

AVANT-PROPOS	1
---------------------	----------

RESUME	3
---------------	----------

ABSTRACT	4
-----------------	----------

INTRODUCTION	5
---------------------	----------

L'ETUDE DES RESEAUX TROPHIQUES DANS LES ETANGS DE PISCICULTURE ETAT DES_ CONNAISSANCES	8
---	----------

A. LA THEORIE DES RESEAUX TROPHIQUES	8
1. LES NIVEAUX TROPHIQUES	8
2. LA REGULATION DES POPULATIONS AUX DIFFERENTS NIVEAUX TROPHIQUES	9
2.1. Les interactions trophiques	9
a. Régulation intraspécifique	9
b. Régulation interspécifique.....	10
2.2. Les modèles de fonctionnement des interactions trophiques.....	11
a. La théorie des cascades trophiques	11
b. Le modèle “Bottom up-Top down”	12
c. Le modèle “Proie-dépendant”	13
d. Le concept de biomanipulation.....	14
2.3. Remise en question des modèles	14
3. IMPACT DU POISSON SUR L'ECOSYSTEME	15
3.1. Effets alimentaires directs.....	15
3.2. Effets indirects	16
4. LA MODELISATION DU RESEAU TROPHIQUE.....	17
B. LE RESEAU TROPHIQUE DANS UN ETANG DE PISCICULTURE	20
1. ZONATION D'UN ETANG DE PISCICULTURE.....	21
2. DYNAMIQUE DES DIFFERENTS ELEMENTS DE L'ECOSYSTEME “ETANG”	23
2.1. Le fonctionnement des différents compartiments	23

2.2. Les interactions et les flux de matières entre les compartiments	25
3. EXPLOITATION DES RESSOURCES TROPHIQUES DE L'ETANG PAR LE POISSON	25
3.1. Les techniques d'étude du régime alimentaire des poissons omnivores-détritivores	25
3.2. L'accessibilité des différents compartiments.....	26
3.3. Le comportement alimentaire des poissons	27
a. Recherche d'aliments.....	27
b. Préférences alimentaires	28
c. Détection des aliments	29
3.4. Alimentation du cichlidé <i>Oreochromis niloticus</i>	29
a. Le régime alimentaire	30
b. Les variations du régime alimentaire.....	31
c. La prise alimentaire.....	33
d. Les mécanismes de digestion.....	34
e. L'assimilation et la bioénergétique.....	35

**ETUDE DES RESEAUX TROPHIQUES DANS LES ETANGS DE LA REGION CENTRE-OUEST DE
COTE D'IVOIRE**

37

A. PRODUCTION PISCICOLE DANS LES ETANGS DU CENTRE-OUEST DE LA COTE D'IVOIRE	37
1. LA REGION ETUDIEE	37
1.1. Localisation.....	37
1.2. Climat	37
1.3. Végétation	38
1.4. Géologie, sols et relief.....	38
2. LES CONDITIONS DE LA PRODUCTION PISCICOLE	40
2.1. Environnement socio-économique	40
2.2. Modalités de gestion des étangs	43
a. Les espèces produites et la polyculture	43
b. La densité d'empoissonnement.....	46
c. Les apports d'intrants alimentaires et fertilisants	47
d. L' <i>acadja</i>	47
3. LA RECHERCHE PISCICOLE EN COTE D'IVOIRE	50
B. MATERIEL ET METHODES	52
1. EXPERIENCES EN MESOCOSME OU <i>IN VITRO</i>	52
1.1. Matériel	52
a. Tests biologiques.....	52

b. Libération de sels nutritifs par le son de riz	52
c. Comportement alimentaire du tilapia en aquarium.....	52
1.2. Méthodes	52
a. Tests biologiques.....	52
b. Libération de sels nutritifs par le son de riz	54
c. Comportement alimentaire du tilapia en aquarium.....	55
2. OBSERVATIONS DE TERRAIN.....	55
2.1. Matériel	55
a. Le choix des sites en fonction du contexte économique et social.....	55
b. La station de Gagnoa	61
c. La station de Bouaké.....	61
2.2. Méthodes	62
a. Description des étangs de la région Centre-Ouest	62
b. Expérimentation de techniques piscicoles.....	63
3. TECHNIQUES UTILISEES.....	66
3.1. Mesures <i>in situ</i>	66
3.2. Prélèvements et conservation des échantillons.....	67
3.3. Analyses	70
a. Dosages chimiques au spectrophotomètre.....	70
b. Chlorophylle.....	71
c. Matière organique, fibres et acides aminés	72
d. Identifications et numérations	73
e. Dosage des isotopes lourds du carbone	73
3.4. Traitement statistique des données	74
a. Tests de comparaison d'échantillons	74
b. Analyses en composantes principales.....	74
c. Régression linéaire.....	75
4. CRITIQUE DES METHODES	75
4.1. Contraintes du travail en milieu paysan	75
4.2. Dispositif expérimental	76
4.3. Approches utilisées.....	77
a. Tests biologiques.....	77
b. Suivi de la qualité de l'eau	78
4.4. Matières en suspension	79
C. RESULTATS	81
1. EXPERIENCES EN MESOCOSME OU <i>IN VITRO</i>	81
1.1. Etude au moyen de tests biologiques des principaux éléments nutritifs limitants	81

a. Lorsque l'eau est riche en tanins.....	81
b. Lorsque l'eau est riche en fer.....	82
1.2. Estimation de la libération d'éléments nutritifs par le son de riz.....	82
1.3. Comportement alimentaire du tilapia en aquarium.....	83
2. OBSERVATIONS DE TERRAIN.....	84
2.1. Description des étangs de la région Centre-Ouest.....	84
a. Etude de la variabilité interétang.....	84
b. Etude de la variabilité saisonnière.....	97
c. Suivi de l'évolution nyctémérale.....	102
d. Stratégies alimentaires du tilapia dans différents milieux.....	105
2.2. Expérimentation de techniques piscicoles.....	107
a. Elevage de <i>Oreochromis niloticus</i> à faible densité.....	107
b. Tests de fertilisants.....	108
c. Comparaison des impacts fertilisants de <i>Ctenopharyngodon idella</i> et des fientes de poulets.....	127

DISCUSSION

131

A. LA PISCICULTURE DANS LE CENTRE-OUEST.....	131
1. LA DIVERSITE DES MILIEUX.....	131
1.1. L'hétérogénéité des situations.....	131
a. D'une ferme à l'autre.....	131
b. D'un étang à l'autre, dans une même ferme.....	132
1.2. La variabilité temporelle.....	133
a. Au cours du nyctémère.....	134
b. En fonction de la saison.....	134
1.3. Les caractéristiques communes.....	135
2. CONTRAINTES ET ATOUTS DE L'ACTIVITE PISCICOLE EN ZONES RURALES.....	136
2.1. Les contraintes.....	136
a. Contraintes générales.....	136
b. Contraintes propres à certains sites.....	137
2.2. Les atouts de la pisciculture.....	139
3. QUELLE FORME DE PISCICULTURE POUR LE MILIEU RURAL ?.....	140
3.1. Lorsque la capacité de fertilisation est marginale et la disponibilité foncière faible.....	140
3.2. Lorsque la disponibilité foncière est grande.....	141
B. IMPACT DE CERTAINES TECHNIQUES SUR LE MILIEU ET LA PRODUCTION PISCICOLE.....	143
1. LES FERTILISANTS.....	143

1.1. Réponse de certains étangs à la fertilisation	143
1.2. Performances piscicoles des étangs.....	145
2. L'ACADJA.....	146
3. LES ESPECES ASSOCIEES DE LA POLYCULTURE	149
4. L'OPTIMISATION DE LA DENSITE D'EMPOISSONNEMENT	151
C. L'APPROCHE DU RESEAU TROPHIQUE EN ETANGS DE PISCICULTURE	155
1. ASPECTS METHODOLOGIQUES	155
1.1. Le cadre général.....	155
1.3. Proposition d'une nouvelle approche	155
2. STRUCTURE BIOLOGIQUE DES ETANGS DE PISCICULTURE	159
3. FONCTIONNEMENT ECOLOGIQUE DES ETANGS IVOIRIENS FERTILISES.....	160
3.1. Phase initiale et évolution vers un équilibre	160
3.2. Relations trophiques	161
a. Premier cas : les biomasses algales et zooplanctoniques évoluent dans le même sens	161
b. Deuxième cas : les biomasses algales et périphytiques évoluent dans le même sens	163
c. Troisième cas : les biomasses zooplanctoniques et périphytiques évoluent dans le même sens	164
3.3. Exploitation des ressources trophiques par le cichlidé <i>Oreochromis niloticus</i>	165
<u>CONCLUSION GENERALE</u>	168
TYPOLOGIE DES ETANGS DE LA REGION CENTRE-OUEST	168
LES RESEAUX TROPHIQUES ET LA PRODUCTION PISCICOLE	169
PERSPECTIVES DE RECHERCHE.....	170
<u>REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES</u>	172
<u>ANNEXES</u>	202
A. TESTS STATISTIQUES	202
1. VARIABILITE INTERETANG : INFLUENCE DE LA SAISON SUR LES CARACTERISTIQUES PRESENTEES	202
2. COMPARAISON ENTRE LES DONNEES PRESENTEES DANS LE CADRE DES ETUDES DE LA VARIABILITE SAISONNIERE ET CELLES UTILISEES DANS LA VARIABILITE INTERETANG.....	202

2.1. Données de saison des pluies.....	203
2.2. Données de saison sèche.....	203
3. COMPARAISON ETANGS RURAUX/ETANGS PERIURBAINS.....	203
B. ANALYSE EN COMPOSANTES PRINCIPALES.....	204

Avant-Propos

Ce travail est le résultat d'une collaboration entre le laboratoire d'ichtyologie générale et appliquée du Muséum national d'Histoire naturelle et l'unité de recherche "Aquaculture" du CIRAD-EMVT. J'ai grand plaisir à remercier les membres du jury qui ont bien voulu le juger :

- Monsieur le Professeur Paul Nival qui a permis ce travail et a bien voulu présider le jury,
- Monsieur le Professeur Julien Coléou et Monsieur Robert Arfi qui ont bien voulu être les rapporteurs de cette thèse,
- Madame Josette Sevrin-Reyssac, directeur de thèse, pour sa disponibilité, ses conseils et son enthousiasme chaleureux,
- Monsieur le professeur Roland Billard pour son soutien, ses encouragements et pour m'avoir permis de découvrir ce monde passionnant qu'est l'*Agriculture des eaux*,
- Monsieur Christian Bry pour ses conseils pertinents,
- Monsieur Jérôme Lazard pour le reste.

Ce travail est le fruit d'une collaboration entre différentes structures, et il m'est agréable de témoigner de ma reconnaissance à :

- Messieurs Pierre-Charles Lefèvre, Directeur du CIRAD-EMVT, et Jean Vital Decloquement sans l'appui desquels rien n'aurait été possible. Je n'oublie pas non plus messieurs Gérard Matheron et Georges Tacher pour leur soutien initial, ni Brigitte Bournier, Pierre Morissens, Claude Petel, Jean François Baroiller, Olivier Mikolasek, Philippe Cacot, Aboubacar Toguyeni et Martial Derivaz de l'équipe "Aquaculture".
- Monsieur Marc Oswald, dont la conception du développement rural m'a apporté énormément.
- Monsieur Kassoum Traoré, Directeur de la recherche de Côte d'Ivoire, qui a été associé dès le début à ce travail.
- Monsieur Jean Baptiste Amon Kothias, Directeur du CRO, pour son aimable et utile accueil, avec des remerciements particulièrement amicaux à messieurs Robert Arfi, Marc Bouvy, Daniel Guiral et Lucien St Jean, sans oublier Djedje Roland.
- Monsieur Koffi Goli, Directeur de l'IDESSA ainsi que monsieur Yo Tiémoko, Directeur scientifique et l'ensemble du personnel de l'institut, notamment messieurs Koffi Camille,

Kouassi Cyrille, Kouassi Ahoutou Henri, Doua Ouedegbeu, Jean Baptiste Assamoi et Alexis Yté Wongbé.

