

**EXPOSÉ SYNOPTIQUE DES DONNÉES BIOLOGIQUES
SUR Heterotis niloticus (Cuvier, 1829)**



ORGANISATION DES NATIONS UNIES POUR L'ALIMENTATION ET L'AGRICULTURE

EXPOSE SYNOPTIQUE DES DONNEES BIOLOGIQUES
SUR *HETEROTIS NILOTICUS* (CUVIER, 1829)

Préparé par

Jacques Moreau

Laboratoire d'ichtyologie appliquée
Ecole nationale supérieure agronomique
145, avenue de Muret
31076 Toulouse Cédex
France

ORGANISATION DES NATIONS UNIES POUR L'ALIMENTATION ET L'AGRICULTURE
Rome 1982

Les appellations employées dans cette publication et la présentation des données qui y figurent n'impliquent de la part de l'Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture aucune prise de position quant au statut juridique des pays, territoires, villes ou zones, ou de leurs autorités, ni quant au tracé de leurs frontières ou limites.

M-42

ISBN 92-5-201210-9

Tous droits réservés. Aucune partie de cette publication ne peut être reproduite, mise en mémoire dans un système de recherche bibliographique ni transmise sous quelque forme ou par quelque procédé que ce soit: électronique, mécanique, par photocopie ou autre, sans autorisation préalable. Adresser une demande motivée au Directeur de la Division des publications, Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture, Via delle Terme di Caracalla, 00100 Rome (Italie), en indiquant les passages ou illustrations en cause.

© FAO 1982

PREPARATION DE CET EXPOSE SYNOPTIQUE

Cet exposé synoptique a été élaboré pour l'importance de cette espèce dans la pêche continentale africaine, et pour son importance croissante dans l'aquiculture de ce continent. Il est inclus dans la série d'exposés synoptiques de la FAO faisant partie d'un groupe de travaux dédié aux espèces des eaux continentales de l'Afrique.

Distribution:

Département des pêches de la FAO
Fonctionnaires régionaux des pêches de la FAO
Sélecteur SI
Auteur

La référence bibliographique de ce document doit être donnée ainsi:

Moreau, J., Exposé synoptique des données
1982 biologiques sur *Heterotis niloticus*
(Cuvier, 1829). FAO Synop.Pêches,
(131):45 p.

TABLE DES MATIERES

	<u>Page</u>
1 IDENTITE	1
1.1 <u>Nomenclature</u>	1
1.1.1 Nom scientifique valable	1
1.1.2 Synonymie objective	1
1.2 <u>Taxonomie</u>	1
1.2.1 Affinités	1
1.2.2 Noms vernaculaires	1
1.3 <u>Morphologie</u>	1
1.3.1 Aspect externe	1
1.3.2 Particularités anatomiques	8
2 REPARTITION	9
2.1 <u>Aire totale originale</u>	9
2.2 <u>Aire totale à la suite d'introduction</u>	9
2.3 <u>Distribution différentielle</u>	9
2.3.1 Frai larves et juvéniles	9
2.3.2 Adultes	9
2.4 <u>Causes déterminantes des différentes distributions</u>	10
2.5 <u>Hybridation</u>	10
3 BIONOMIE ET HISTOIRE DE LA VIE	10
3.1 <u>Reproduction</u>	10
3.1.1 Sexualité	10
3.1.2 Maturité	10
3.1.3 Les gonades	10
3.1.4 Appariement	13
3.1.5 Fécondation	13
3.1.6 La fraie	13
3.2 <u>Phase préadulte</u>	16
3.2.1 Phase embryonnaire	16
3.2.2 Phase larvaire	17
3.2.3 Phase juvénile	19
3.3 <u>Phase adulte</u>	19
3.3.1 Longévité	19
3.3.2 Résistance	19
3.3.3 Compétition	19
3.3.4 Prédateurs	19
3.3.5 Parasitisme, maladies, blessures et anomalies	20

	<u>Page</u>
3.4 <u>Nourriture et croissance</u>	20
3.4.1 Régime alimentaire	20
3.4.2 Croissance	20
3.4.3 Métabolisme, relation longueur-poids	21
3.5 <u>Comportement</u>	24
3.5.1 Migrations et déplacements locaux	24
3.5.2 Vie en groupe	24
3.5.3 Réponse au stimuli	24
4 POPULATIONS	25
4.1 <u>Structure</u>	25
4.1.1 Sex ratio	25
4.1.2 Composition par taille	25
4.1.3 Composition par âge	25
4.2 <u>Abondance et densité</u>	25
4.3 <u>Natalité et recrutement</u>	27
4.3.1 Taux de reproduction	27
4.3.2 Facteurs influençant la reproduction	28
4.3.3 Recrutement	31
4.4 <u>Mortalité et morbidité</u>	32
4.5 <u>Dynamique des populations</u>	32
4.6 <u>La population dans la communauté et l'écosystème</u>	32
5 EXPLOITATION	34
5.1 <u>Equipement des pêcheurs</u>	34
5.1.1 Engins	34
5.1.2 Embarcations	34
5.2 <u>Aire de capture</u>	34
5.3 <u>Saisons de pêche</u>	34
5.4 <u>Opération de pêche et résultats</u>	34
5.4.1 Effort et intensité	34
5.4.2 Sélectivité	37
6 PROTECTION ET AMENAGEMENT	37
7 AQUACULTURE EN ETANG	37
7.1 <u>Approvisionnement des stocks</u>	37
7.2 <u>Sélection génétique des stocks</u>	37
7.3 <u>Fraie (artificielle, induite, naturelle)</u>	39

	<u>Page</u>
7.4 <u>Entretien du stock</u>	39
7.5 <u>Aménagement des étangs</u>	39
7.6 <u>Alimentation et nourriture</u>	39
7.7 <u>Maladies et contrôles des parasites</u>	40
7.8 <u>Récoltes</u>	40
7.9 <u>Transport</u>	40
8 REFERENCES	43

1 IDENTITE

1.1 Nomenclature (Blache, 1964)

1.1.1 Nom scientifique valable

Genre *Heterotis* Muller, 1843
Cuvier et Valenciennes,
1846

Espèce *Heterotis niloticus* (C.)

Pellegrin, Bull.Mus.Hist.
Nat., Paris, X, p.311, 1904
Boulenger, Cat.Freshw.Fish.
Africa,I,p.149,1909 (Chari)
Pellegrin, Bull.Mus.Hist.
Nat., Paris, XV,p.241,
1909 (Marakou?)
Pellegrin, Poiss.Bass.Tchad,
p.62,1914 (Marakou? Lac
Tchad)

1.1.2 Synonymie objective

Clupisudis niloticus (Cuvier, 1829)

1.2 Taxonomie1.2.1 Affinités

- Supragénériques: *Phylum vertebrata*
Subphylum craniata

Super-classe: *Gnathostomata*
Série: *Pisces*
Classe: *Teleostomi*
Sous-classe: *Actinopterygii*
Ordre: *Ostéoglossomorphes*
Sous-ordre: *Ostéoglossiformes*
Famille: *Ostéoglossidés*

- Génériques (figure 1)

Les Ostéoglossomorphes comprennent deux groupes de Téléostéens évolués: Ostéoglossiformes et Mormyriformes confinés dans les eaux douces des régions tropicales. Ils sont communs à l'Afrique, l'Amérique du Sud, l'Inde et l'Indonésie. Les Ostéoglossiformes, jadis très répandus à la surface du globe sont aujourd'hui représentés par 4 genres: *Scieropages* en Australie, Sumatra, Bornéo; *Ostéoglossum* et *Arapaima* en Guyane et au Brésil, et enfin *Heterotis* en Afrique tropicale (Greenwood et al., 1966; Greenwood, 1973).

1.2.2 Noms vernaculaires

En Afrique, plusieurs noms vernaculaires sont donnés à *Heterotis*; Blache (1964) donne une liste complète des termes employés dans le bassin tchadien (tableau I). Au Gabon, l'*Heterotis* introduit est connu sous le vocabulaire de "poisson sans nom". Au Cameroun, les populations edmondos et bakokos l'appellent "Kanga, Tergal et Bambté".

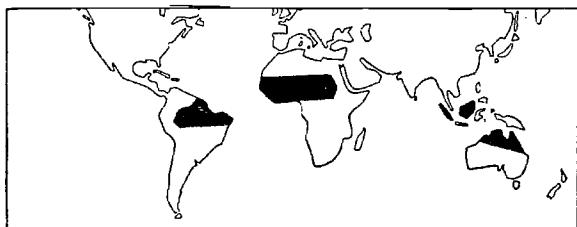
A Madagascar, près de Tamatave, l'*Heterotis* est Touンドro'ny Presida (poisson du Président) parce qu'introduit en 1964 par P. Tsiranana alors Président de la République. Dans d'autres régions de l'île on déforme son nom scientifique qui devient "Rotivita" ou "Fataoroti" ou "Hataonoti" selon les lieux. On parle également de "biby lava" (bête longue) en raison de sa forme générale allongée.

1.3 Morphologie1.3.1 Aspect externe (figure 2)

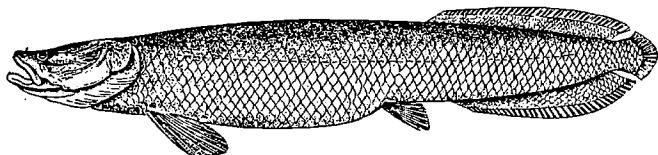
Corps comprimé, couvert de grandes écailles osseuses, à consistance cornée, formées de pièces agencées en mosaique. Nageoires verticales indépendantes, dorsale et anale souvent subégales et opposées, caudale arrondie, pelviennes en position abdominale. Os dermiques du crâne plus ou moins profondément sculptés. Présence de dents linguales. La tête courte et épaisse est 3,5 à 4,75 fois dans la longueur du corps, la bouche moyenne, s'étend jusqu'au bord antérieur de l'œil, lèvres épaisses. Les dents coniques forment une seule série sur les prémaxillaires, maxillaires et dentaires. Des dents viliformes sont observées sur la langue, le museau est court, arrondi. L'œil est latéral (figure 3).

La hauteur du corps est comprise 3,9 à 4,6 fois dans la longueur standard, la longueur de la tête 3,7 à 4,7 fois dans cette même longueur. La tête est 1,6 à 1,9 fois aussi longue que large. Les lèvres sont épaisses, le museau arrondi. La longueur du museau est compris 3,9 à 4,9 fois dans la longueur de la tête et 2,7 à 4,0 fois (reproducteurs à la maturité sexuelle) dans l'espace interorbitaire.

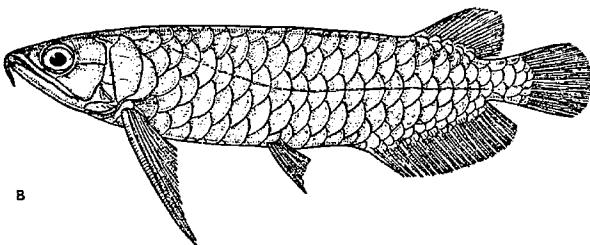
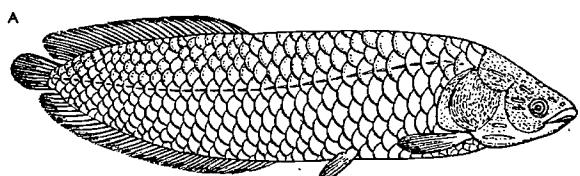
Les écailles, épaisses, de consistance cornée, rugueuses sur leur surface visible, sont au nombre de 34-39 en ligne latérale, $2\frac{1}{2}/6$ autour du corps en avant des ventrales, 5/6 entre la dorsale et l'anale.



Distribution des Osteoglossidae: *Osteoglossum* et *Arapaima* au Brésil; *Heterotis* en Afrique; *Scleropages* en Insulinde et Australie



Arapaima gigas



Heterotis niloticus (A) et *Scleropages formosus* (B)

Figure 1. Les Ostéoglossidés dans le monde, d'après Grasse, 1958

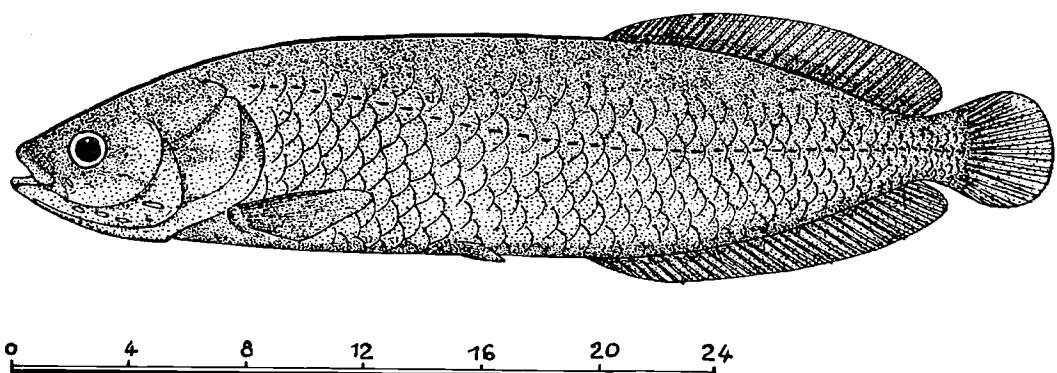
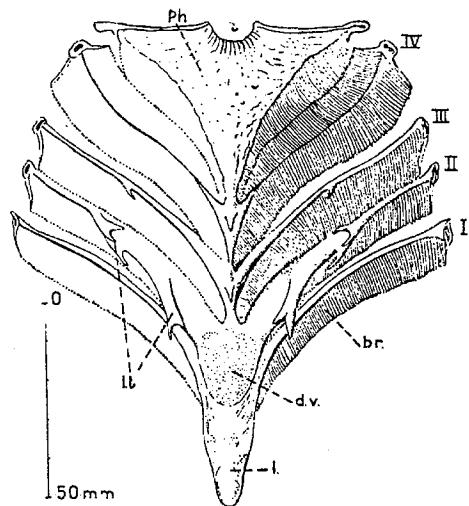
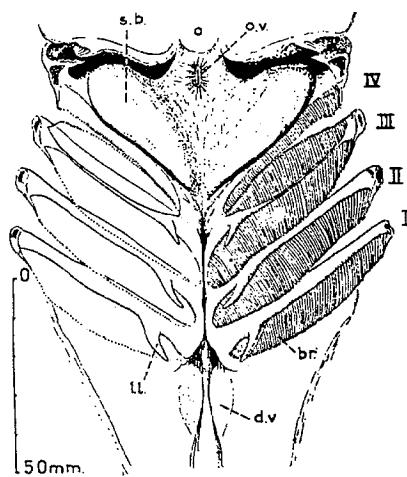


Figure 2. *Heterotis niloticus* (C., 1829) d'après Blache, 1964



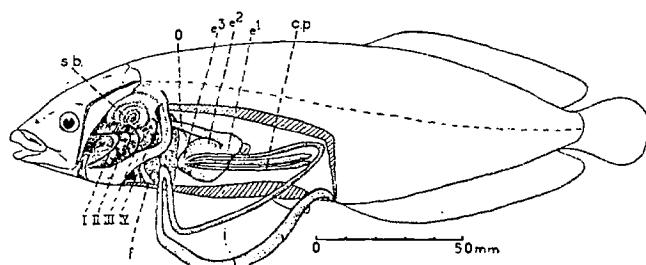
Système branchiospinal du plancher buccal

I, II, III, IV, V, arcs branchiaux; br., branchiospines d.v., dents villiformes; l., langue; l.t., languettes; o. oesophage; ph., pharynx



Système branchiospinal du plafond buccal

I, II, III, IV, arcs branchiaux; br., branchiospines; d.v., dents villiformes; l.t., languettes, o., oesophage; o.v., orifice de la vessie aérienne; s.b., organe suprabranchial branchial.



I, II, III, IV, V, arcs branchiaux; c.p., coecums pyloriques; e¹, estomac membraneux; e², estomac musculeux, e³, cavité pylorique; f., foie; i., intestin; o, oesophage; s.b., organe suprabranchial

Figure 3. Dissection générale de l'appareil digestif

TABLEAU I

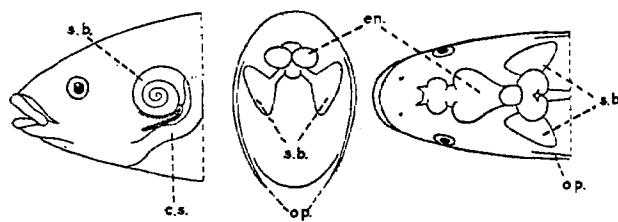
Noms vernaculaires d'*Heterotis niloticus* dans le bassin tchadien

Dialecte	Zone	Appellation
<u>Arabe véhiculaire</u>		go1ô (M.), ngô1ô
<u>Dialectes étrangers (Emigrants temporaires)</u>		
Bornou (Kanouri)	Delta et bas Chari	kani, kawi
<u>Dialectes du lac Tchad (N-E, E. du lac)</u>		
Boudouma	Delta du Chari	ngol
Kanenbou	Delta du Chari	kani, kawi
<u>Dialectes du bas Chari</u>		
Kotoko	Makari Afadé Goulfeï Gana Goulfeï Mara	bal, bél, gwal (M.) bal, bél, gwal (M.) gwel (M.) bö1 (M.) sagon' (M.)
<u>Dialectes du Logone inférieur</u>		
Kotoko	Kousseri Kabé Logone Birni Logone Gana Ngodéni Hinalé Zina Mazéra Hollom Kabalgué Hollom Lahaï Katoa	gwal (M.), gwan', nawal (M.), sâgô sâgô sâgô sâgô sâgô sâgô abuli bodé (M.), bidi (M.) brahô (alevins en essaim), sâgô kafka kafka kafka kafka
Mousgoum		
<u>Dialectes du Logone moyen</u>		
Banana	Kouumi Ham Djoumane Kolobo Eré Kim Kabaly	arahuna bolôhuna pwol pwèn' pai pwei pwi buli, mboli
Kim		
Banana Hoho	Drai Ngolo Kélo Bodourr	boléô pwi
Gambay	Béli Boumou Boroye Békir et Béjal Rôman	ngon', ngono ngon', ngono ngon', ngono ngon', ngono ngonu
<u>Dialectes du Mayo Kebbi et de la Bénoué</u>		
Toubouri	Tikem Folmeye Fianga	sang're dogoré sang're
Toubour		matsui (M.), sèmbambutshoki (Juv.M.)
Kéra		matshüi
Fiang		matshüi
Moundang	Fouli Yacobo Tréné Pont de Pala Léré Zalbi	matshüi matshüi matshüi matshüi matshüi

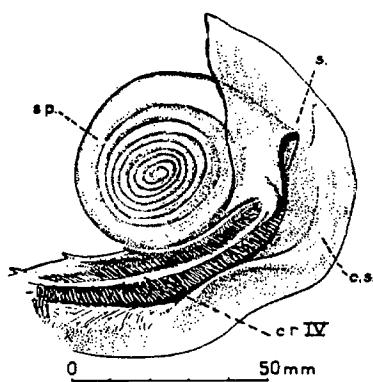
(à suivre)

TABLEAU I (SUITE)

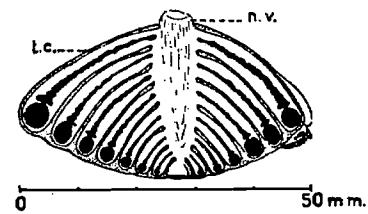
Dialecte	Zone	Appellation
Foulbé	Mbourao	laréhu, sankirayu (M.)
	Bénoué	fingéfingé (M.)
Haoussa Sokoto	Léré	bargüi
	Bénoué	balli (M.), balli buga rwa (M.)
<u>Dialectes du Chari inférieur</u>		
Baguirmi	Raf	ngolá
	Darda	ngolá
	Maffaling	ngolá
Mouloui	Mogroum	kafka
<u>Dialectes du Chari moyen</u>		
Saroa	Bongolti	ngolá
	Bilé	golôdaï
Hori	Baranga	gor, ngol, ngor
	Djoumboul	gor, ngol, ngor
Goudak et Hour	Djoumboul	gura
Boa	Baranga	gura
	Damtar	gwal
Gâdan	Madjoum	mâgwan'
Miltou	Bilé	ngwala
	Miltou	gôli
Damraou	Damraou	goné
Kouno	Kouno	gura
Niellim	Digangali (itinérants)	gwal
	Niou	gwal
	Yodouri	gwal
Tounia	Bainaka	djéré, tshéra, tshéré, tshiéré
	Méram	djéré, tshéra, tshéré, tshiéré
<u>Dialectes du Bahr Sara et de l'Ouhame</u>		
Koumra		ngwal, ngol
Mbay	Moïssala	ngor
Day	Bilé (itinérants)	bôgo
Baya	Bossangoa	bélé
<u>Dialectes du Bahr Salamat et Bahr Azoum</u>		
Kaba	Kyabé	niko
<u>Autres dialectes de l'Afrique occidentale francophone</u>		
Mare	Haute-Volta	rakoko
Dioula	Haute-Volta	sana
Ouolof	Fleuve Sénégal	N'Diaguel
Bambara	Mali	fana
Bozo	Mali	kondo



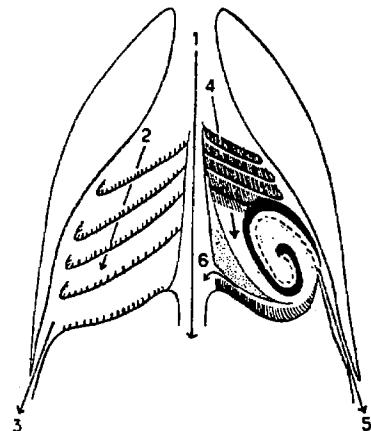
Position de l'organe suprabranchial
c.s., ceinture scapulaire; en., encéphale; op., opercule; s.b., organe suprabranchial



Organe suprabranchial gauche. Vue externe
c.r. IV, ceratobranchial du IV^e arc; c.s. ceinture
scapulaire; s., orifice de sortie de l'eau; sp., spire



Coupe frontale de l'organe suprabranchial
n.v., nerf vague; t.c., tissu cartilagineux



Comparaison du cheminement des aliments. A gauche,
cas normal. A droite, cas d'*Heterotis niloticus*

Figure 4. Appareil suprabranchial d'*Heterotis niloticus*

La dorsale comprend 33-37 rayons et débute un peu en arrière de l'anale qui est formée de 34-38 rayons. La pectorale, arrondie, est comprise 1,5-2,0 fois dans la longueur de la tête. La ventrale, plus petite, est comprise 3,0-3,9 fois dans cette même longueur. Le pédoncule caudal est très réduit. La caudale est petite et arrondie.

