	20	155	45	17200	3,5
HLAN	685	635	2645	F	DM	18	190	48		4
HLAN	690	640	2350	F	MA	32	170	50	22208	4
HLAN	690	640	2400	M	M	2,7	95	10		4
HLAN	693	635	2850	F	DM	10	130	45		4
HLAN	695	623	2250	F	DM	12	150	35		3,5
HLAN	695	635	2445	F	M	96	240	55	16864	2,5
HLAN	695	633	2600	M	DM	1,5	140	8		4
HLAN	695	640	2600	F	MA	11	110	10	14080	4
HLAN	698	635	2500	M	MA	1,5	160	7		3,5
HLAN	700	640	2420	F	DM	8	160	25		3
HLAN	700	640	2600	M	PP	1,5	100	10		4
HLAN	700	643	2850	F	MA	12	123	39	16896	4
HLAN	702	645	3100	F	DM	6	140	25		2,5
HLAN	703	645	2450	M	DM	2,2	120	7		3,5
HLAN	705	648	2650	F	MA	24	170	40	20392	3,5
HLAN	705	650	2750	F	DM	14	180	42		4
HLAN	705	650	3300	F	MA	34	153	36	17226	4
HLAN	708	650	2700	F	MA	60	215	55	16960	3
HLAN	710	645	2600	M	M	2,5	110	10		3,5
HLAN	710	648	2750	F	MA	26	180	41	15062	4
HLAN	710	665	2750	F	M	114	220	60	23370	3,5
HLAN	710	645	2850	M	DM	2,7	110	7		4
HLAN	715	660	2850	M	MA	2,7	100	7		4
HLAN	717	655	2900	M	MA	2,5	105	9		3,5
HLAN	717	660	3100	F	MA	72	235	60	17904	4
HLAN	725	663	2650	F	DM	18	160	45		2,5
HLAN	725	655	3100	M	MA	2,7	70	10		4
HLAN	725	670	3100	F	MA	52	190	58	16466	3
HLAN	729	665	2800	F	MA	16	145	42	20672	4
HLAN	729	667	3050	F	MA	16	145	42	15637	4
HLAN	730	675	2865	F	M	90	280	70	15030	2
HLAN	730	660	3000	F	DM	12	175	30		4
HLAN	730	675	3600	M	MA	3,4	120	12		4
HLAN	740	690	2100	F	MA	60	210	60	13240	3
HLAN	743	683	2700	M	MA	2,9	120	10		3
HLAN	745	685	3400	M	MA	2,8	110	12		4
HLAN	745	690	3700	F	M	108	260	73	20340	3
HLAN	750	665	3060	M	MA	2,5	100	7		4
HLAN	750	690	3250	M	DM	2	170	8		4
HLAN	755	690	2950	F	M	114	280	70	22572	2,5
HLAN	755	693	3100	M	MA	2,5	110	10		3,5
HLAN	755	680	3200	M	DM	2	130	7		4
HLAN	760	690	3550	M	M	2,7	110	10		4
HLAN	770	710	3150	M	M	2,8	130	5		4
HLAN	757	697	3300	M	DM	1,6	140	10		4
HLAN	695	635	2850	F	M	124	250	70	18393	2,5
HLAN	765	705	2850	F	M	54	245	55	10548	2,5
HLAN	655	590	1750	M	DM	1,5	80	10		1
HLAN	725	655	2500	M	M	2,5	125	8		1
HLAN	795	725	4050	F	MA	34	182	45	21080	4
HLAN	675	630	3325	F	PP	6	130	20		4
HLAN	562	514	1427	F	MA	23	140	37	4232	3
HLAN	600	560	1400	F	I	3	110	20		1,5
HLAN	600	570	1698	M	DM	2,3	90	5		1
HLAN	613	565	2325	M	PP	1,5	98	5		2,5
HLAN	615	555	1674	F	MA	26	170	40	5555	1

HLAN	626	574	2121	F	DM	10	125	36		3,5
HLAN	630	580	1900	F	M	44	200	48	10545	1,5
HLAN	635	575	1800	M	MA	2,8	120	5		1
HLAN	645	595	2000	F	M	52	230	60	11856	1,5
HLAN	645	590	2040	F	M	44	205	48	11850	2
HLAN	650	590	1984	F	M	36	245	50	9576	1,5
HLAN	655	600	2335	M	DM	2,2	100	10		3
HLAN	658	600	1994	F	MA	68	215	50	12602	2
HLAN	660	595	1788	M	DM	2,5	95	7		2
HLAN	660	590	1854	M	M	3,1	290	9		1,5
HLAN	660	600	1982	F	PP	38	175	35		2
HLAN	660	595	2143	M	DM	2	90	5		2
HLAN	660	615	2625	F	M	60	210	50	15920	1,5
HLAN	670	620	2250	M	MA	2,8	130	8		3,5
HLAN	670	610	2275	F	PP	16	135	35		1
HLAN	670	600	2510	F	MA	56	205	55	9165	3
HLAN	675	620	2205	M	DM	1,5	95	50		3
HLAN	680	610	2080	F	M	46	215	60	10258	1,5
HLAN	680	620	2100	M	MA	2,9	90	95		1,5
HLAN	680	630	2325	F	M	52	230	60	12878	1,5
HLAN	680	620	2550	F	M	74	245	60	15342	2
HLAN	684	635	2525	M	M	2,9	60	8		1
HLAN	685	615	2470	F	MA	42	180	42	10668	2
HLAN	690	640	2100	F	M	56	240	70	10397	1,5
HLAN	690	635	2255	F	M	46	210	50	10135	2,5
HLAN	690	630	2355	F	M	44	215	55	10340	1
HLAN	690	640	2650	F	MA	66	220	42	18700	1
HLAN	695	635	2555	F	M	50	200	55	11133	1,5
HLAN	695	640	2600	F	MA	44	190	40	11440	1,5
HLAN	699	636	2755	F	M	16	150	30	14976	1,5
HLAN	700	640	2250	F	M	34	200	50	8885	3
HLAN	700	640	2757	M	DM	2,4	110	10		4
HLAN	700	650	2850	F	M	134	240	73	24834	2
HLAN	703	647	2575	F	MA	52	240	57	13676	1,5
HLAN	704	654	3125	F	M	54	200	50	16668	2,5
HLAN	705	640	2290	M	DM	1,5	170	4		1,5
HLAN	705	640	2330	F	DM	8	105	30		3
HLAN	705	645	2350	M	M	2,7	110	10		3
HLAN	710	650	2300	M	PP	2,6	90	5		1,5
HLAN	710	655	2370	M	MA	2,3	90	10		1,5
HLAN	710	645	2530	F	M	62	235	63	14053	1,5
HLAN	710	650	2595	M	M	3,7	100	13		3,5
HLAN	710	650	2915	F	M	92	240	60	19810	2,5
HLAN	710	655	3000	F	M	92	250	55	16989	3,5
HLAN	710	650	3325	M	M	2,8	75	10		4
HLAN	715	645	2475	M	MA	2	95	5		1,5
HLAN	715	650	2800	F	M	72	240	63	22080	1,5
HLAN	715	650	3700	M	MA	2,8	120	10		3,5
HLAN	720	660	2375	M	PP	2,7	80	5		1,5
HLAN	725	665	2550	M	M	3,4	130	5		3,5
HLAN	725	664	3350	F	M	100	220	70	17833	2,5
HLAN	727	661	3050	M	M	2	130	10		2,5
HLAN	730	670	2385	F	M	60	210	55	10080	2,5
HLAN	730	665	2450	M	M	2,5	140	7		4
HLAN	735	675	2955	F	M	64	230	75	14741	1,5
HLAN	740	680	3025	F	MA	52	220	55	14629	1,5
HLAN	745	665	2475	F	MA	46	210	40	9048	1,5
HLAN	745	680	3075	M	PP	2,6	73	10		3
HLAN	748	680	3000	M	M	3,8	90	12		3,5
HLAN	750	690	2750	F	MA	108	160	65	22860	3
HLAN	750	685	3050	M	DM	2,4	130	8		4
HLAN	750	700	3325	M	M	2,6	100	5		2,5
HLAN	750	685	3675	F	M	144	260	60	25584	3,5