- Jean et Agnès Depelchin, pour tout ce qu'ils m'ont apporté.
- Messieurs Fanny Amadou, Directeur des pêches et de l'aquaculture de Côte d'Ivoire, et Janson Djobo, Sous-Directeur à l'aquaculture pour leur soutien indéfectible et sympathique, ainsi qu'à Amoikon N'Draman, Brahim Ouattara, Kamagaté Souleymane, Mangara Moussa, Ouphouët Konan Amede et Koné du projet piscicole du Centre-Ouest.
- Monsieur Dante Montferrer, Représentant de l'AFVP en Côte d'Ivoire, ainsi qu'à Frédéric Sanchez, Christophe François, Christophe Bournonville, Cédric Boulan, Vincent Dhiver, Valérie Samaritano, Edwige Fle et Frédéric Glasser.
- Messieurs Bamba Vakaramoko, Président de l'APDRACI et Diawara Mamadou, Directeur général de l'APDRACI.
- Monsieur René Lissare, Conseiller pour le développement rural à la mission de coopération française.
- Monsieur Jacques Teissier, Délégué du CIRAD en Côte d'Ivoire, ainsi que l'ensemble des agents CIRAD dans ce pays, en particulier Dominique Charpentier, Gisèle Subreville et Marie Claude Dombrowski.
- Madame J. Corre pour sa gentillesse et les nombreux services qu'elle m'a rendu.
- L'ensemble du personnel du laboratoire d'Ichtyologie du Muséum, et plus particulièrement Jocelyne Barthélémy, Françoise André, Nicolas Bailly, Monique Margoud, Jacqueline Goy et Jacques Obermajster.
- Monsieur le professeur André Mariotti du laboratoire de Biogéochimie isotopique, ainsi que Micheline Grably et Cyrille Girardin
- L'ensemble des pisciculteurs qui font un travail exceptionnel et m'ont toujours reçu avec une grande affabilité. Je tiens à remercier particulièrement Cyprien et Lambert, sans oublier Solange, Dosso, Désiré, Olivier et la famille de Jean-Louis.
- Christiane Rivière pour la relecture efficace de ce manuscrit.

Enfin, je ne voudrais pas oublier tous ceux qui, de près ou de loin, ont contribué à ce travail, en particulier Daniel Chourrout qui eut un impact décisif, Hem Saurin, Jacques Thimonier, Ana Milstein, Daniel Corbin, Jacques Lemoalle, Jean Pierre Hervouët, François Rivière, Stephen Bowen, Rick Wagner, François Guerrin, Philippe Tacon, deux bonnes personnes : Augustine San Roman et Paul Augry, Isabelle Dena, André Lankaondé, Jean Marie Ky Kiléa ainsi que l'ensemble de ma famille. Qu'ils trouvent ici toute l'expression de ma reconnaissance.

Résumé

Ce travail consiste en un suivi physico-chimique et biologique d'étangs du Centre-Ouest ivoirien. Son but est de déterminer un mode de gestion optimisant la production piscicole (*Oreochromis niloticus*, *Heterotis niloticus* et *Heterobranchus isopterus*) compte tenu des contraintes qui pèsent sur les paysans. A la différence des zones périurbaines, l'utilisation d'intrants est très limitée, voire impossible en zone rurale. Les modèles piscicoles sont donc extensifs, la production dépendant exclusivement de la richesse naturelle des étangs.

Leurs caractéristiques sont très différentes, chacun présentant une nette individualité. Il existe en fait une grande variabilité géographique (qualité de l'eau du bassin versant) et saisonnière (température, débordements en saison des pluies etc.). Des perturbations exogènes locales et des apports fertilisants plus ou moins importants contribuent à cette diversité. Les caractéristiques communes à tous les plans d'eau sont une température élevée (>23°C) et un pH légèrement acide (≈6).

En permettant le développement du périphyton, l'*acadja* (récif artificiel) favorise la croissance de *O. niloticus* et *H. niloticus*. Le périphyton peut représenter une importante ressource nutritive (jusqu'à 35 µg.cm⁻² de chlorophylle *a*) à condition que le phytoplancton ne soit pas trop abondant. Parmi les fertilisants testés en station pilote, l'urée a donné de bons résultats de production piscicole (3-4 t.ha⁻¹.an⁻¹). Son utilisation a cependant provoqué quelques poussées d'azote ammoniacal (6 mg.l⁻¹) et semble favoriser les proliférations de cyanobactéries. L'alimentation des cichlidés est essentiellement d'origine périphytique et benthique, comme cela ressort de l'inventaire des contenus stomacaux.

En tenant compte des connaissances acquises au cours de ce travail, une approche basée sur l'étude du comportement alimentaire des poissons est proposée et des suggestions sont faites concernant des recherches futures : étude des relations entre le plancton, le périphyton et le benthos notamment. Ces résultats devraient ainsi permettre de stimuler efficacement les dynamiques paysannes actuelles.

Mots clés: Tilapia, Côte d'Ivoire, Pisciculture, Fertilisation, Acadja, Périphyton, Production, Réseau trophique.



Abstract

This work is a survey of the physico-chemical and biological characteristics of Ivorian ponds, in the central-west part of the country. It aims at finding technologies that improve fish production (*Oreochromis niloticus*, *Heterotis niloticus* et *Heterobranchus isopterus*), taking into account constraints of farmers. Unlike neartown areas, traditional input is not available (or in very small amounts) in rural zones. As a consequence, fish farming models are extensive and fish production relies mostly on natural food.

Characteristics are heterogeneous, each pond being a case in itself. They depend mostly on the geographical situation (water quality) and the season (temperature, pond overflowing in the rainy season etc.). Locally, disturbances and different fertilization levels contribute to the diversity of the situation. Common characteristics are a high temperature ($>23^{\circ}\text{C}$) and a slightly acidic pH (≈ 6).

Acadja (artificial reefs) promotes *O. niloticus* and *H. niloticus* production by allowing periphyton development. Periphyton can be an important trophic resource (up to $35 \mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$ chlorophyll *a*), provided phytoplankton be not too abundant. Among fertilizers tested in research station, urea gave good fish yields ($3\text{--}4 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{an}^{-1}$). However, its use promote high ammonium nitrogen level ($6 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$) and seems to stimulate cyanobacteria. Cichlids feeding relies mostly on benthic and periphytic food, as it appears through stomach content observations.

Considering knowledge acquired in this field, a new approach, based on fish feeding behaviour is proposed for studying ponds and potential research subjects are suggested, in particular, the study of the relationships between phytoplankton, periphyton and benthos. These results should provide an appropriate link between research and current rural development.

Key Words: Tilapia, Ivory Coast, Fish farming, Fertilization, Acadja, Periphyton, Production, Pond dynamics.

Introduction

“Le développement suppose l'apparition d'un monde nouveau et non le grossissement quantitatif de ce qui existe déjà”

Albertini (1981)

En Côte d'Ivoire, le développement agricole¹, basé sur la production de café et de cacao, a longtemps été le moteur de ce qu'il est convenu d'appeler le “miracle ivoirien”. Tant que la capacité de production de l'environnement a paru illimitée, ce développement n'a consisté qu'à étendre le système agraire qui faisait la richesse du pays. Mais aujourd'hui, une crise profonde et structurelle frappe le monde rural et s'étend à l'ensemble de la société. Avec l'épuisement des dernières ressources forestières, la limite de production semble atteinte, et la poursuite du développement ne pourra se faire qu'à travers une révolution agricole, au cours de laquelle le processus de production changera de nature. Dans un tel contexte de turbulences, la sécurité des exploitations passe par la diversification des espèces biologiques produites. La pisciculture du tilapia² *Oreochromis niloticus* contribue à cette démarche, et elle entre faiblement en compétition avec les spéculations déjà existantes. Son intérêt pour le développement rural est donc actuellement grand.

1 Changement progressif du processus de production agricole allant dans le sens d'une amélioration du milieu cultivé, des outils, des matériels biologiques, des conditions du travail agricole et de la satisfaction des besoins sociaux (Mazoyer, 1986).

2 A l'instar de Hem *et al.* (1994), “tilapia” est utilisé dans le texte comme un nom commun passé dans la langue courante. Il est utilisé pour “désigner l'ensemble des Cichlidae concernés par l'élevage aquatique, Tilapia étant bien entendu un genre stricto sensu.” (Hem *et al.*, *ibid.*).

La mise en oeuvre d'une activité piscicole dans un tel environnement repose sur la définition des techniques adaptées aux conditions socio-économiques de cette conjoncture. Le diagnostic précis des contraintes qui pèsent sur les différents types d'exploitations doit être réalisé au préalable afin de permettre l'énoncé des modèles de production appropriés. Ensuite, les techniques piscicoles adéquates peuvent être recherchées. Les disciplines concernées sont donc diverses : socio-économie, géographie, zootechnie, biologie, écologie, nutrition etc. Comme dans d'autres domaines de l'Agronomie, les outils expérimentaux supposent de plus en plus l'utilisation de techniques qui relèvent de la recherche théorique, mais qui sont employées avec un objectif fondamentalement différent. Seulement, la conjugaison des méthodes d'une recherche analytique et disciplinaire avec les objectifs d'une recherche-développement multidisciplinaire et synthétique demeure un sujet sur lequel la réflexion est encore relativement jeune et peu abondante.

En Côte d'Ivoire, les demandes de recherche générées par les principales contraintes qui limitent le développement de l'activité piscicole, concernent la reproduction contrôlée des espèces et l'étude du fonctionnement écologique des systèmes extensifs, en vue d'identifier et de promouvoir les voies trophiques productives. Le domaine d'investigation associé à ce dernier thème est particulièrement vaste, compte tenu des innombrables organismes qui interagissent simultanément au sein de l'écosystème étang. La tentation de circonscrire l'étude à un ou deux niveaux trophiques susceptibles d'être étudiés de façon académique peut être grande, mais elle ne doit pas être retenue, car elle est trop spécifique pour apporter des éléments de réponse aux problématiques générées par le développement.

La stratégie de recherche doit donc considérer les relations écologiques de l'étang dans leur globalité et leur diversité, et elle doit aussi être capable de les relier à la production piscicole. Quatre approches complémentaires apparaissent nécessaires pour y parvenir (Fig. 1).

- Une synthèse des nombreuses connaissances acquises sur le fonctionnement des écosystèmes aquatiques est d'abord réalisée pour tenter de décrire l'étang de pisciculture de façon fonctionnelle (chapitre 1).
- Puis, il apparaît qu'il n'existe pas d'approche scientifique capable d'appréhender globalement le réseau trophique de ces milieux. Une telle approche méthodologique est donc conçue et de premiers enseignements en sont tirés.
- Le troisième axe consiste à décrire les caractéristiques des milieux ivoiriens à travers un travail bibliographique sur l'environnement physique, humain et technique (chapitre 2.A. "Production piscicole dans les étangs du Centre-Ouest de la Côte d'Ivoire) mais aussi sur la

qualité de l'eau des étangs du Centre-Ouest (chapitre 2.C. "Observations de terrain"). Il permet de faire connaître les milieux étudiés, ainsi que les contraintes et les atouts qui les caractérisent (chapitre 3.A. "La pisciculture dans le Centre-Ouest").