On compte 42 (juv) à 94 branchiospines en bas du premier arc branchial; elles sont longues et grêles.

Nombre de vertèbres sur 18 individus disséqués: 66, 67 (11), 68 (5), 69.

La coloration générale est uniforme, griseâtre, brunâtre ou olivâtre pendant la période du repos sexuel, noirâtre à l'approche de la reproduction. Chez les jeunes les parties postérieures de la dorsale et de l'anale sont marquées parfois de lignes longitudinales sombres et des écailles portent une tache ovale foncée, à la limite de la zone recouverte, faisant apparaître le corps réticulé.

D : 33-37 A : 34-38 P : 11-12 V : 6

Sc : 2½/34-39/6, 5/6

Dans le tableau suivant est donnée la répartition, observée au Tchad, des fréquences des nombres de rayons aux nageoires dorsale et anale et d'écailles en ligne latérale (Blache, 1964).

	DORSALE					ANALE					L. LATERALE					
	Nb. observés	33	34	35	36	37	34	35	36	37	38	34	35	36	37	38
Fréquences	3	9	24	10	4	2	3	14	23	9	2	7	19	16	6	2

La taille maximale observée est de 98 cm de longueur standard pour un poids de 10,150 kg au lac Tchad (Blache, 1964) et de 80 cm de longueur totale pour un poids de 6 500 kg dans le Nil (Bishai, 1970).

1.3.2 Particularités anatomiques

1.3.2.1 Organes suprabranchiaux (figure 4)

Hirtl (1854) cité par d'Aubenton (1955) a découvert le premier chez *Heterotis* les organes en escargots analogues à ceux de *Chanos chanos*. Ce sont des diverticules tubulaires plus ou moins enroulés en spirale considérés comme dérivant de la cinquième fente brachiale, s'ouvrant sur la voûte pharyngienne. Hirtl leur attribue un rôle dans les échanges gazeux.

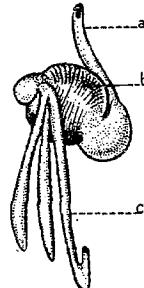
D'Aubenton (1955) les appelle organes suprabranchiaux. La présence de cellules muqueuses et de bourgeons sensoriels permet de leur attribuer un rôle à la fois alimentaire et sensoriel. Ils peuvent en outre jouer le rôle de filtres complémentaires, d'où leur rôle mécanique dans la nutrition et dans la respiration. (Cet organe est décrit en détail en annexe).

1.3.2.2 Intestin antérieur (figure 5)

L'intestin antérieur comporte trois régions distinctes:

- a) la région cardiaque, molle, continue l'oesophage sans grand changement au point de vue histologique,
- b) la partie moyenne à paroi épaisse et musculeuse, appelée assez improprement gésier,
- c) la partie pylorique qui communique avec l'intestin moyen et reste en communication avec

les caeca pyloriques.



a, oesophage; b, gésier; c, appendices pyloriques (d'après Pernkope)

Figure 5. Intestin antérieur d'*Heterotis niloticus*

1.3.2.2 La vessie aérienne

Heterotis possède une vessie aérienne tripartite qui communique avec le pharynx par un sphincter. La partie antérieure de la vessie, dans la région voisine de ce sphincter, est peu vascularisée. La deuxième partie, est très vascularisée et la troisième partie accolée aux reins forme une masse spongieuse vascularisée par l'artère pulmonaire et les veines cardinales postérieures. Cette vessie permet à *Heterotis* de venir respirer à la surface et d'après d'Aubenton, le sang hématosé dans la vessie revient se mélanger au sang veineux de la circulation générale. Cette particularité anatomique lui permet de peupler les cours d'eau à fond vaseux relativement pauvres en oxygène.

1.3.2.4 Les arcs branchiaux

Les premiers arcs branchiaux I, II et III sont de type holobranchie et le quatrième arc est une hémibranchie (figure 3).

1.3.2.5 Filaments branchiaux externes

Chez les embryons et les larves, on observe l'existence des branchies externes d'origine endodermique déjà signalées par Budgett (1901) et qui augmentent la surface respiratoire et constituent un caractère primitif.

2 REPARTITION

2.1 Aire totale originale

D'après D'Aubenton (1955), Poll (1957), Blache (1964), Daget et Iltis (1961), l'aire de répartition originelle de l'*Heterotis* comprend les grands fleuves et les lacs de l'Afrique tropicale, au Nord de l'Équateur.

Parmi les fleuves il faut citer le Sénégal, la Gambie, le Niger, le Nil, la Volta et certains cours d'eau du Togo et du Bénin.

Parmi les lacs on notera le lac de Guiers (Sénégal) mais surtout le lac Tchad, le lac Albert et le lac Rodolphe (lac Turkana).

Enfin *Heterotis* habite plusieurs marigots dans les bassins versants de ces différents lacs et fleuves.

2.2 Aire totale à la suite d'introduction

Le tableau II est un résumé des différentes introductions dont *Heterotis* a été l'objet et à l'occasion desquelles il s'est acclimaté.

Il a été introduit dans des stations de pisciculture de divers pays: Côte-d'Ivoire, Gabon, R.C.A., Congo, Cameroun, Madagascar, Zaïre; c'est à partir de ces stations qu'il a été déversé, volontairement ou non, dans des plans d'eau voisins. Les empoissonnements ont ainsi été effectués avec succès en Côte-d'Ivoire, dans les barrages de Kan, d'Ayamé et de Kossou (Lazard, 1980; Moreau, 1974) et au Cameroun dans le Nyong (Depierre et Vivien, 1977). Au hasard d'inondations ou d'autres causes incontrôlées *Heterotis niloticus* a colonisé les Pangalanes est, chapelet de lagunes littorales situées sur la côte est de Madagascar, l'Oubangui, le bassin de l'Ogoué au Gabon ainsi que certaines parties de celui du Congo.

2.3 Distribution différentielle

2.3.1 Frais larves et juvéniles

Il n'est pas possible de capturer à la fois les jeunes et les adultes (Daget, 1957). En effet, les jeunes rechercheront préférentiellement les zones de végétaux aquatiques où ils sont nés (voir plus loin) où ils trouvent une abondante nourriture à base de zooplancton et où ils sont à l'abri des prédateurs. Ils ne quitteront ces zones enherbées qu'à la première décrue suivant leur naissance.

2.3.2 Adultes

Espèce typiquement mégapotomique, *Heterotis* vit dans les eaux calmes des grands fleuves et dans les lacs où il trouve aussi bien en zone pélagique que littorale (Micha et Franck, 1976). Naturellement, pendant la fraie il se trouve principalement en zone littorale pourvue d'un abondant couvert végétal nécessaire à sa reproduction.

TABLEAU II

Zones où a été introduit *Heterotis niloticus*

Année	Pays d'origine	Pays d'accueil	Zones empoissonnées
1952	Nord Cameroun	Sud Cameroun	Marais du Nyong
1956	Cameroun	R.C.A.	Pisciculture + fleuve Oubangui
1959	Idem	Côte-d'Ivoire	Pisciculture de Bouaké et lacs artificiels d'Ayamé (1962) et Kossou (1971)
1963	Idem	Madagascar	Pisciculture de l'Ivoiloina; Pangalanes est, Hauts-Plateaux
1966 à 69	Congo	Zaïre	Fleuve Congo et lac Toumba
?	?	Gabon	Fleuve Ogoué

2.4 Causes déterminantes des différentes distributions

Les adultes supportent des teneurs en oxygène très basses habituellement relevées dans les eaux troubles, boueuses et très chaudes (température supérieure à 30°C) où on les capture. Leur vessie aérienne leur permet le "double respiration": ils viennent en effet, très souvent, à la surface de l'eau pour absorber de l'air avant de redescendre en profondeur. Ce comportement n'est pas observé chez les alevins qui se cantonnent dans les eaux littorales, en zone de végétation pour des raisons déjà évoquées.

2.5 Hybridation

Aucune hybridation n'est connue.

3 BIONOMIE ET HISTOIRE DE LA VIE

3.1 Reproduction

3.1.1 Sexualité

Il n'est pas possible de déterminer extérieurement le sexe d'*Heterotis*. Seuls l'autopsie ou le massage abdominal d'un sujet mûr pour expulser les produits génitaux le permettrait.

Heterotis possède une gonade impaire située en général sur le flanc gauche de l'animal; une ébauche de gonade avec cellules germinales indifférenciées, est visible sur une coupe histologique d'alevin de 10 mm de longueur (Moreau, non publié).

3.1.2 Maturité

La taille à première maturité observée dans l'Oubangui est de 400 mm de longueur totale, correspondant à un poids de 600 g (Micha, 1973). Dans les lacs artificiels du Kan et d'Ayamé en Côte-d'Ivoire, Moreau (1974) constate que 35 pour cent des individus sont à maturité pour un poids de 0,8 à 1,0 kg. Tous les individus de poids supérieur à 1 kg sont pubères. Généralement cette maturité n'est atteinte que dans le courant de la deuxième année (Daget, 1957). En station de pisciculture à Bouaké, Reizer (1964) constate la reproduction d'individus âgés de 20 mois. En zone d'altitude (Madagascar) l'âge à la puberté est compris entre 2 ans et 2 ans $\frac{1}{2}$.

D'une façon générale la maturité sexuelle semble atteinte à une taille un peu plus élevée en étang de pisciculture qu'en milieu naturel.

3.1.3 Les gonades

Aucune description des gonades d'*Heterotis* n'a été effectuée à notre connaissance; c'est pourquoi sont résumées ci-après nos propres observations non encore publiées.

La gonade d'*Heterotis* rappelle en tous points celles des autres Ostéoglossomorphes notamment *Scleropages formosus* (Scott et Fuller, 1976) et *Mormyrus kanium* (Scott, 1974).

3.1.3.1 Le testicule

3.1.3.1.1 Description générale

Le testicule unique situé sur le flanc gauche de l'animal dans la cavité générale peut mesurer 7 cm de longueur et peser 3 à 4 g; poids très faible par rapport à celui de l'animal: le RGS reste inférieur à 1% même en pleine saison de reproduction. Le testicule est en partie couvert de péritoine et rattaché aux autres viscères par un tissu très fin et transparent également de nature conjonctive; l'artère et la veine génitale pénètrent par l'extrémité postérieure.

Le testicule d'*Heterotis* est subdivisé en lobules analogues à ce qu'on observe chez d'autres espèces; ces lobules, de formes irrégulières, le plus souvent plus petits à la périphérie qu'au centre sont séparés les uns des autres par du tissu conjonctif. Ce dernier parfois très important (jusqu'à 40% du volume de la gonade) est surtout abondant dans la région de la gonade tournée vers l'intérieur de la masse viscérale lorsque l'organe est en place sur l'animal; il renferme quelques vaisseaux sanguins.

La périphérie de ces lobules est tapissée d'une membrane qui n'est pas toujours distincte du tissu conjonctif voisin; sur cette membrane s'appuie une couche de cellules qui constitue une structure d'apparence épithéliale et délimite la lumière du lobule; cette couche de cellules est dénommée dans la suite, pour simplifier, "assise épithéliale". La lumière du lobule est partiellement ou totalement occupée par des cellules décrites plus loin (cellules sexuelles à divers stades de maturité, cellules dégénérées); le lobule est alors rempli de cellules disposées de façon anarchique; ceci est pratiquement la règle chez les lobules situés sur la périphérie du testicule. Cette structure est observée quelle que soit l'époque de l'année.

En pleine saison de reproduction, les lobules centraux sont plus riches en spermatozoïdes que les lobules périphériques.

3.1.3.1.2 Les différents stades de la spermatogénèse

a) Spermatogonies primaires

Ces cellules, appelées par la suite Ga, sont situées à la périphérie du lobule uniquement dans l'assise épithéliale quand celle-ci

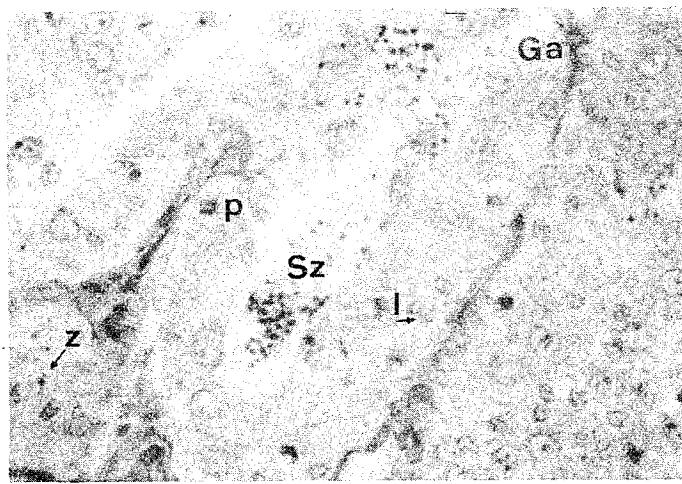


Figure 6. Coupe histologique de testicule d'*Heterotis niloticus* en pleine activité sexuelle; coloration au rouge solide, orangé G, bleu d'aniline, X 400
 Ga = 7 Spermatogonie primaire; l, z et p = Spermatocytes primaires aux stades leptotène, zygotene, pachytene; Sz = spermatozoïdes dans la lumière du lobule.
 En foncé sur la photo: tissus conjonctif extra lobulaire.

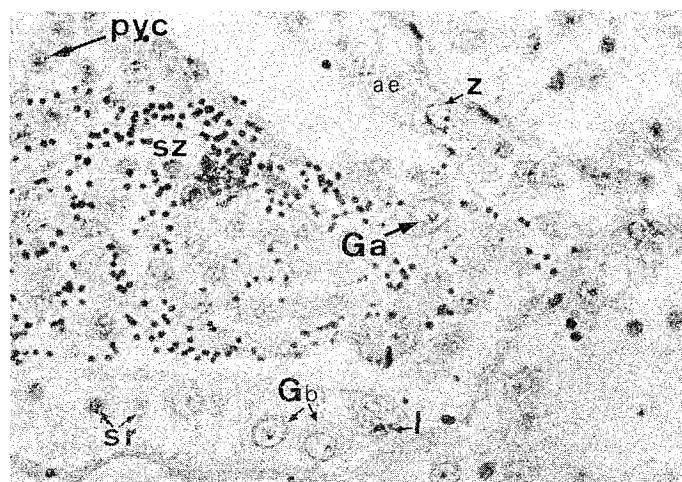


Figure 7. Autre coupe histologique montrant l'assise épithéliale (ae), les éléments pycnotiques (pyc) et les cellules assimilables à des cellules de Sertoli (sr) même coloration que ci dessus

est bien individualisée; dans le cas contraire, on les trouve dans tout le lobule mais préférentiellement vers la périphérie; les Ga, le plus souvent isolées les unes des autres, peuvent être très abondantes dans un testicule au repos sexuel ou au tout début de son activité; dans ce cas, elles représentent jusqu'à 27% du volume de la gonade. Ce sont de grandes cellules de forme irrégulière, mesurant 18 à 28 μ dans leur plus grande dimension (moyenne 23,5 μ) et 15 à 21 μ dans leur plus petite dimension (moyenne 18,2 μ). Leur noyau rond ou légèrement elliptique, d'un diamètre moyen de 13 μ (de 12 à 16 μ) renferme un nucléole, dont la taille, fonction de celle du noyau, varie de 3 à 5 μ (moyenne: 3,7 μ).

Le rapport nucléo-plasmique des Ga est en moyenne de 0,63 (écart type: 0,06).

b) Spermatogonies secondaires ou Gb

Les Gb résultent de la division des Ga. Dans un testicule en intense activité, il est quelquefois possible d'observer de telles divisions; les spermatogonies secondaires se distinguent des précédentes par leur plus petite taille (seulement 25 à 20 μ dans leur plus grande dimension) leur noyau plus petit (8 à 12 μ de diamètre) et le nombre de nucléoles qu'il comporte (deux à trois), l'un d'eux étant plus grand que les autres. Les Gb sont peu fréquemment observées; ce stade serait de courte durée, le rapport nucléoplasmique est voisin de celui des Ga.

c) Spermatocytes primaires

Les spermatocytes primaires ou SpI sont, dans les Ga et les Gb, répartis, le plus souvent isolément les unes des autres dans l'assise épithéliale quand celle-ci est bien individualisée; dans le cas contraire, ils se répartissent dans tout le lobule; celui-ci peut comporter des SpI à tous les stades de la prophase méiotique. Les spermatocytes primaires, ont, comme les Ga et les Gb, une membrane cytoplasmique bien visible; leur taille est celle d'un Gb sauf au stade zygotène où ils sont un peu plus grands (environ 23 μ).

d) Spermatocytes secondaires et spermatides

Nous n'avons pas rencontré de cellules pouvant être interprétées avec certitude comme étant l'un de ces deux stades. Sans doute en raison du fait qu'à partir de ce stade, il y a souvent dégénérescences massives de cellules sexuelles (voir plus loin).

e) Spermatozoïdes

Les spermatozoïdes sont toujours dans la lumière du lobule, parfois seuls, parfois accompagnés de cellules en dégénérescence (évoquées

plus haut); leur tête a un diamètre d'environ 3 μ ; peu nombreux, ils ne représentent jamais plus de 8% du volume de la gonade.

3.1.3.1.3 Les autres éléments intra-lobulaires

a) Cellules de soutien

Nous nommons ainsi des cellules qui constituent la majeure partie de l'assise épithéliale quand celle-ci est très nette; elles sont à peu près parallélipipédiques et mesurent 35 à 30 μ de long sur 10 μ de largeur environ. Le grand axe de symétrie de la cellule est perpendiculaire à la membrane basale délimitant le lobule. Le noyau, elliptique, situé à peu près au milieu de la cellule, mesure 7 à 10 μ dans sa plus grande dimension; si la lumière du lobule est obstruée et l'assise épithéliale peu nette, ces cellules restent cantonnées sur la périphérie du lobule; leur forme n'est alors pas aussi régulière que décrit plus haut.

b) Cellules en dégénérescence

Très souvent, la lumière du lobule est partiellement ou totalement remplie par une quantité de cellules apparaissant en voie de dégénérescence; ces cellules pycnotiques représentent jusqu'à 45% du volume de la gonade.

Ces cellules présentes toute l'année semblent surtout être des spermatogonies et des spermatocytes I non parvenus à maturité; la figure 7 montre ces cellules pycnotiques et une Ga, elle-même en cours de dégénérescence.

3.1.3.2 L'ovaire

Comme le testicule l'ovaire est un organe impair placé sur le côté gauche de l'animal. Son poids maximum peut être de 70 à 90 g et il peut représenter jusqu'à 5% du poids total du poisson ce qui reste relativement faible. La taille maximale des ovocytes mûrs est de 2,5 à 2,8 mm de diamètre (Daget, 1957; Reizer, 1964; Olaniyan et Zwilling, 1963; Rakotomanampison, 1966). L'ovogénèse des *Heterotis* rappelle celle des autres Téléostéens. Nos propres observations permettent de dire que les jeunes ovogonies ou des ovocytes primaires en prophase méiotique sont pauvres en cytoplasme et en fin de méiose le noyau comporte déjà plusieurs nucléoles.