HLAN	753	683	3100	M	M	2,8	110	10		3,5
HLAN	755	695	3163	F	MA	38	95	9	10323	3
HLAN	760	690	2925	M	M	2,8	90	10		4
HLAN	760	700	3350	M	M	3,5	140	10		4
HLAN	770	700	3355	M	PP	2,5	100	8		3
HLAN	770	710	3400	M	M	3,5	150	10		3,5
HLAN	780	715	3125	M	M	2,8	90	10		2
HLAN	780	720	3255	M	MA	2,9	85	10		2,5
HLAN	780	715	3300	M	PP	2,7	150	12		4
HLAN	785	715	3400	M	MA	2,9	100	10		3
HLAN	790	725	3585	F	M	82	220	50	15935	1,5
HLAN	795	725	2905	M	M	2,5	115	10		4
HLAN	810	750	3575	M	M	2,9	100	5		2,5
HLAN	815	745	3955	M	M	4,2	160	10		2,5
HLAN	350	320	350	M	I	0,3	45	1		1,5
HLAN	500	460	1270	M	I	0,5	90	2		3
HLAN	650	600	2300	F	MA	84	125	35	12824	3
HLAN	682	625	2400	M	DM	1,7	115	7		2,5
HLAN	690	630	2850	M	PP	1,6	110	9		3
HLAN	710	640	2650	F	DM	12	142	42		3
HLAN	725	660	2800	M	DM	1,5	130	6		3
HLAN	730	665	3000	F	MA	16	130	42	12202	3
HLAN	735	670	3200	M	DM	1,5	95	10		3,5
HLAN	775	710	4400	M	PP	2	150	10		4
HLAN	297	272	242	M	I		60	2		2
HLAN	323	285	256	M	I		60	1,5		1,5
HLAN	325	295	274	F	I	1	50	1		1
HLAN	325	295	280	M	I		70	1,5		2
HLAN	330	300	304	F	I		55	8		2
HLAN	345	310	430	M	I		80	1,5		2,5
HLAN	370	335	432	F	I		85	12		2
HLAN	390	350	1684	M	I	0,4	130	1		1,5
HLAN	395	365	672	M	I	0,2	55	1		1
HLAN	410	370	658	M	I		80	1,5		3
HLAN	412	380	746	M	I		80	1,5		4
HLAN	433	400	716	M	I		80	2		4
HLAN	440	400	768	M	I	0,5	80	2		2,5
HLAN	450	410	600	F	I	1,5	115	15		3
HLAN	450	410	1654	F	I	0,7	90	10		3,5
HLAN	463	423	650	F	I		110	13		4
HLAN	470	430	800	F	I	1,5	110	11		4
HLAN	489	449	900	F	I	2,5	110	15		4
HLAN	500	460	1340	F	I	0,7	80	10		3
HLAN	505	460	960	M	DM	2	80	4		1
HLAN	530	490	1248	F	I	1	110	15		1
HLAN	545	500	1332	F	MA	14	130	30	2697	3
HLAN	550	510	820	F	I	1	70	10		1,5
HLAN	545	500	1354	F	MA	6	120	28	6458	2
HLAN	555	510	1294	F	DM	10	210	40		2
HLAN	555	505	1431	F	M	44	180	43	4176	2,5
HLAN	555	505	1482	F	MA	12	110	19	7758	2,5
HLAN	555	510	1896	F	I	2	100	10		3,5
HLAN	560	510	774	F	I	1,5	75	10		1,5
HLAN	560	520	1574	F	I	2	95	10		3
HLAN	565	520	1318	F	I	1,5	55	15		1
HLAN	570	530	1928	F	I	2	110	20		3,5
HLAN	580	540	1280	F	MA	32	170	40	6794	1
HLAN	580	525	1663	F	M	68	225	50	13622	3
HLAN	580	530	1668	F	MA	11	115	30		3
HLAN	584	540	1877	F	MA	7	120	32	3108	3,5
HLAN	590	545	1849	M	DM	2	100	8		2
HLAN	600	545	1724	F	MA	44	200	50	8257	1
HLAN	600	570	1850	F	M	40	120	45	10333	2,5

HLAN	600	540	1905	M	M	2,8	120	10		2,5
HLAN	600	570	1950	F	M	36	135	40	10260	2,5
HLAN	600	540	1975	F	M	35	110	40	8411	2,5
HLAN	600	560	2140	M	DM	1,5	130	5		3,5
HLAN	602	550	1895	M	DM	1,9	65	10		3
HLAN	605	550	1806	F	MA	36	202	42	8460	3
HLAN	608	570	2625	F	DM	25	100	22		4
HLAN	610	560	1814	F	MA	20	155	40	4966	1,5
HLAN	610	555	1894	F	MA	10	120	30	4086	2,5
HLAN	610	550	2005	F	M	38	140	50	9462	2,5
HLAN	627	572	1710	F	DM	10	135	35		3
HLAN	630	575	2198	F	MA	90	220	50	17850	3
HLAN	640	580	1580	M	DM	2,1	90	5		2
HLAN	640	600	2250	F	M	58	200	65	9879	1,5
HLAN	645	590	1900	F	M	46	210	55	9092	2
HLAN	645	585	2070	F	MA	32	55	45	7957	1,5
HLAN	647	580	2320	F	M	64	225	55	12650	2
HLAN	650	595	2035	F	DM	8	102	30		2,5
HLAN	650	590	2115	F	M	55	115	45	11696	2,5
HLAN	655	600	2090	M	DM	2	70	7		1,5
HLAN	655	600	2505	F	DM	14	145	43		3
HLAN	657	600	2140	F	M	104	235	63	17160	2,5
HLAN	658	595	1820	F	MA	68	90	5	12784	1,5
HLAN	658	600	2320	F	M	84	200	65	18088	2,5
HLAN	658	608	2375	F	M	42	190	50	9912	2
HLAN	660	600	1764	M	DM	2,1	65	4		1
HLAN	660	600	2165	F	MA	8	155	35	7536	3
HLAN	660	600	2635	F	DM	4	125	20		3,5
HLAN	660	625	2515	M	MA	2,2	95	9		2,5
HLAN	660	600	2620	M	M	2,9	125	8		2,5
HLAN	660	600	2450	F	MA	62	175	63	14322	1,5
HLAN	660	620	3250	F	DM	14	120	30		4
HLAN	665	610	2150	M	MA	1,5	120	5		1
HLAN	665	605	2400	F	M	100	257	70	15680	2
HLAN	665	605	2495	F	MA	72	230	50	18100	3,5
HLAN	668	610	2320	F	DM	8	140	35		2,5
HLAN	668	615	2520	F	DM	8	142	32		2
HLAN	670	610	2095	M	DM	2,3	100	8		3,5
HLAN	670	625	2425	F	MA	20	155	43	15293	1
HLAN	670	630	2600	M	PP	2,5	140	10		1
HLAN	674	614	2125	F	M	22	130	30	13346	1
HLAN	675	615	2200	F	DM	10	140	33		3,5
HLAN	675	620	2310	F	DM	10	135	30		1,5
HLAN	675	630	2750	F	DM	14	160	38		4
HLAN	680	625	2090	M	M	2,8	120	9		1
HLAN	680	625	2255	M	DM	1,9	80	8		3
HLAN	680	630	2850	F	M	42	205	55	9198	1,5
HLAN	680	630	2400	F	DM	4	110	20		4
HLAN	680	630	3300	M	DM	2	130	1		4
HLAN	680	640	3300	F	DM	4	120	30		4
HLAN	682	613	2763	M	RS	2,4	80	10		3,5
HLAN	683	625	2070	M	MA	2,5	100	8		1
HLAN	685	630	2200	F	MA	14	140	33	7382	2
HLAN	687	630	3000	F	DM	15	180	43		4
HLAN	690	640	2100	M	RS	1,8	135	5		4
HLAN	690	630	2105	M	DM	2,3	110	50		3
HLAN	690	630	2300	M	DM	1,5	125	6		2,5
HLAN	690	640	2325	F	M	43	195	52	10133	2,5
HLAN	690	640	2450	F	M	90	135	10	16260	2,5
HLAN	692	630	1850	M	DM	2,5	75	5		1
HLAN	695	640	2020	F	DM	6	160	30		3,5
HLAN	695	635	2350	F	M	56	220	57	11442	2,5
HLAN	695	630	2455	F	MA	108	255	60	18684	2

HLAN	695	640	2510	F	DM	11	140	33		3,5
HLAN	698	654	2750	M	M	2,7	110	9		3
HLAN	699	642	2230	M	MA	2,5	90	8		2,5
HLAN	700	640	2300	M	PP	2,8	110	7		1
HLAN	700	635	2315	M	PP	2	170	6		1
HLAN	700	650	2600	F	M	60	245	55	10740	2
HLAN	700	655	2950	F	MA	36	150	50	19824	1,5
HLAN	703	655	3250	M	M	2,5	80	7		4
HLAN	707	662	3950	F	DM	14	145	40		4
HLAN	709	652	2750	M	M	2,5	99	8		3,5
HLAN	710	650	2300	M	M	2,6	110	10		3
HLAN	710	650	2395	F	MA	58	200	40	14268	1,5
HLAN	710	645	2400	F	M	68	255	55	11741	2
HLAN	710	650	2400	M	MA	2	92	100		2,5
HLAN	710	640	2535	M	M	2,5	110	7		2,5
HLAN	710	660	2575	M	RS	2	170	5		2,5
HLAN	710	660	2725	M	DM	3	140	12		2,5
HLAN	710	650	3200	F	DM	8	120	40		3,5
HLAN	712	650	2400	F	DM	10	142	47		2,5
HLAN	712	662	3425	F	DM	22	120	35		4
HLAN	715	650	2500	M	M	2,8	100	8		3,5
HLAN	715	648	2675	F	MA	50	160	38		2
HLAN	715	660	2800	F	MA	66	230	55	12320	4
HLAN	720	660	2500	M	M	2,5	142	9		3,5
HLAN	720	655	2735	M	MA	2	95	6		2,5
HLAN	720	670	2878	M	DM	2,2	100	9		3
HLAN	720	668	3150	M	PP	2,6	145	8		3,5
HLAN	720	665	3300	F	MA	14	155	35	14644	4
HLAN	720	670	3300	F	DM	14	120	30		3,5
HLAN	720	660	3350	F	M	120	225	70	24040	2
HLAN	725	655	3800	M	DM	1,6	110	7		4
HLAN	730	664	2675	F	MA	15	170	45	19020	1,5
HLAN	730	675	3090	M	DM	2,2	80	8		3
HLAN	730	670	3100	F	DM	10	140	30		2,5
HLAN	730	670	3550	M	M	2,2	160	10		4
HLAN	730	670	3775	M	PP	1,5	150	2,5		4
HLAN	734	664	2550	M	MA	1,8	125	9		3
HLAN	735	670	3050	F	DM	18	165	40		4
HLAN	740	680	2625	M	M	2,1	70	8		1,5
HLAN	740	675	2785	M	M	2,5	140	5		1
HLAN	740	665	3150	F	DM	18	240	40		2,5
HLAN	740	690	3800	F	DM	14	160	30		4
HLAN	741	680	2825	M	PP	2,6	85	5		2,5
HLAN	745	675	3350	F	M	70	95	60	13976	2,5
HLAN	745	680	3574	M	M	2,8	130	10		3,5
HLAN	747	677	3050	F	M	64	220	60	13376	2,5
HLAN	750	695	2750	M	M	2	140	10		2
HLAN	750	686	2995	M	M	3,5	120	10		3
HLAN	750	685	3005	M	PP	2,7	105	8		4
HLAN	754	696	3110	M	M	2,7	110	8		3
HLAN	758	693	3550	M	PP	1,5	115	9		4
HLAN	760	690	2635	M	M	2,6	85	10		3
HLAN	760	700	4300	M	DM	2	160	10		4
HLAN	770	700	3340	M	M	3,2	105	8		4
HLAN	770	710	3550	M	DM	2	160	10		3
HLAN	775	710	3350	M	DM	3,5	150	8		3
HLAN	775	705	3900	M	DM	1,5	100	10		4
HLAN	777	715	3800	M	MA	2,3	160	11		4
HLAN	785	710	3275	M	M	2,8	120	10		1,5
HLAN	790	730	3850	M	M	3,7	100	12		3,5
HLAN	790	725	4750	M	M	2,5	120	10		4
HLAN	792	730	3600	M	M	3,8	100	12		3,5
HLAN	800	740	4300	M	M	2,5	190	10		4