- L'étape suivante consiste à tester les techniques *a priori* les plus appropriées pour les modèles piscicoles définis dans le chapitre précédent, et à évaluer leurs impacts sur l'écosystème (chapitre 3.C. "L'approche du réseau trophique en étangs de pisciculture"). Ces expérimentations considèrent successivement les fertilisants appropriés au contexte rural ivoirien, l'optimisation de la densité d'empoissonnement et de la polyculture, enfin l'intérêt des substrats artificiels (ou "*acadja*") pour accroître la production piscicole.

Outre son objectif scientifique, ce travail a aussi une finalité de développement.

L'étude des réseaux trophiques dans les étangs de pisciculture

Etat des connaissances

A. La théorie des réseaux trophiques

1. Les niveaux trophiques

Tout écosystème, en particulier ceux des milieux aquatiques, peut être décrit comme la juxtaposition de différents niveaux trophiques. Un niveau trophique regroupe tous les organismes dont le mode de nutrition est identique ou très similaire du point de vue des aliments ingérés. Lindeman (1942) en a formalisé la description, afin de pouvoir établir et décrire les relations qui les lient.

A la base de l'écosystème, les organismes photosynthétiques qui croissent à partir d'éléments minéraux occupent le niveau I. Ce sont les producteurs primaires. Les consommateurs primaires se nourrissent aux dépens de ces organismes et occupent le niveau II. Il en va de même des consommateurs secondaires et tertiaires, qui constituent les niveaux III et IV, dont la nutrition repose sur les organismes du niveau trophique immédiatement inférieur.

Les limites de cette théorie sont analysées par O'Neill *et al.* (1986, cités par Gerking, 1994). Elles sont dues à la grande diversité des habitudes alimentaires, qui dépassent le cadre rigide des niveaux trophiques. Ainsi, l'alimentation d'une même espèce peut changer en fonction de son âge ou de son environnement. En outre, le cas des animaux omnivores qui se développent aux dépens de deux niveaux trophiques ou plus (Vadas, 1990) n'est pas pris en compte dans le schéma de Lindeman. Il en est de même des organismes minéralisateurs (bactéries) ou organotrophes.

Malgré ses limitations, ce schéma conceptuel historique a le mérite de fournir un cadre d'étude du fonctionnement écologique des milieux. Il relie les organismes et les éléments inorganiques d'un même environnement via la fonction photosynthétique, et propose un système de niveaux

trophiques directement utilisable dans les études sur l'écologie alimentaire des poissons (Gerking, 1994).

2. La régulation des populations aux différents niveaux trophiques

Les différents organismes d'un écosystème aquatique (bactéries, plancton animal et végétal, macro-invertébrés, poissons etc.) sont interdépendants, et des relations trophiques existent entre eux. L'abondance de chaque population dépend pour une large part de ces interactions (McQueen *et al.*, 1986 ; Mazumder *et al.*, 1990 a ; Delincé, 1992 ; Lazzaro *et al.*, 1992 ; Lacroix, 1994 ; Milstein *et al.*, 1995 etc.).

2.1. Les interactions trophiques

a. Régulation intraspécifique

De nombreux travaux portent sur les variations de la biomasse et de l'abondance des organismes dans un écosystème aquatique (McQueen *et al.*, 1986). Une hypothèse a longtemps dominé la réflexion dans ce domaine. Elle considère que les communautés biologiques sont en permanence dans un état proche de l'équilibre, et que la régulation des populations est liée à des paramètres dépendants de la densité (voir Vadas, 1990 et Carpenter *et al.*, 1987). Ces mécanismes sont complexes, et les facteurs déclencheurs sont le plus souvent des paramètres environnementaux qui atteignent des valeurs critiques lorsque la densité augmente.

A haute densité, les organismes du phytoplancton souffrent d'une compétition nutritive vis-à-vis des macronutriments (Jones, 1982) ou des oligoéléments (Rice, 1984). Les algues libèrent aussi des substances auto-inhibitrices dans le milieu, dont l'effet est d'autant plus important que les densités cellulaires sont fortes. Ce dernier mécanisme a d'abord été étudié en 1931 par Akehurst (cité par Maestrini et Bonin, 1981), mais ce sont Pratt *et al.* (1944) qui ont réalisé le premier travail important en démontrant que *Chlorella vulgaris* produit des substances actives, la chlorelline. Cet ensemble de molécules exerce non seulement un autocontrôle à forte concentration (Scutt, 1964), mais il a également une activité antibiotique sur les bactéries Gram+ et Gram- à faible dose. Diverses études montrent que d'autres algues sécrètent de telles substances : la scenedesmone pour *Scenedesmus quadricauda*, la pandorinine pour *Pandorina morum*, ou la phormidine pour *Phormidium* sp. (Lefèvre *et al.*, 1952). La nature chimique de ces composés n'a pas toujours été déterminée, mais elle semble relativement variable. La chlorelline est formée de peroxydes issus de la photo-oxydation d'acides gras (Scutt, 1964). Des dérivés de la chlorophylle, les chlorophyllides, de *Chlamydomonas* sp., *Chlorella* sp. et *Scenedesmus* sp.

ont une activité antibiotique (Jorgensen, 1962) et il en est de même de substances hydrocarbonées telles que les terpènes ou les phénols (Aubert, 1970). D'après Scutt (ibid.), la production de ces substances n'est pas un phénomène général, mais elle ne se produit que lorsque certaines conditions deviennent critiques et que la survie de l'espèce impose un contrôle de la densité.

La régulation intraspécifique est moins abondamment détaillée chez les animaux aquatiques. Le zooplancton évite la surpopulation en modifiant son mode de reproduction. Suivant les espèces, il peut y avoir diminution de la fécondité, apparition de formes de résistance comme les kystes ou les éphippies, allongement de la diapause etc. Les populations sont aussi régulées par un ralentissement de la vitesse de croissance ou une augmentation du taux de mortalité (Lair, 1995). La quantité d'aliments disponible provoque ces changements car, à haute densité, il y a surexploitation du milieu et épuisement des ressources trophiques (Lair, ibid.). En outre, des substances autotoxiques, probablement issues du catabolisme, sont excrétées par les organismes du zooplancton et déclenchent des mécanismes identiques lorsque leurs concentrations s'élèvent.

Les études sur la croissance des poissons à haute densité montrent qu'ils réagissent en diminuant leur croissance individuelle. En élevage intensif, la cause principale de cette adaptation est l'accumulation de substances toxiques issues du catabolisme comme l'ammoniaque ou l'urée (Melard, 1986). La relation entre les ressources trophiques disponibles, la densité et le rendement piscicole est discutée dans le paragraphe *Optimisation de la densité d'empoissonnement* de la discussion. D'autres phénomènes, de nature sociale, comportementale, physiologique ou sanitaire sont aussi responsables de l'apparition de l'effet "Densité" (Diana et Ottey, 1986).

b. Régulation interspécifique

La plupart des auteurs considèrent que la régulation d'une population relève essentiellement de deux processus interspécifiques différents : le contrôle par les ressources nutritives disponibles (régulation "bottom up") et le contrôle par la prédation (régulation "top down")³.

3 Comme le rappelle Northcote (1988), cette définition est assez restrictive. En effet, des interactions biotiques importantes autres que la prédation pourraient être ignorées par cette définition. Pour cet auteur, il serait préférable de considérer la régulation "top down" (et par extension, "bottom up") comme l'ensemble des processus (de nature trophique ou non) qui affectent la pyramide trophique, depuis les niveaux les plus élevés jusqu'à la base.

- en contrôle “bottom up”, l’abondance d’une population déterminée est régulée par les ressources trophiques. McQueen *et al.* (1989), ont répertorié les principaux travaux démontrant l’existence et l’importance de ce type de régulation. Par exemple, Vanni et Findlay (1990) ont trouvé une corrélation positive entre l’enrichissement en nutriments et les biomasses phyto- et zooplanctoniques. Le Programme Biologique International (1962-1974) a été l’occasion de le confirmer et de montrer à plusieurs reprises qu’il existe une relation positive entre la richesse en phosphore et l’abondance du phytoplancton, entre la biomasse du phytoplancton et celle du zooplancton, et entre celle du zooplancton et celle des poissons planctonophages (McQueen *et al.*, 1986 ; Lazzaro et Lacroix, 1995). A cette époque, certains auteurs ont même proposé d’estimer la production secondaire planctonique à partir de la production primaire (Champ, 1978). L’importance accordée à ce type de régulation s’est encore accrue après la mise en évidence du rôle des sels nutritifs dans l’eutrophisation des milieux aquatiques (Barroin, 1980 ; Verneaux, 1980).
- en contrôle “top down”, l’abondance d’une population est régulée par les prédateurs. Dans le lac St. George (Canada), la biomasse zooplanctonique totale diminue lorsque le nombre de poissons planctonophages augmente, et les organismes du zooplancton, en particulier les grands cladocères, se développent et leur taille individuelle s’accroît lorsque les planctivores sont moins abondants (McQueen *et al.*, 1989). Hrbacek *et al.* (1961) et Brooks et Dodson (1965) cités par la plupart des auteurs dont Lazzaro et Lacroix (1995) ont montré pour la première fois l’importance de ce mode de régulation. Leurs travaux pionniers ont été depuis corroborés par de nombreuses études en mésocosme, en étang et en lac (McQueen *et al.*, 1986 ; Lazzaro, 1987 ; Northcote, 1988 ; McQueen *et al.*, 1989).

Comme le soulignent Lazzaro et Lacroix (*ibid.*), ces deux modes de régulation ont le plus souvent été mis en évidence à travers deux approches méthodologiques distinctes. Ainsi, les études favorables au contrôle “bottom up” font surtout appel à des cultures en laboratoire ou à des approches comparatives entre milieux aquatiques. Au contraire, la régulation “top down” est plutôt mise en évidence grâce à des expériences en mésocosme ou sur le terrain, en détruisant les populations de poissons avec de la roténone puis en empoisonnant avec des espèces sélectionnées.

2.2. Les modèles de fonctionnement des interactions trophiques

a. La théorie des cascades trophiques

En 1985, Carpenter *et al.* ont proposé un modèle théorique de fonctionnement des écosystèmes aquatiques, nommé littéralement “Théorie des interactions trophiques en

cascade". Schématiquement, ce modèle suppose qu'une augmentation de la biomasse piscivore se répercute en cascade sur les niveaux trophiques inférieurs car la biomasse totale de planctonophages diminue, le zooplancton de grande taille se développe et le phytoplancton régresse (Fig. 2). Au contraire, la diminution de la biomasse des piscivores entraîne une augmentation du nombre de poissons zooplanctonophages, qui se répercute en cascade sur le zooplancton de petite taille qui prolifère en raison de l'élimination des grandes formes. La biomasse du phytoplancton s'accroît ensuite car il n'est plus régulé. Les effets en cascade ne se limitent pourtant pas à l'abondance des populations, puisqu'ils concernent également la structure de taille, la composition spécifique et le comportement.