Le cytoplasme augmente de volume et, pour des ovocytes d'environ 250 μ de diamètre, le rapport nucléoplasmique (diamètre du noyau/diamètre totale de l'ovocyte) est de 0,30. La thèque folliculaire apparaît autour d'ovocytes d'environ 300 μ de diamètre, elle est nette et bien différenciée autour d'ovocytes de 500 μ ; le rapport nucléoplasmique est alors

de 0,25. C'est à partir de cette taille que les ovocytes commencent à se charger de vitellus. Le noyau vitellin est dans certains cas bien visible. Chez des ovocytes de 1 000 μ de diamètre la thèque folliculaire s'est épaisse, le noyau riche en nucléole est encore au centre de l'ovocyte; le rapport nucléoplasmique est de 0,20 en moyenne, le cytoplasme est rempli de vitellus. C'est seulement chez des ovocytes de plus de 1 500 μ que le noyau, ayant immigré vers l'un des pôles, n'est plus visible que de façon exceptionnelle sur une coupe histologique. *Heterotis* pondant plusieurs fois par saison (cf. plus loin) la structure de taille des ovocytes dans un ovaire mûr est plurimodale (figure 8).

3.1.4 Appariement

Quiconque a observé des *Heterotis niloticus* en période de reproduction a été frappé par le comportement reproducteur très élaboré. En effet ce dernier a été décrit très souvent (Daget, 1957; Tillon, 1957; M'Vogo, 1962; Reizer, 1964; Rakotomanampison, 1966).

L'ensemble de ces observations semble devoir être résumé de la manière suivante.

Tout commence par une migration à la recherche des zones de nidification peu profondes pour les besoins d'oxygénation des alevins. Ainsi les adultes fréquentent les rives herbeuses des fleuves, ou les zones inondées, à la recherche d'un congénère et d'un lieu favorable pour frayer.

La configuration d'un lieu favorable à la fraie et la rencontre d'un partenaire sexuel constituent des stimuli déclencheurs du comportement reproducteur proprement dit. Reizer (1964) rapporte des cas d'agressivité et de défense d'un territoire.

D'après lui, le choix d'un congénère induit ensuite la nidification. On sait que *Heterotis* arrache l'herbe avec ses dents dans la zone choisie. Le poisson tourne en rond, agitant sa nageoire caudale de façon à pousser hors du nid les débris d'herbes aquatiques. Puis il creuse le nid dont la cloison effleure la surface de l'eau. Le poisson peut quitter le nid par un passage pratiqué dans la cloison. Daget a observé un couple tourner lentement autour du nid, leur dos noirs et luisants émergeant de temps en temps, et pense qu'il s'agit des jeux nuptiaux. Reizer a également observé un couple se livrer à des "jeux nuptiaux", les nageoires dorsales sorties de l'eau. Achevé, un nid d'*Heterotis niloticus* se présente donc comme une cuvette de 100 à 150 cm de diamètre entourée de végétation et à paroi en terre munie d'une couverture permettant le passage des géniteurs. La profondeur maximale est habituellement de 30 à 50 cm. Les deux géniteurs participent donc à la construction du nid. Puis l'un des congénères reste à l'intérieur du nid et,

quand il sort, l'autre qui est resté dans les parages, le remplace. C'est lorsque le nid est prêt que survient normalement l'apparition et la fécondation toujours précédés d'une phase de surveillance du nid qui peut durer 1 à 2 jours, les deux géniteurs se relayant pour cette surveillance. Malheureusement, l'observation de la fécondation est difficile car les *Heterotis* sont très méfiants et s'enfuient au premier bruit et ne reviennent que très prudemment un peu plus tard prêts à fuir de nouveau à la première alerte.

3.1.5 Fécondation

La fécondation est externe et les 2 géniteurs se trouvent alors dans le nid. Les œufs orangés, d'un diamètre de 2,5 à 2,8 mm sont déposés groupés sur le fond du nid. Comme dit plus loin, la femelle pond plusieurs fois par saison, une ponte donnant naissance à environ 3 000 alevins.

3.1.6 La fraie

A partir du moment où les œufs sont pondus, l'un des géniteurs reste constamment à proximité du nid ou même se tient au milieu de celui-ci; par sa présence et ses mouvements, il empêche les débris, herbes et feuilles de se déposer sur les œufs, éloigne les prédateurs éventuels et contribue à renouveler l'eau au contact des alevins. A la moindre alerte *Heterotis* qui surveille le nid s'enfuit précipitamment et rejoint les eaux plus profondes par un chemin, toujours le même, le long duquel les herbes finissent par être froissées, ce qui en rend le tracé bien visible. Mais l'*Heterotis* s'éloigne peu et ne tarde pas à revenir précautionneusement, à moins que le bruit ne l'ait effrayé de façon durable. A l'éclosion, c'est-à-dire 2 à 3 jours après la ponte, les alevins vésiculés sont longs d'environ 75 mm et restent groupés au fond du nid.

Ils sont munis de filaments branchiaux externes qui leur permettent de fixer l'oxygène rare autour du nid. Mais au fur et à mesure que l'essaim grossit l'oxygène venant à manquer les alevins doivent monter à la surface pour respirer. Ce comportement survient 3 à 5 jours après la ponte. L'observation des alevins en aquarium dont l'eau a une teneur importante en oxygène semble confirmer cet argument: en effet la montée à la surface n'y a jamais lieu. Les parents surveillent leurs alevins, les accompagnent dans leur montée à la surface pour s'oxygéner et les encadrent dans la recherche de la nourriture allant jusqu'à fouiller le fond vaseux pour dégager les débris végétaux, les larves minuscules des copépodes, des daphnies, etc.; 24 à 48 heures après l'éclosion a lieu la première sortie (ou "promenade") hors du nid (Reizer, 1964; Rakotomanampison, 1966). L'un des conjoints reste à la sortie du chenal tandis que celui qui est dans le nid, par des

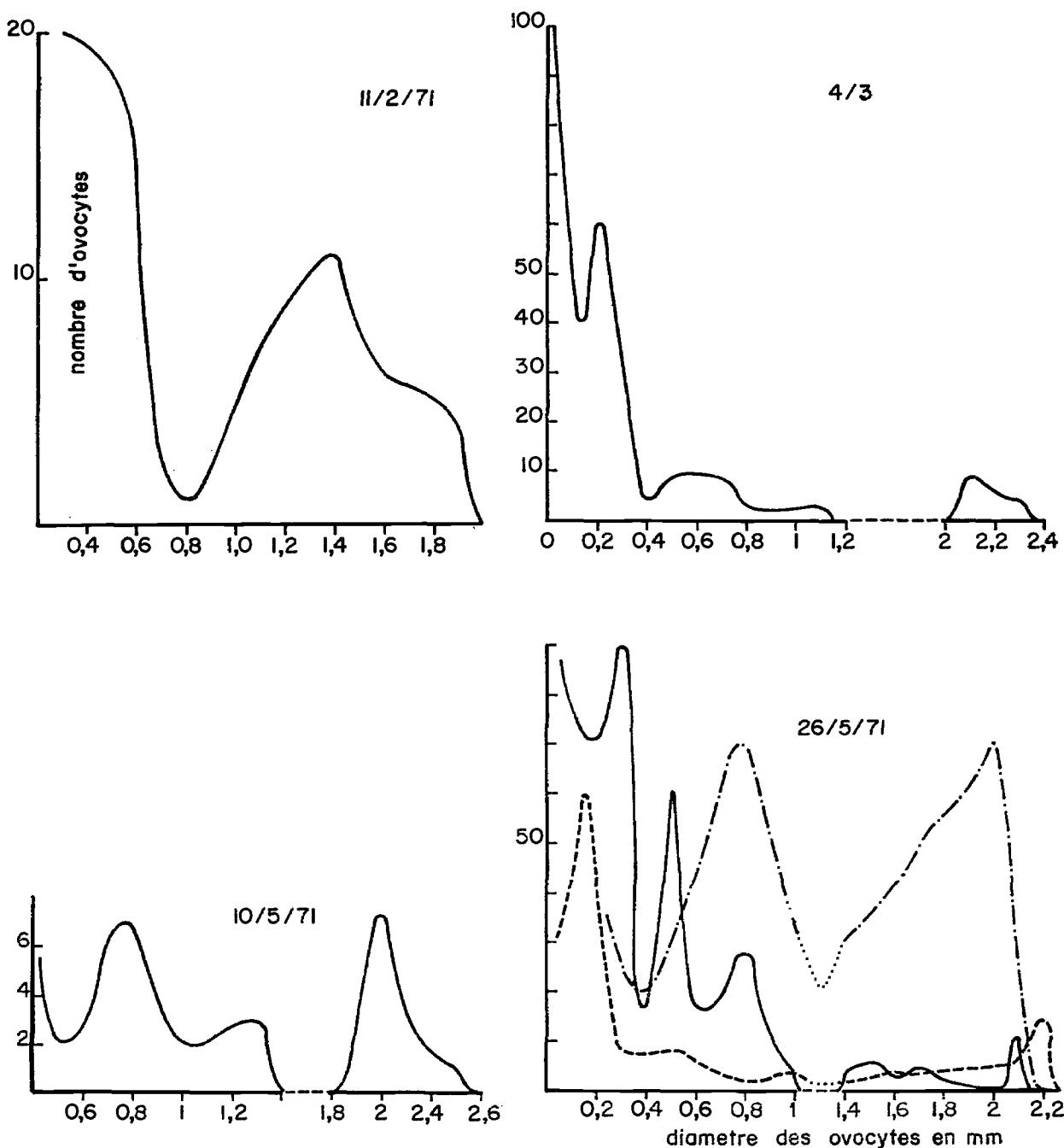
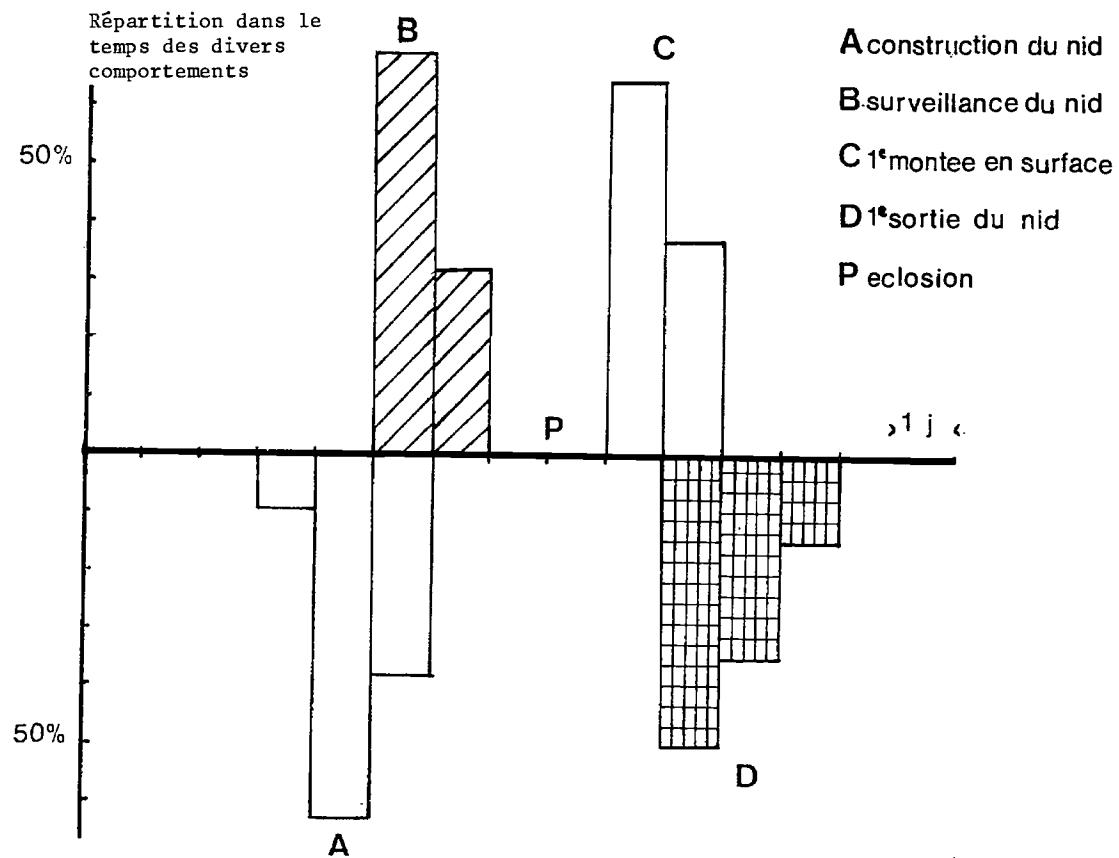
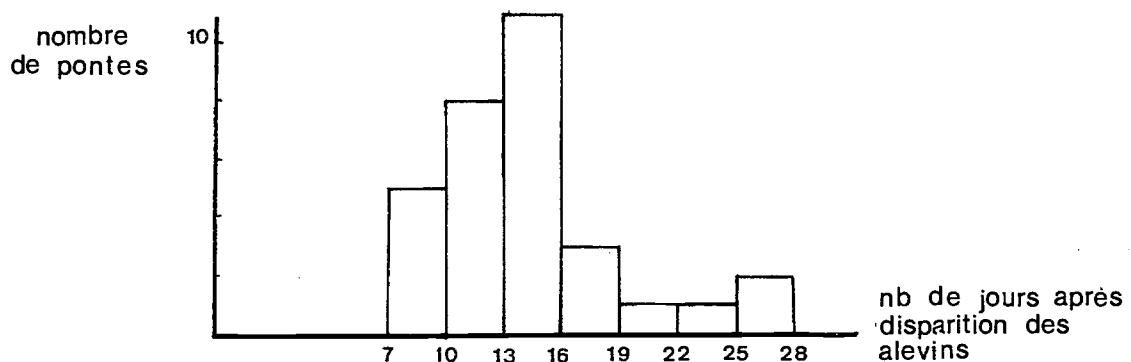


Figure 8. Exemples de structures polymodales de l'ovaire d'*Heterotis niloticus* pendant la période préparatoire à la saison de reproduction (février à mai) au barrage du Kan, en Côte-d'Ivoire; plusieurs femelles sont représentées sur le dernier schéma, en bas à droite. (Moreau, 1974, non publié)



- a) Résumé des observations sur le déroulement dans le temps des diverses phases de la reproduction d'*Heterotis niloticus*; on remarque la très faible variation de leurs durées respectives. Voir texte (Moreau, non publié)



- b) Succession des pontes chez *H. niloticus*

Figure 9. Etude de la dynamique temporelle de la reproduction d'*Heterotis*

mouvements rapides de la nageoire caudale, pousse l'essaim dans le chenal. L'autre congénère à l'extérieur crée un courant du nid vers l'extérieur pour hâter la sortie des alevins. Pendant ce temps, les géniteurs continuent leur surveillance autour de l'essaim. Une fois livrés à eux-mêmes les alevins entreprennent, en essaim, une véritable "course pour la vie" à la recherche de zooplancton. Seuls survivent les plus rustiques (voir plus loin); en fin de crue, ils migreront vers le lit mineur des fleuves ou les eaux libres des lacs. Ce comportement gréginaire des jeunes *Heterotis* est observé tant en pisciculture ou même en aquarium qu'en milieu naturel.

En résumé, il faut remarquer que le déroulement de la reproduction d'*Heterotis* dans le temps est très précis (figure 9).

- Les deux géniteurs participent à la construction du nid (ou à son réaménagement si la ponte doit avoir lieu dans un ancien nid). Ce travail débute 3 ou 4 jours seulement avant l'apparition des alevins.

- Le comportement de surveillance du nid (un géniteur tourne à l'intérieur du nid et n'en sort que pour être remplacé par l'autre) débute 2 à 3 jours au plus avant l'apparition des alevins.

- Ces derniers montent pour la première fois en surface le lendemain ou le surlendemain de leur naissance; ils exécutent leur première sortie hors du nid 3 à 5 jours après leur naissance.

3.2 Phase préadulte

Les observations les plus précises sont celles de Daget (1957).

3.2.1 Phase embryonnaire (figure 10)

Les œufs de couleur jaune orangée sont

sphériques et mesurent 2,5 à 2,8 mm de diamètre, il sont au fond du nid et adhèrent fortement les uns aux autres de façon à former une masse que l'on peut prendre et manipuler sans qu'elle se dissocie.

Ces œufs sont entourés d'un chorion qui rend difficile l'observation de l'embryon avant éclosion.

Au moment de l'éclosion, le chorion se déchire et la région caudale de l'embryon se dégage la première; elle se met aussitôt à battre comme un flagelle et par ses mouvements contribue au dégagement de la région céphalique et du sac vitellin. En examinant le chorion par transparence, on voit très bien le micropyle, entouré par un astér de stries rayonnantes, près d'une des extrémités de la déchirure par laquelle est sorti l'alevin.

La phase embryonnaire comporte deux stades:

Stade I: juste après l'éclosion; longueur totale 7,5 mm. Aussitôt dégagé de l'amas des chorions adhérents les uns aux autres, l'alevin incapable de nager tombe sur le fond où il peut se traîner, juché sur son vitellus. En effet, les régions abdominale et caudale sont remarquablement développées par rapport à la région céphalique et les battements dont elles sont animées ont déjà une certaine efficacité. A ce stade, le corps est encore courbe. L'œil est bien visible et fortement pigmenté. La masse vitelline est scindée en deux parties: une globuleuse, à peu près centrée à l'aplomb des pectorales, l'autre moins volumineuse, oblongue, sous la région abdominale. On distingue facilement les myomères et l'extrémité caudale du corps est nettement relevée. Les nageoires pectorales sont déjà bien différenciées, mais très petites. La nageoire embryonnaire ou protoptérygie est un repli impair qui débute dorsalement environ aux deux tiers postérieurs du corps. Ventralement, le tractus

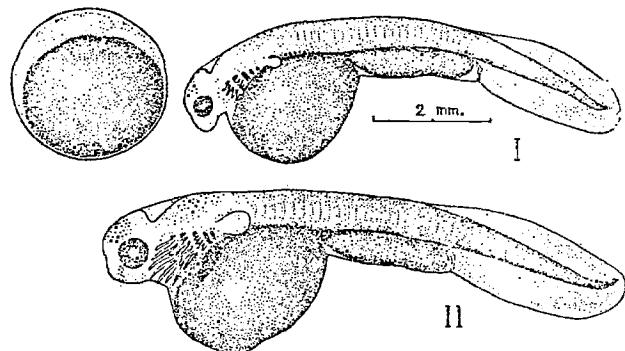


Figure 10. *Heterotis niloticus*, phase embryonnaire

anal est bien visible à l'extrémité postérieure de la masse vitelline abdominale. La bouche est ouverte, ainsi que les cinq fentes branchiales. La hauteur de celles-ci diminue régulièrement de l'avant vers l'arrière. Il n'y a pas de repli operculaire. Le premier arc branchial porte quelques filaments déjà bien développés; le second en porte de courts; le troisième présente seulement quelques renflements tuberculaires. Le corps est apparemment incolore et l'on ne remarque à première vue que le jaune orangé du vitellus et la tache rouge du réseau sanguin. Mais à un assez fort grossissement on peut distinguer trois groupes de mélanophores: l'un au-dessus de l'œil, l'autre au-dessus des fentes branchiales, prolongé vers l'arrière par une traînée pigmentaire sur la ligne médiane du dos; le troisième dans la région ventrale, juste en arrière de la pectorale.

Stade 2: environ 18 h après l'éclosion; longueur totale 9 mm. Par rapport au stade précédent, toutes les parties de l'alevin ont rapidement augmenté de volume. Les deux masses vitellines, le corps avec ses myomères, la proptérygie et le tractus anal ne présentent pas de changements appréciables mais la courbure du corps est moins prononcée et l'extrémité caudale encore plus nettement relevée. Les filaments branchiaux sont plus nombreux et plus longs; ceux du premier arc dépassent légèrement la bouche; ceux des deux arcs suivants sont bien formés et ceux du quatrième arc commencent à apparaître sous forme de tubercules. Les mélanophores ont augmenté en nombre et en densité; de la base de la pectorale part non seulement une bande pigmentaire vers l'arrière, le long de la ligne ventrale de contact entre le corps et le vitellus, mais aussi un amas de pigment qui s'étale vers l'avant sur la masse vitelline. En outre, il existe des mélanophores dans la région préoculaire.

3.2.2 Phase larvaire (figure 11)

Cette phase de la vie du jeune *Heterotis* peut être subdivisée en 8 stades:

Stade 1: environ 42 h après l'éclosion; longueur 10 mm. Ce stade exactement de 24 h plus âgé que le précédent, diffère de ce dernier par une région céphalique beaucoup plus volumineuse et une région caudale plus longue avec l'extrémité du corps encore plus élevée. Les filaments branchiaux existent sur les quatre arcs et ceux du premier arc atteignent le bord antérieur de l'œil. Les zones pigmentées ont augmenté en étendue et les mélanophores y sont plus densément groupés. Quelques mélanophores sont visibles sur la pectorale.

Stade 2: 2 jours après l'éclosion, longueur totale 10 mm. Ce stade ne diffère du stade 1 que par la longueur des filaments branchiaux qui dépassent la tête vers l'avant. Le repli operculaire n'est pas encore formé.

Par contre on voit déjà s'ébaucher la future nageoire caudale. Ce stade, de quelques heures plus âgé que le précédent est donc aussi à un degré de développement un peu plus avancé, bien que la longueur totale soit la même.