HLAN	810	755	4600	M	M	2,8	180	10	3,5
HLAN	820	750	3350	M	M	2,8	160	8	2
HLAN	820	750	4300	M	DM	2	140	1	1,5
HLAN	832	762	4400	M	MA	2,5	150	12	2
HLAN	836	755	4100	M	M	2	140	1	2
SÔ	222	200	86	M	I	0,008	40	1	1
SÔ	235	210	116	M	I	0,008	35	0,5	1,5
SÔ	236	212	134	M	I	0,008	50	0,5	1,5
SÔ	246	221	144	M	I	0,008	45	1	2
SÔ	260	235	160	M	I	0,008	40	1	2
SÔ	340	315	430	F	I	0,01	60	3	2
SÔ	340	310	450	M	I	0,01	65	2	2,5
SÔ	422	390	520	F	I	0,1	90	2	3,5
SÔ	186	165	67	M	I	0,01	45	1	1
SÔ	210	187	87	M	I	0,02	50	1	2
SÔ	225	203	115	M	I	0,01	50	1	2
SÔ	245	220	145	M	I	0,01	60	1	1
SÔ	296	270	276	M	I	0,01	60	1	3
SÔ	542	495	1871	F	I	1	125	7	3,5
SÔ	248	230	132	F	I	0,15	62	6	2,5
SÔ	265	242	170	F	I	0,2	55	3	1
SÔ	270	345	165	F	I	0,1	65	3	2,5
SÔ	270	255	223	F	I	0,15	50	1,5	2
SÔ	273	243	263	M	I	0,2	68	2	2,5
SÔ	275	251	209	F	I	0,09	75	2	1
SÔ	275	255	252	M	I	0,2	55	1	2
SÔ	278	255	189	M	I	0,09	80	2	1,5
SÔ	280	260	216	M	I	0,25	50	1	1,5
SÔ	280	260	256	F	I	0,15	60	2	1,5
SÔ	280	260	264	M	I	0,1	70	1	1,5
SÔ	280	250	340	M	I	0,15	57	1	1,5
SÔ	284	255	210	F	I	0,15	55	5	1,5
SÔ	285	258	195	M	I	0,1	70	2	1,5
SÔ	285	358	230	M	I	0,25	55	1,5	1,5
SÔ	285	258	241	M	I	0,2	65	1,5	1,5
SÔ	285	265	270	M	I	0,1	55	1	1,5
SÔ	285	263	294	M	I	0,15	55	1	1,5
SÔ	288	260	189	M	I	0,3	70	1,5	3
SÔ	290	260	215	M	I	0,2	55	1	2,5
SÔ	290	260	230	M	I	0,15	65	1	1,5
SÔ	290	262	262	F	I	0,2	70	4	2,5
SÔ	290	270	274	M	I	0,2	75	1	1,5
SÔ	290	270	278	M	I	0,15	60	1	2
SÔ	290	260	287	M	I	0,15	80	1	2
SÔ	291	265	248	M	I	0,2	50	2	1,5
SÔ	292	278	185	M	I	0,15	70	2	2
SÔ	292	270	304	M	I	0,15	70	1	1,5
SÔ	295	270	263	M	I	0,1	50	1	1,5
SÔ	295	270	288	F	I	0,15	60	2	2
SÔ	295	270	290	M	I	0,15	75	1	1,5
SÔ	296	270	331	F	I	0,15	75	2	2,5
SÔ	297	272	268	M	I	0,15	65	1,5	2
SÔ	297	266	351	M	I	0,2	65	2	2
SÔ	298	275	262	F	I	0,15	55	2	2
SÔ	300	273	250	M	I	0,15	65	2	1,5
SÔ	300	280	289	M	I	0,2	60	1	2
SÔ	300	270	292	M	I	0,2	65	1	1,5
SÔ	302	270	390	F	I	0,2	70	4	1,5
SÔ	303	280	278	M	I	0,2	40	1	2
SÔ	304	282	278	M	I	0,15	50	1	2
SÔ	305	275	270	F	I	0,2	55	1,5	1,5
SÔ	305	275	275	M	I	0,2	55	1	1,5
SÔ	305	280	285	M	I	0,15	75	2	2

SÔ	305	280	326	M	I	0,15	70	1	1,5
SÔ	305	275	336	M	I	0,1	55	1,5	2
SÔ	305	280	346	M	I	0,025	60	1	1,5
SÔ	306	285	302	F	I	0,15	60	2	2,5
SÔ	306	283	308	M	I	0,2	50	1,5	2
SÔ	306	280	332	F	I	0,2	70	4	2
SÔ	307	280	270	F	I	0,2	55	4	1,5
SÔ	307	286	316	M	I	0,15	55	1	2
SÔ	308	285	338	F	I	0,2	65	2,5	2
SÔ	310	280	351	M	I	0,1	75	1	1,5
SÔ	315	300	412	M	I	0,2	65	1	2,5
SÔ	317	290	290	M	I	0,15	60	2	3
SÔ	317	292	336	F	I	0,15	60	1	2
SÔ	318	295	295	M	I	0,2	55	1,5	3
SÔ	318	298	365	F	I	0,2	55	5	4
SÔ	320	295	331	M	I	0,2	60	1,5	3
SÔ	320	300	342	M	I	0,25	75	2	2
SÔ	320	290	350	M	I	0,2	65	2	3,5
SÔ	320	295	360	F	I	0,2	70	5	4
SÔ	321	298	324	M	I	0,15	50	1	2
SÔ	323	298	320	M	I	0,15	40	1	1,5
SÔ	325	300	357	M	I	0,2	60	1,5	3
SÔ	325	295	358	M	I	0,15	60	2	3
SÔ	326	301	342	M	I	0,2	55	1,5	3
SÔ	327	300	351	M	I	0,2	60	1,5	2,5
SÔ	327	300	353	M	I	0,15	65	2	3
SÔ	328	298	290	F	I	0,3	65	15	1,5
SÔ	328	290	300	M	I	0,2	55	1,5	1,5
SÔ	328	300	370	M	I	0,2	55	2	3
SÔ	329	301	337	M	I	0,2	61	1	2
SÔ	330	296	290	M	I	0,2	60	1,5	1,5
SÔ	330	298	305	F	I	0,2	55	1,5	1,5
SÔ	330	302	330	M	I	0,2	60	2	3
SÔ	330	300	350	M	I	0,2	58	1,5	3
SÔ	332	303	365	M	I	0,25	60	1,5	3
SÔ	332	305	380	M	I	0,2	60	1,5	3,5
SÔ	332	305	385	F	I	0,2	60	5	3,5
SÔ	332	305	389	M	I	0,2	65	1,5	2,5
SÔ	335	300	280	F	I	0,2	65	6	2,5
SÔ	335	298	285	M	I	0,25	50	2	1,5
SÔ	335	308	295	F	I	0,2	70	10	1
SÔ	335	302	340	M	I	0,25	65	2	2,5
SÔ	335	307	356	M	I	0,15	65	1,5	3
SÔ	335	307	378	F	I	0,2	55	4	3,5
SÔ	335	305	385	F	I	0,2	60	4	2,5
SÔ	335	312	385	M	I	0,2	70	1,5	2
SÔ	337	310	395	M	I	0,2	57	1	3
SÔ	338	310	338	M	I	0,15	60	2	3
SÔ	338	315	372	M	I	0,2	55	1,5	3
SÔ	340	315	446	M	I	0,25	70	1	2
SÔ	340	325	481	F	I	0,2	65	2,5	2,5
SÔ	342	310	410	M	I	0,2	58	1,5	3
SÔ	342	327	410	M	I	0,2	60	1	3
SÔ	344	315	380	F	I	0,2	59	6	2,5
SÔ	345	312	385	M	I	0,25	55	2	2,5
SÔ	345	315	414	M	I	0,15	65	2	3
SÔ	345	318	425	F	I	0,2	58	4	3,5
SÔ	345	315	435	M	I	0,15	85	3	3
SÔ	347	321	431	F	I	0,15	75	5	3,5
SÔ	350	320	376	F	I	0,2	65	4	3
SÔ	350	321	400	F	I	0,1	85	8	3
SÔ	355	330	355	M	I	0,25	60	1,5	1
SÔ	355	320	365	F	I	0,25	65	12	1,5