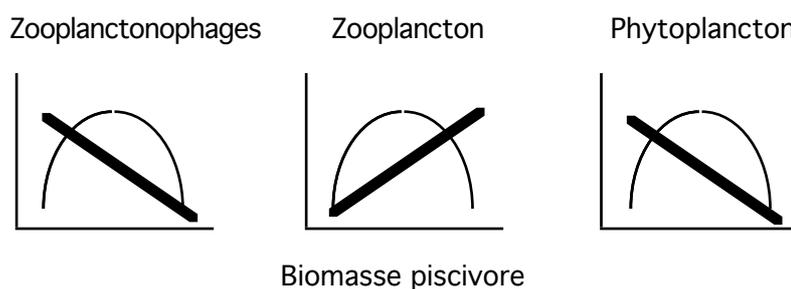


Figure 2 : Evolution théorique de la biomasse (trait épais) et de la production (trait fin) des espèces piscivores zooplanctonophages, du zooplancton et du phytoplancton en fonction de la biomasse piscivore dans un système à 4 niveaux trophiques (d'après Carpenter *et al.*, 1985)

Ce modèle, qui ne prend en compte que la régulation de type "top down", a été élaboré pour décrire la variabilité de la production primaire qui, dans les lacs, demeure inexpiquée par les apports en nutriments, soit près de la moitié de la variabilité totale. Il ne vise donc pas à contredire l'approche "bottom up" mais à la compléter. Il considère ainsi que la productivité potentielle de chaque niveau trophique est déterminée par la disponibilité de la ressource alimentaire. En revanche, la productivité réelle dépend du recyclage des nutriments et de leur distribution entre des populations qui ont des taux de croissance différents. Or, ces mécanismes relèvent justement de la cascade trophique.

b. Le modèle "Bottom up-Top down"

A partir de résultats obtenus en mésocosmes (évaluation de la régulation "top down") ou trouvés dans la littérature scientifique (évaluation de la régulation "bottom up"), McQueen *et al.* (1986) ont proposé un modèle dont les principes sont les suivants (citation de McQueen *et al.*, 1986) :

1. "La biomasse maximale de chaque niveau trophique est régie par la disponibilité des matières nutritives des niveaux inférieurs.

2. Cette régulation de type ascendant est la plus marquée à la partie inférieure de la chaîne alimentaire (phosphore → phytoplancton) et s'amointrit par un facteur 2 à chaque étape.
3. La possibilité de prévoir les interactions dans le sens ascendant diminue à mesure que l'énergie remonte la chaîne alimentaire.
4. Près de la partie supérieure de la chaîne, les interactions vers le bas (par l'intermédiaire des prédateurs) sont importantes et de faible coefficient de variation, mais elles s'amenuisent avec chaque pallier inférieur de la chaîne.
5. La variabilité annexe aux régressions ascendantes peut toujours s'expliquer par les forces agissant vers le bas."

Ces mêmes auteurs ajoutent que les relations entre les effets vers le bas et les effets vers le haut se modifient en fonction de l'état trophique du lac.

Une conséquence pratique de ce modèle est que l'introduction d'espèces piscivores dans un écosystème aquatique a un fort impact sur les populations de planctonophages, un impact moins important que prévu par le modèle de Carpenter *et al.* (1985) sur le zooplancton, et un impact quasi inexistant sur le phytoplancton.

c. Le modèle "Proie-dépendant"

Selon le modèle proposé par Persson *et al.* (1988), la biomasse à l'équilibre de chaque échelon dépend du nombre total de niveaux trophiques. En effet, dans cette théorie, les prédateurs terminaux sont limités par leurs ressources, et leurs proies sont limitées par la prédation exercée sur eux. Elles ne sont donc pas en mesure de contrôler en retour le niveau trophique inférieur. Des mécanismes de régulation de ce type ont été observés au Muséum d'Histoire naturelle de Paris dans des cultures algales en mésocosmes de 700 litres (Dabbadie et Gagnon, 1993 ; Dabbadie, 1994 b). Dans ces milieux, l'introduction accidentelle d'organismes zooplanctoniques de grande taille (*Daphnia magna*) est néfaste car elle entraîne une baisse très importante de la biomasse algale. Le zooplancton, prédateur terminal dans ce système à deux niveaux trophiques, n'est limité que par les ressources en algues, abondantes dans ces cultures. En revanche, le phytoplancton est limité par la prédation exercée à son encontre par les daphnies. Mais l'introduction d'un troisième niveau trophique (carpe commune *Cyprinus carpio*) entraîne un changement total des équilibres du système. Dans la mesure où les grands cladocères sont désormais limités par la prédation exercée par les carpes, ils ne sont plus en mesure d'exercer un contrôle efficace sur le phytoplancton dont les biomasses ne sont plus

régulées que par les ressources disponibles. Comme le rappellent Lazzaro et Lacroix (1995), ce modèle permet aussi de relier le nombre de niveaux trophiques à la richesse nutritive de certains lacs depuis l'oligo- jusqu'à l'hyperculture.

d. Le concept de biomanipulation

La restauration des lacs hyperculturés a longtemps reposé sur l'utilisation de techniques d'ingénierie visant à l'élimination des polluants et au contrôle des apports externes en nutriments (Barroin, 1980 ; Lazzaro et Lacroix, 1995). Shapiro et ses collaborateurs (cités par la plupart des auteurs, dont Lazzaro et Lacroix, *ibid.*) ont alors proposé de modifier certaines voies trophiques afin de provoquer des effets en cascades susceptibles de contribuer à la restauration de ces milieux. Leurs approches expérimentales sont nommées "biomanipulation" ou "écotechnologie". Aujourd'hui, les biomanipulations ont deux objectifs finalisés : l'amélioration de la qualité des eaux et l'augmentation du rendement de la pêche (Lazzaro et Lacroix, *ibid.*).

Jusqu'en 1989, les biomanipulations étaient non seulement un outil de gestion des milieux aquatiques (Carpenter *et al.*, 1985), mais aussi un modèle de fonctionnement de l'écosystème, basé sur la régulation par contrôle "top down", qui abondait dans le sens de la théorie des cascades trophiques (McQueen *et al.*, 1989). Aujourd'hui, un autre champ d'application apparaît puisque Lévêque (1995) utilise ces connaissances pour apprécier l'importance de la biodiversité dans le fonctionnement écologique de différents milieux aquatiques.

2.3. Remise en question des modèles

Les possibilités d'application de ces modèles sont controversées lorsque les populations piscicoles sont dominées par des espèces omnivores (Lazzaro et Lacroix, 1995), en particulier dans la zone tropicale (Bowen, 1988). Dans les étangs de pisciculture où les poissons sont détritivores et opportunistes (*Oreochromis niloticus*, *Heterotis niloticus*), la structure linéaire des précédents modèles est remplacée par des réseaux complexes, encore indéterminés.

Drenner, Smith et Threlkeld (données non publiées, citées par Lazzaro et Lacroix, 1995) ont suggéré que l'hypothèse "bottom up-top down" ne s'appliquerait pas à de nombreux réservoirs du centre et du sud des Etats Unis, dont les populations de poissons, en particulier des tilapias, sont dominées par des espèces omnivores (>60% de la biomasse piscicole totale contre moins de 20% pour les centrarchidés zoo- et ichtyophages). Cette diversité trophique entraîne *de facto* une complexité du fonctionnement de l'écosystème, illustrée par Stein *et al.* (1995). Dans différents réservoirs nord-américains, les trois principales espèces piscicoles sont *Dorosoma*

cepedianum (clupéidé), un omnivore pélagique peu vulnérable à la prédation, *Lepomis macrochirus* (centrarchidé), un zooplanctonophage et *Micropterus salmoides* (centrarchidé), un ichtyophage qui consomme essentiellement *Lepomis macrochirus*. Grâce à un comportement reproducteur précoce, *D. cepedianum* exploite le zooplancton avant son compétiteur. Lorsque l'abondance en proies zooplanctoniques devient insuffisante, il est capable de se nourrir de détritiques et de phytoplancton. Tel n'est pas le cas pour *L. macrochirus*, dont les populations sont de ce fait limitées. Mais la régulation qui le frappe se répercute aussi au niveau de son prédateur, l'ichtyophage *M. salmoides*. La régulation de tels écosystèmes est donc complexe, et ne peut être expliquée par les modèles linéaires de la cascade trophique. Pour cette raison, ce type de régulation est qualifié d'intermédiaire et de centrifuge.

En 1992, Polis et Holt ont étudié la prédation exercée entre des espèces au même régime alimentaire (prédation intragilde). Ces auteurs considèrent que les modèles basés sur la cascade trophique ne sont applicables que lorsque la prédation intragilde est négligeable. Ce mécanisme, dont l'impact sur la structuration de la biocénose est grand, peut être observé avec des espèces comme le tilapia *O. niloticus* qui est non seulement un prédateur du zooplancton herbivore, mais également un compétiteur puisqu'il est capable de filtrer le phytoplancton. Les liens qui unissent les différents organismes sont donc complexes, peu marqués, et en contradiction avec les relations fortes, indispensables à l'instauration des cascades trophiques (Lazzaro et Lacroix, 1995). Or ce type de fonctionnement pourrait être dominant dans les systèmes eutrophes plats dominés par une gilde de poissons filtreurs omnivores (Lazzaro et Lacroix, *ibid.*), comme les étangs de pisciculture.

3. Impact du poisson sur l'écosystème

3.1. Effets alimentaires directs

Les poissons benthophages comme la carpe commune au stade adulte ou *Heterotis niloticus* exercent une prédation importante sur les macro-invertébrés comme les chironomides, les oligochètes et les mollusques, ainsi que sur les algues filamenteuses benthiques (Delincé, 1992). Celle-ci conduit généralement à une évolution structurale de la communauté benthique vers des formes de plus petite taille ou ayant un comportement de camouflage, ainsi qu'à une diminution de la densité des algues filamenteuses (Delincé, *ibid.*). Guiral (1986) constate une élimination des fractions sédimentaires fines et moyennes suite aux activités de bioturbation des poissons (*Chrysichthys* sp. et *Tilapia* sp.). Cette élimination s'accompagne d'un enrichissement en particules de matière organique (>10 µm), de l'élimination totale de la malacofaune et du développement d'une flore bactérienne dominée par des bacilles Gram-. Parfois, l'impact du poisson sur le benthos est seulement qualitatif (espèces plus petites) et

n'affecte pas la biomasse totale des organismes (Gerking, 1994). Souvent, il n'est pas systématique, car de nombreux facteurs interfèrent (opportuniste alimentaire des espèces, présence de compétiteurs comme les insectes prédateurs etc.), et atténuent donc cet impact (Gerking, *ibid.*). L'importance de la prédation a cependant été quantifiée par Gerking (*ibid.*). Ainsi, lorsque *Lepomis macrochirus* adopte un comportement benthophage, l'abondance du zoobenthos est réduite de 50%.

Hrbacek (1962), cité par Pourriot et Champ (1982) et de nombreux chercheurs d'Europe de l'est (cités par Northcote, 1988) montrent que les poissons planctonophages chassant à vue consomment préférentiellement les organismes de grande taille et induisent une modification de la composition spécifique du plancton. Les espèces de petite taille dominent alors. Les poissons planctonophages filtreurs favorisent les populations zooplanctoniques ayant les plus grandes facultés d'échappement et permettent la prolifération des algues aux forts taux de multiplication, puisqu'ils n'exercent pas de sélection sur le phytoplancton au niveau de la taille (Lazzaro, 1987).