Stade 3: 3 jours après l'éclosion; longueur totale 10,5 mm. A partir de ce stade, les alevins commencent à ressembler à de petits poissons. Leur corps ne présente plus trace de la courbure embryonnaire et ils nagent avec vivacité. L'extrémité caudale est dirigée vers le haut, faisant un angle de 90° avec l'axe du corps; la nageoire caudale s'individualise et on commence à apercevoir des ébauches d'hypuraux. Le repli operculaire est formé; il empêche les filaments branchiaux de se rabattre sur les côtés de la tête, mais n'a pas encore atteint un développement suffisant pour recouvrir toutes les fentes branchiales. Les filaments branchiaux, resserrés les uns contre les autres par le repli operculaire, entrent en régression et leur longueur diminue. Les lèvres sont bien formées, mais le vitellus reste volumineux et l'alevin ne s'alimente pas encore.

Stade 4: 4 jours après l'éclosion; longueur totale 11,5 mm. Le vitellus a notablement diminué de volume. La tête présente son aspect définitif; la bouche est terminale mais le repli operculaire n'est pas complètement développé. Les filaments branchiaux, qui ne dépassent pas l'origine de la pectorale, apparaissent maintenant régulièrement disposés les uns à côté des autres. La coloration de l'alevin, tout à fait caractéristique, comprend une bande longitudinale noire, dans la région ventrale, partant de la dernière fente branchiale et s'étendant jusqu'à la caudale en diminuant progressivement de hauteur. Les mélanophores sont en outre disposés de façon telle qu'ils soulignent les myomères. Cette bande longitudinale s'accroît, aux stades suivants, vers la région dorsale, de sorte que les alevins d'*Heterotis* apparaissent noirs jusqu'à ce que les écailles, en se développant, viennent masquer la couche de mélanophores et donner aux jeunes la teinte grisâtre qui est celle des poissons adultes. Il existe en outre, sur la voûte crânienne, deux taches noires séparées médiatement et, en arrière, une autre tache noire médiane qui se prolonge par une étroite traînée de mélanophores sur le milieu du dos, en direction caudale. Les deux groupes de mélanophores, ventro-latéraux et dorsaux resteront toujours séparés par un zone claire, jaunâtre.

Stade 5: 5 jours après l'éclosion; longueur totale 12 mm. Par rapport au stade précédent, le vitellus a encore diminué de volume et le repli operculaire est un peu plus développé. Les hypuraux sont maintenant parfaitement visibles et la nageoire anale commence à s'organiser. Svensson a figuré et sommairement

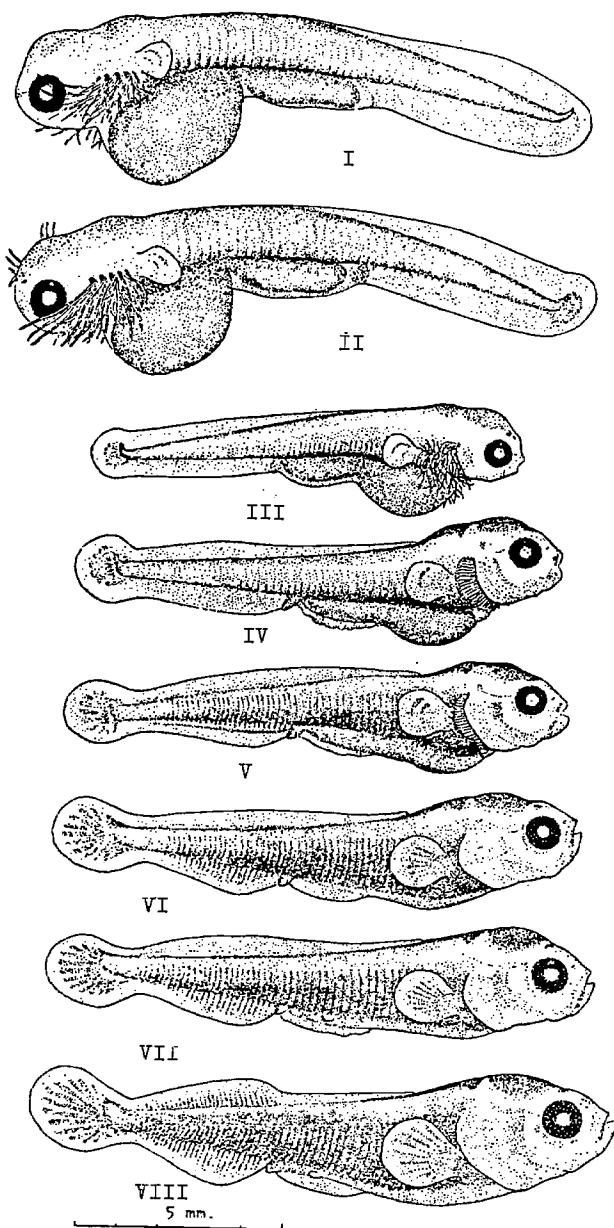


Figure 11. *Heterotis niloticus*: phase larvaire

décrit un alevin de 12,5 mm "just ready to leave the nest" qui correspond à peu près à ce stade 5; l'âge par rapport à l'éclosion n'est pas donné. Budgett déclare par ailleurs que les jeunes *Heterotis* quittent le nid vers le 5e jour.

Stade 6: 6 jours après l'éclosion; longueur totale 12,5 mm. On voit distinctement dix hypuraux à la caudale et l'extrémité du corps, relevée vers le haut, est en cours de résorption. A la nageoire anale, les emplacements des rayons sont indiqués par des mélanophores; de même à la pectorale, mais moins nettement. Il n'y a encore aucune trace de ventrale et la dorsale ne s'organise pas encore. Le vitellus a presque totalement disparu, en tous cas il n'est plus visible extérieurement. Les filaments branchiaux ne dépassent plus que très légèrement et seulement à la partie supérieure du repli operculaire. A ce stade, les alevins sont encore groupés en essaim à l'intérieur du nid. Or ils sont un peu plus âgés que le stade figuré par Svensson comme juste prêt à quitter le nid. De toute façon, on peut dire que les alevins d'*Heterotis* quittent normalement le nid à une longueur totale d'environ 12,5 mm, soit le 5e ou 6e jour après l'éclosion, avant l'apparition des ventrales et lorsque les filaments branchiaux ne dépassent presque plus le repli operculaire.

Stade 7: 7 jours après l'éclosion; longueur totale 13 mm. Ce stade ne diffère du précédent que par l'apparition de la première ébauche de nageoire ventrale, sous forme d'un bourrelet longitudinal, dans la région ventrale en avant du tractus anal. La nageoire dorsale commence également à s'organiser. Il y a donc un décalage assez important entre la dorsale et l'anale au point de vue du développement.

Stade 8: 8 jours après l'éclosion; longueur totale 14 mm. Les ventrales sont bien formées mais encore très petites. Des rudiments de rayons sont visibles à la dorsale et à la pectorale.

Stades ultérieurs

Dès le stade 8, les alevins ont acquis sinon la silhouette et les proportions, du moins les organes essentiels de l'adulte. Cependant, les écailles ne sont pas encore formées et il subsiste des restes de la protoptérygie en avant de la dorsale et en avant de l'anale. Les jours suivants il n'y a aucune modification importante à signaler, à part un accroissement de la longueur totale.

3.2.3 Phase juvénile

Chez *Heterotis* on peut appeler juvénile la période de la vie du poisson qui s'étend de la 3e semaine d'existence jusqu'à la première décrue vécue par le poisson. C'est l'époque à laquelle il quitte pour la première fois les herbiers qui

l'ont vu naître pour rejoindre le lit du fleuve ou la surface libre du lac. Le juvénile grossit rapidement jusqu'à l'âge de 4 à 6 mois auquel il mesure 25 cm pour un poids d'environ 350 grammes; il se nourrit surtout de zooplankton et à un degré moindre de phytoplancton d'ailleurs mal digéré. Il vit en essaim puis en bancs dont les effectifs se réduisent au fur et à mesure de la croissance. Les mortalités juvéniles restent abondantes jusqu'à l'âge de 2 mois.

3.3 Phase adulte

On peut considérer que la phase adulte commence dès que les alevins ont quitté les zones de végétation périphérique lors de la baisse des eaux. Ils sont âgés, selon les milieux, de 4 à 6 mois et échappent alors aux fortes mortalités habituelles chez les jeunes poissons et particulièrement importantes chez *Heterotis* (voir plus loin).

3.3.1 Longévité

En milieu naturel, Daget (1967) et FAO/UNDP (1970) ont observé des *Heterotis* âgés au maximum de 5 ans; comme chez la plupart des espèces tropicales la longévité est courte; il semble que celle d'*Heterotis* soit comprise entre 5 et 10 ans selon les milieux mais les informations sur ce point sont insuffisantes.

3.3.2 Résistance

Heterotis se signale par sa remarquable résistance aux températures élevées (supérieure à 35°C dans certains marigots sahéliens) et aux faibles teneurs en oxygène. Ceci lui est naturellement possible grâce à sa double respiration évoquée auparavant.

3.3.3 Compétition

En raison de son régime alimentaire omnivore (à tendance zoophage comme dit plus loin) *Heterotis* ne peut pas être considéré comme en compétition avec des espèces déterminées; c'est d'ailleurs une des raisons pour lesquelles son introduction a été décidée dans certains lacs artificiels notamment en Côte-d'Ivoire. Il en est de même de sa reproduction qui nécessite l'existence de zones caractéristiques recherchées par lui seul.

3.3.4 Prédateurs

Les jeunes alevins sont l'objet de prédatations habituelles de la part de larves d'insectes, batraciens, petits poissons d'autant plus qu'ils restent groupés; au fur et à mesure de leur croissance et de leur plus grande mobilité les *Heterotis* sont vraisemblablement la proie de prédateurs plus gros, essentiellement *Lates niloticus* qui cohabitent avec eux dans les

mêmes types de biotopes. Ce dernier point mérite cependant une étude complète.

3.3.5 Parasitisme, maladies, blessures et anomalies

3.3.5.1 Parasites des alevins

A Bangui, Micha (1973) a trouvé un parasite externe responsable de la forte mortalité des alevins. C'est un protozoaire cilié: *Glossatella* qui se fixe sur la tête, la gorge, le dos, le ventre, les nageoires et pénètre enfin dans la cavité buccale, provoquant l'asphyxie de l'alevin. Dans l'Oubangui, le même auteur note la présence occasionnelle d'un trématode: *Heterotis volvæ*.

3.3.5.2 Parasites des adultes

Les parasites externes d'*Heterotis* sont assez nombreux mais ne sont responsables que d'un faible taux de mortalité. Parmi les parasites des branchies on compte: un crustacé: *Iernaeogiraffa* sp. en faible nombre sur l'hôte (de 1 à 4 par poisson et qui ne provoque pas de mortalité importante mais ralentit la croissance et peut atteindre 65% de la population (Micha, 1973)); une myxosporidie *Myxobolus* sp., en forme de boulettes blanchâtres sur les lamelles branchiales, peut contaminer environ 38% des poissons. Meschkat (1968) rapporte des cas de filariasis mortels décelables par la présence des cystes dans l'opercule.

Dans le Niger Koli (in Obeng, 1969) rapporte une forte infestation des viscères d'*Heterotis* par un trématode: *Nephronephelus sessilis*.

3.4 Nourriture et croissance

3.4.1 Régime alimentaire

En milieu naturel *Heterotis* est aussi omnivore, se contentant de plancton, d'insectes aquatiques et voire même de graines. Les alevins se nourrissent de zooplancton et aussi de phytoplancton (Chlorophycées des genres *Scenedesmus*, *Selenastrum*, *Closterium* et Cyanophycées essentiellement *Microcystis*). Ce dernier n'est pas digéré ou très peu car ces différentes algues se retrouvent intactes dans les excréments des poissons. Le zooplancton est constitué en quasi totalité d'*Ostracodes* auxquelles sont joints quelques Copépodes, Cladocères et larves d'insectes.

D'après Daget (1957), le régime alimentaire de cette espèce "se compose de zooplancton, de phytoplancton, de graines, d'insectes et de tous les organismes de petite taille qui se trouvent sur le fond".

Pour Lauzanne (1972) *Heterotis* est un omnivore des plus éclectiques et consomme une grande

quantité de zooplancton, et de graines, ne dédaignant pas les petits poissons et les crustacés. En faisant l'inventaire de contenus stomacaux de cette espèce, il a trouvé en moyenne:

- Poissons	2,2% du volume stomacal total
- Crevettes	9,1%
- Insectes aquatiques	19,3%
- Ostracodes	23,3%
- Mollusques	19,8%
- Graines	14,7%
- Zooplancton	11,3%

Les mollusques les plus prisés sont *Melania*, *Cleopatra*, *Corbicula* et *Bisanodonta*.

Tout comme l'avait fait avant lui d'Aubenton (1955), Lauzanne insiste sur le caractère de périodicité du régime alimentaire chez *Heterotis*; en effet la composition du bol alimentaire est assez différente selon le niveau de l'eau; ceci est particulièrement net pour les larves d'insecte et les mollusques. *Heterotis niloticus* doit être considéré comme un consommateur secondaire à dominance benthophage (mollusques, larves d'insectes, ostracodes) même s'il sait se révéler très éclectique dans le choix de son alimentation. Les tableaux suivants et la figure 12 sont des résumés des observations de Lauzanne (1976).

Micha (1973) inventoriант le contenu stomacal de quelques *Heterotis* confirme les résultats de Lauzanne, et remarque en plus du phytoplancton et des détritus végétaux.

3.4.2 Croissance

En l'état actuel des connaissances le seul critère d'âge utilisé chez *Heterotis* a été le dénombrement des arrêts annuels de croissance traduits par l'apparition d'annuli sur les écailles (Daget, 1957; FAO/UNDP, 1970).

Ces derniers sont assez délicats à identifier en raison de la morphologie de l'écaille d'*Heterotis* qui présente des dessins en mosaïque sur la partie externe. Ces derniers se superposent aux circuit et aux annuli éventuels lors de l'examen à la loupe binoculaire. Comme chez beaucoup d'espèces sahariennes, l'arrêt de croissance survient pendant l'étiage, en fin de saison sèche. Les deux premiers annuli sont toujours très espacés mais les suivants sont resserrés et les derniers peu distincts les uns des autres. C'est d'ailleurs ce qui fait penser que la maturité sexuelle est atteinte à plus de 2 ans (Daget, 1957).

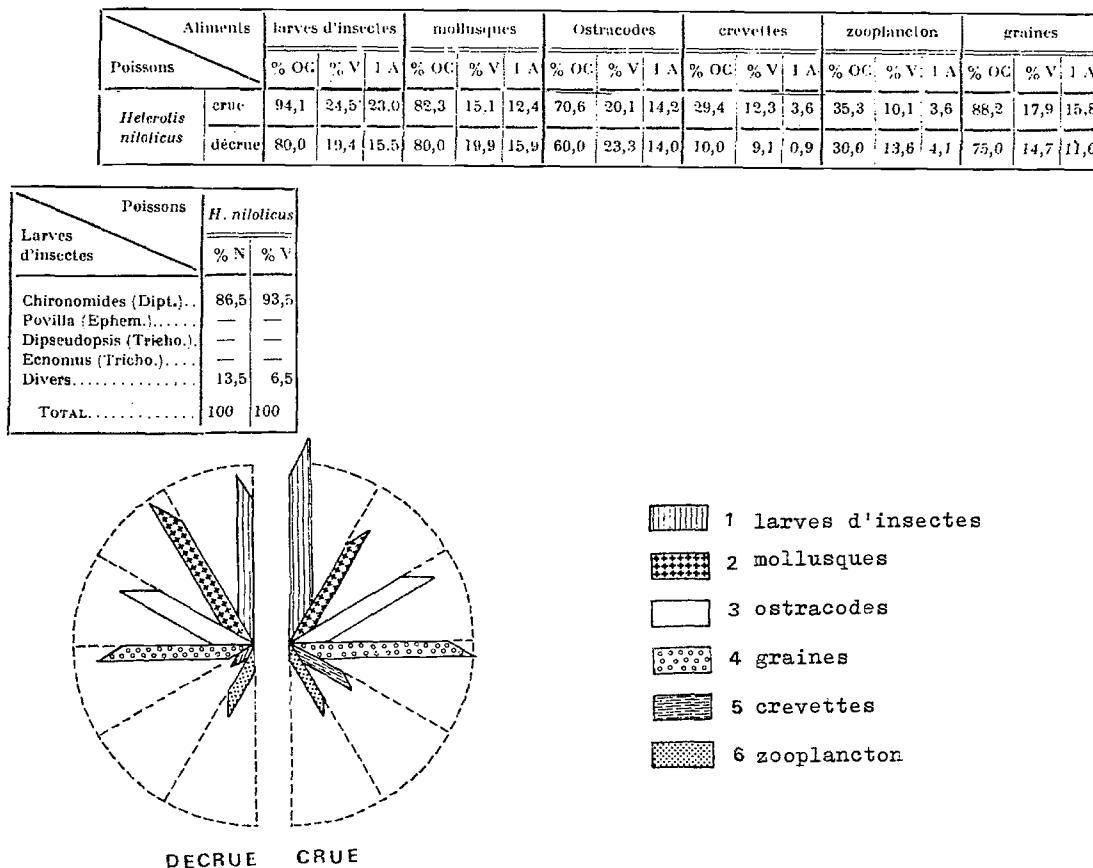


Figure 12. Variations du régime alimentaire d'*Heterotis niloticus* en fonction de la côte du lac Tchad (Lauzanne, 1976)

Depierre et Vivien (1977) ont cherché à étudier la croissance à l'aide d'histogrammes de fréquence de taille ce qui est aussi une méthode possible compte tenu du caractère relativement groupé de la saison de reproduction (3 à 6 mois selon les zones étudiées) et de la croissance rapide à partir de la seconde année.

Le tableau III est un résumé des diverses estimations de la croissance en milieu naturel. Malgré la rareté des données, on remarque la rapidité de la croissance de ce poisson (figure 13).

Autant que l'on puisse le savoir, le mâle grossit plus vite que la femelle au moins en pisciculture (voir plus loin) enfin, il faut rappeler la croissance très rapide de l'alevin après un démarrage pourtant lent comme le montre le travail de Daget (1957) résumé sur la figure.

3.4.3 Métabolisme, relation longueur-poids

Plusieurs auteurs ont rassemblé des informations sur le coefficient de condition $K = 100 P/L^3$ (P étant en grammes et L la longueur standard en centimètres) ou sur la relation $P = aL^b$. L'étude la plus précise du coefficient K est celle de Daget (1957). Le tableau IV résume les données recueillies au Niger qui montrent que la condition du poisson reste bonne pendant l'étiage, autrement dit, que ce dernier n'est pas une époque de difficultés métaboliques marquées, les femelles ayant un embonpoint légèrement supérieur à celui des mâles. Seuls les jeunes sont particulièrement sensibles à une baisse, même momentanée, de leurs ressources alimentaires quelle que soit l'époque. Ceci se traduit immédiatement de façon significative sur le coefficient de condition.

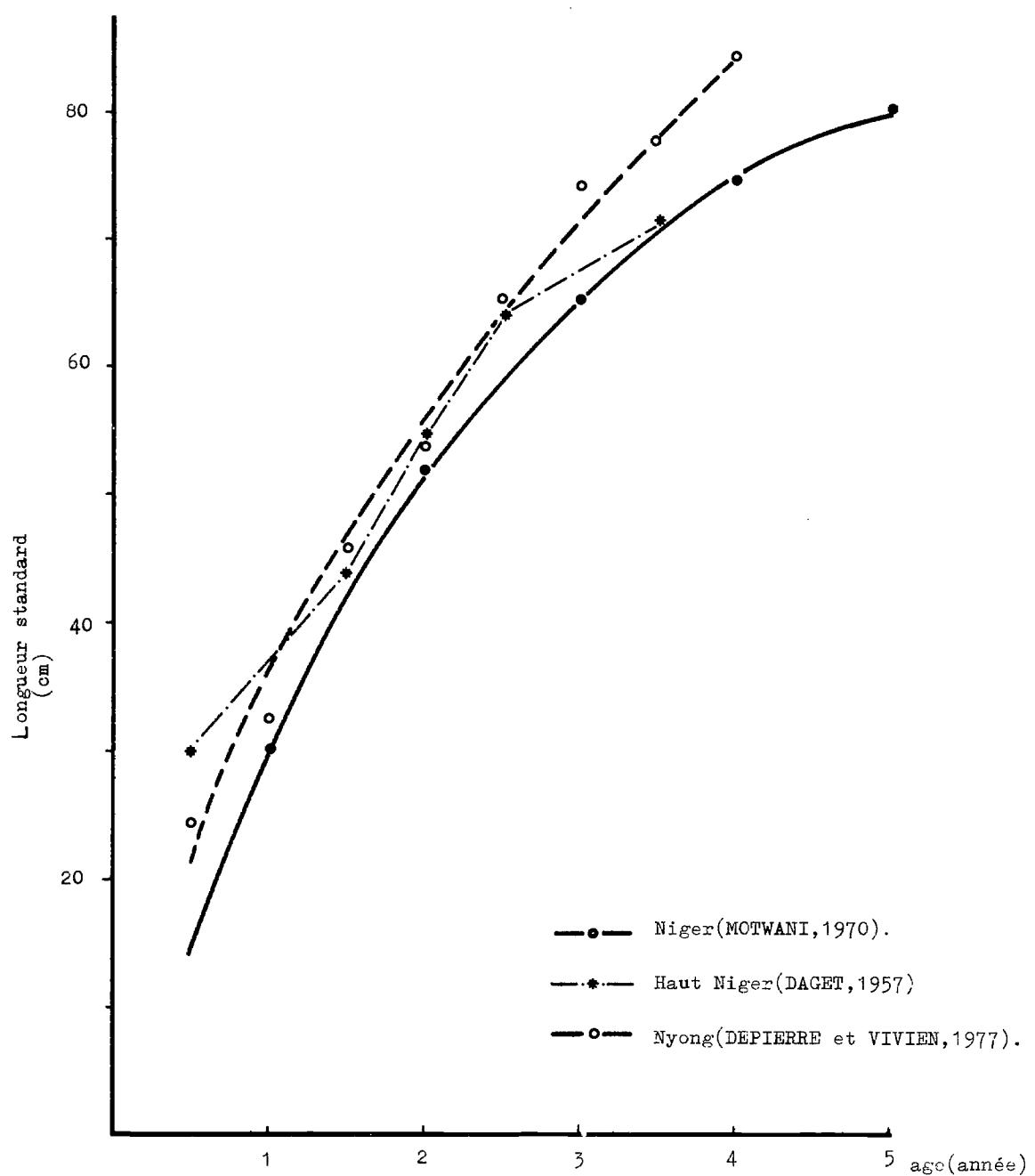


Figure 13. Croissance linéaire d'*Heterotis niloticus* dans différents milieux naturels.