SÔ	355	320	370	F	I	0,2	60	4	3,5
SÔ	355	325	485	F	I	0,1	75	6	3
SÔ	360	330	470	F	I	0,2	55	5	3,5
SÔ	360	330	542	M	I	0,3	65	1,5	3
SÔ	361	325	430	M	I	0,2	60	1,5	2,5
SÔ	362	338	476	F	I	0,15	70	5	3,5
SÔ	365	334	485	F	I	0,2	65	4	3
SÔ	365	336	560	M	I	0,2	60	2	3
SÔ	369	338	547	M	I	0,2	75	2	3
SÔ	370	330	580	M	I	0,2	60	1,5	3,5
SÔ	372	342	482	M	I	0,2	65	1,5	2
SÔ	373	335	590	M	I	0,2	55	1,5	3
SÔ	375	344	495	F	I	0,2	58	4	3
SÔ	375	340	528	F	I	0,15	65	12	2,5
SÔ	375	340	530	M	I	0,3	60	1,5	3
SÔ	376	340	525	M	I	0,15	78	2	2
SÔ	380	345	484	F	I	0,2	60	1,5	2
SÔ	380	350	589	M	I	0,2	55	1,5	3
SÔ	382	350	540	M	I	0,15	85	6	2
SÔ	385	352	595	M	I	0,2	95	2	3
SÔ	385	365	595	M	I	0,2	60	1,5	3
SÔ	385	355	786	M	I	0,2	80	3	2,5
SÔ	387	352	620	F	I	0,2	75	2	3
SÔ	390	362	591	M	I	0,2	65	1,5	3,5
SÔ	395	375	600	M	I	0,2	70	1,5	3,5
SÔ	395	362	675	F	I	0,15	95	12	2
SÔ	400	362	380	M	I	0,25	62	1,5	4
SÔ	405	375	655	F	I	0,4	70	4	2,5
SÔ	405	370	734	M	I	0,2	65	1,5	4
SÔ	405	380	755	M	I	0,13	80	2	2
SÔ	408	375	665	F	I	0,35	75	7	3,5
SÔ	410	375	672	M	I	0,2	65	2	2,5
SÔ	410	378	720	M	I	0,1	95	2	2
SÔ	410	375	740	F	I	0,25	60	5	4
SÔ	414	380	749	F	I	0,2	65	5	4
SÔ	415	385	855	F	I	0,2	95	13	2
SÔ	420	387	785	M	I	0,25	75	2	4
SÔ	420	387	825	M	I	0,25	65	1,5	4
SÔ	425	398	550	M	I	0,25	75	2	3
SÔ	425	400	790	M	I	0,3	70	2	4
SÔ	425	395	860	M	I	0,2	70	1,5	4
SÔ	430	400	896	M	I	0,15	80	3	3
SÔ	435	395	1500	M	I	0,35	75	8	3
SÔ	435	410	1520	F	I	0,3	95	3	4
SÔ	436	400	1510	M	I	0,2	95	3	4
SÔ	437	402	1505	M	I	0,3	85	8	3
SÔ	445	300	755	M	I	0,6	70	2	3
SÔ	450	425	610	F	I	0,1	85	8	2
SÔ	450	410	946	M	I	0,2	75	3	2,5
SÔ	450	415	1475	F	I	0,4	70	10	3
SÔ	455	392	740	M	I	0,3	60	1,5	3
SÔ	455	430	1152	M	I	0,1	90	10	3
SÔ	462	425	1033	M	I	0,25	70	2	4
SÔ	462	430	1040	M	I	0,1	90	3,5	3
SÔ	465	430	1038	M	I	0,2	70	3	3
SÔ	470	440	1060	M	I	0,2	75	2	4
SÔ	475	450	675	F	I	0,25	75	10	3
SÔ	478	435	655	F	I	0,2	80	8	2,5
SÔ	480	440	1410	M	I	0,15	90	3	3
SÔ	485	265	281	M	I	0,15	60	1	1,5
SÔ	492	465	1700	M	I	0,4	95	3,5	3,5
SÔ	495	460	1278	F	I	0,3	100	11	3
SÔ	500	460	1755	M	I	0,5	90	3	3,5

SÔ	515	475	1515	M	I	0,5	115	15	4
SÔ	515	475	1600	F	I	0,4	115	15	4
SÔ	520	475	1850	M	I	0,5	85	4	4
SÔ	527	480	1865	F	I	0,5	80	3	4
SÔ	545	499	1775	F	DM	1,95	120	8	3,5
SÔ	605	560	1655	M	M	1,9	120	10	3
SÔ	610	575	1810	F	MA	16	120	40	2,5
SÔ	701	655	3650	F	M	13	135	45	3,5
SÔ	705	635	2755	M	MA	3,5	130	10	4
SÔ	710	650	2450	F	DM	1,9	125	11	3
SÔ	746	685	3550	M	DM	2,5	120	10	3,5
SÔ	820	765	5838	M	M		200	10	4
SÔ	270	246	229	F	I	0,2	50	2	3
SÔ	275	254	243	M	I	0,4	55	1	2,5
SÔ	285	267	351	M	I	0,25	50	1	2
SÔ	297	277	357	F	I	0,25	60	3	3
SÔ	301	275	344	F	I	0,2	75	2	3
SÔ	302	277	277	M	I	0,25	60	1	2,5
SÔ	302	275	308	F	I	0,2	75	3	3
SÔ	302	292	320	M	I	0,35	70	1,5	3,5
SÔ	302	272	340	M	I	0,4	55	1,5	3
SÔ	304	280	352	M	I	0,25	50	1	2
SÔ	305	278	270	M	I	0,4	60	2	2
SÔ	305	281	354	F	I	0,25	60	2	3
SÔ	307	280	370	F	I	0,25	75	5	3,5
SÔ	308	277	280	M	I	0,2	60	2	2
SÔ	308	282	385	F	I	0,2	60	8	3
SÔ	310	283	362	F	I	0,15	65	3,5	3
SÔ	311	282	365	M	I	0,25	60	2	3
SÔ	312	284	421	M	I	0,4	55	2,5	3
SÔ	313	280	370	F	I	0,15	70	1,2	3
SÔ	314	285	339	M	I	0,2	70	2	3
SÔ	314	281	353	M	I	0,2	75	1,5	2,5
SÔ	315	287	288	F	I	0,2	60	10	2,5
SÔ	315	290	398	F	I	0,25	70	5	4
SÔ	320	292	336	M	I	0,3	60	2	3
SÔ	320	293	351	F	I	0,25	75	4	3,5
SÔ	320	292	383	F	I	0,25	65	2	3
SÔ	322	295	371	M	I	0,25	60	1	3
SÔ	324	295	405	M	I	0,25	70	1	3
SÔ	325	295	366	F	I	0,3	75	4	3
SÔ	325	296	390	M	I	0,25	60	3	2,5
SÔ	326	300	385	F	I	0,4	70	5	2,5
SÔ	327	298	402	M	I	0,2	70	1,5	4
SÔ	327	299	418	M	I	0,2	100	2	3
SÔ	327	297	436	M	I	0,3	60	3	3,5
SÔ	328	298	371	M	I	0,3	60	1	3
SÔ	329	299	397	M	I	0,15	60	2	3
SÔ	329	302	424	M	I	0,25	70	1,5	3,5
SÔ	330	300	320	M	I	0,45	70	2	2
SÔ	330	300	338	F	I	0,3	85	5	3
SÔ	330	303	383	M	I	0,25	65	1	2
SÔ	330	304	423	M	I	0,3	65	2,5	2,5
SÔ	330	302	448	F	I	0,3	60	4	3
SÔ	331	302	300	M	I	0,2	80	2	3
SÔ	331	301	374	M	I	0,2	65	3	3
SÔ	331	303	380	M	I	0,25	70	1,5	3,5
SÔ	332	301	377	M	I	0,25	55	1,5	2,5
SÔ	333	302	360	F	I	0,25	70	5	2
SÔ	334	303	350	F	I	0,2	60	2	2,5
SÔ	334	303	386	F	I	0,25	70	5	4
SÔ	334	304	405	F	I	0,25	35	2,5	3,5
SÔ	337	310	476	F	I	0,3	80	5	3,5

SÔ	338	312	434	F	I	0,2	75	3	3
SÔ	340	306	430	M	I	0,15	70	1,5	3
SÔ	341	311	440	F	I	0,2	65	3	4
SÔ	343	312	544	F	I	0,25	80	4	2,5
SÔ	344	315	530	M	I	0,25	65	3	3
SÔ	345	315	385	F	I	0,35	70	5	2
SÔ	345	314	464	M	I	0,2	70	2	4
SÔ	350	316	455	M	I	0,25	65	2,5	3
SÔ	350	315	465	M	I	0,4	70	2	3
SÔ	354	323	424	F	I	0,2	70	9	3
SÔ	355	325	530	M	I	0,25	80	3	4
SÔ	357	325	436	M	I	0,3	50	2	2,5
SÔ	358	329	519	F	I	0,2	65	3,5	3,5
SÔ	360	330	297	M	I	0,2	70	8	2,5
SÔ	360	325	450	M	I	0,3	70	2	3
SÔ	361	333	455	M	I	0,4	70	10	3
SÔ	361	333	460	F	I	0,15	75	8	3
SÔ	364	330	530	M	I	0,3	70	2	2
SÔ	370	340	574	M	I	0,2	75	2	3
SÔ	370	335	650	M	I	0,3	70	2	2,5
SÔ	380	360	600	M	I	0,4	75	3	3
SÔ	395	362	650	M	I	0,2	75	2	2,5
SÔ	405	367	850	M	I	0,3	80	2	3,5
SÔ	412	375	950	F	I	0,3	80	4	3,5
SÔ	432	395	1500	M	I	0,2	110	4	3
SÔ	435	400	1583	F	I	0,3	70	3	4
SÔ	470	435	1200	M	I	0,45	90	2	3,5
SÔ	475	437	1050	F	I	0,4	0,12	3	4
SÔ	510	465	1490	M	I	0,2	85	3	4
SÔ	250	222	166	F	I	0,02	50	1	1
SÔ	328	297	324	M	I	0,009	75	1,5	1,5
SÔ	332	300	322	F	I	0,02	75	1,5	1,5
SÔ	408	374	711	M	I	0,01	90	2	2
SÔ	187	175	66	M	I	0,01	50	1	1,5
SÔ	200	180	88	M	I	0,008	53	1	1
SÔ	207	186	101	M	I	0,01	50	1	1
SÔ	221	200	85	M	I	0,01	50	1	1
SÔ	225	210	110	M	I	0,02	50	2	1
SÔ	225	203	115	M	I	0,008	50	1	1
SÔ	230	205	110	M	I	0,009	55	2	2
SÔ	230	209	114	F	I	0,015	60	4	1
SÔ	235	215	116	M	I	0,015	50	2	1
SÔ	235	214	135	M	I	0,008	55	1	2
SÔ	240	215	128	M	I	0,015	90	3	1,5
SÔ	243	216	128	M	I	0,01	50	1,5	1
SÔ	246	221	130	M	I	0,01	50	1,5	1
SÔ	246	221	138	M	I	0,01	70	3	1,5
SÔ	250	233	164	F	I	0,01	90	3	2
SÔ	250	231	166	M	I	0,008	50	1	2,5
SÔ	251	227	164	M	I	0,01	60	2	1,5
SÔ	255	235	150	M	I	0,015	60	3	1,5
SÔ	255	229	172	M	I	0,008	50	2	1
SÔ	255	231	179	F	I	0,025	70	4	2
SÔ	256	232	177	M	I	0,009	70	3	2,5
SÔ	257	232	162	M	I	0,01	65	4	1
SÔ	258	230	152	F	I	0,015	65	4	1,5
SÔ	260	232	180	F	I	0,015	65	3	2,5
SÔ	263	240	187	F	I	0,015	60	3	2
SÔ	268	238	230	F	I	0,02	60	4	2,5
SÔ	270	241	216	F	I	0,015	60	3	3
SÔ	271	242	173	F	I	0,01	65	5	1
SÔ	272	247	186	M	I	0,01	80	2	1
SÔ	275	250	208	F	I	0,01	90	5	2