Les poissons ont aussi un impact majeur sur les organismes qui se développent en périphérie de substrats. Ainsi, les étangs non empoisonnés sont beaucoup plus riches en périphyton que ceux qui le sont (Spencer et King, 1984). Le broutage du périphyton est apparemment un comportement relativement fréquent, généralement intense, qui peut avoir une importance considérable dans les transferts d'énergie (Northcote, 1988).

3.2. Effets indirects

Northcote (1988) recense les actions exercées indirectement par les poissons. Les principaux mécanismes sont liés à la transparence de l'eau et au cycle des nutriments. Ainsi, les espèces benthophages fouisseuses comme la carpe commune ou le tilapia remettent en suspension le sédiment et favorisent l'augmentation de la turbidité argileuse qui nuit à la production primaire (Boyd, 1979 ; Delincé, 1992). *A contrario*, cette remise en suspension stimule les échanges d'éléments nutritifs entre la vase et l'eau, qui sont théoriquement favorables à la production planctonique. Des carpes communes peuvent ainsi accroître l'efficacité de fertilisants riches en phosphates par bioturbation (Jana et Das, 1992). Les biomanipulations qui favorisent le développement d'organismes zooplanctoniques à capacités de filtration élevées, entraînent indirectement la prolifération de macrophytes (*Elodea* sp. *Potamogeton* sp.) et de périphyton (*Cladophora* sp.) après l'élimination du phytoplancton et l'augmentation de la transparence. Ces conséquences sont tout aussi indésirables que la prolifération des micro-algues qu'il s'agissait de contrôler (Spencer et King, 1984).

Des effets indirects sont consécutifs à l'excrétion de déchet par les poissons. Ainsi, selon Northcote (1988), les excréta liquides libèrent des nutriments directement assimilables par les producteurs primaires, alors que les fèces, en l'absence de consommation directe, exercent une action plus lente. Les poissons favorisent ainsi le recyclage rapide de certains éléments comme le phosphore et stimulent le développement des micro-algues (Kraft, 1992 ; Vanni et Findlay, 1990). Le mucus de l'épiderme pourrait aussi jouer un rôle important dans la biodisponibilité du fer pour les cyanobactéries, en permettant la chélation de ces atomes (Barbrang et Faageng, 1984 cités par Northcote, 1988). Des mécanismes similaires sont associés à la décomposition des organismes morts (Vanni et Findlay, 1990).

D'autres conséquences résultent des adaptations physiologiques des organismes ou des populations consommés. Ainsi, le broutage intense du phytoplancton permet généralement d'accroître la production primaire, malgré la réduction de la biomasse (Cooper, 1973 cité par Northcote, 1988). Il en va de même des algues du périphyton (Wetzel, 19883). La prédation exercée sur le zooplancton ou le zoobenthos provoque aussi des changements de la taille adulte et des stratégies reproductives, ainsi que Borcic *et al.* (1994) ont pu le mettre en évidence avec *Daphnia cucullata* et *Daphnia galeata*. Or, le développement de petites formes zooplanctoniques accroît souvent la libération de nutriments, en particulier du phosphore (Northcote, 1988 ; Labroue *et al.*, 1995), si bien que les micro-algues peuvent l'utiliser pour se développer (Vanni et Findlay, 1990)

4. La modélisation du réseau trophique

Plusieurs travaux ont cherché à exprimer, à travers des équations mathématiques, les processus biologiques qui se déroulent dans les écosystèmes aquatiques, de manière à pouvoir les simuler (Christensen et Pauly, 1992 a et b). Les équations se préoccupent généralement de variables d'états, éléments contenus dans le modèle, et de coefficients de croissance, de mortalité ou de consommation alimentaire.

Lorsque le fonctionnement d'un milieu est relativement complexe et qu'il semble impossible de l'analyser par les méthodes traditionnelles, Chahuneau et Des Clers (1980) préconisent l'élaboration d'un modèle de simulation. Ce travail consiste à synthétiser et à résumer par des équations l'ensemble des connaissances acquises sur le milieu étudié. Les différentes hypothèses sont alors confrontées à la simulation qui teste leur validité et révèle éventuellement leurs incohérences. Ces modèles ont surtout été développés entre 1960 et 1970, en particulier dans la mouvance du Programme Biologique international.

Salençon et Thebault (1995) présentent une telle modélisation, appliquée à l'écosystème du lac de Pareloup (Aveyron). Afin d'exprimer fidèlement le fonctionnement de ce milieu, ces auteurs ont eu recours à deux modèles qu'ils ont ensuite couplé l'un à l'autre. Le premier concerne les aspects biologiques et chimiques, le second les aspects hydrodynamiques et thermiques. Ce dernier, unidimensionnel, a pour fonction de représenter l'évolution annuelle du profil vertical de température. Il suppose une homogénéité horizontale. Le modèle biologique considère que la masse d'eau est divisée en deux couches superposées qui représentent la stratification thermique saisonnière. La dynamique des deux masses d'eau est introduite dans le modèle à partir de valeurs observées ou simulées. Les variables considérées sont les facteurs de production (température, lumière, nutriments), le phytoplancton (diatomées et nanoplancton), le zooplancton (cladocères, copépodes herbivores, carnivores), le détritus et le sédiment. Les équations quantifient les différents processus biologiques. L'assimilation des sels minéraux par le phytoplancton suit ainsi une cinétique de type Michaelis et Menten, les vitesses de dissolution de la silice des diatomées ou de la sédimentation des cellules en fonction de leur état physiologique sont aussi évaluées, et ainsi de suite etc.

La confrontation du modèle au suivi du milieu pendant 4 années a montré sa finesse de simulation. Il a ainsi permis d'améliorer la connaissance de l'écosystème, de fournir aux gestionnaires une démarche de travail et de proposer un outil permettant d'intégrer des critères de qualité de l'eau dans la gestion des réservoirs. En contrepartie, il a nécessité des moyens financiers importants. Mais, le plus souvent, ces modèles sont difficiles à construire et leurs simulations sont peu réalistes (Christensen et Pauly, 1992 b).

Une autre approche consiste à décrire des états et des coefficients moyens, représentatifs de situations équilibrées. Dans ce cas, il n'est pas possible de gérer les perturbations. Lorsqu'un tel événement se produit, une nouvelle simulation doit être proposée. Ainsi, pour décrire un même milieu, il peut être nécessaire de disposer de plusieurs modèles afin de tenir compte des changements saisonniers ou des perturbations répétitives. Cette démarche a été abondamment illustrée par le travail de l'ICLARM et a été concrétisée par le logiciel ECOPATH (Christensen et Pauly, 1992 a et b). Il est issu de la réflexion de Polovina (1984) et Ulanowicz (1986) et décrit l'écosystème en équilibre grâce à un ensemble de "n" équations linéaires pour les "n" groupes qui le composent. Pour un groupe "i", l'équation-bilan est :

$$\text{Production du groupe} = \text{Pertes du groupe} + \text{Exportations du groupe}$$

qui s'exprime par :

$$B_i * (P/B)_i * EE_i = \sum_j B_j * (Q/B)_j * DC_{ij}$$

où B_i est la biomasse des organismes du groupe "i",
 $(P/B)_i$ est le rapport de la production sur la biomasse des organismes du groupe "i",
 EE_i est le rendement écotrophique des organismes du groupe "i", c'est-à-dire la fraction de la production totale des organismes du groupe "i" qui est consommée par tous ses prédateurs ou qui est exportée,
 B_j est la biomasse des organismes du groupe "j" qui est consommée par les organismes du groupe "i",
 $(Q/B)_j$ est la consommation relative par rapport à la biomasse des organismes du groupe "j",
 DC_{ij} est la fraction représentée par les organismes du groupe "i" dans le régime alimentaire de "j".

Différentes méthodes de calculs estiment ces paramètres et Palomares (1991) a déterminé ces valeurs pour de très nombreuses espèces piscicoles. Elle les a utilisées pour décrire le fonctionnement trophique de quelques écosystèmes aquatiques : lac Victoria, lac Tchad et étang de Thau. Le modèle ECOPATH a également été largement utilisé pour décrire de nombreux écosystèmes aquatiques (voir les nombreux articles parus dans *NAGA, The ICLARM quarterly*) et il a ainsi démontré sa validité lors de son emploi sur des milieux en équilibre et préalablement connus.

Lorsque ces dernières conditions ne sont pas remplies, Guerrin (1993) propose d'utiliser le "raisonnement qualitatif", branche de l'intelligence artificielle. En effet, la modélisation est souvent confrontée à la difficulté de mettre en relation un grand nombre de variables hétérogènes, peu connues et généralement imprécises, qui caractérisent des processus physiques, biologiques, voire sociaux. Le raisonnement qualitatif met en oeuvre des méthodes symboliques qui permettent d'intégrer ces différentes caractéristiques. Les variables habituellement rencontrées sont discrétisées, et à chaque valeur quantitative correspond une valeur qualitative ordonnée. Plutôt qu'une valeur exprimée en degrés Celsius, la température de l'eau peut ainsi être codée par son positionnement dans la séquence "Zéro absolu - Congélation - Ebullition". Chaque variable est non seulement caractérisée par une valeur qualitative mais aussi par une tendance d'évolution. Par exemple, la température d'un morceau de glace chauffé est codée par le couple "T=(zéro_absolu-congélation, augmentation)". Les relations entre plusieurs variables sont nommées "contraintes". Dans une gamme de valeurs donnée, définie de façon conditionnelle par un "ensemble de transition", une équation différentielle qualitative (EDQ) est constituée par les variables, l'espace des quantités associées à ces variables, les contraintes et l'ensemble de transition. C'est en fait un modèle dont la validité est vérifiée par

l'ensemble de transition : lorsque la simulation n'est plus valide, une autre EDQ prend la relève (Guerrin, 1996). La résolution de l'équation permet de (citation de Guerrin, 1996) :

- “déterminer complètement un état qualitatif initial à partir d'une spécification incomplète
- étant donné un état d'équilibre et une perturbation du système, évaluer les nouveaux états d'équilibre possibles (problèmes de statique comparative)
- déterminer tous les états successeurs possibles de l'état courant du système”.

Cette approche a été appliquée à la modélisation du réseau trophique dans un étang de pisciculture contenant des larves et juvéniles de cyprinidés (Guerrin, 1991). La motivation de ce travail était de prévoir l'évolution de l'étang, afin de pouvoir éventuellement agir suffisamment tôt pour éviter l'apparition de nuisances. Les mesures disponibles étaient soit numériques (pH etc.), soit des observations (couleur de l'eau etc.). Les variables qualitatives (au nombre de 33) ont été codées suivant les valeurs ordinales des paramètres (faible, moyen, élevé etc.). Les principales relations entre les différentes variables ont été définies sous forme de chaînes de causalité (par exemple : [activité photosynthétique élevée] ==> [CO₂ bas] ==> [pH élevé] ==> [NH₃ élevé] ==> [qualité de l'eau basse] ==> [risque de mortalité élevé] ==> [production piscicole basse]).

Les résultats ont été conformes à l'interprétation qu'un limnologue spécialisé aurait pu produire, et le programme peut justifier les prévisions qu'il fournit. Grâce à lui, la masse de connaissances limnologiques accumulées en laboratoire et sur le terrain est valorisée car elle devient plus accessible aux gestionnaires (Guerrin, 1991). Quant à ses limitations, elles semblent être la conséquence de l'imprécision des variables, notamment en ce qui concerne la portée dans le temps des prévisions.