TABLEAU III
Croissance d'*Heterotis niloticus* en milieu naturel

Auteur	Lieu	Dimension mesurée	4 mois	6 mois	1 an	1,5 an	2 ans	2,5 ans	3 ans	3,5 ans	4 ans	5 ans
FAO/UNDP (1970)	Niger	LT Lst (1)			34, 29,5			60 52		75 65		85 74
Daget (1957)	Haut-Niger	Lst	25	30		44	53 M 55 F	64 (x)		71 (x)		92 80
		P (g)(2)	225	365		1030	1712 M 1996 F	3015		4115		
Johnels (1954)	Gambie	Lst							53			
Depierre et Vivien (1977)	Oubangui	Lst (3) P (g)		24,5 500	32,7 1200	46	54,0 1880	65	74 4100	77,4 4600		84,7 5800
Micha (1973)		Lst					48,7					

(x) Estimée d'après histogramme de fréquence de tailles

(1) En admettant $\frac{LT}{Lst} = 1,15$ (Micha, 1973)

(2) Calculé à partir des valeurs de $K = \frac{100P}{3}$ données par Daget (1957) pour les différentes tailles aux diverses époques de l'année

(3) Calculé à partir de $P = 1,2977/10^4 \times LT^{2,58}$ et $LT/Lst = 1,09$ (Depierre et Vivien, 1977)

TABLEAU IV

Variation du coefficient de condition en fonction de la taille et de la saison chez *H. niloticus* du Niger (Daget, 1957)

	Epoque	Longueur standard moyenne (mm)	k
Alevins	Octobre	76	1,76
	Novembre	75	1,58
Juvéniles	Novembre	253	1,45
	Avril	297	1,35
Adulte	Novembre	438	1,21
	Novembre	M 643	1,13
		F 616	1,17
	Juin	M 629	1,17
M = mâle		F 623	1,21
F = femelle			

La relation longueur-poids a également été étudiée dans le même intervalle de taille (30 à 80 cm de longueur standard, 500 à 5 000 g) par d'autres auteurs. FAO/UNDP (1970) a évalué le paramètre b de la relation $P = aL^b$ à 2,56 au Niger; dans l'Oubangui, Micha écrit $P = 1,19 \times 10^{-5} LT^{2,95}$; chez les individus pubères b est de 2,732 chez les mâles et 2,898 chez les femelles.

Dans le Nyong, Depierre et Vivien (1977) admettent la relation $P = 1,2977 \times 10^{-5} LT^{2,58}$. On peut en conclure que pour une longueur totale inférieure à 65 cm les *Heterotis* du Nyong sont plus lourds que ceux de l'Oubangui. C'est l'inverse pour les longueurs supérieures. Nos propres observations réalisées à Madagascar et en Côte-d'Ivoire ont conduit aux relations suivantes (non publiées) :

Madagascar	Pangalanes est	$P = \frac{4,33}{100} LT^{2,61}$	$r = 0,967$
Côte-d'Ivoire	Ayamé	$P = \frac{1,23}{100} LT^{1,78}$	$r = 0,88$
Côte-d'Ivoire	Bouaké	$P = \frac{4,26}{100} LT^{2,59}$	$r = 0,88$

D'une façon générale, *Heterotis* présente une croissance allométrique, l'embonpoint diminuant régulièrement avec l'âge.

3.5 Comportement

3.5.1 Migrations et déplacements locaux

Heterotis effectue les migrations déjà évoquées lors de la reproduction qui survient pendant la montée des eaux; les jeunes sortent du nid quelques jours après la naissance pour les "promenades" sous surveillance parentale et demeurent alors en essaims. Ensuite c'est en

nuage puis en groupe qu'ils s'aventurent de plus en plus loin du nid à la recherche de leur nourriture; ils restent grégaires jusqu'à leur migration vers le fleuve ou les eaux libres à la décrue.

3.5.2 Vie en groupe

Elle est surtout le fait des alevins comme rappelé ci-dessus.

3.5.3 Réponse au stimuli

Il n'existe aucune étude précise sur ce sujet à notre connaissance.

TABLEAU V

Proportions des sexes dans diverses populations d'*Heterotis niloticus*
(Moreau, non publiées)

Lieu	Intervalle de longueur totale étudié (cm)	Nombre observé	% mâles	% femelles
Côte-d'Ivoire Kan	44 à 61	50	48	52
Côte-d'Ivoire Ayamé	53 à 68	30	33	67
Madagascar Tamatave	42 à 74	83	47	53
Madagascar Manakane	45 à 67	75	56	44

4 POPULATIONS

4.1 Structure

4.1.1 Sex ratio

Dans le Niger moyen la population d'*Heterotis niloticus* observée par Daget présentait un sex-ratio équilibré (1/1) au moins dans l'intervalle de taille étudié (44 à 78 cm de longueur standard); les autres auteurs parviennent au même résultat (Reizer, 1964; Micha, 1973) confirmé d'ailleurs par nos propres observations (non publiées) sur les populations introduites dans les lacs artificiels de Côte-d'Ivoire et dans les Pangalanes est de Madagascar (tableau V).

Autant que l'on puisse en juger il n'existe donc pas de mortalité ni de longévité différencielle décelables d'un sexe à l'autre.

4.1.2 Composition par taille

Une seule étude à notre connaissance comporte un histogramme de fréquence de taille (en fait des poids) chez *Heterotis niloticus*, celle de Depierre et Vivien (1977) au Cameroun. Les résultats sont résumés sur la figure 12.

Il est possible d'en établir un second à partir des données de Daget, en regroupant les sexes chez les individus de plus de 40 cm de longueur standard, les méthodes d'échantillonnage employées par Daget étant peu sélectives.

4.1.3 Composition par âge

Elle peut être déduite de la composition par taille par diverses méthodes toutes basées sur celle de Petersen (1896). La plus facile d'emploi étant celle de Gheno et Le Guen (1968) in Moreau (1979).

On ne saurait trop insister sur l'insuffisance des effectifs des différentes tailles pour accorder toute confiance aux résultats obtenus. Faute de mieux les structures par âge pourraient se résumer ci-après:

Niger (Daget)	18 mois N = 32	2,5 ans N = 32	3,5 ans N = 20
Nyong (Depierre et Vivien)	18 mois N = 31	2,5 ans N = 63	3,5 ans N = 7

4.2 Abondance et densité

Aucune étude complète n'est disponible sur l'effectif et la biomasse d'*Heterotis* présent dans un milieu donné; il existe seulement quelques renseignements sur l'importance relative d'*Heterotis niloticus* dans les captures des pêcheurs des divers milieux exploités, qui seront repris plus loin.

En effet, si *Heterotis* peut être capturé à la rotenone (Depierre et Vivien, 1977) il ne se capture pas à l'électricité pour des raisons d'ailleurs inconnues (Lamarque, Thérézien et Charlon, 1974).

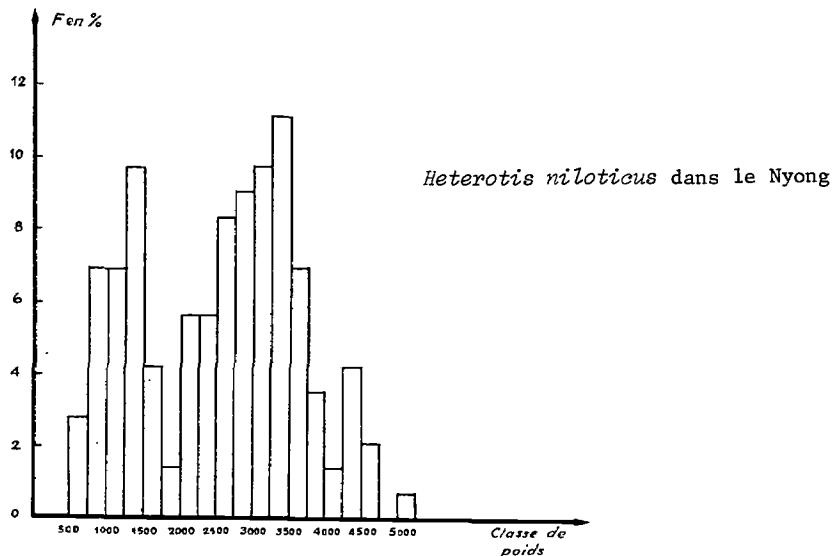


Figure 14A. Histogramme des fréquences de poids
(Depierre et Vivien, 1977)

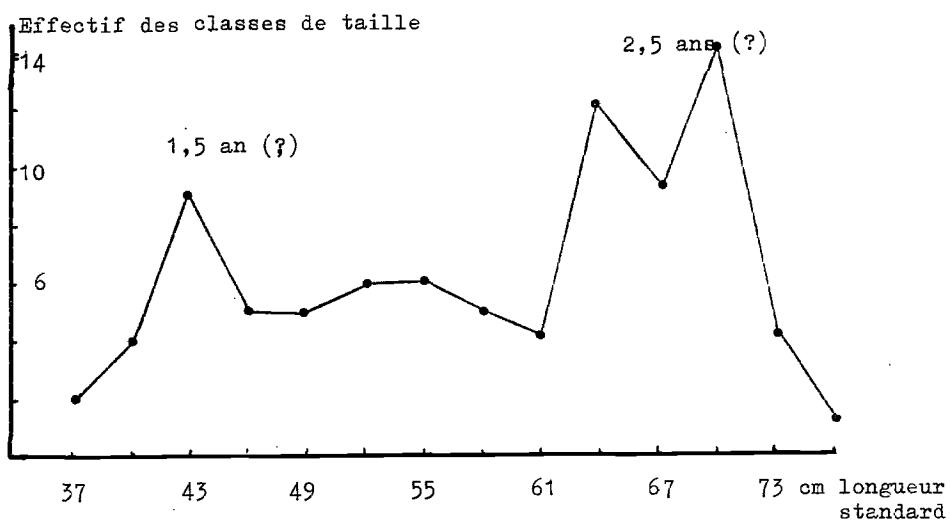


Figure 14B. Histogramme de fréquence de tailles obtenu à partir des données de Daget (1957) sur *Heterotis niloticus* du moyen Niger

TABLEAU VI

Observations sur la fécondité théorique d'*H. niloticus*

République centrafricaine; Oubangui

Longueur totale (mm)	Poids (g)	Fécondité (nombre d'ovocytes)	Longueur totale (mm)	Poids (g)	Fécondité (nombre d'ovocytes)
560	1 705	4 136	635	2 185	7 276
570	1 806	5 240	675	2 975	6 300
578	1 882	5 650	685	3 100	11 760
582	1 920	3 608	730	3 750	9 492
600	2 100	3 572	765	4 300	10 296
606	2 165	4 872	785	4 650	4 779
623	2 350	7 786	810	5 090	15 246
628	2 400	8 680	820	5 280	12 620

Madagascar: Lac Ivakoïna Pangalanes est

(cm)	(g)		(cm)	(g)	
45	750	6 000	58	1 700	4 200
54	1 400	4 200	60	1 800	4 900
54	1 500	5 400	62	1 950	6 000
56	1 550	3 500	62	1 950	4 000
56	1 600	8 600	63	2 050	3 800
58	1 700	4 800	66	2 400	4 050

Côte-d'Ivoire: Lac artificiel du Kan (près de Bouaké)

(cm)	(g)		(cm)	(g)	
48	1 000	3 900	52	1 250	2 400
49	1 100	3 800	52	1 350	2 300
50	1 200	5 700	52	1 400	4 040
51	1 250	2 700	55	1 550	3 200
51	1 300	3 100	57	1 650	5 250

Côte-d'Ivoire: Lac artificiel d'Ayamé

(cm)	(g)		(cm)	(g)	
55	1 500	4 200	68	2 400	5 050
63	2 100	4 250	72	3 100	11 000
64	2 100	11 000	75	3 550	4 400
66	2 200	6 300	76	4 000	8 800
67	2 300	8 080	79	4 700	12 000

On note simplement que l'abondance d'*Heterotis* dans les différents biotopes d'un même fleuve ou d'un même lac varie en fonction de la saison en raison des migrations décrites par ailleurs.

4.3. Natalité et recrutement

4.3.1 Taux de reproduction

Sont regroupées sous ce terme les données sur la fécondité primaire (ou théorique) des

femelles et celles sur le nombre de pontes par saison de reproduction.

La fécondité d'*Heterotis niloticus* examinée en Oubangui (Micha, 1973) varie entre 3 572 et 15 246 ovules pour des femelles de 560 à 820 mm de longueur totale (les résultats sont conformes au tableau VI dans lequel figurent également nos propres observations non publiées).

La relation entre la fécondité théorique F et le poids P est de la forme: $F = aP + b$; elle peut s'écrire:

Oubangui: $F = 2,09 P + 1\ 321 \quad r = 0,73$

Madagascar: relation non significative

Lac du Kan: relation non significative

Lac d'Ayame: $F = 1,61 P + 3\ 921 \quad r = 0,52$

Le nombre de données est en fait très insuffisant dans tous les cas car le nombre d'ovocytes par unité de poids de gonades est très variable même pour des individus prêts à pondre comme le montre Micha (1973); dans l'Oubangui, le nombre d'ovocytes par gramme d'ovaire peut varier de 81 à 149!

La fécondité réelle, c'est-à-dire le nombre d'oeufs effectivement pondus, est d'environ 3 000. Cet ordre de grandeur est admis par presque tous les auteurs qui ont cherché à observer cela de près mais tous s'accordent pour dire que leurs observations sont nécessairement imprécises car délicates à réaliser. Ceci prouve que des oeufs mûrs présents dans l'ovaire avant la reproduction ne sont pas tous expulsés surtout chez les géniteurs âgés.

A l'intérieur de la saison de reproduction, le nombre de pontes par femelle dépend de celle-ci et de la durée de la période favorable. Ainsi, sur la côte est de Madagascar, Rakotomanampison (1966) a pu compter les pontes par couples et obtenir les résultats suivants:

couple A :	7 pontes
couple B :	2 pontes
couple C :	6 pontes
couple D :	3 pontes
couple E :	2 pontes
couple F :	4 pontes

A Perinet, Madagascar, Vincke n'a pu dénombrer que 2 à 3 pontes par couple. L'intervalle entre les pontes successives étant de 20 à 33 jours. La saison de reproduction dure 6 mois à Tamatave et 3 à Perinet. D'autres travaux font état de chiffres analogues confirmés d'ailleurs par nos propres observations (non publiées) en station de pisciculture près de Manakara sur la côte est de Madagascar et résumées ci-dessous:

Couple	1	2	3	4	5	6
1974	4	3	3	2	1	4
1975	2	2	2	3	4	2

Les données écologiques de la station proche de Manakara sont très proches de celles observées à Tamatave.

L'intervalle séparant 2 pontes successives est essentiellement fonction de la durée des soins accordés aux alevins. La figure 9 le montre bien: dans 66 pour cent des cas la ponte suivante intervient 10 à 19 jours après abandon des alevins. Les soins donnés à ces derniers inhibent l'ovogénèse qui reste bloquée au stade d'ovocytes d'environ 1 000 μ de diamètre assez pauvres en vitellus. La surveillance des alevins provoquerait une sorte de "période réfractaire"; *Heterotis niloticus* n'est d'ailleurs pas la seule espèce dans ce cas.

4.3.2 Facteurs influençant la reproduction

La reproduction d'*Heterotis* a été étudiée du point de vue écologique en étangs de pisciculture (Reizer, 1964; De Kimpe 1967; Rakotomanampison, 1966; Vincke, 1971) et beaucoup moins en milieu naturel (Micha, 1973; Moreau, 1974 et non publié). L'ensemble de ces travaux peut être résumé comme suit:

En Côte-d'Ivoire, la maturation des gonades dépend de trois facteurs principaux (Moreau, 1974):

- l'augmentation de la photopériode,
- l'installation de la saison des pluies,
- la diminution générale du pH (figure 15 et 16).

L'évolution dans le temps du RGS coïncide en effet avec celle de la pluviométrie, du pH, de la température et avec l'allongement progressif des jours durant les mois d'avril, mai et juin. Dans l'Oubangui, Micha confirme les observations de Moreau, malgré un décalage dans le temps (juillet, août et septembre) lié à une installation plus tardive de la saison des pluies (figure 17).

De nombreux auteurs s'accordent donc pour reconnaître une corrélation certaine entre la reproduction d'*Heterotis* et la saison des pluies provoquant les fortes crues et l'inondation des zones herbeuses avoisinantes qui constituent des zones de frayères de prédilection. *Heterotis* connaît donc une saison de reproduction par an. Rakotomanampison pense aussi que la période de fraie coïncide avec l'élévation de la température et qu'en période sèche, les pontes ont lieu si la température de l'eau est supérieure à 30°. De Kimpe fait observer que la période de reproduction ne correspond pas obligatoirement à l'approche des pluies et que les pontes se poursuivent même quand les températures sont en baisse, ce qui est vérifié par Moreau au barrage de Kan. D'ailleurs, même lorsque la température baisse, il est possible d'obtenir des pontes d'*Heterotis* en provoquant une "crue artificielle" en étang de pisciculture (De Kimpe 1967; Vincke 1971).