SÔ	275	245	236M	I	0,008	65	2	3
SÔ	276	250	204F	I	0,02	75	5	1
SÔ	276	250	246F	I	0,02	60	3,5	2
SÔ	277	251	202F	I	0,015	75	3	1,5
SÔ	278	251	204M	I	0,015	90	2	1,5
SÔ	280	252	182F	I	0,02	70	5	1
SÔ	280	252	198M	I	0,02	70	2	1,5
SÔ	280	255	200F	I	0,02	65	7	1,5
SÔ	281	257	249F	I	0,02	70	4	3
SÔ	282	259	235F	I	0,03	70	6	2
SÔ	282	267	260M	I	0,01	80	2,5	2
SÔ	283	255	241M	I	0,008	80	3	3
SÔ	285	257	204M	I	0,01	70	3	1
SÔ	285	257	276F	I	0,01	75	3,5	2,5
SÔ	287	265	190F	I	0,02	60	6	1,5
SÔ	288	260	175M	I	0,009	75	2	1
SÔ	288	259	218M	I	0,009	70	2	1,5
SÔ	289	266	232F	I	0,015	80	3	2
SÔ	290	263	185M	I	0,009	70	1,5	1,5
SÔ	290	263	208M	I	0,01	70	1,5	1
SÔ	290	265	226M	I	0,01	80	2,5	2
SÔ	290	262	228F	I	0,01	80	4	1,5
SÔ	292	264	246F	I	0,015	85	4	2,5
SÔ	295	268	226M	I	0,015	70	4	1,5
SÔ	295	270	248F	I	0,015	75	7	1,5
SÔ	296	267	250F	I	0,025	80	4	2
SÔ	297	267	234M	I	0,009	85	2	2
SÔ	297	267	282F	I	0,015	80	3	3
SÔ	298	279	246M	I	0,02	70	2,5	2
SÔ	298	276	270M	I	0,015	70	3	1,5
SÔ	300	275	235F	I	0,01	60	7	1,5
SÔ	300	280	276M	I	0,02	60	1,5	2,5
SÔ	301	275	250F	I	0,02	80	5	1,5
SÔ	302	278	290M	I	0,02	70	3	1,5
SÔ	302	278	304F	I	0,025	90	5	2
SÔ	303	275	287M	I	0,009	90	3	2
SÔ	305	274	241M	I	0,02	75	1,5	1,5
SÔ	305	276	271M	I	0,01	75	1,5	1
SÔ	305	278	285M	I	0,01	70	2	1,5
SÔ	306	277	262M	I	0,01	70	3	2,5
SÔ	307	279	306F	I	0,02	95	4	1
SÔ	308	278	259F	I	0,02	70	6	1,5
SÔ	308	278	345F	I	0,015	75	3	3
SÔ	309	281	280M	I	0,015	85	4	1
SÔ	310	281	248F	I	0,02	75	6	2
SÔ	310	280	260F	I	0,02	77	6	1
SÔ	310	284	270M	I	0,02	65	3	1
SÔ	310	278	278M	I	0,009	80	2	2,5
SÔ	310	281	288M	I	0,009	75	2	1,5
SÔ	311	383	302F	I	0,015	80	4	3
SÔ	311	283	305M	I	0,01	65	2	1,5
SÔ	311	282	320F	I	0,02	87	4	2
SÔ	313	283	322F	I	0,02	90	6	3
SÔ	315	286	248F	I	0,025	73	6	1
SÔ	315	284	290M	I	0,009	80	2	2
SÔ	315	284	306M	I	0,008	80	1	1,5
SÔ	317	287	280F	I	0,015	90	4	1,5
SÔ	318	288	260F	I	0,02	75	7	1,5
SÔ	320	288	282M	I	0,02	70	2	1,5
SÔ	320	292	305M	I	0,01	70	1,5	1,5
SÔ	321	197	119M	I	0,009	60	1,5	1
SÔ	322	292	265M	I	0,015	75	2	1,5
SÔ	325	295	298M	I	0,02	60	2	2,5

SÔ	325	295	304	F	I	0,02	75	4	2
SÔ	325	295	342	M	I	0,009	75	2	2,5
SÔ	325	294	374	M	I	0,01	75	3	2
SÔ	328	299	376	F	I	0,02	85	5	3
SÔ	330	300	360	F	I	0,02	90	6	2,5
SÔ	331	301	306	F	I	0,02	85	8	2
SÔ	332	300	356	F	I	0,02	90	3	3
SÔ	335	305	350	F	I	0,01	90	8	2
SÔ	335	310	382	M	I	0,02	85	3	2
SÔ	336	305	352	F	I	0,025	80	9	2
SÔ	337	307	336	F	I	0,02	80	9	1,5
SÔ	337	310	390	F	I	0,02	95	4	3
SÔ	345	309	370	F	I	0,015	90	8	2
SÔ	345	315	390	F	I	0,02	80	5	2
SÔ	345	320	414	F	I	0,025	100	9	2,5
SÔ	345	312	431	M	I	0,008	90	2	1,5
SÔ	345	314	436	M	I	0,02	95	3	3
SÔ	345	315	450	F	I	0,02	115	5	2,5
SÔ	348	318	380	M	I	0,01	75	1,5	1,5
SÔ	350	320	378	F	I	0,02	85	6	2,5
SÔ	350	318	394	M	I	0,009	70	1	2
SÔ	350	317	400	F	I	0,02	90	8	1,5
SÔ	351	316	370	M	I	0,02	75	4	2
SÔ	353	323	440	F	I	0,02	105	6	3
SÔ	353	319	481	F	I	0,025	110	6	3
SÔ	354	319	374	M	I	0,01	80	2	1,5
SÔ	357	325	532	F	I	0,02	125	8	2,5
SÔ	360	325	410	F	I	0,02	85	7	2
SÔ	360	327	436	F	I	0,02	95	8	3
SÔ	360	334	470	F	I	0,02	85	4	2,5
SÔ	361	329	450	F	I	0,025	85	8	2
SÔ	361	330	476	F	I	0,025	85	7	2
SÔ	366	334	400	F	I	0,015	95	10	1
SÔ	370	337	503	M	I	0,01	85	2	2,5
SÔ	370	345	640	F	I	0,02	93	6	2,5
SÔ	373	340	488	F	I	0,025	100	9	2,5
SÔ	375	345	650	F	I	0,01	105	8	2
SÔ	377	343	522	M	I	0,01	90	3	2,5
SÔ	380	350	556	F	I	0,02	80	4	2,5
SÔ	380	350	600	M	I	0,015	95	2	2,5
SÔ	381	342	535	F	I	0,025	95	9	2
SÔ	381	351	538	F	I	0,02	90	7	2
SÔ	382	350	590	F	I	0,02	100	6	2,5
SÔ	383	350	528	M	I	0,008	100	2	2
SÔ	383	345	598	F	I	0,02	110	10	2,5
SÔ	385	347	526	F	I	0,02	100	10	2,5
SÔ	385	350	536	F	I	0,025	100	11	2,5
SÔ	385	353	575	F	I	0,01	100	10	1,5
SÔ	386	357	728	F	I	0,025	105	10	2,5
SÔ	390	358	500	F	I	0,025	100	9	2,5
SÔ	390	360	532	M	I	0,025	90	3	3
SÔ	392	358	700	M	I	0,01	90	2,5	2
SÔ	393	358	650	F	I	0,025	95	10	2
SÔ	402	367	644	F	I	0,015	110	7	2,5
SÔ	405	367	648	F	I	0,015	100	4	3,5
SÔ	406	372	800	F	I	0,03	80	13	3
SÔ	413	380	800	F	I	0,02	90	10	2
SÔ	730	660	3620	M	DM	2	150	9	3,5
SÔ	262	236	192	M	I	0,1	55	1	2
SÔ	270	242	224	F	I	0,02	60	2,5	3
SÔ	280	260	288	M	I	0,1	60	1,5	2,5
SÔ	285	240	220	M	I	0,008	40	1	2,5
SÔ	287	261	255	M	I	0,01	55	1	2,5