B. Le réseau trophique dans un étang de pisciculture

La contribution de l'alimentation naturelle au rendement piscicole est essentielle, y compris dans des systèmes basés sur l'apport exogène d'un aliment performant. Pour Hopher et Pruginin (1981), il semble acquis que la production des espèces à prix de vente peu élevé comme les carpes ou les tilapias n'aurait jamais pu être pratiquée de façon rentable sans l'apport de l'alimentation naturelle. Dans un étang de pisciculture, certaines relations vont *in fine* contribuer à la production piscicole (par exemple : fertilisant → micro-algues → zooplancton → poisson),

d'autres non : ce sont des impasses trophiques, du point de vue du producteur (par exemple : fertilisant → macrophytes dans un étang ne contenant pas de poissons macrophytophages). La récolte piscicole résulte de toutes ces relations, et les traitements appliqués pendant le cycle de production par l'agriculteur visent à favoriser les chaînes alimentaires qui bénéficient aux poissons.

1. Zonation d'un étang de pisciculture

Considérant un étang de pisciculture rural ivoirien de type *acadja*, il est possible de distinguer trois domaines auprès desquels *Oreochromis niloticus* peut se nourrir. Il s'agit de milieux distincts, dont les mécanismes de fonctionnement sont probablement différents, mais qui interagissent. Ces trois domaines sont le compartiment pélagique, le compartiment benthique et le compartiment périphytique (Fig. 3).

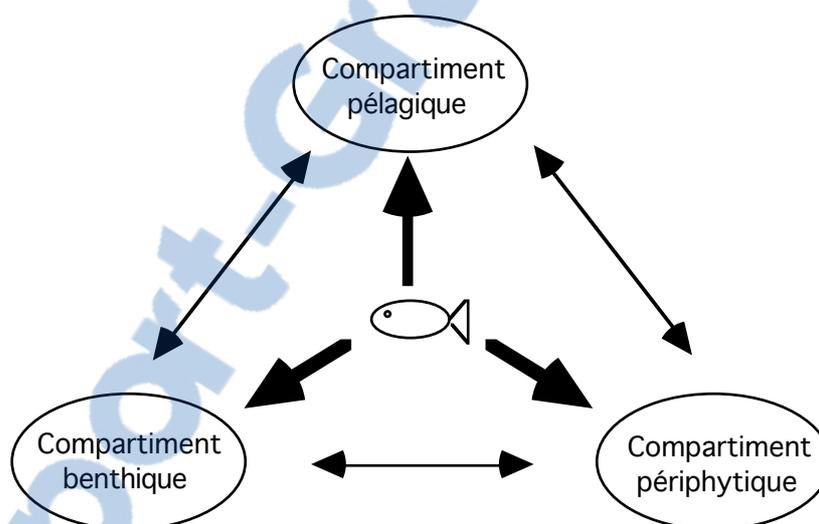


Figure 3 : Proposition d'organisation fonctionnelle du réseau trophique dans un étang de pisciculture.

Le compartiment pélagique est la zone de pleine eau, peuplée par le plancton bactérien (bactérioplancton), végétal (phytoplancton), animal (zooplancton), le pleuston (organismes vivant à l'interface eau-atmosphère), le necton (organismes pélagiques nageurs capables de déplacements autonomes) et les détritiques. Les bactéries aquatiques, bien que moins abondantes que dans le milieu terrestre, jouent un rôle essentiel dans le recyclage des matériaux organiques et inorganiques (Lanoiselée, 1984). Des champignons saprophytiques et des protozoaires sont fréquemment associés aux bactéries pour le recyclage des particules organiques mortes. Le phytoplancton comprend les algues de petite taille (<20 µm pour la plupart des espèces, chlorococcales, volvocales, euglénophycées et diatomées) et les cyanobactéries dont de

nombreuses espèces sont de grande taille (400 μm). Trois groupes forment l'essentiel du zooplancton : les rotifères, petits, qui colonisent rapidement le milieu, les crustacés cladocères filtreurs et les copépodes qui peuvent être filtreurs, prédateurs omnivores voire carnivores. Les poissons interviennent également dans ce compartiment en régulant les populations quantitativement (diminution de la biomasse) et qualitativement (évolution vers des formes planctoniques de petite taille).

Le compartiment benthique, au fond de l'étang, comprend le sédiment et l'interface eau-sédiment. Son activité biologique est très importante, car c'est à ce niveau que se réalise l'essentiel de la décomposition microbienne. Dans des lacs modérément productifs, la biomasse bactérienne est ainsi 1000 à 10 000 fois plus abondante à ce niveau que dans la couche d'eau sus-jacente (Wetzel, 1983). De nombreuses algues benthiques (cyanobactéries et diatomées) et un grand nombre d'espèces du microzoobenthos (spongiaires, bryozoaires, turbellariés etc.) et du macrozoobenthos (gastéropodes, coléoptères, chironomes, amphipodes, décapodes etc.) complètent les peuplements (Giani et Laville, 1995). Cette diversité se traduit par une très grande hétérogénéité dans la distribution des organismes, leurs modes de nutrition, leurs stratégies de reproduction, ainsi que dans leurs caractéristiques morphologiques et comportementales (Wetzel, 1983).

Le compartiment périphytique est constitué par l'ensemble des ressources trophiques fixées sur ou à proximité de substrats immergés. Dans les lacs, leur aire de répartition se limite aux régions littorales, mais leur contribution à la productivité primaire de l'écosystème peut être très élevée et dépasser 60% (Wetzel, 1983). Bactéries, cyanobactéries, algues filamenteuses, euglénophycées, xanthophycées, chrysophycées et diatomées pennées forment l'essentiel du périphyton. Outre les animaux sessiles, turbellariés, péritriches, suctoria, gastrotriches etc., la faune du périphyton comporte également de nombreux protozoaires, rotifères ou microcrustacés zooplanctoniques, chydoridés, ostracodes etc., qui adoptent périodiquement ou de façon permanente un comportement périphytique.

Cette organisation sous-tend un certain nombre d'interrogations. Quelle est l'importance de chaque compartiment ? Quels sont les mécanismes de régulation des populations dans chacun d'eux ? Quelles sont les interactions entre ces différentes régions ? Et, dans la mesure où il est probable que *Oreochromis niloticus*, poisson omnivore, peut virtuellement intervenir tour à tour comme une espèce pélagique, benthique et périphytique, quelles stratégies alimentaires met-il en oeuvre pour assurer sa croissance ?

2. Dynamique des différents éléments de l'écosystème "Etang"

2.1. Le fonctionnement des différents compartiments

La production piscicole se réalise à l'occasion de cycles à l'issue desquels les étangs sont entièrement vidangés et séchés. A la différence des milieux aquatiques pérennes, la phase de colonisation des étangs ne peut être ignorée en raison de ses conséquences sur le fonctionnement ultérieur de l'écosystème. Pendant cette période, qui dure quelques jours à quelques semaines (Legendre *et al.*, 1987), de nombreux changements qualitatifs et quantitatifs contribuent à la structuration du peuplement d'un environnement initialement azoïque et dont le niveau d'organisation est très faible (Arfi *et al.*, 1991 ; Guiral *et al.*, 1994). A ce stade, les processus de régulation sont essentiellement des facteurs endogènes, liés aux capacités de dissémination des espèces présentes. Ces phases, très instables, précèdent un état d'équilibre relatif (Guiral *et al.*, *ibid.*). Bérard (1993) considère que le quotient C/N contribue fortement à la définition du peuplement aquatique. En effet, un milieu riche en carbone et pauvre en azote favorise le comportement organotrophe des bactéries par rapport à la minéralisation, et en conséquence dynamise le microzooplancton bactériophage (protozoaires, nauplius, rotifères etc.). Au contraire, une fertilisation riche en azote favorise le comportement minéralisateur des bactéries, et par l'intermédiaire du phytoplancton, dynamise le macrozooplancton (Bérard, *ibid.*).

Le fonctionnement des communautés planctoniques est abondamment décrit dans la littérature (cascade trophique). Malgré cela, il n'existe pas de modèle directement applicable pour les étangs de pisciculture. Ces milieux sont trop complexes et variables pour être correctement représentés par des fonctionnements simplifiés, qui se préoccupent quasi-exclusivement de la chaîne "producteurs primaires - herbivores - zooplanctonophages". D'autres relations existent, en particulier la voie hétérotrophe, qualifiée ainsi pour désigner tous les flux qui ne sont pas issus de la production primaire autotrophe. En effet, de nombreux travaux ont montré son existence et son impact sur l'augmentation du rendement piscicole (Schroeder, 1978 ; Noriega-Curtis, 1979 ; Schroeder, 1983 c ; Green *et al.*, 1989 ; Qin *et al.*, 1995). Toutefois, sa contribution aux transferts d'énergie et de matière dans l'étang semble très variable selon les milieux. Elle passe parfois inaperçue, lorsque l'ensoleillement est élevé et que le milieu est riche en carbonates et minéraux (Schroeder *et al.*, 1990), mais quand l'eau est acide et pauvre en nutriments, Wohlfarth et Schroeder (1991) pensent qu'elle peut pleinement exprimer ses potentialités.

De nombreuses algues du phytoplancton, à l'instar des bactéries, peuvent avoir une nutrition hétérotrophe (Amblard, 1991) et la plupart des organismes planctoniques ont une alimentation diversifiée, changeante, suivant les conditions environnementales. Les mécanismes biologiques qui alimentent la voie hétérotrophe sont donc enchevêtrés et mal connus. De plus, Bérard (1993) a montré que les activités autotrophes et hétérotrophes alternent au cours du temps. Lorsqu'un milieu dominé par la voie autotrophe reçoit un fertilisant organique, les micro-organismes hétérotrophes réagissent immédiatement, puis régressent. En l'espace de deux semaines, le phytoplancton, puis le zooplancton se développent, plus lentement, grâce aux sels nutritifs exogènes ou libérés par la minéralisation initiale. En contrepartie, ils excrètent des matières organiques qui provoquent un regain d'activité hétérotrophe (Bérard, *ibid.*).

Les mécanismes de régulation intra- et interspécifiques (bottom up et top down) restent valables, mais ils ne s'ordonnent pas selon une chaîne. Dans le cas des organismes planctoniques filtreurs, des résultats intéressants seraient sans doute produits par des modèles issus de la cascade trophique, en considérant les particules alimentaires en fonction de leur distribution en classe de taille et non pas uniquement en fonction de leur niveau trophique (Sprules et Munawar, 1986). Toutefois, pour les organismes qui ne sont pas strictement filtreurs, des lois plus complexes doivent être définies car les choix trophiques résultent alors d'une décision dont les fondements ne sont pas, ou sont peu connus.

De nombreuses interrogations demeurent donc quant au fonctionnement du compartiment pélagique. Dans le cas du périphyton et du benthos dont les processus de régulation ont été très peu étudiés (Wetzel, 1983 ; White, 1986 ; Giani et Laville, 1995), les connaissances sont encore plus limitées. Leur rôle est pourtant essentiel dans la production de ces milieux (Bowen, 1979 ; Bowen, 1981 ; Ram *et al.*, 1981 ; Ram *et al.*, 1982 ; Wetzel, 1983 ; Amblard *et al.*, 1990 ; Arfi, sous presse).