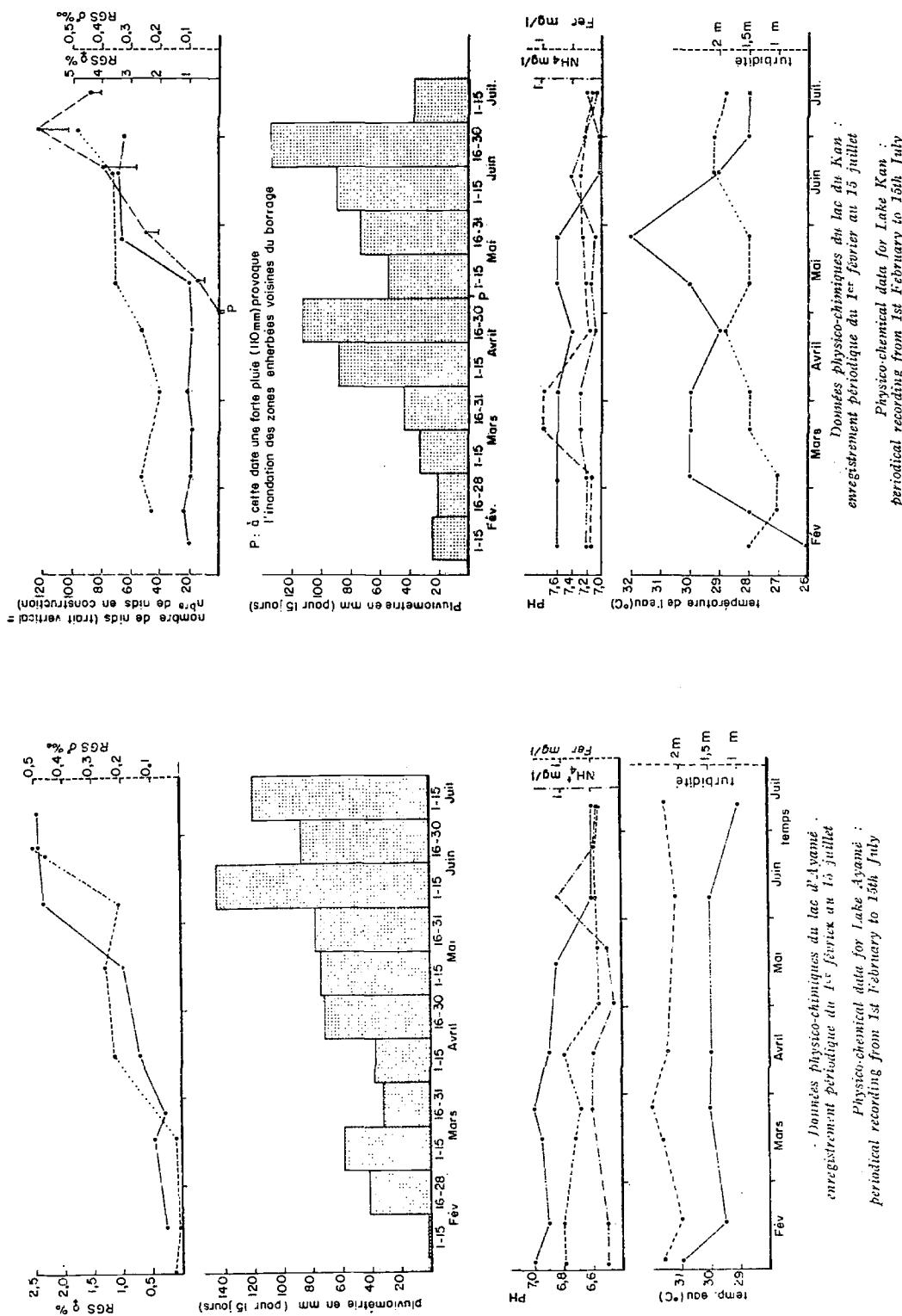


Figure 15. Résumé de l'étude écologique des pontes d'*Heterotis niloticus* effectuée dans les lacs artificiels du Kan et d'Ayame; commentaires dans le texte (Morsau, 1974)

Résumé de l'évolution des caractéristiques du milieu et de l'état de gonades chez l'Heterotis niloticus aux barrages du Kan et d'Ayamé

A : barrage du Kan

B : barrage d'Ayamé
Evolution of the environment characteristics and of the gonad stage in *Heterotis niloticus* at the dams of Kan and Ayamé

B : dam of Ayame

A : dam of Kan

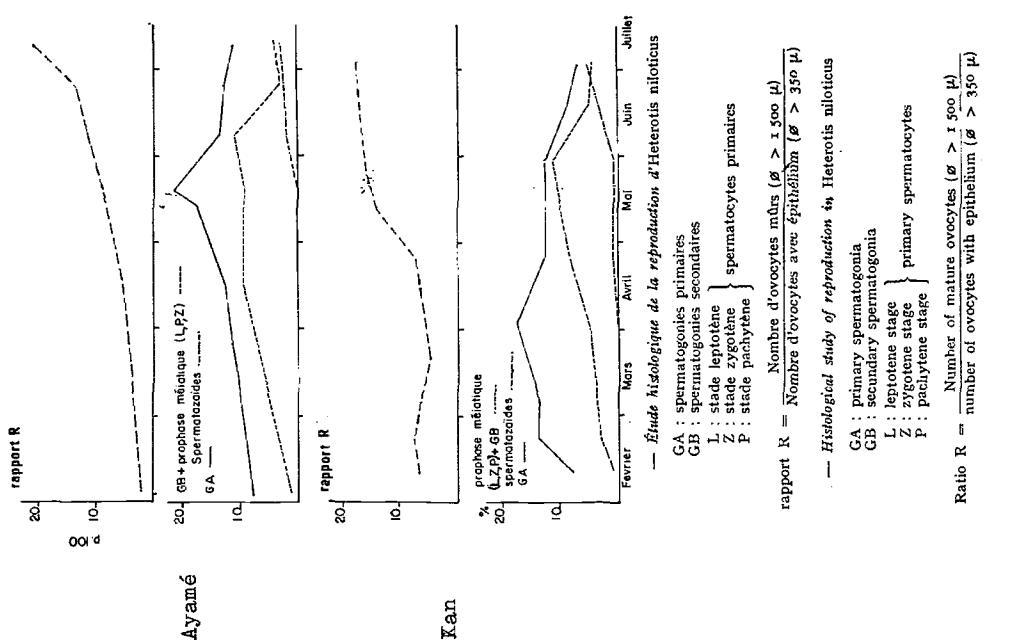


Figure 16. Résumé de l'étude écologique des pontes d'*Heterotis niloticus* effectuée dans les lacs artificiels du Kan et d'Ayamé; commentaires dans le texte (Moreau, 1974) (suite)

↑ augmentation ; ↑ diminution ; + pluie abondante ; ++ pluie très abondante
aucun signe : pas de variation.

	Date	Février	Mars	Avril	Mai	Juin	Juillet
A	Pluie	+	+	+ + , ↗	+ +	—	+
	T°C	↗	—	—	↗	—	↗
	Turbidité	—	↗	—	—	—	—
	pH	—	↗	—	—	—	—
	Fer	—	↗	—	—	—	—
	Photopériode	↗	—	↗	—	—	—
	RGS ♂	—	—	—	—	—	—
	RGS ♀	—	—	—	—	—	—
	Spermatogonies (%)	↗	—	—	—	—	—
	Spermatozoïdes primaires (%)	↗	—	—	—	—	—
	Spermatozoïdes mûrs (%)	↗	—	↗	—	—	—
	Ovocytes mûrs (%)	—	—	↗	—	—	—

	Date	Février	Mars	Avril	Mai	Juin	Juillet
B	Pluie	+	—	—	—	—	—
	T°C	↗	—	+	—	—	—
	Turbidité	—	↗	—	—	—	—
	pH	—	↗	—	—	—	—
	Fer	—	—	—	—	—	—
	Photopériode	↗	—	—	—	—	—
	RGS ♂	—	—	—	—	—	—
	RGS ♀	—	—	—	—	—	—
	Spermatogonies (%)	↗	—	—	—	—	—
	Spermatozoïdes primaires (%)	↗	—	—	—	—	—
	Spermatozoïdes mûrs (%)	—	—	—	—	—	—
	Ovocytes mûrs (%)	—	—	↗	—	—	—

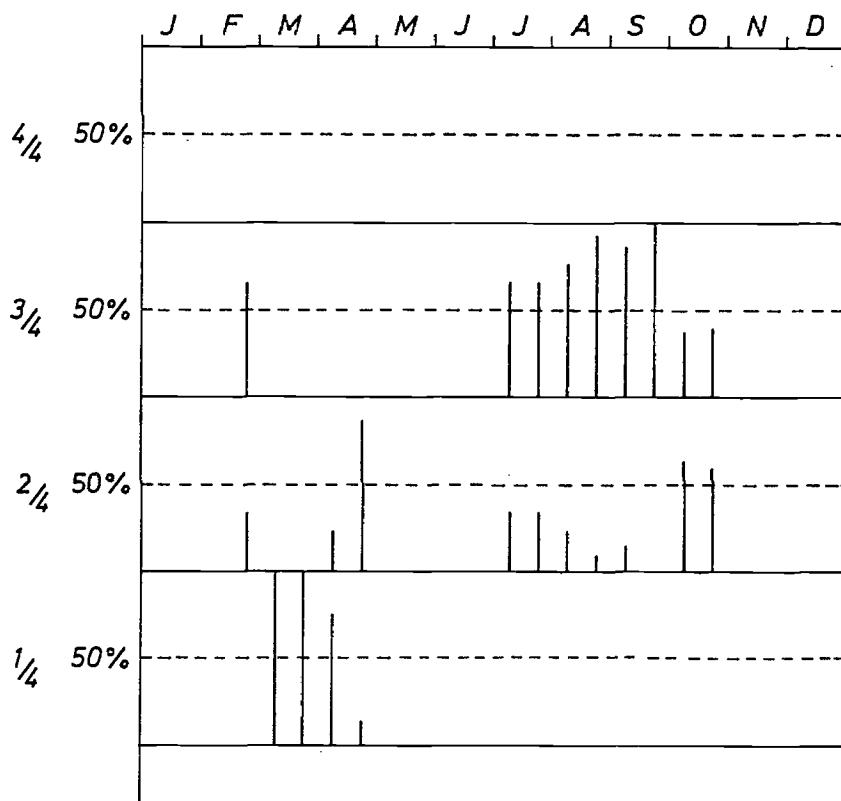


Figure 17. Evolution de la maturité sexuelle chez *Heterotis niloticus* Cuv. dans les conditions écologiques de l'Oubangui (Micha, 1973)

Pour Vincke (1971), la température joue un rôle important dans la reproduction lorsque le cycle annuel de température est très accusé comme en climat tropical d'altitude.

Il est probable que l'action des facteurs externes, la température, l'allongement de la photopériode, la saison des pluies voire l'abaissement du pH, soit nécessaire au déclenchement de l'activité sexuelle d'*Heterotis* et que l'action de ces facteurs soit cumulative c'est-à-dire qu'en l'absence d'un facteur, l'action des autres prenne davantage d'importance.

4.3.3 Recrutement

L'âge de recrutement peut être admis comme égal à environ 6 mois, âge auquel survient la première migration hors des zones herbacées (cf. plus haut).

La quantité d'individus recrutés dépend de la fécondité théorique des femelles déjà analysée mais aussi de la survie des alevins. Cette dernière a été surtout étudiée en stations de pisciculture. Le taux de survie des alevins est faible car pendant la première semaine on observe une forte mortalité qui peut atteindre

probablement 80% dans certains endroits ou voire même dépasser cette estimation; De Kimpe donne les chiffres suivants:

Age	10 j	20 j	50 j
Taux de survie	75,14%	49,8%	18,62%

Selon Reizer, la disparition massive survient surtout entre le 5^e et le 7^e jour; elle est souvent totale (Vincke, 1971; Rakotomanampison, 1966). Tous les observateurs sont frappés par le fait que la disparition totale d'un essaim d'alevins d'*Heterotis* peut survenir en quelques heures.

Daget pense que la mortalité massive a lieu après le sevrage par suite de changement de régime alimentaire.

Rakotomanampison rapporte que l'essaim d'alevins sevrés entreprend autour de l'étang une véritable course pour la vie. Seuls, les plus forts et les plus aptes continuent à se déplacer inlassablement à la recherche de la nourriture, les plus faibles nagent de moins en moins vite pour finalement tomber au fond. Selon cet auteur, dans des cas où les géniteurs

aident leur progéniture dans la recherche de la nourriture, le taux de survie est plus important et il a observé des cas d'encadrement des jeunes alevins par les plus âgés dans leur fouille du fond de l'étang. Après trois mois et une semaine, le nombre d'alevins tombe de 3 000 à 144.

D'après Micha (1973), les alevins ne supportent pas une forte densité car elle ne leur permet certainement pas de trouver rapidement la quantité de nourriture nécessaire à leur survie.

Plus généralement, toute une série d'hypothèses ont été émises sur cette disparition importante des alevins: prédation par les insectes aquatiques, les batraciens, les *Tilapia*, les *Heterotis* célibataires, modifications physico-chimiques du milieu, parasitoses, compétition alimentaire. Il est probable que plusieurs raisons agissent à la fois mais ce problème reste encore actuellement sans solution malgré son importance évidente pour la pisciculture et les nombreuses recherches qu'il a suscitées.

4.4 Mortalité et morbidité

Il n'existe aucune information précise sur la mortalité des *Heterotis* adultes ni sur l'importance relative des différents facteurs sur cette dernière.

Vu la taille du poisson, il est vraisemblable que la mortalité par prédation est faible chez les individus de plus d'un an qui pèsent un kilo et davantage, le seul prédateur possible dans leur habitat naturel étant *Lates niloticus* de grande taille.

Comme il existe, de toute évidence, une relation entre la longévité observée et le coefficient instantané de mortalité totale Z (Lévéque, Durand et Ecoutein, 1977) il est possible d'admettre que le paramètre Z serait compris entre 1,06 (pour une longévité observée de 5 ans au bout desquels le taux de survie n'est que de 0,5%) et 0,53 (pour une longévité de 10 ans et la même valeur de s). Il ne s'agit là que d'hypothèses de travail pour toute étude complète de la mortalité chez *Heterotis niloticus* adulte.

4.5 Dynamique des populations

A notre connaissance, faute d'informations sur la mortalité chez les adultes, les *Heterotis* n'ont fait l'objet d'aucune étude dynamique complète.

4.6 La population dans la communauté et l'écosystème

Jusqu'à présent l'importance d'*Heterotis niloticus* dans le peuplement piscicole n'a pu

être appréciée que par l'examen des captures des pêcheurs, méthode très imprécise en raison des variations de vulnérabilité d'*Heterotis* aux différents engins de pêche.

Dans l'Oubangui, Micha (1973) note qu'*Heterotis niloticus* peut constituer jusqu'à 40% de la biomasse de poissons.

Au lac Tchad, dans la région dite de l'archipel est, *Heterotis niloticus* représente 1,4% de la biomasse exploitable à la senne; il est nettement plus important (environ 10% de l'ensemble dans l'archipel sud-est).

Dans le fleuve Sénégal l'importance d'*Heterotis* dans les captures dépend essentiellement des filets utilisés par les pêcheurs comme cela est examiné plus loin à la lumière des observations de Reizer (1971).

Dans les milieux où il a été introduit *Heterotis* s'est développé dans la mesure où il a trouvé en abondance des sites favorables à la nidification ce qui a favorisé d'autant son recrutement. Il ne subit, en cela, aucune concurrence sérieuse. Ainsi il est nettement dominant dans les captures de gros poissons (poids supérieur à un kilo) des pêcheurs du Nyong (Depierre et Vivien, 1977).

TABLEAU VII

Evolution du peuplement piscicole de la retenue artificielle du Kan de 1966 à 1969

Espèces	1966	1967	1968	1969
<i>Alestes longipinnis</i>	4,4	4,7	3,4	1,4
<i>Tilapia zillii</i>	14,5	11,7	5,8	17
<i>Petrocephalus</i> sp.....	0,8	1,3	0,7	0,2
<i>Hemichromis fasciatus</i>	1,4	0,9	1,6	0
<i>Heterobranchus</i> sp	19,1	20,6	24,6	3,6
<i>Heterotis niloticus</i>	51,5	58,5	61,8	69,8
<i>Gnathonemus</i> sp	1,8	1,1	0,6	0,6
<i>Tilapia nilotica</i>	5,5	0,5	0,9	0,8
Divers	3,1	1,1	0,7	0,7

N.B. : Chiffres résultant de sondages effectués au filet dormant au cours des années 1966 à 1969.

Au barrage de Kan, en Côte-d'Ivoire, il représente plus de 50% des captures au filet maillants de 1965 à 1970 comme le montre le tableau VII.

Au lac d'Ayame, *Heterotis* a d'abord été peu développé puis a pris de plus en plus d'importance mais ceci est aussi relié au développement de la pêche à l'épervier mentionnée plus loin (figure 18 et tableau VIII).

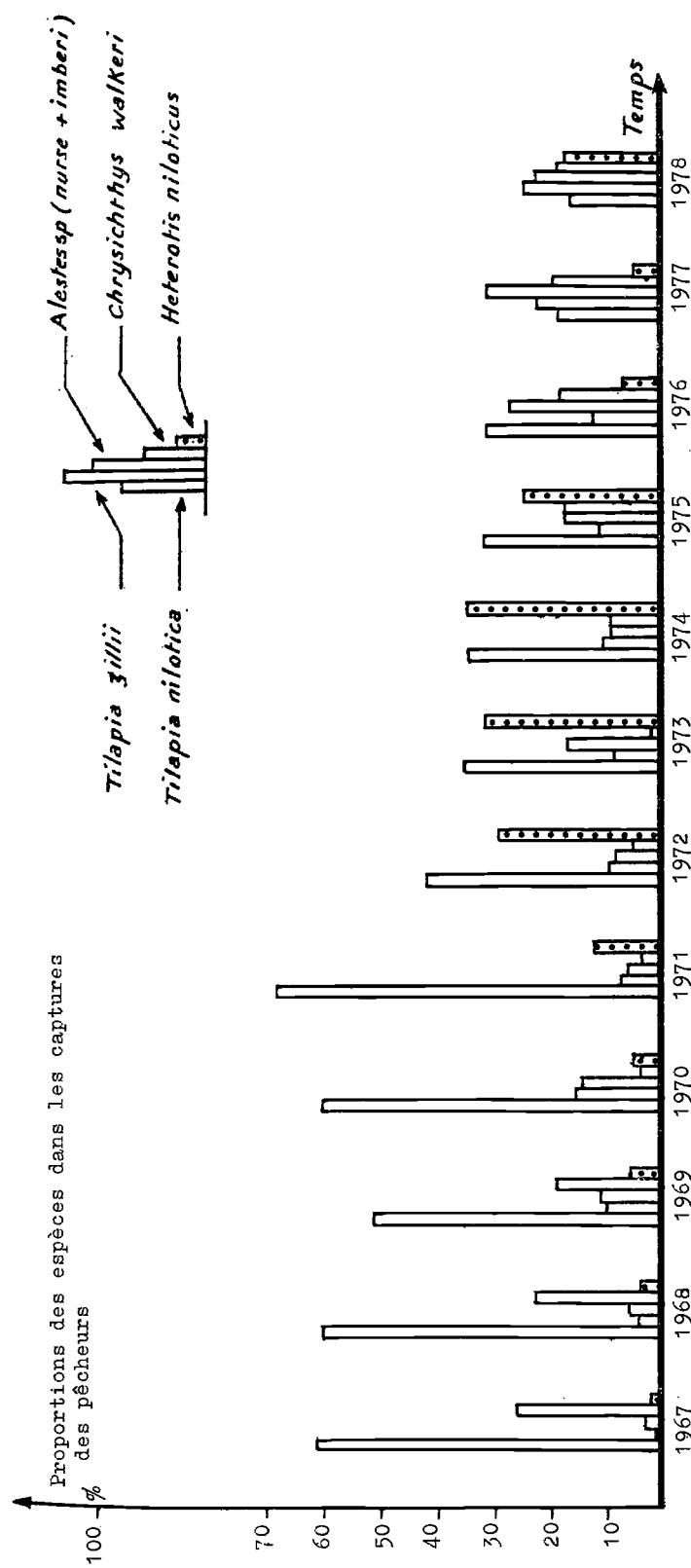


Figure 18. Proportion des captures par espèce, exprimée en pourcentage de la production à Ayamé. Lac artificiel d'Ayamé, Côte-d'Ivoire (d'après Doudet, 1979)

TABLEAU VIII

Evolution de la proportion (pourcentages pondéraux) des différentes espèces de poissons capturées dans le lac de barrage d'Ayamé au débarcadère d'Ayamé (Lazard, 1980)

Espèces \ Années	1966	1967	1968	1969	1970	1971	1972	1973	1974	1975	1976	1977	1978
<i>Sarotherodon niloticus</i>	60	61	60	51	60	68	41	35	34	31	31	18	16
<i>Tilapia zillii</i>	2	1	4	10	15	7	9	8	10	11	12	22	24
<i>Alestes</i> sp.	1	3	6	11	14	6	8	17	9	17	27	31	22
<i>Chrysichthys walkeri</i> .	26	26	23	18	4	3,5	5	2	9	17	17	19	18
<i>Heterotis niloticus</i> ..	1	2	3,5	6	5	12	14	31	34	24	7	5	16
Divers	10	7	3,5	4	9	3,5	23	7	4	0	6	5	.4

Introduit en 1971 et 1972, au lac de Kossou, *Heterotis niloticus* a colonisé la partie nord du lac mais on ne dispose d'aucun renseignement chiffré à ce sujet (Lazard, 1980).

5 EXPLOITATION

5.1 Equipement des pêcheurs

5.1.1 Engins

Plusieurs méthodes sont en usage pour la capture d'*Heterotis niloticus*. En fin de saison sèche, dans les zones où elle est très marquée, *Heterotis* se capture avec des paniers à mailles fines utilisées pour "ratisser" le fond des mares résiduelles. Cette pêche, pratiquée par les femmes et les enfants concerne surtout les jeunes poissons. C'est le cas notamment dans le Nyong (Depierre et Vivien, 1977) ainsi qu'au Niger.

Dans ce dernier fleuve, Daget (1957) fait aussi état de sennes tournantes et de barrages utilisés à la décrue mais les pêches les plus importantes sont celles aux filets dormants de différentes mailles (30 à 80 mm de noeud à noeud) immobiles ou dérivants et surtout à l'épervier considéré comme le meilleur engin pour la capture d'*Heterotis*.

Par exemple, les captures d'*Heterotis niloticus* dans le barrage d'Ayamé ont augmenté considérablement dès que l'on a utilisé l'épervier (Lazard, 1980) (figures 18 et 19). A Madagascar *Heterotis* est capturé indifféremment au filet dormant et à l'épervier.

5.1.2 Embarcations

Les pêcheurs d'*Heterotis* se déplacent sur les pirogues monoxyles traditionnellement en usage en Afrique noire.