SÔ	300	275	366	M	I	0,009	50	1	2
SÔ	301	273	279	F	I	0,1	75	3	3
SÔ	302	274	266	M	I	0,008	70	1,5	2,5
SÔ	305	278	260	F	I	0,025	65	4	2,5
SÔ	305	277	299	F	I	0,02	90	4	3
SÔ	306	283	346	M	I	0,009	55	2	2,5
SÔ	319	295	370	M	I	0,009	50	1	2,5
SÔ	320	295	380	M	I	0,009	60	2	1,5
SÔ	325	300	390	M	I	0,009	70	2	2,5
SÔ	326	296	386	F	I	0,1	80	4	3
SÔ	346	314	436	F	I	0,02	95	5	2,5
SÔ	368	335	572	M	I	0,009	65	1,5	2,5
SÔ	380	365	620	M	I	0,009	52	2	1,5
SÔ	385	350	634	M	I	0,008	60	0,5	3,5
SÔ	450	420	600	F	I	0,025	70	6	3
SÔ	470	430	650	F	I	0,03	75	7	3
SÔ	210	190	80	M	I	0,008	35	2	1
SÔ	214	192	76	M	I	0,008	30	0,5	1
SÔ	296	275	256	M	I	0,008	47	1	2,5
SÔ	693	640	3500	F	DM	14	125	38	4
SÔ	250	230	145	F	I	0,2	50	1,5	1,5
SÔ	263	240	162	F	I	0,2	60	4	1,5
SÔ	270	245	310	F	I	0,25	55	1,5	1,5
SÔ	280	252	235	M	I	0,2	50	1,5	1,5
SÔ	282	252	235	M	I	0,3	52	1,5	1,5
SÔ	285	257	215	F	I	0,3	56	2,5	2,5
SÔ	285	258	220	M	I	0,25	55	1,5	1,5
SÔ	295	265	365	M	I	0,25	50	2	2
SÔ	300	270	260	M	I	0,2	50	1,5	1,5
SÔ	304	272	355	M	I	0,25	56	1,5	1,5
SÔ	306	278	265	F	I	0,25	58	2,5	2,5
SÔ	325	294	285	M	I	0,15	60	2	2,5
SÔ	325	293	295	M	I	0,22	50	1,5	1,5
SÔ	325	295	339	M	I	0,1	70	2	2,5
SÔ	330	303	297	F	I	0,2	70	16	1,5
SÔ	331	302	340	F	I	0,25	65	2	2
SÔ	340	310	380	M	I	0,25	70	2	2,5
SÔ	346	316	385	M	I	0,2	60	2,5	2,5
SÔ	350	325	350	M	I	0,2	60	1,5	1,5
SÔ	360	326	435	M	I	0,15	63	2,5	2,5
SÔ	364	333	536	M	I	0,15	70	2	3
SÔ	365	334	478	M	I	0,25	70	2	2,5
SÔ	370	337	523	F	I	0,25	70	10	3
SÔ	370	336	565	M	I	0,3	65	2	3
SÔ	382	347	605	M	I	0,2	70	2	3
SÔ	430	405	1515	M	I	0,4	90	3,5	4
SÔ	432	297	1500	F	I	0,5	80	10	3
SÔ	449	395	744	M	I	0,13	65	2	3
SÔ	454	418	1500	F	I	0,35	70	15	4
SÔ	495	460	1750	M	I	0,5	90	4	3,5
SÔ	510	470	1500	F	I	0,5	110	17	4
SÔ	522	473	1850	M	I	0,2	80	4	4
SÔ	170	148	51	M	I	0,05	50	0,5	1
SÔ	187	165	56	M	I	0,009	50	1	1
SÔ	190	165	64	M	I	0,009	50	1	1
SÔ	201	197	96	F	I	0,01	55	2	1
SÔ	207	185	92	M	I	0,01	60	1,5	1,5
SÔ	208	185	96	M	I	0,015	55	1	1,5
SÔ	210	190	97	M	I	0,009	50	2	1
SÔ	215	196	90	M	I	0,01	58	1	1,5
SÔ	218	197	107	M	I	0,01	55	1	2
SÔ	232	209	124	M	I	0,08	65	1,5	1
SÔ	235	208	130	F	I	0,02	58	2	2

SÔ	240	224	136	F	I	0,01	60	4	1,5
SÔ	240	223	157	F	I	0,02	60	2	2
SÔ	241	215	131	M	I	0,009	65	1,5	1
SÔ	242	218	124	M	I	0,01	60	2,5	1
SÔ	245	220	158	F	I	0,01	55	2	1,5
SÔ	250	223	139	M	I	0,08	60	1,5	1,5
SÔ	250	222	165	M	I	0,015	60	1,5	2
SÔ	250	227	171	F	I	0,01	60	2	2
SÔ	251	227	180	M	I	0,009	65	2,5	2
SÔ	252	229	167	M	I	0,08	60	1,5	1,5
SÔ	252	226	169	M	I	0,08	50	1,5	3
SÔ	256	232	168	M	I	0,009	70	2	1,5
SÔ	260	235	210	F	I	0,02	75	2	1,5
SÔ	261	237	175	M	I	0,01	60	1	1
SÔ	263	236	188	M	I	0,9	65	1,5	2,5
SÔ	265	238	168	M	I	0,01	70	1,5	1,5
SÔ	265	237	188	F	I	0,01	65	2,5	1,5
SÔ	265	239	197	F	I	0,02	60	2,5	2
SÔ	268	240	194	F	I	0,08	65	2,5	3
SÔ	268	243	194	F	I	0,015	70	6	2
SÔ	270	244	183	M	I	0,01	68	1,5	1
SÔ	272	247	207	M	I	0,01	60	2	3
SÔ	272	245	217	F	I	0,08	65	2,5	3
SÔ	275	250	194	M	I	0,015	65	1	1,5
SÔ	275	247	208	M	I	0,01	55	1	2,5
SÔ	277	245	191	M	I	0,9	55	1,5	2
SÔ	278	250	219	M	I	0,01	55	1,5	2,5
SÔ	278	253	222	F	I	0,09	75	3	3
SÔ	278	251	237	F	I	0,02	65	3	3,5
SÔ	280	253	221	F	I	0,08	70	2,5	2,5
SÔ	280	255	243	M	I	0,02	70	2,5	2,5
SÔ	283	256	228	M	I	0,01	70	2	2
SÔ	285	256	233	F	I	0,02	70	2	3
SÔ	285	256	280	F	I	0,08	70	3,5	3
SÔ	287	260	229	F	I	0,06	80	5	2,5
SÔ	294	265	259	F	I	0,02	73	2	2,5
SÔ	295	273	296	F	I	0,02	80	6	2
SÔ	296	265	260	F	I	0,09	78	3	3
SÔ	296	287	285	F	I	0,08	80	2,5	3
SÔ	297	273	278	F	I	0,01	85	8	3
SÔ	302	275	283	F	I	0,1	80	5	3
SÔ	305	275	284	M	I	0,08	65	1	2
SÔ	305	277	352	F	I	0,02	80	2	2,5
SÔ	310	280	291	F	I	0,08	75	2	2,5
SÔ	310	280	316	F	I	0,08	60	4	3
SÔ	320	285	284	M	I	0,009	60	2	2
SÔ	320	290	408	M	I	0,009	90	2	3
SÔ	335	305	369	F	I	0,02	100	5	3
SÔ	335	300	411	F	I	0,09	100	5	4
SÔ	340	309	415	F	I	0,02	95	5	2
SÔ	350	325	509	F	I	0,02	95	4	3
SÔ	351	320	497	F	I	0,08	90	5	3,5
SÔ	552	505	1528	F	DM	9	90	32	2
SÔ	600	551	1758	F	DM	14	115	37	2,5

ANNEXE 8: Températures (°C) mesurées dans les bassins d'élevage au cours du sevrage précoce des larves de *Heterotis niloticus*.

Date	Heures	T1A	T1B	T2A	T2B	T3A	T3B	T4A	T4B	T5A	T5B
31/07/03	14	29,7	29,8	29,9	29,7	30	30	30,1	30,2	29,9	30,4
01/08/03	7	26,5	26,8	26,7	26,9	26,7	27,1	26,9	27,1	26,6	27,4
01/08/03	14	29,8	29,8	29,9	29,8	29,9	30	30	30,2	29,6	30,6
01/08/03	19	29,1	29,3	29,3	29,2	29,5	29,3	29,6	29,4	29,5	30
02/08/03	7	26,8	27	26,9	27,1	26,8	27,4	27	27,4	26,8	27,8
02/08/03	14	29	29	28,9	29	29	29,2	29,2	29,5	28,9	29,9
02/08/03	19	28,7	28,9	28,8	28,9	28,8	29,2	29	29,3	28,7	29,8
03/08/03	7	26,9	27	27	27,1	26,9	27,4	27,1	27,4	26	27,8
03/08/03	14	29,2	29,2	29,2	29,2	29,2	29,5	29,1	29,7	29,2	29,9
03/08/03	19	28,8	28,9	28,9	29	28,9	29,3	29,1	29,4	29,8	29,6
04/08/03	7	26,7	26,9	26,8	26,9	26,6	27,2	26,8	27,3	26,7	27,5
04/08/03	14	29,3	29,3	29,4	29,3	29,4	29,6	29,5	29,7	29,3	30,1
04/08/03	19	29,1	29,2	29,2	29,2	29	29,7	29,3	29,7	29,1	30
05/08/03	7	26,7	26,7	26,6	26,8	26,3	26,9	26,5	26,9	26	26,3
05/08/03	14	28,8	28,9	28,9	28,9	29,1	29,2	28,9	29,3	29	29,6
05/08/03	19	28,9	28,9	28,9	28,9	28,8	29,1	29	29,2	28,8	29,7
06/08/03	7	26,1	26,8	26,7	26,9	26,4	27,1	26,7	27	26,6	27,4
06/08/03	14	29,3	29,3	29,4	29,3	29,3	29,6	29,5	29,6	29,4	30,1
06/08/03	19	28,9	29	29	29	28,9	29,2	29	29,3	28,9	29,7
07/08/03	7	26,9	27,1	27	27,1	26,7	27,3	26,9	27,3	26,9	27,6
Moyenne		28,26	28,39	28,37	28,41	28,31	28,665	28,46	28,745	28,285	29,06

ANNEXE 9: Températures (°C) mesurées dans les bassins d'élevage au cours du sevrage tardif des larves de *Heterotis niloticus*.

Date	Heures	T1A	T1B	T2A	T2B	T3A	T3B
09/09/03	7	26,1	26,1	26,1	25,9	25,9	26
09/09/03	14	31,4	31,2	30,4	31,1	30,9	31,1
09/09/03	19	28,8	29,1	28,2	29,1	28,9	28,7
10/09/03	7	26,9	27	26,9	26,6	26,8	26,9
10/09/03	14	31,6	31,5	31,5	31,7	31,3	31,3
10/09/03	19	29,8	28,7	28,8	29	29	29
11/09/03	7	27,3	27,3	27,4	27	27,2	27,1
11/09/03	14	31,5	31,3	31,4	31,3	31,4	31,2
11/09/03	19	30	28,7	30,1	29,2	29	29,6
12/09/03	7	27,1	27,5	27,4	27,2	27,4	24,4
12/09/03	14	30,9	30,9	31,1	31,2	31,2	31,5
12/09/03	19	29,5	29,5	29,7	29,5	29,8	27,2
13/09/03	7	27,3	27,3	27,2	30,2	27,1	27,1
13/09/03	14	30,7	30,3	30,4	29,3	30,5	30,1
13/09/03	19	29,5	29,3	29,5	27,1	29,1	29,3
14/09/03	7	27,3	27,3	27,2	27,4	27	27,1
14/09/03	14	31	30,8	30,7	30,2	30,7	30,3
14/09/03	19	28,8	29,8	29,1	29,6	29,5	29,7
15/09/03	7	28,5	27,6	28,1	27,5	27,5	27,3
15/09/03	14	31,7	31,2	31,7	31,5	31,4	31,2
15/09/03	19	28,8	29	28,7	29,3	28,9	29

18/09/03	7	25,8	25,7	25,7	25,9	25,6	25,6
18/09/03	14	30,8	30,9	31	30,9	31	30,6
18/09/03	19	27,9	27,4	27,7	27,2	27,6	27,4
19/09/03	7	27,7	27,2	27,4	27,1	27,2	27,2
19/09/03	14	30,5	30,1	30,4	30,3	30,1	30,2
19/09/03	19	29,5	29,5	29,4	29,4	29,5	29,6
20/09/03	7	26,7	27	26,6	26,8	26,7	27
Moyenne		29,05	28,9	28,9214286	28,875	28,8642857	28,6678571

ANNEXE 10: Oxygènes dissous (mg/l) mesurés dans les bassins d'élevage au cours du sevrage précoce des larves de *Heterotis niloticus*.