Le périphyton et le benthos sont liés à des surfaces, mais le compartiment périphytique de type *acadja* se distingue par l'existence de gradients verticaux de lumière, de concentration en oxygène dissous, de température etc. (Mazumder *et al.*, 1989 ; Konan et Guiral, 1994 ; Pourriot et Meybeck, 1995 ; Müller, 1995). Au contraire, le benthos diffère du périphyton car il fonctionne partiellement de façon anaérobie (Blackburn, 1987). Quoiqu'il en soit, les travaux sur ce sujet utilisent généralement une classification fonctionnelle basée sur les mécanismes nutritionnels (déchiqueteurs, collecteurs, racleurs, prédateurs) et sur des transferts d'énergie en chaîne (White, 1986 ; Giani et Laville, 1995). Il n'y a pourtant aucune raison pour que les commentaires précédents ne s'appliquent pas à ces deux compartiments, et c'est pourquoi les connaissances actuelles paraissent excessivement limitées par rapport aux besoins nécessaires à la compréhension du fonctionnement de l'écosystème "étang".

2.2. Les interactions et les flux de matières entre les compartiments

De nombreuses interactions, qui agissent comme autant de facteurs de régulation complémentaires, peuvent être répertoriées entre ces différents compartiments. La production du benthos dépend essentiellement des matières organiques produites dans la zone pélagique. C'est ainsi que Schroeder (1980) a observé en étang que le taux de sédimentation des cellules phytoplanctoniques était équivalent au taux de production primaire. Le sédiment capte également une grande partie des éléments nutritifs provenant des épandages (Boyd et Musig, 1981 ; Sevrin-Reyssac, 1995 b), mais il peut ultérieurement les remettre à disposition du réseau trophique pélagique, en particulier par bioturbation lorsqu'une faune benthique brasse l'interface eau/sédiment (Blackburn, 1987).

Au niveau des producteurs primaires, des compétitions pour la lumière ou les sels nutritifs interviennent. Elles marquent surtout les interactions entre le phytoplancton et le périphyton, mais les algues benthiques sont également concernées. Hanson (1988) a ainsi démontré que les algues planctoniques utilisent le phosphore beaucoup plus efficacement que le périphyton, et lorsqu'elles se développent en masse, l'atténuation de la lumière est forte et nuit aux algues sur substrat (Wetzel, 1983).

De nombreux animaux se nourrissent à partir des interfaces ou migrent d'un compartiment à l'autre. Les organismes filtreurs du benthos se nourrissent ainsi à partir des particules pélagiques (Giani et Laville, 1995), alors que de nombreux crustacés cladocères du plancton, tel *Chydorus* sp., consomment les algues et détritiques du périphyton (Wetzel, ibid.) ou du benthos (Giani et Laville, ibid.). Le poisson intervient également à chaque niveau, en agissant tour à tour comme un animal pélagique, benthique et périphytique.

3. Exploitation des ressources trophiques de l'étang par le poisson

3.1. Les techniques d'étude du régime alimentaire des poissons omnivores-détritivores

Afin de mieux faire connaître les stratégies d'alimentation des poissons, les israéliens ont développé une méthode basée sur le suivi des isotopes lourds du carbone à travers la chaîne alimentaire pour évaluer les parts relatives des activités autotrophes et hétérotrophes dans la production piscicole. Le rapport $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ est constant au sein d'une espèce végétale donnée (Schroeder, 1983 a et b), mais il varie d'une espèce à l'autre. Pour les tissus animaux, il dépend des aliments ingérés. Il est donc théoriquement possible d'établir, dans ses grandes lignes, le

régime alimentaire d'une espèce animale en mesurant ce rapport dans les aliments potentiels et dans les tissus de l'animal étudié. Cette technique ne peut cependant être utilisée que dans certains cas, en particulier lorsque les différentes composantes du régime alimentaire présentent des $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ suffisamment différents pour permettre de les discriminer. Lorsque ce n'est pas le cas, ou lorsque le régime alimentaire est trop diversifié, il est nécessaire d'utiliser d'autres marqueurs (azote etc.), ou d'autres méthodes.

Les relations entre le comportement trophique des tilapias et la productivité piscicole de différents milieux ont été étudiées en détail par Bowen (1976 à 1995). *Oreochromis mossambicus* a été introduit dans de nombreux environnements. Cette introduction a parfois conduit à l'établissement de populations à la croissance individuelle rapide, formées d'individus de grande taille (Lac Valencia, Venezuela). Ailleurs les poissons sont restés petits et la croissance a été très lente (Lac Sibaya, Afrique du Sud). Pour comprendre ce phénomène, Bowen (1978) a successivement étudié le comportement alimentaire des poissons, la composition des aliments ingérés et enfin les mécanismes de digestion. Dans les deux lacs, le régime alimentaire de *O. mossambicus* est détritivore et particulièrement pauvre en protéines. Cependant, les détritiques du lac Valencia sont nettement plus riches en acides aminés non protéiques (14,6% de la matière organique, en poids) que ceux du lac Sibaya (4,4%), et les tilapias peuvent assimiler ces acides aminés grâce notamment à la longueur de leur intestin (Bowen, 1980). C'est la cause des différences observées.

Des tests immunologiques ont aussi été utilisés pour étudier le régime alimentaire de certains poissons omnivores (Feller, 1984 ; Feller et Fergusson, 1988 ; Zagursky et Feller, 1988 ; Feller, 1992). En effet, de nombreuses particules sont trop rapidement digérées pour être détectées par microscopie optique. Par exemple, Scholz *et al.* (1991) ont montré que les nématodes ne sont plus visibles deux heures après leur ingestion, alors que les exosquelettes de copépodes le sont encore, en raison d'une plus grande sensibilité des nématodes aux processus digestifs. Mais, les anticorps de ces deux organismes restent toujours détectables. Un dosage immunologique spécifique permet donc d'identifier l'ensemble des particules ingérées.

3.2. L'accessibilité des différents compartiments

Dans un étang de pisciculture, les trois compartiments trophiques sont géographiquement accessibles aux poissons. Pourtant, les conditions physico-chimiques ou biologiques qui règnent à un instant donné dans ces milieux peuvent restreindre voire supprimer l'intérêt trophique de la zone. Parmi ces facteurs, la concentration en oxygène dissous est probablement le paramètre qui affecte le plus l'accessibilité trophique du compartiment benthique, en particulier dans les régions anaérobies que le poisson évite.

3.3. Le comportement alimentaire des poissons

a. Recherche d'aliments

La recherche d'aliments par le poisson est une opération plus ou moins coûteuse en temps et en énergie suivant les stratégies mises en oeuvre. La différence entre l'énergie ingérée et l'énergie dépensée dans la quête alimentaire peut être définie comme le gain net d'énergie. Selon le concept de la recherche de nourriture optimisée (OFT "Optimal foraging theory"), les stratégies alimentaires mises en oeuvre par le poisson visent à optimiser le temps et l'énergie alloués aux diverses activités liées à la nutrition, de manière à maximiser le gain net d'énergie (Kamil *et al.*, 1987 ; Pinel-Alloul, 1995). Cette théorie est issue de concepts d'évolution selon lesquels les individus qui utilisent les comportements alimentaires les plus efficaces sont favorisés par la sélection naturelle (Hart, 1986).

Les stratégies associées à la quête alimentaire ont été revues par Hart (1986). La recherche d'aliments n'est pas permanente, mais elle est stimulée par un jeûne prolongé. Ainsi, l'énergie consacrée à cette activité est régulée par l'appétit, ce qui permet de limiter le gaspillage et la surexploitation des ressources trophiques.

Lorsque le poisson est à la recherche d'aliments, la découverte d'une proie ne relève pas d'un processus aléatoire, comme cela a pu être étudié chez un gastérostéidé, *Gasterosteus aculeatus* (Thomas, 1974, cité par Hart, 1986). Chez cette espèce, lorsqu'un aliment est découvert, la recherche suivante est réalisée dans la proximité immédiate de la zone où l'aliment a été trouvé. En revanche, si la recherche se solde par un échec, le poisson parcourt une longue distance pour prospector des zones non encore explorées. Les régions pauvres en proies sont ainsi rapidement détectées puis systématiquement évitées.

En se basant sur la théorie de l'"optimal foraging", Charnov (1976) a proposé un modèle qui explique comment un animal prend la décision de quitter une zone dans laquelle il a trouvé des aliments. Pour cet auteur, le cumul de l'énergie ingérée à un emplacement donné augmente au cours du temps jusqu'à atteindre une asymptote lorsque le gain devient nul car le milieu a été presque entièrement exploité. De ce fait, la fréquence de découverte d'un aliment diminue au cours du temps. Selon la théorie de Charnov (MVT "Marginal Value Theorem"), l'animal quitte le site sur lequel il se nourrit lorsque le taux instantané d'ingestion d'énergie devient égal au taux moyen dans l'ensemble de l'habitat. La figure 4 donne une illustration de cette théorie (Hart, 1986). Si un milieu est formé de deux régions H et L de richesses trophiques différentes (L – Low – étant moins riche que H –High–), le cumul de l'énergie ingérée au cours du temps par l'animal évolue conformément aux courbes H et L (Fig. 4). La courbe M est la moyenne des

courbes H et L et le taux moyen d'ingestion d'énergie est le coefficient directeur de la droite (AB), tangente à la courbe M passant par l'origine. Plus la durée du trajet pour trouver la zone est longue, moins ce taux est élevé car la droite tend à devenir horizontale. Le taux instantané d'ingestion d'énergie à l'instant t pour les sites H et L est le coefficient directeur des tangentes aux courbes H et L pour tout instant t. Lorsque ces tangentes sont parallèles à la droite (AB) le taux instantané est égal au taux moyen. D'après la théorie de Charnov, c'est donc le moment où les animaux quittent le site sur lequel ils se nourrissent. Malgré certaines limitations (certaines situations observées ne suivent pas cette règle), cette théorie a connu et continue de connaître un certain succès car elle a été appliquée avec succès dans de nombreux milieux (en particulier pour les oiseaux et les insectes).

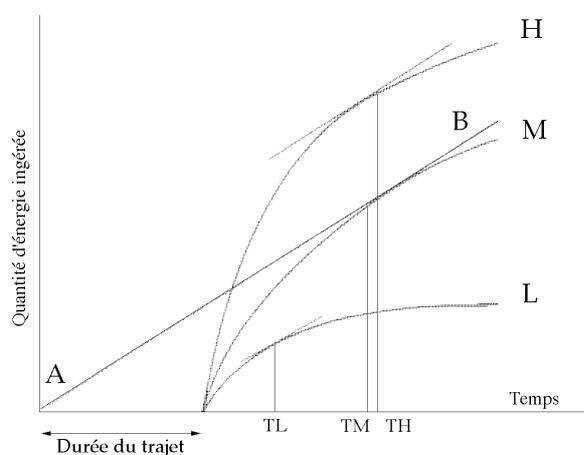


Figure 4 : Illustration du théorème de la valeur marginale. H : évolution de l'énergie ingérée par un poisson au cours du temps dans une région riche en aliments, L : évolution de l'énergie ingérée au cours du temps dans une région pauvre en aliments, M : moyenne de H et L, TL et TH : temps au bout duquel le poisson décide de quitter les zones L et H (d'après Hart, 1986).