5.2 Aire de capture

A l'intérieur de leur aire de distribution les *Heterotis* ne sont pas capturés à des endroits privilégiés. Les pêches à l'épervier sont plus habituelles en eau peu profondes et littorales et celles au filet maillant en pleine eau.

En revanche, l'espèce est surtout pêchée en eau superficielle en raison de sa double respiration qui l'amène à venir en surface.

5.3 Saisons de pêche

Il existe manifestement des périodes optimales pour la pêche aux *Heterotis*. Très souvent les rendements sont maximums lors des migrations de décrues et en saison sèche pendant les basses eaux, époque de concentration des poissons; il en est ainsi dans les eaux sahéliennes et dans le nord de la Côte-d'Ivoire et surtout au Sénégal où les captures au filet maillant ont surtout lieu en décembre. Cependant, dans le Nyong, Depierre et Vivien ont noté une activité et une efficacité maximale des pêcheurs pendant les hautes eaux (octobre, novembre et mai à août); il en est de même au barrage d'Ayamé pour les pêcheurs à l'épervier (Doudet, 1979; figure 20).

A Madagascar, dans les Pangalanes est qui ne subissent pas d'étiage marqué, *Heterotis* est capturé toute l'année, mais surtout en saison de pluie.

5.4 Opération de pêche et résultats

5.4.1 Effort et intensité

La seule pêche spécifique d'*Heterotis* décrite à ce jour est celle du Nyong où dans un secteur de rivière de 8 km de longueur, il

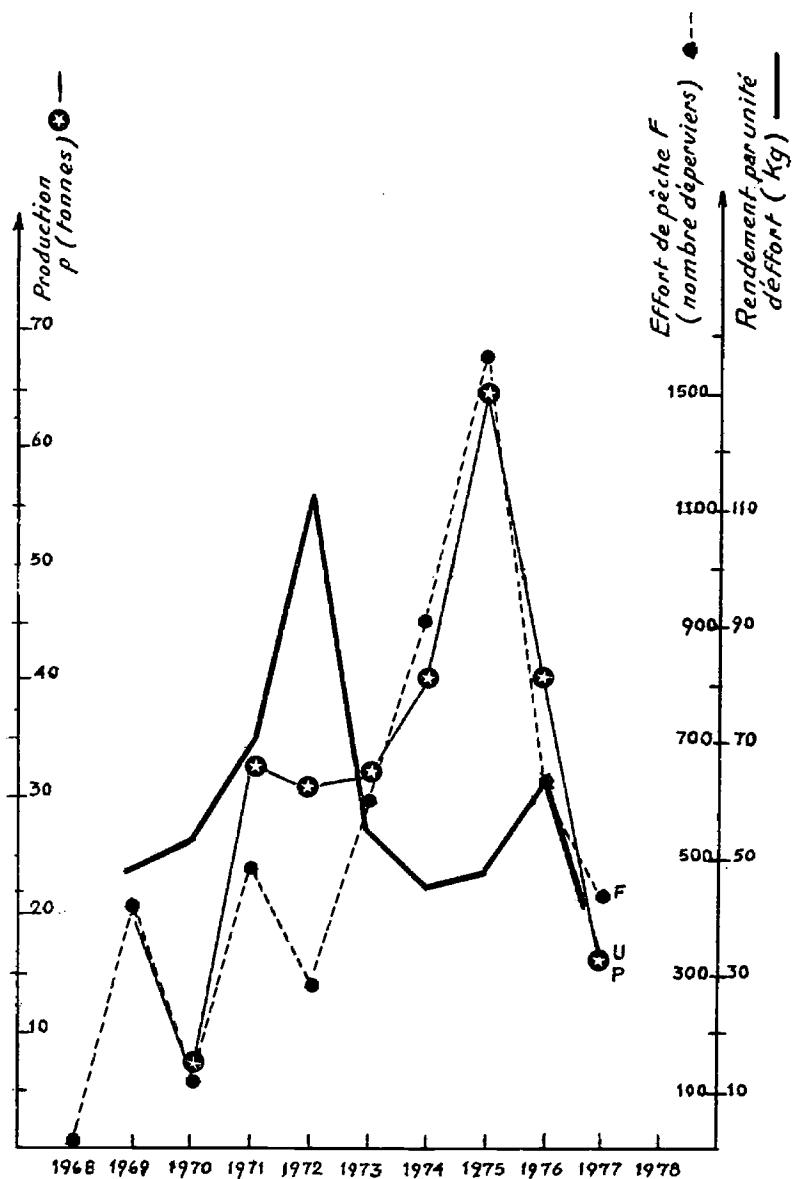


Figure 19. Evolution de la pêche d'*Heterotis niloticus* à l'épervier au lac artificiel d'Ayamé en Côte-d'Ivoire (d'après Doudet, 1979)

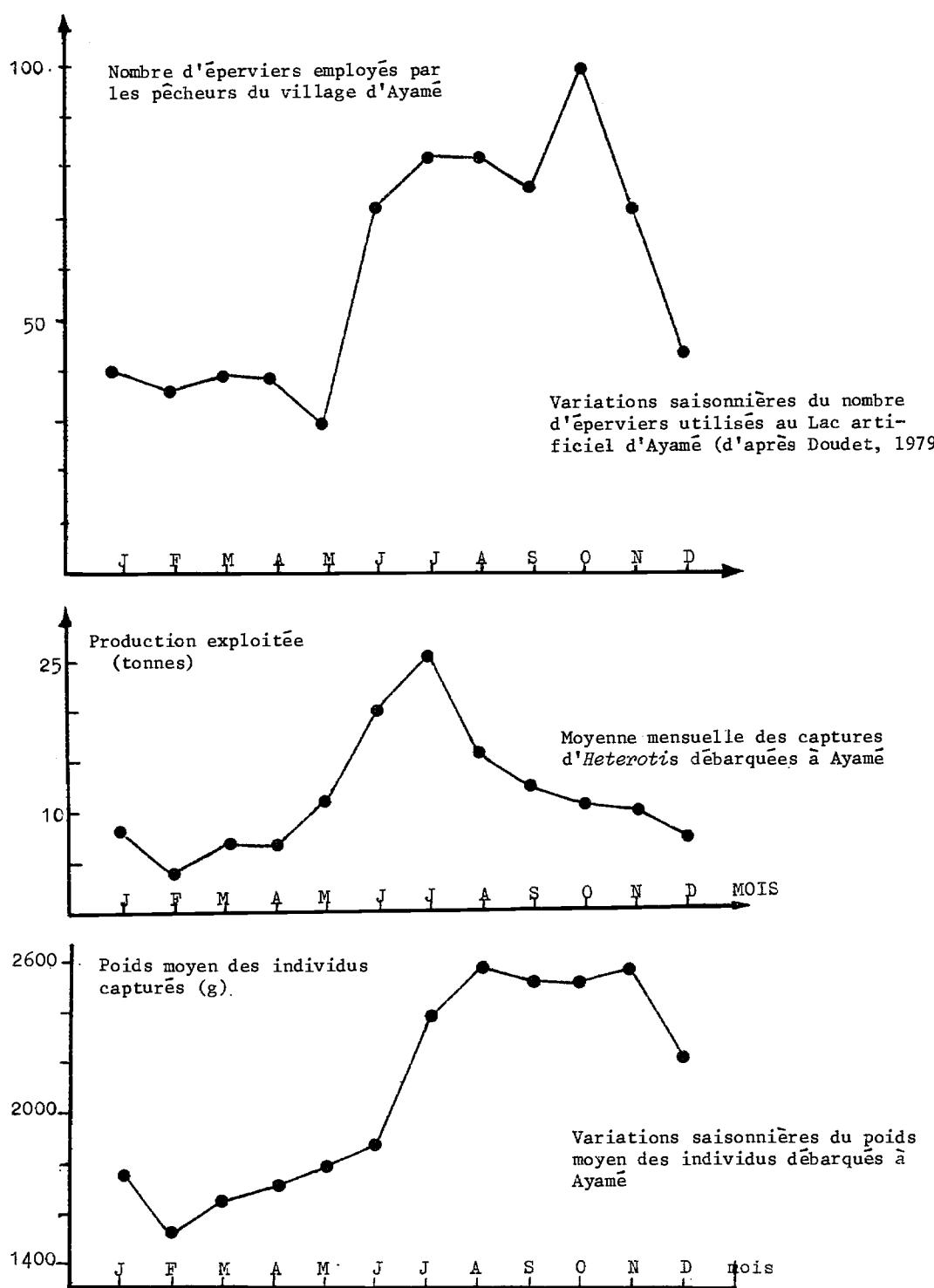


Figure 20. Résumé de l'étude des pêches d'*Heterotis* à l'épervier effectuée par Doudet (1979) sur le lac artificiel d'Ayamé en Côte-d'Ivoire

Il a été dénombré 60 pêcheurs recherchant uniquement cette espèce et la capturant au filet (cf. plus haut).

Ailleurs, *Heterotis* est exploité en même temps que les autres espèces et n'est donc l'objet d'aucun effort particulier. Il n'a fait l'objet d'aucune estimation de la prise par unité d'effort sauf au barrage d'Ayamé (Doudet, 1979), l'unité d'effort étant dans ce cas le travail d'un pêcheur à l'épervier. Selon les années, le résultat est extrêmement variable (10 à 30 kg de poisson par épervier) comme le montre la figure 19. Au Sénégal l'unité d'effort était 1 filet de 200 m² posé pendant 1 nuit (14 heures); le rendement varie selon la taille de la maille de 0,3 à 31 kg au mois de décembre, mois de pêche maximale.

5.4.2 Sélectivité

Les différents engins employés se révèlent assez sélectifs pour *Heterotis niloticus*.

Dans le Nyong, les paniers utilisés par les femmes pêchent des poissons dont le poids est compris entre 110 et 420 g, la longueur standard variant de 18 à 30 cm environ.

Au Niger, d'après Daget (1957), les barrages destinés à la capture des jeunes permettent de retenir des individus mesurant 20 à 30 cm de longueur standard.

La figure 21 est un résumé de nos observations sur les *Heterotis* du barrage de Kan capturés à l'épervier à maille de 3 cm et sur ceux du lac Ivakona sur la côte est de Madagascar pêchés au filet dormant à mailles de 6 cm noeud à noeud. Le poids moyen des poissons est de 1 200 kg à l'épervier et 1 700 au filet à grande maille. Figurent également des données de Hopson (1972) sur la pêche des *Heterotis* au lac Tchad. Cependant, c'est au Sénégal que la pêche d'*Heterotis* au filet maillant a été le mieux étudiée, semble-t-il, par Reizer (1971). *Heterotis* peut être pêché avec des mailles de 20 à 80 mm de côté; la plus grande partie du peuplement est exploitée avec des mailles de 30 à 60 mm noeud à noeud.

Proportion spécifique numérique cumulée en fonction de la maille:

Mailles	20	30	40	50	60
0	10,2	87,7	95,9	100	

Dans les conditions du fleuve Sénégal les filets maillants s'avèrent très sélectifs comme le montrent les résultats ci-dessous (à partir des observations de Reizer, 1971).

Dimensions des mailles (noeud à noeud):

30 mm 40 mm 50 mm 60 mm 70 mm 80 mm

Poids moyen individuel des *Heterotis* capturés (g):

190 320 550 700 1 000 2 100

5.4.3 Captures

Les divers aspects de ce point ont déjà été abordés: il faut mentionner simplement que les *Heterotis* capturés au filet dormant meurent très souvent d'asphyxie faute de pouvoir venir prendre de l'air à la surface de l'eau.

6 PROTECTION ET AMENAGEMENT

Il n'y a pas à notre connaissance de milieu où la pêche à l'*Heterotis* subisse la réglementation particulière liée à la biologie de cette espèce (limitation de l'effort de pêche donc de la capture totale, taille minima des mailles des filets, protection des frayères, etc.).

Les règlements de la pêche dans les zones exploitées lorsqu'ils existent, concernent indistinctement l'ensemble des espèces présentées.

Dans la mesure où le problème majeur est le recrutement, étroitement lié à la survie des alevins, il paraît logique de limiter la pêche avant et pendant la reproduction et surtout de la prohiber dans les zones de fraie. Le bien fondé de ces propositions nécessite bien sûr une étude détaillée dans chaque cas.

Pour la mise en valeur de plusieurs collections d'eau, l'introduction de l'*Heterotis*, volontaire ou non, s'est avérée un aménagement judicieux car il s'agit d'une espèce occupant du point de vue alimentaire une niche écologique vide (microphage à tendance zoophage). Les diverses introductions d'*Heterotis* en milieu naturel ont été traitées au paragraphe 2.1.

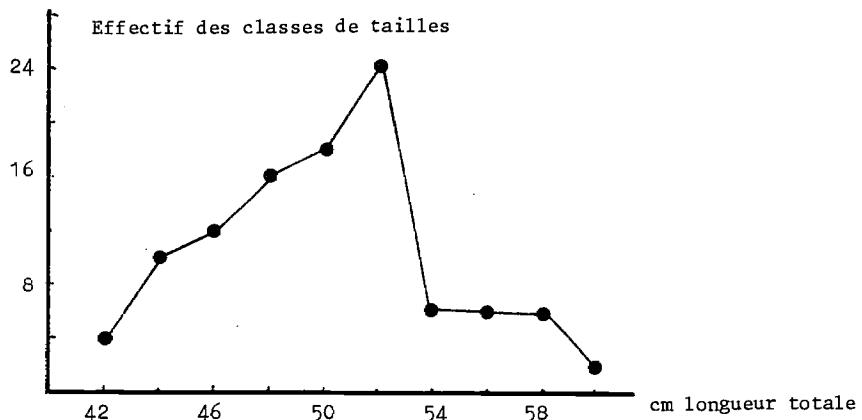
7 AQUACULTURE EN ETANG

7.1 Approvisionnement des stocks

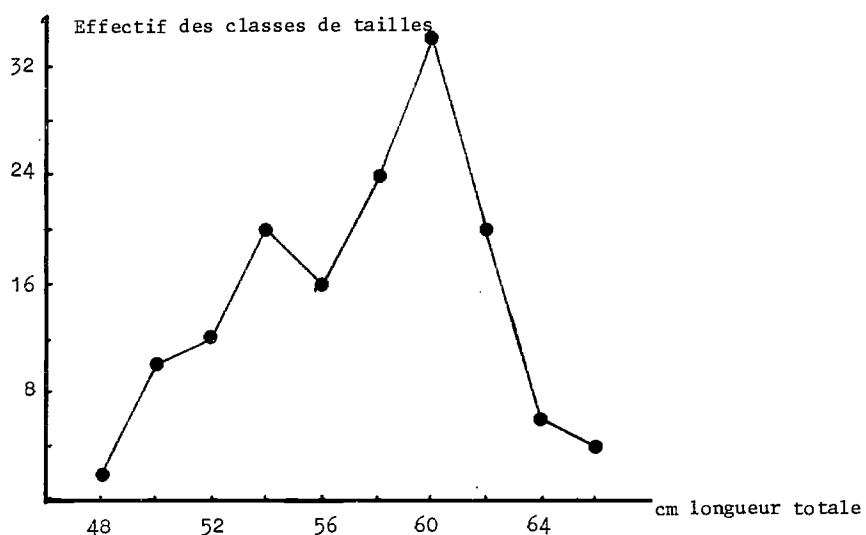
Dans toutes les stations de piscicultures expérimentales les stocks d'*Heterotis* ont été constitués à partir d'individus capturés à l'épervier en milieu naturel; les pêches au filet dormant ne permettent que l'obtention d'individus morts. C'est ainsi qu'il faut débuter toute nouvelle pisciculture d'*Heterotis*.

7.2 Sélection génétique des stocks

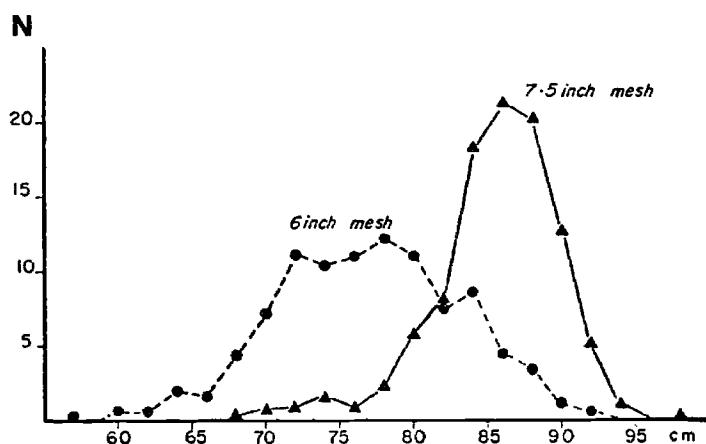
Reizer (1964) suggère de développer une sélection massale des *Heterotis* de pisciculture en ne conservant pour la reproduction que les sujets à croissance rapide. En fait, *Heterotis niloticus* n'a été l'objet d'aucune recherche génétique.



Courbe de capture d'*Heterotis niloticus* à l'épervier à mailles de 3 cm noeud à noeud recueillie au barrage du Kan, Côte-d'Ivoire (Moreau, non publié)



Courbe de capture d'*Heterotis niloticus* au filet dormant à mailles de 6 cm noeud à noeud obtenu à partir de pêches au lac Ivakoina, à Madagascar (Moreau, non publié).



Courbe de capture d'*Heterotis niloticus* sur filets dormants
Lac Tchad (Hopson, 1972)

Figure 21. La pêche d'*Heterotis niloticus* aux filets dormants.

7.3 Fraie (artificielle, induite, naturelle)

Vu les difficultés rencontrées dans la conservation des alevins d'*Heterotis* en pisciculture, les efforts des expérimentateurs ont porté sur l'amélioration des conditions de la reproduction naturelle et sur son obtention régulière en étangs de petite superficie. Il n'y a eu aucun essai de fécondation artificielle ni de reproduction provoquée à la suite d'injection d'extraits hypophysaires par exemple.

Heterotis se reproduit sans difficultés en étangs de grande surface (plus d'un hectare) muni de végétation aquatique périphérique mais on sait maintenant le faire se reproduire en petits étangs ($200 \text{ à } 1\,000 \text{ m}^2$) comme l'ont fait Reizer (1964), Tillion (1957), M'Vogo (1962), Rakotomanampison (1966), Olanyan et Zwilling (1963) et Vincke (1971).

Les étangs doivent présenter une légère pente (2 à 2,5%) et pouvoir être nettoyés avant le début de la saison de reproduction car la vase en excédant peut créer des conditions d'anoxie dangereuses pour les alevins. Les étangs seront débarrassés de toute végétation aquatique sauf dans des "boxs" de quelques mètres carrés chacun. Ces boxs isolés du reste de l'étang par une palissade constituée de piquets jointifs, seront les sites de nidification des *Heterotis* où l'on pourra surveiller le comportement reproducteur et contrôler ensuite l'apparition et le devenir des alevins. De plus, la destruction de la végétation aquatique en dehors des "boxs de ponte" limite d'autant les possibilités de prolifération d'insectes aquatiques et de leur larves, prédateurs potentiels des jeunes *Heterotis*.

Dans l'impossibilité de séparer les sexes extérieurement, on est conduit à mettre en charge les étangs de reproduction avec plusieurs géniteurs, par exemple 10, en espérant que le lot ainsi constitué comprendra des individus des 2 sexes. Rakotomanampison suggère d'isoler les géniteurs en fermant complètement les boxs par des systèmes de grillages dès que les couples sont formés et commencent à ébaucher la construction d'un nid.

Pour assurer les meilleures chances de survie des alevins, les étangs de reproduction doivent être fertilisés en vue du développement massif de plancton, très recherché.

Les alevins survivants seront retirés de l'étang dont on abaissera le niveau pour cela dès qu'ils ne seront plus l'objet de soins parentaux.

L'ensemble de ces opérations doit être mené pendant la saison présumée de ponte de l'*Heterotis* dans les conditions écologiques

de la pisciculture (installation de la saison des pluies, augmentation simultanée de la température, de la durée du jour, etc.); il faut se rappeler la possibilité de provoquer une activité sexuelle en simulant artificiellement une crue en remplissant l'étang de ponte même après installation complète de la saison des pluies ou lorsque la température est théoriquement insuffisante (inférieure à 25°C) comme l'ont fait De Kimpe (1967), Reizer (1964), Vincke (1971) et Micha (1973).

7.4 Entretien du stock

Les problèmes majeurs d'entretien du stock concernent les alevins pour lesquels il faut assurer une survie maximale jusqu'au stade de ce qu'on pourrait appeler "fingerling", jeunes poissons de 10 à 30 g, poids à partir desquels la croissance est très rapide.

Divers essais ont été tentés pour protéger les alevins y compris des élevages en cages à paroi en grillage fin (Vincke, 1971) ou à parois étanches (De Kimpe, 1967). Divers aliments artificiels ont été testés sans résultat vulgarisable; le problème de la survie des jeunes alevins en station de pisciculture reste donc entier.