Date	Heure	T1A	T1B	T2A	T2B	T3A	T3B	T4A	T4B	T5A	T5B
31/07/03	14	9,37	9,98	10,8	8,92	8,81	7,8	9,01	9,32	9,61	9,58
01/08/03	7	9,56	9,37	9,57	8,3	8,53	7,93	8,22	8,26	8,57	8,78
01/08/03	14	14,8	14,33	13,8	12,47	13,46	11,38	12,5	13,21	13,73	13,65
01/08/03	19	12,33	12,71	12,21	11,35	12,28	10,89	11,46	12,22	12,57	12,94
02/08/03	7	8,79	8,6	8,55	8,71	8,11	7,88	8,64	7,77	8,05	8,34
02/08/03	14	13,66	13,95	13,13	12,52	12,67	12,78	12,22	12,99	12,91	13,35
02/08/03	19	11,97	12,52	12,36	12,16	11,89	12,2	12,5	10,92	11,29	13,01
03/08/03	7	8,36	8,54	8,42	8,15	7,75	8,93	8,5	7,06	7,55	8,78
03/08/03	14	13,23	13,77	13,25	13,87	13,52	13,13	12,86	12,34	13,24	12,77
03/08/03	19	12,69	14	12,9	12,72	13,22	14,05	12,58	13,21	13,29	13,6
04/08/03	7	8,84	8,93	8,44	7,65	8,09	9,27	8,12	8,04	8,44	8,05
04/08/03	14	12,29	13,41	12,35	11,87	12,59	13,32	11,77	12,54	12,91	12,09
04/08/03	19	13,2	13,45	13,46	12,58	13,06	13,71	12,45	13	13,67	12,74
05/08/03	7	7,01	7,63	6,96	6,63	6,02	8,11	6,12	6,78	7,48	6,92
05/08/03	14	9,38	10,83	9,3	9,99	9,37	9,95	8,47	9,96	9,96	9,88
05/08/03	19	9,56	11,4	10,24	10,5	10,19	10,45	10,18	10,51	11,2	10,08
06/08/03	7	6,13	6,78	6,09	6,3	5,5	6,56	6,06	6,21	7,4	6,3
06/08/03	14	8,3	9,4	8,33	8,97	9,12	8,96	9,16	9,57	9,37	9,5
06/08/03	19	8,95	9,63	8,32	9,5	10,03	9,21	9,16	8,85	9,95	9,91
07/08/03	7	5,22	5,8	5,01	5,35	5,09	4,96	5,37	4,81	5,52	5,21
Moyenne	14	10,182	10,7515	10,1745	9,9255	9,965	10,0735	9,7675	9,8785	10,3355	10,274

ANNEXE 11: Oxygènes dissous (mg/l) mesurés dans les bassins d'élevage au cours du sevrage tardif des larves de *Heterotis niloticus*.

Dates	Heures	T1A	T1B	T2A	T2B	T3A	T3B
09/09/03	7	5,14	5,79	5,15	5,7	5,71	5,8
09/09/03	14	9,67	10,31	10,14	8,55	9,64	9,7
09/09/03	19	10,77	11,01	10,21	9,26	10,5	10,1
10/09/03	7	6,12	5,52	5,21	5,28	5,69	6,19
10/09/03	14	9,55	11,15	10,37	6,35	10,73	10,69
10/09/03	19	11,42	10,66	10,2	5,5	10,87	10,01
11/09/03	7	6,72	6,81	5,96	5,17	6,58	6,11
11/09/03	14	11,35	11,18	10,45	8,07	10,77	10,22
11/09/03	19	11,89	11,75	11,23	7,06	10,98	10,39
12/09/03	7	6,2	6,11	3,63	2,24	4,95	4,84
12/09/03	14	11,06	9,45	10,56	6,14	10,34	10,05
12/09/03	19	11,91	9,2	10,08	10,92	10,74	10,95
13/09/03	7	6,2	5,04	3,6	6,24	4,53	10,14
13/09/03	14	11,08	9,95	7,81	11,95	9,88	5,05
13/09/03	19	10,55	11,16	11,07	10,14	10,11	11,88
14/09/03	7	5,47	6,36	4,21	6,89	4,42	6,24
14/09/03	14	10,24	12,01	11,4	10,91	12,83	10,96
14/09/03	19	11,07	11,97	11,04	10,62	9,49	11,94
15/09/03	7	4,18	5,06	2,7	4,52	3,65	4,14
15/09/03	14	11,14	10,4	11,8	9,95	9,92	11,31
15/09/03	19	11,28	11,09	11,19	10,87	11,05	11,18
18/09/03	7	5,03	5,7	5,4	5,99	6,37	6,29
18/09/03	14	11,2	11,84	11,23	11,67	11,13	10,8
18/09/03	19	10,69	10,69	11,33	10,4	10,25	10,36
19/09/03	7	5,57	5,58	3,43	4,02	3,9	3,43
19/09/03	14	10,2	11,03	8,17	10,31	9,24	8,36
19/09/03	19	11,09	11,52	9,3	10,68	10,02	8,69
20/09/03	7	3,59	5,58	3,31	3,49	3,77	4,3
Moyenne		8,94214286	9,06857143	8,22071429	7,8175	8,50214286	8,57571429

ANNEXE 12: pH mesurés dans les bassins d'élevage au cours du sevrage précoce des larves de *Heterotis niloticus*.

Dates	Heures	T1A	T1B	T2A	T2B	T3A	T3B	T4A	T4B	T5A	T5B
31/07/03	7	7,17	7,61	7,55	7,62	7,52	7,52	7,48	7,47	7,49	7,4
31/07/03	14	9,6	9,33	9,57	8,8	9,18	8,47	9,01	8,34	9,57	8,31
01/08/03	7	5,72	5,7	5,73	5,67	5,67	5,59	5,66	5,58	5,75	5,63
01/08/03	19	7,66	7,66	7,68	7,53	7,59	7,49	7,59	7,8	7,68	7,82
02/08/03	7	6,63	6,66	6,71	6,62	6,66	6,58	6,63	6,63	6,65	6,64
02/08/03	14	10,16	10,21	10,15	10,11	10,13	9,99	10,1	10,06	10,2	10,04
02/08/03	19	7,96	8,56	8,48	8,57	8,38	8,45	8,75	8,09	8,4	8,72
03/08/03	7	5,04	5,29	5,19	5,3	5,17	5,25	5,36	5,17	5,21	5,32
03/08/03	14	5,84	5,69	5,91	5,64	5,8	5,65	5,8	5,56	5,69	5,75
03/08/03	19	8,2	8,66	8,62	8,52	8,61	8,59	8,73	8,34	8,59	8,81
04/08/03	7	4,71	4,94	4,69	4,92	5,08	4,6	5,13	4,88	5,05	4,79
04/08/03	14	6,13	6,44	6,21	6,37	6,22	6,55	6,3	6,51	6,31	6,76
04/08/03	19	7,01	7,15	7,17	6,96	7,16	6,95	7,12	6,8	7,1	7,11

05/08/03	7	5,5	5,63	5,6	5,6	5,5	5,66	5,54	5,58	5,62	5,66
05/08/03	14	5,47	5,52	5,53	5,4	5,51	5,5	5,48	5,47	5,52	5,54
05/08/03	19	5,93	6,17	6,04	6,05	6,02	6,16	6,07	6,17	6,1	6,3
06/08/03	7	5,17	5,15	5,17	5,05	5,02	5,1	5,09	5,05	5,11	5,15
06/08/03	14	5,43	5,46	5,47	5,34	5,4	5,3	5,4	5,31	5,45	5,38
06/08/03	19	7,55	7,97	7,79	7,82	7,73	7,8	7,89	7,86	7,87	7,93
07/08/03	7	5,07	5,15	5,09	5,1	5,03	5,13	5,07	5,12	5,11	5,17
Moyenne		6,5975	6,7475	6,7175	6,6495	6,669	6,6165	6,71	6,5895	6,7235	6,7115

ANNEXE 13: pH mesurés dans les bassins d'élevage au cours du sevrage tardif des larves de *Heterotis niloticus*.