7.5 Aménagement des étangs

Les étangs à *Heterotis* ne donnent aucun lieu à aménagement spécifique dans la mesure où ce poisson s'élève dans les conditions optimales en association avec *Sarotherodon niloticus* (Micha, 1973). La densité des *Heterotis* soit rester faible (250 individus à l'hectare semblant être le maximum) même s'ils sont élevés seuls, les jeunes alevins eux même ne supportant pas les densités élevées.

7.6 Alimentation et nourriture

La nourriture artificielle n'est pas ingérée avant l'âge d'un mois (Iltis, 1961). Chez des poissons de 6,5 cm de long, elle ne constitue encore que 50% de la ration. En se décomposant dans l'étang, l'aliment engendre une augmentation de la teneur en NH_4^+ rapidement responsable des mortalités. C'est pourquoi on recommande de fertiliser minéralement plutôt que de nourrir les étangs abritant de très jeunes *Heterotis*: la présence d'aliments artificiels est surtout intéressante dans la mesure où elle provoque elle-même la prolifération de plancton notamment de Rotifères (Reizer, 1964 et 1968).

En étang, les graines de coton et le tourteau d'arachide sont meilleurs que le son de riz, mais les graines de coton concassées acidifient dangereusement le milieu et provoquent la diminution du plancton. D'après Bard (1960), le tourteau d'arachide et la drêche de bière sont très appréciés par

Comparaison de la vitesse de digestion de la drèche de brasserie chez trois espèces

Espèces	Indice de remplissage de l'estomac ou du bulbe intestinal					
	0 h	3 h	6 h	9 h	12 h	24 h
<i>Tilapia nilotica</i>	762	714	303	99	10	0
<i>Heterotis niloticus</i>	47	93	36	29	73	67
<i>Clarias lazera</i>	247	124	4	0	0	0

Heterotis. Micha fait remarquer que la drèche de brasserie n'est pas digérée rapidement. Iltis recommande d'ailleurs le tourteau d'arachide.

Pour les alevins, Vincke suggère le mélange suivant: du plancton frais, un mélange nitraté du sang séché, du tourteau d'arachide et de la farine de poisson. Le succès obtenu est malheureusement irrégulier.

D'une façon générale, il faut admettre qu'*Heterotis* est surtout tributaire de l'alimentation naturelle et que c'est celle-ci qu'il faut chercher à développer mais cela limite la densité d'élevage; c'est pourquoi on suggère d'élever *Heterotis* en accompagnement avec d'autres espèces surtout *Tilapia nilotica* (Micha, 1973). La figure 22, résumant les résultats obtenus par Micha, montre que la croissance d'*Heterotis* peut être alors très rapide.

7.7 Maladies et contrôles des parasites

En étang de pisciculture on a surtout constaté la présence de crustacés du genre *Lernaogiraffa* qui parasitent les branchies. Quarante pour cent du cheptel peut être contaminé (Micha, 1973). Dans une pisciculture du Ghana on a signalé la présence de *Lernaea*. Il n'y a pas de traitement spécifique connu; dans l'état actuel des connaissances, ces parasites n'entraînent pas d'hécatombes.

7.8 Récoltes

En un an d'élevage les *Heterotis* peuvent être récoltés car leur poids atteint ou dépasse 1 kg. Le rendement dû à cette espèce pouvant être

alors de 2 t/ha/an, ceci obtenu à partir d'alevins de 30 à 50 g. La récolte d'individus de taille marchande (1 kg pour fixer les idées) peut survenir beaucoup plus tôt en cas de croissance rapide. En conditions défavorables, Bard (1960) rapporte des croissances quotidiennes de 2,7 g/j/poisson considérées comme médiocres (poissons de 1 kg obtenus en 350 jours à partir d'alevins de 50 g).

Avec nourriture abondante on obtiendrait un croissance journalière de 4,3 à 8,8 g/j/poisson, le kilo étant atteint en 108 à 220 jours. Au bout d'un an d'élevage les *Heterotis* peuvent peser 3 kg, il faudrait étudier la croissance en fonction de la densité ce qui n'a pas été fait de façon systématique à notre connaissance. Quoi qu'il en soit, Micha (1973) déconseille, comme l'avait fait Reizer (1968), les élevages sur plus d'un an; les alevins étant mis en charge à l'âge de 3 à 4 mois et la croissance optimale étant obtenue entre le 6e et le 12e mois.(voir figure 23).

7.9 Transport

Quel qu'en soit le but, les transports d'*Heterotis* vivants sont parfaitement possibles pour une courte période (moins de 3 h). Les poissons de petite taille (50 gr par exemple) peuvent être enveloppés dans des serpillères épaisses complètement imprégnées d'eau (ils se trouvent en fait dans l'impossibilité de se débattre et grâce à leur respiration aérienne, ils voyagent sans dommages). Indépendamment de cette technique peu connue parce que peu vulgarisée, les méthodes habituelles de transport dans l'eau de poissons anesthésiés et sous atmosphère suroxygénée peuvent naturellement être mises en oeuvre.

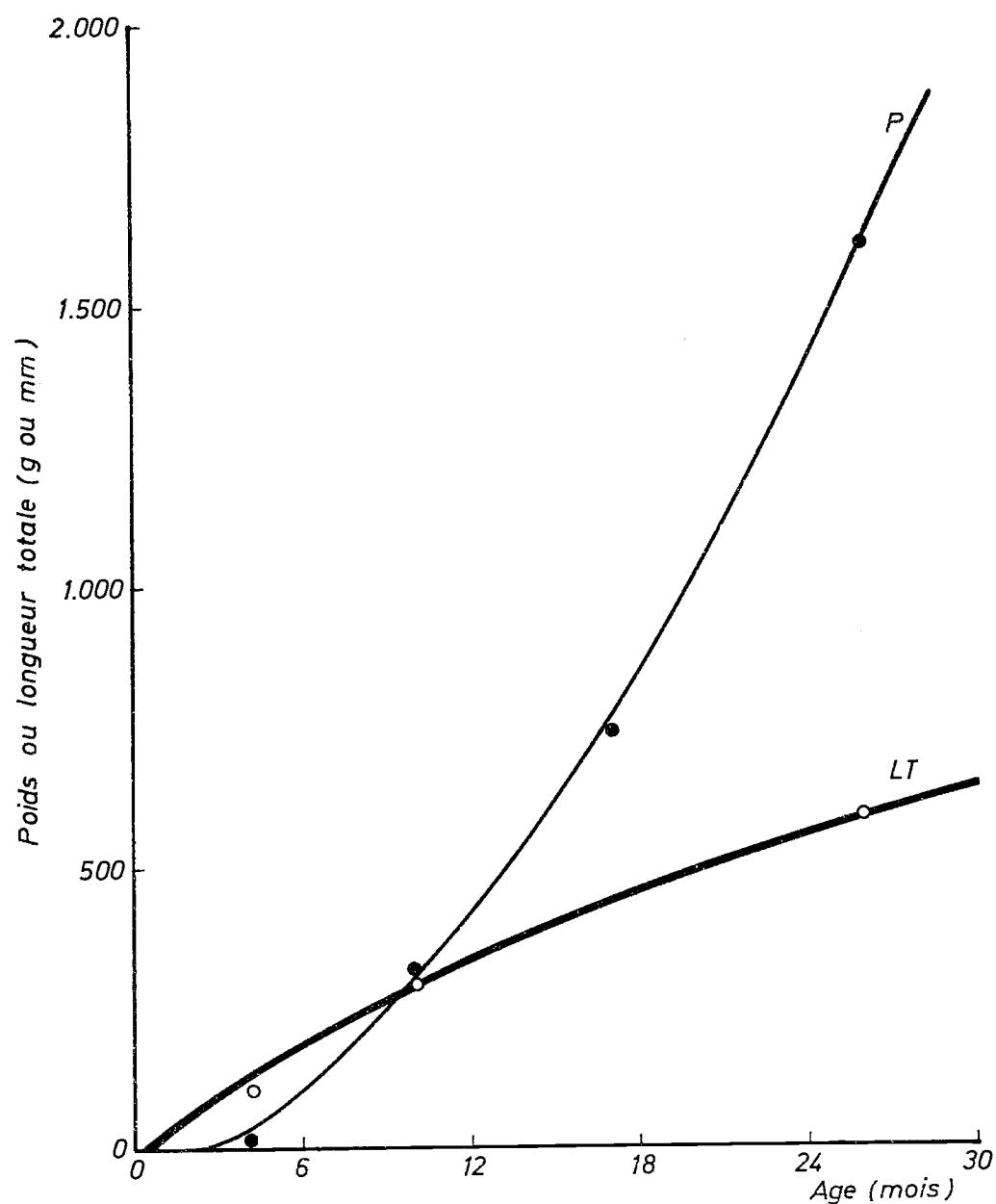
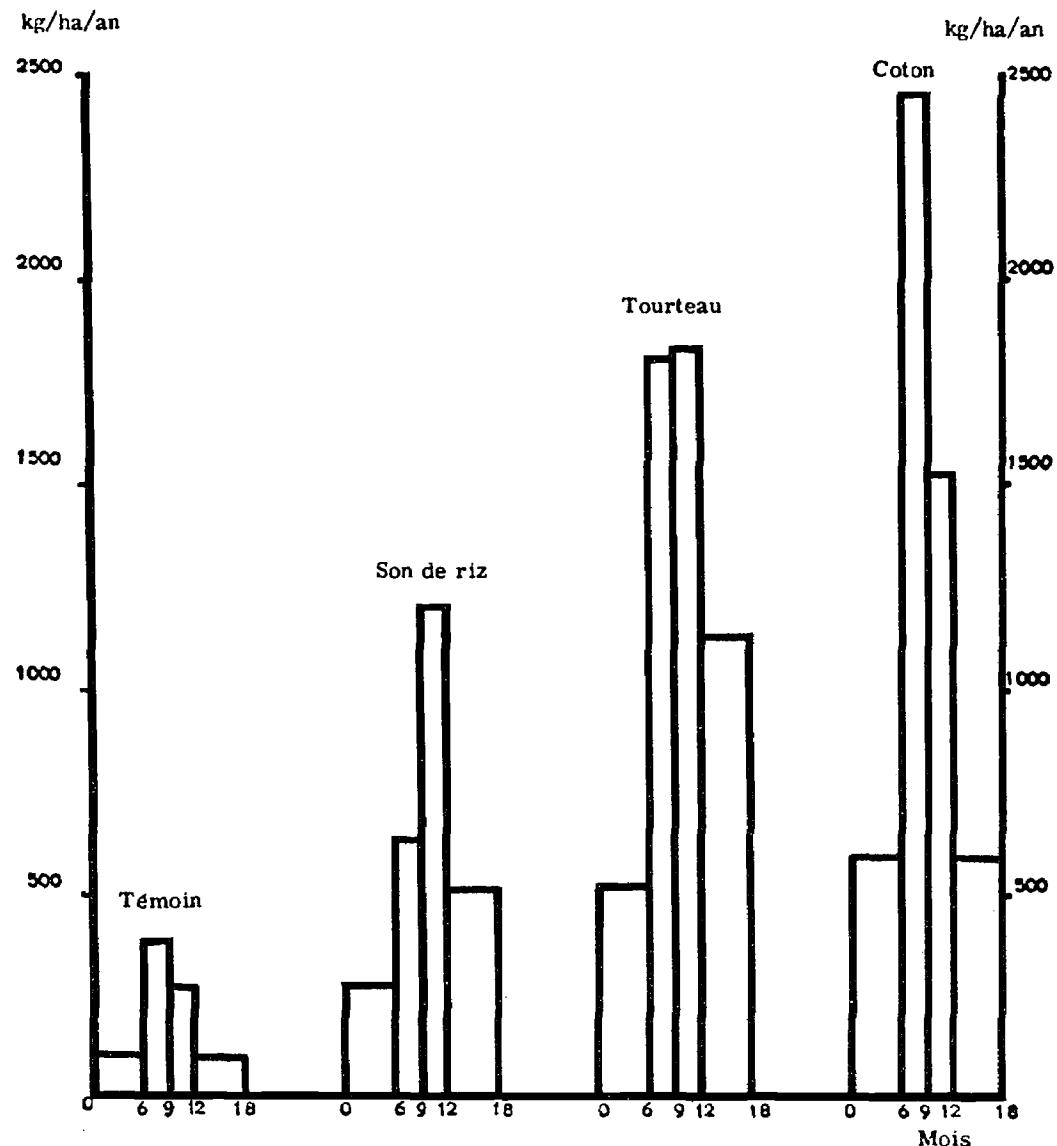


Figure 22. Courbes de croissance de *Heterotis niloticus* (densité: 250 ind/ha) en élevage mixte avec *Tilapia* d'après les observations faites en pisciculture, en République centrafricaine, par Micha (1973)



Evolution périodique du rendement (nombre de kg par ha et par an)

Figure 23. Résumé des observations de Reizer (1968) sur la croissance individuelle des *Heterotis niloticus* en fonction de l'alimentation

8. REFERENCES

- Aubenton, F. d', Etude de l'appareil branchiospinal et de l'organe suprabranchial d'*Heterotis niloticus* 1955 (Cuv.). Bull.Inst.Fondam.Afr.Noire (A Sci.Nat.), 17(4):1179-201
- Bard, J., Pisciculture d'*Heterotis niloticus*; hydrobiologie et pêche en eaux douces. Publ.Cons.Sci. 1960 Afr.Sud Sahara/Comm.Coop.Tech.Afr., (63):196-203
- _____, Alimentation artificielle des poissons. Publ.Cons.Sci.Afr.Sud Sahara/Comm.Coop.Tech.Afr., 1960a (63):211 p.
- _____, Les poissons de la famille des Ostéoglossidés et leur pisciculture. Bois For.Trop., 1973 (147):63-70
- Bishai, R.M., Studies on the biology of family Bagridae (Pisces) in Sudan. Ph.D.Thesis, Cairo, 365 p. 1970
- Blache, J., Les poissons du bassin du lac Tchad et du Mayo Kebbi. Mém.ORSTOM, Paris, (4):483 p. 1964
- Budgett, J.S., On the breeding habits of some West African fishes. Trans.Zool.Soc.Lond., 16:115-36 1901
- Daget, J., Mémoire sur la biologie des poissons du Niger moyen. 3. Reproduction et croissance 1957 d'*Heterotis niloticus* (Erh.). Bull.Inst.Fondam.Afr.Noire (A Sci.Nat.), 19(1):295-329
- Daget, J. et F. d'Aubenton, *Heterotis niloticus* peut être un poisson de pisciculture? Publ.Cons.Sci. 1956 Afr.Sud Sahara/Comm.Coop.Tech.Afr., (25):109-11
- Daget, J. et A. Iltis, Poissons de Côte-d'Ivoire (eaux douces et saumâtres). Mém.Inst.Fondam.Afr. 1965 Noire, (74):385 p.
- De Kimpe, P., *Heterotis niloticus*, recherches sur les conditions de survie des alevins. Bouaké, Centre 1967 Technique Forestier Tropical (non publié) (miméo)
- Depierre, D. et J. Vivien, Une réussite du Service forestier du Cameroun: l'introduction d'*Heterotis niloticus* dans le Nyong. Bois For.Trop., 173:59-68
- Doudet, T., La pêche artisanale dans la retenue artificielle d'Ayamé (Côte-d'Ivoire). Notes Doc.Pêche 1979 Piscic.(Nouv.Sér.), (19):1-26
- FAO/UNDP, Report to the Government of Nigeria on the fishery investigations on the Niger and Benue 1970 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.
- Gheno, Y. et J.C. Le Guen, Détermination de l'âge et de la croissance de *Sardinella eba* dans la région 1968 de Pointe Noire. Cah.ORSTOM (Sér.Océanogr.), 6(2):69-82
- Grasse, P.P., Traité de zoologie: anatomie, systématique, biologie. Tome 13. Agnathes et poissons. 1958 Anatomie, éthologie, systématique. Paris, Masson et Cie, vol. 13(3)
- Greenwood, P.H., Interrelationships of Osteoglossomorphs. In Interrelationships in fishes, edited by 1973 P.H. Greenwood, R.S. Miles and C. Patterson. London, Academic Press, pp. 307-32
- Greenwood, P.H. et al., Phylogenetic studies of Teleostean fishes with a provisional classification of 1966 living forms. Bull.Am.Mus.Nat.Hist., (131):338-456
- Hopson, A.J., The gillnet fisheries of Lake Tchad. Occas.Pap.Fed.Fish.Niger., (11):64 p. 1972
- Iltis, A., Observations sur le comportement d'*Heterotis niloticus* à la station piscicole de Kokondekro. 1961 Bouaké, Centre Technique Forestier Tropical, 11 p. (miméo)
- Johnels, A.G., Note on the fishes from the Gambia river. Arch.Zool., 17(6):354 1954

- Lamarque, P., Y. Thérézien et N. Charlon, Etude des conditions de la pêche électrique dans les eaux tropicales. Bull.Cent.Etud.Rech.Sci.Biarritz, 10(3):403-554
1974
- Lauzanne, L., Régime alimentaire des principales espèces de poissons de l'archipel oriental du lac Tchad. Fort Lamy, ORSTOM, 30 p. (miméo)
1972
- Lazard, J., La pêche en eau libre et le développement de la pisciculture dans les eaux continentales ivoiriennes. Thèse Doct.Ing., Montpellier, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, 253 p.
1980
- Lemasson, J., *Heterotis niloticus*. Bois For.Trop., 54:53-5
1957
- Lemasson, J. et J. Bard, Nouveaux poissons et nouveaux systèmes pour la pisciculture en Afrique. FAO Fish.Rep., (44)vol.5:182-95
1968
- Lévéque, C., J.R. Durand et J.M. Ecoutin, Relation entre le rapport P/B et la longévité chez les organismes. Cah.OSTROM (Sér.Hydrobiol.), 11(1):17-32
1977
- Meschkat, A., The status of warm water fishculture in Africa. FAO Fish.Rep., (44)vol.2:6-7
1968
- Micha, J.C., Parasites protozoaires du fretin d'*Heterotis niloticus*. Bull.Aquacult.FAO, (3):3-10
1971
- _____, 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 Tropical, 110 p. (miméo)
1973
- Micha, J.C. et V. Franck, Biologie des principales espèces utilisées en pisciculture africaine. CIFA Tech.Pap./Doc.Tech.CPCA, (4)Suppl.1:292-331
1976
- Moreau, J., Premières observations écologiques sur la reproduction d'*Heterotis niloticus* (Osteoglossidae). Ann.Hydrobiol., 5(1):1-13
1974
- _____, Les introductions d'espèces dans les eaux intérieures africaines, intérêt et limites. In The fishes and fisheries in inland waters of Africa, recent trends, edited by C. Lévéque, M. Bruton et G.W. Ssentongo. Paris, ORSTOM (in press)
1981
- M'Vogo, L., Elevage de l'*Heterotis niloticus* dans les stations de pisciculture du Cameroun oriental. Nogent-sur-Marne, Centre Technique Forestier Tropical (non publié) (miméo)
1962
- Obeng, L.E. (ed.), Man made lakes: the Accra symposium. Proceedings of a Symposium held at Accra, November 21-24 1966. Accra, Ghana Universities Press for Ghana Academy of Sciences, 398 p.
1969
- Olanyan, C.I.O. et K.K. Zwilling, The suitability of *Heterotis niloticus* (Ehrenberg) as a fish for cultivation with a note on their spawning behaviour. Bull.Inst.Fondam.Afr.Noire (A Sci. Nat.), 252(2):513-25
1963
- Poll, M., Les genres des poissons d'eau douce d'Afrique. Ann.Mus.R.Congo Belge (Zool.), 54:191 p.
1957
- Rakotomanampison, A., Premiers résultats de l'acclimatation d'*Heterotis niloticus* à Madagascar. Tananarive, Direction des Forêts, 32 p. (miméo)
1966
- Reizer, C., Comportement et reproduction d'*Heterotis niloticus* en petits étangs. Bois For.Trop., 95:49-60
1964
- _____, Influence de la distribution de 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
1968
- _____, Contribution à l'étude hydrobiologique du Bas Sénégal. Nogent-sur-Marne, Centre Technique Forestier Tropical, 142 p.
1971

Scott, D.B.C., The reproductive cycle of *Mormyrus kannume* Fork (Osteoglossomorpha, Mormyridae)
1974 in Lake Victoria, Uganda. J.Fish Biol., 6:447-54

Scott, D.B.C. et D.J. Fuller, The reproductive biology of *Scleropages formosus* (Müller et Schleger)
1976 (Osteoglossomorpha, Osteoglossidae) in Malaya and the morphology of its pituitary gland.
J.Fish Biol., 8:45-53

Svensson, G., Fresh water fishes from the Gambia river. K.Sven.Vetenskapsakad.Handl., 12:43-7
1933

Tillion, R., Premiers résultats sur le comportement d'*Heterotis niloticus* en station de pisciculture.
1957 Nogent-sur-Marne, Centre Technique Forestier Tropical, 6 p. (non publié) (miméo)

Vincke, M., Recherches sur *Heterotis niloticus* à la station du Périnet. Tananarive, Centre Technique
1971 Forestier Tropical, 18 p. (miméo)

M-42

ISBN 92-6-201210-9