Dates	Heures	T1A	T1B	T2A	T2B	T3A	T3B
09/09/03	7	3,84	3,85	3,86	3,77	3,84	3,76
09/09/03	14	6,25	6,4	6,41	5,17	6,41	5,7
09/09/03	19	6,49	6,67	6,68	6,46	6,65	6,5
10/09/03	7	5,14	5,22	5,24	5,11	5,24	5,27
10/09/03	14	6,01	6,65	6,3	6,07	6,3	6,26
10/09/03	19	8,52	8,94	8,72	8,25	8,72	8,65
11/09/03	7	8,05	8,15	8,12	7,85	8,2	8,08
11/09/03	14	8,09	8,21	8,16	7,8	8,18	8,09
11/09/03	19	8,38	8,74	8,53	8,01	8,61	8,53
12/09/03	7	4,52	4,58	4,46	4,17	4,57	4,51
12/09/03	14	5,71	5,86	5,76	5,38	5,82	5,75
12/09/03	19	8,99	6,6	9,01	9,05	8,12	8,94
13/09/03	7	7	6,35	6,87	7,05	6,86	6,95
13/09/03	14	8,18	7,5	8,12	8,23	8,12	8,9
13/09/03	19	8,38	8,48	8,35	7,86	8,26	8,43
14/09/03	7	5,38	5,27	5,11	4,85	5,08	5,18
14/09/03	14	8,94	8,36	8,92	9,09	8,68	8,99
14/09/03	19	7,84	7,95	7,76	7,39	7,66	7,83
15/09/03	7	4,21	4,13	4,04	3,95	3,91	4,09
15/09/03	14	5,37	5,86	5,67	5,5	5,67	5,7
15/09/03	19	8,42	8,35	8,24	8,05	8,07	8,22
18/09/03	7	7,52	6,81	7,26	7,03	7,9	6,75
18/09/03	14	5,72	5,24	5,39	4,82	5,45	5,14
18/09/03	19	7,35	8,67	7,72	7,08	7,97	7,5
19/09/03	7	4,95	4,79	4,71	4,53	4,86	4,73
19/09/03	14	8,26	7,96	7,76	7,65	8,04	7,53
19/09/03	19	6,74	6,72	6,45	6,43	6,65	6,35

20/09/03	7	5,17	5,28	4,94	4,83	5,13	5,03
Moyenne		6,765	6,69964286	6,73428571	6,47964286	6,74892857	6,69142857

ANNEXE 14: Longueur totale finale (LT en mm) et poids total final (P en mg) des larves de *Heterotis niloticus* après l'expérience du sevrage précoce. T1, T2, T3, T4, et T5 sont les traitements et A et B sont les replicats.

LT-T1A	P-T1A	LT-T1B	P-T1B	LT-T2A	P-T2A	LT-T2B	P-T2B	LT-T3A	P-T3A	LT-T3B	P-T3B	LT-T4A	P-T4A	LT-T4B	P-T4B	LT-T5A	P-T5A	LT-T5B	P-T5B
19	49	19	52,3	15	21,7	16	28,5	14	22,4	16	27,4	16	27,6	15	26,1	18	40,6	16	24,5
19	49,2	21	61,8	15	25,3	15	27,6	15	23,5	14	25,3	16	30,4	15	30	15	27,9	16	35,5
18	43	18	45,1	15	28,3	15	22,1	15	25,5	15	33,3	15	34,2	15	29,1	18	43,1	19	43,7
17	34,8	17	37,8	16	34,2	17	34,6	16	32,4	15	26,7	16	29,4	16	29,3	19	45	17	39,2
18	44	16	29	15	31,4	15	28,4	19	38	13	28,8	16	30,9	16	30,5	15	25,8	17	33
19	45,3	15	30,6	14	20,7	15	30,6	13	19,5	17	30,1	15	31	15	25,2	15	23,4	15	26,5
18	39,7	20	55,4	16	22,7	15	29,7	15	35,3	14	27,4	17	37	15	30,2	18	36,7	17	43,6
18	41,6	19	52	15	24,7	15	30,1	16	36,8	14	27,1	17	31			17	36,2	18	36,5
17	41	17	42	16	30,4	15	22,1	18	36,8	15	27,2	15	25,3			17	38,3	18	42,2
18	40,3	17	37,5	15	27,2	16	34,1	16	30	13	24	16	32,9			16	31,4	14	28,7
18	43,7	19	48,8	14	22,9	16	31,6	14	30,6	13	18,1	17	31,2			16	29,5	14	21,9
19	48,1	18	45	14	21,5	15	29,3	16	24,1	15	28,5	16	28,7			15	25,3	14	37
16	39,2	17	44	17	35,3	14	19,8	17	26,9	13	26,3	18	37,5			16	31,1	15	24,8
19	48,9	17	44,2	15	25,3	15	27,3	14	21,1							16	31,6	16	31
19	47,3	17	47,1	15	28,7	13	26,4	15	34,8							17	35,2	17	37,8

ANNEXE 15 : Longueur totale finale (LT en mm) et poids total final (P en mg) des larves de *Heterotis niloticus* après l'expérience du sevrage tardif. T1, T2 et T3 sont les traitements et A et B sont les replicats.

LT Initiaux	Poids Initiaux	LT-T1A	P-T1A	LT-T1B	P-T1B	LT-T2A	P-T2A	LT-T2B	P-T2B	LT-T3A	P-T3A	LT-T3B	P-T3B
20	102	39	430,7	40	495,6	32	242,5	29	161,8	35	314,3	31	218,6
17	49,2	37	439,4	41	513,3	32	243,5	28	148,5	31	202,9	31	222,7
18	31,2	41	517,7	40	516,7	25	104,8	28	144,2	37	403,1	32	219,5
25	121,7	41	533,4	30	223,1	30	194,2	30	215,4	34	284,5	31	215,5
25	98	26	208,2	38	431,8	31	207	31	202	35	311,5	30	171
16	28,8	38	395	39	450,7	30	197,3	33	193,8	34	294,9	29	162,5
19	27,5	35	393	39	464,7	31	216,7	32	236,8	32	234,2	30	180
20	56,6	39	428,6	38	463	30	203,2	31	179	30	182,9	27	135,1
24	108,5	38	259,3	30	203,7	31	245,9	26	127,5	25	107,2	30	161,7
18	28,7	42	552,4	40	490,4	24	107,5	27	137,7	30	182,8	30	186,2
17	39	31	237,2	35	282,5	34	258,6	30	166,1	35	298	30	198,1
24	108,5	35	352,4	34	310,1	30	191,9	29	179,1	25	110	29	153,3
23	90	36	391,5	36	375,5	21	61,3	32	270,9	26	120,5	25	104
18	30	35	350,7	35	368,3	31	223,7	26	126,6	31	213,7	33	240,1
18	33,3	36	356,4	36	317,1	31	236,9	31	179	34	290,9	32	238,6

VITA

Nom et Prénom : ADITE Alphonse

Date et Lieu de Naissance : 1961 à Dogbo-Zaphi (Bénin)

Adresse Permanente : 08 BP 0234 Cotonou, Tri postal, Bénin (Afrique de l'Ouest)

Téléphones : Portable : 95 15 45 85. Autres : (229)21 36 05 13 or (229) 21 34 13 52

E-mail addresses : aditealphonse@yahoo.fr

Fonction : Professeur certifié de Pêche et d'Aquaculture

DIPLOMES :

2003 : Certificat d'Aptitude au Professorat de l'Enseignement Technique (CAPET) (Ecole Normale Supérieure, Université d'Abomey-Calavi, Bénin)

1995 : Master of Sciences (Department of Wildlife and Fisheries Sciences, Texas A&M University, USA)

1987 : Diplôme d'Ingénieur Agronome (Faculté des Sciences Agronomiques, Université d'Abomey-Calavi, Bénin)

1986 : Diplôme d'Agronomie Générale (Faculté des Sciences Agronomiques, Université d'Abomey-Calavi, Bénin)

PUBLICATIONS

✓ SCIENTIFIQUES (DANS LES JOURNAUX INTERNATIONAUX)

1. **Adite A., K. O. Winemiller & E. D. Fiogbe. 2006.** Population structure and reproduction of the African bonytongue *Heterotis niloticus* in the Sô River-floodplain system (West Africa) : implications for management. *Ecology of Freshwater Fishes* 15 : 30-39.
2. **Adite A., K.O. Winemiller & E.D.Fiogbe. 2005.** Ontogenetic, seasonal, and spatial variations in the diet of *Heterotis niloticus* (Osteoglossiformes : Osteoglossidae) in the Sô River and Lake Hlan, Bénin, West Africa. *Environmental Biology of Fish* 75 : 367-378.
3. **Adite A.& K.O. Winemiller. 1997.** Trophic ecology and ecomorphological analysis of fish assemblages in coastal lakes of Benin, West Africa. *Ecoscience* 4 : 6-23.
4. **Adite A. & R. O. Van Thielen. 1995.** Ecology and fish catches in natural lakes of Benin (West Africa). *Environmental Biology of Fishes* 43 : 381-391.

- 5. Adite A. 1990.** Aquaculture in Togo's plateau region. *Commission of the European Communities Fisheries Cooperation Bulletin. Vol. 4 n°3 : 18-21.*
- 6. Winemiller K. O. & A. Adite. 1997.** Convergent evolution of weakly-electric nocturnal fishes from floodplain in Africa and South America. *Environmental Biology of Fishes 49 : 175-186.*
- 7. Van Thielen R. O., V. Schade, P. Neuenschwander, A. Adite & C. J. Lomer. 1995.** Importation, releases and establishment of *Neochetina spp.* (Col. Curculionidae) for the biological control of water hyacinth *Echhornia crassipes* (Lil. : Pontederiaceae) in Benin, West Africa. *Entomophoga 39 : 179-188.*

✓ **THESES ET MEMOIRES**

Adite A. 2003. Contraintes liées au choix de la filière au Lycée Agricole Mèdji de Sékou. Mémoire pour l'obtention du Certificat d'Aptitude au Professorat de l'Enseignement Technique (CAPET). Ecole Normale Supérieure, Université d'Abomey-Calavi, Bénin.

Adite A. 1995. **Fisheries ecological surveys of natural coastal lakes of Benin, West Africa. Master's of Sciences Thesis. Department of Wildlife and Fisheries Sciences, Texas A&M University, USA. 114 p.**

Adite A. 1987. Données préliminaires sur l'écologie et la production halieutique du complexe lagunaire Toho-Ahouangan.(Sud-Bénin). Thèse d'Ingénieur Agronome. Faculté des Sciences Agronomiques du Bénin. Université d'Abomey-Calavi. 157 p.

AFFILIATION AUX SOCIETES PROFESSIONNELLES

Society of Conservation Biology
American Fisheries Society
American Society of Ichthyologist and Herpetologists
Galveston Bay Foundation

Aquatic Conservation Network

Permaculture

Cmmitee for Man and Biosphere (MAB/UNESCO)

Honor Society of Agriculture « Gamma Sigma Delta »

Honor Society of International Scholars « Phi Beta Delta »