D'autres modèles ont été proposés (McNair, 1982), mais ils ne remettent pas en cause le MVT. Ils sont basés sur le temps qui sépare la dernière découverte d'un aliment et le départ de la zone (GUT "Giving-up time") car, en effet, le théorème de Charnov prédit la durée pendant laquelle un animal va se nourrir dans un milieu, mais il n'apporte aucune information sur le GUT.

b. Préférences alimentaires

Lorsque les poissons ont à leur disposition différents aliments, un choix trophique doit être réalisé. Cette prise de décision peut aussi être interprétée du point de vue de la théorie de la recherche alimentaire optimisée. En effet, les différents aliments possèdent un contenu en énergie variable, et nécessitent une dépense énergétique plus ou moins grande pour être ingérés par le poisson. L'analyse des pertes et des bénéfices peut être mise en équations et elle permet ensuite d'interpréter les choix alimentaires réalisés par les poissons.

Généralement, les proies de grosse taille sont plus riches en énergie que les petites. Aussi, lorsque les proies sont abondantes, la prédation est essentiellement exercée sur les grandes formes, d'autant plus qu'elles sont plus visibles. En revanche, lorsque les ressources trophiques sont peu denses, les poissons prélèvent leurs aliments dans toutes les classes de taille. Ce raisonnement théorique est généralement vérifié par les observations de terrain.

c. Détection des aliments

La détection de la nourriture semble permise grâce à des stimuli de différentes origines, visuelle, chimique, électrique ou mécanique. Lorsque la turbidité de l'eau le permet, la vision est le sens le plus développé. Cette faculté dépend de l'absorption de la lumière par l'eau et les matières en suspension. Les poissons possèdent souvent plusieurs systèmes pigmentaires, qui leur permettent de détecter efficacement leurs proies dans un grand nombre de situations d'éclairement (Jobling, 1995). Certaines espèces sont sensibles à la lumière U.V. et sont capables de détecter la lumière polarisée (Jobling, *ibid.*). Or, comme les organismes zooplanctoniques réfléchissent cette dernière, cette adaptation facilite la détection des proies.

Le poisson peut aussi trouver ses aliments grâce à la chémoréception, en particulier lorsque l'eau est très turbide (Gerking, 1994). Suivant les récepteurs mis en oeuvre, l'odeur ou le goût des aliments l'attirent. Dans le cadre de leurs études sur l'ingestion de bactéries par des alevins de *Oreochromis niloticus*, Beveridge *et al.* (1989) ont ainsi pu noter que les poissons sont capables de détecter la présence de bactéries libres dans le milieu puisqu'ils réagissent à leur présence en augmentant la fréquence de battements des opercules. Même s'il est encore nécessaire d'approfondir ces études, il est probable que les poissons réagissent au goût –ou à l'odeur– des bactéries, puisqu'un extrait bactérien acellulaire suscite la même réaction comportementale (Beveridge *et al.*, *ibid.*).

La détection électrique des proies semble limitée à quelques espèces, alors que la mécanoréception est beaucoup plus répandue. Les poissons sont capables de détecter des vibrations grâce à leur système acoustique et à la ligne latérale. Certaines espèces comme *Heterobranchus isopterus* possèdent des barbillons, qui leur permettent de détecter leurs proies de façon tactile.

3.4. Alimentation du cichlidé *Oreochromis niloticus*⁴

4 Classe: Osteichthyes; Sous-classe: Actinopterygii; Ordre: Perciformes; Famille: Cichlidae; Sous-famille: Tilapiinae; Genre: *Oreochromis*; Espèce: *niloticus* (Linné, 1758).

a. Le régime alimentaire

Le cichlidé *Oreochromis niloticus* est classiquement rangé parmi les poissons microphytophages capables d'ingérer et de digérer de grandes quantités d'algues phytoplanctoniques et de cyanobactéries (Fish, 1955 ; Trewavas, 1983 ; Hickley et Bailey, 1987 ; Lauzanne, 1988 ; Palomares, 1991 ; Mukankomeje, 1992 etc.). Pour certains auteurs dont Dempster *et al.* (1995), les tilapias seraient les seuls poissons véritablement herbivores grâce à l'adaptation de leur système digestif. Du reste, *Oreochromis niloticus* peut se nourrir quasi exclusivement à partir du phytoplancton (Mukankomeje, 1992). C'est ainsi qu'Edwards *et al.* (1981) ont utilisé cette faculté pour éliminer les algues produites par des bassins de lagunage. Pourtant, Kugler *et al.* (1987) ont montré que les micro-algues, de l'espèce *Chlorella vulgaris*, ne convenaient pas aux alevins de tilapia (< 5 g) car elles passent trop vite dans l'estomac pour être digérées. Quoiqu'il en soit, le degré d'opportunisme de l'espèce est très grand et son régime alimentaire est souvent plus proche de celui des poissons omnivores-détritivores que des herbivores stricts (Bowen, 1982).

Dès 1955, Fish énumère différents aliments consommés par *Oreochromis niloticus* : cyanobactéries (spiruline), phyto- et zooplancton, périphyton, macrophytes et détrit. Mukankomeje (1992), rapportant des travaux antérieurs, confirme ces résultats. Ainsi, dans différents lacs est-africains, l'alimentation de l'espèce est basée sur le phytoplancton dont les cyanobactéries, les algues benthiques, les macrophytes, les cladocères, les rotifères, les copépodes, les oligochètes, les larves de chironomides, les insectes et les détrit. Au niveau quantitatif, les cyanobactéries constituent 70% du régime alimentaire dans le lac George (Ganf, 1972, cité par Mukankomeje, 1992). Au lac Awasa (Ethiopie), 28,1% des algues ingérées sont des cyanobactéries, 2,3%, des diatomées, 2,4% des chlorococcales et la fraction la plus importante (67,2%) est formée par *Botryococcus* sp. et divers détrit (Getachew et Fernando, 1989). Dans le lac Mugesera au Rwanda, le régime alimentaire de *Oreochromis niloticus* est formé de 20 à 60% d'algues vertes et de cyanobactéries, 10% de diatomées, 1% d'algues filamenteuses, 5 à 10% de vase, 18 à 40% de débris végétaux et quelques copépodes (Marlier, 1960, cité par Mukankomeje, 1992). En étang de pisciculture, Yashouv et Chervinski (1961) ont observé des rotifères, des copépodes, des cladocères, des larves de chironomides, des diatomées, des chlorophycées, des cyanobactéries, des débris de macrophytes, du nanoplancton ainsi que de l'argile. Plus récemment, Veverica *et al.* (1991) ont étudié la composition qualitative des particules contenues dans des estomacs de *Oreochromis niloticus* dans différentes situations d'élevage. Les cyanobactéries sont la composante la plus abondante dans les étangs fertilisés par des engrais minéraux (urée+superphosphate). Dans ceux-ci, les estomacs contiennent aussi des débris végétaux ainsi que des cristaux de quartz. Les meilleurs rendements sont observés dans des étangs fertilisés avec du lisier de porcs ou de la fiente de

poules, où le zooplancton est abondant dans les contenus stomacaux, avec néanmoins des quantités non négligeables de débris et de cyanobactéries.

Bien que la présence de matières détritiques ait été signalée depuis longtemps dans l'alimentation de *Oreochromis niloticus* (Fish, 1955), l'importance quantitative et qualitative de cette composante a été relativement peu étudiée (Bowen, 1984 a). Les quelques travaux sur ce thème montrent pourtant son importance. Pour la majeure partie des poissons, le débris constitue de façon épisodique une réserve nutritive lorsque les aliments traditionnels ne sont pas disponibles. L'amaigrissement qui accompagne souvent ce changement qualitatif d'alimentation prouve que ces espèces ne sont physiologiquement pas capables d'exploiter au mieux un régime alimentaire déritique (Bowen, 1984 a). Cette règle générale ne semble pas s'appliquer dans de nombreux écosystèmes tropicaux où les espèces dominantes sont déritivores (Bowen, 1984 a, 1988). Cette capacité suppose différentes adaptations morphologiques (Bowen, 1984 a, 1988) et comportementales que *Oreochromis niloticus* possède (Ahlgren et Bowen, 1991 ; Bowen, 1976, 1978, 1979 a et b, 1980, 1981, 1982, 1984 b, 1987 ; Bowen et Allanson, 1982 ; Bowen *et al.*, 1995). Son alimentation est sélective. Il trie et rejette les particules non alimentaires ingérées (sable, sédiment etc.), ses nombreuses petites dents préparent l'aliment à l'hydrolyse, sa digestion est adaptée à la dégradation de matières organiques résistantes (pH<1,5 etc.), et enfin, les acides aminés sont assimilés sur la totalité de la longueur de l'intestin dont la longueur atteint 14 fois celle du corps (Trewavas, 1982 ; Bowen, 1982).

Le spectre alimentaire de ce tilapia est donc très large : c'est une espèce opportuniste, mais qui est capable de se nourrir à partir des aliments les moins digestibles. Ce mode d'alimentation n'exclut pas une certaine spécialisation dans un environnement donné (de Silva *et al.*, 1984), même si la plasticité des habitudes alimentaires est une caractéristique de ces espèces.

b. Les variations du régime alimentaire

Des différences sont observées entre le régime alimentaire des tilapias adultes et celui des larves et des jeunes. Comme pour la majeure partie des poissons, les jeunes stades de tilapia consomment préférentiellement les petits invertébrés, en particulier les microcrustacés (Bowen, 1982). Tudorancea *et al.* (1988) affirment le contraire dans le cas particulier de *O. niloticus*, en se basant sur leurs résultats obtenus dans le lac Awassa (Ethiopie). Selon ces auteurs, les alevins de cette espèce (Longueur standard LS<50 mm) sont omnivores et se nourrissent essentiellement de cyanobactéries (LS< 25 mm), ou de diatomées et algues vertes (25 mm<LS<50 mm).

Dans les milieux naturels, des différences apparaissent en fonction de la localisation géographique ou du système hydrologique. Ainsi, chez *Oreochromis mossambicus*, une espèce proche de *Oreochromis niloticus*, de Silva *et al.* (1984) et Maitipe et de Silva (1985) ont observé des régimes alimentaires totalement différents suivant les milieux dans lesquels se trouve le poisson. Entièrement carnivore dans certains petits barrages, il est totalement herbivore ou exclusivement détritivore dans d'autres. L'alimentation varie aussi au cours de l'année. Le régime est détritivore en saison des pluies et devient herbivore en saison sèche. En revanche, en Israël, Yashouv et Chervinski (1961) n'observent aucune différence d'alimentation au cours de l'année dans des étangs de pisciculture.

Cette variabilité dépend de la nature des aliments disponibles (Tudorancea *et al.*, 1988 ; Getachew *et al.*, comm. pers., 1996). Lorsqu'il n'y a pas de variations saisonnières de ceux-ci, la variabilité du régime alimentaire des poissons est peu marquée (Lauzanne, 1988). Or, d'après Lauzanne (*ibid.*), la principale source de variabilité des ressources est la fluctuation du niveau des eaux, débordement des fleuves, hautes et basses eaux dans les lacs. Dans le lac Ziway (Ethiopie), c'est la dynamique de la couche d'eau qui affecte de façon saisonnière la qualité de l'alimentation (Abebe et Getachew, 1992). En effet, les processus de stratification et de brassage par le vent favorisent plus ou moins fortement la remise en suspension de particules argileuses. Or ces éléments sont filtrés indifféremment du phytoplancton si bien que leur présence dans l'estomac diminue les teneurs en matière organique et en énergie des aliments du tilapia (Abebe et Getachew, 1992).

Le rythme d'activité de *Oreochromis niloticus* a été étudié par Moriarty et Moriarty (1973 a et b). Entre 2h et 5h, les estomacs sont vides. Dès que les poissons commencent à s'alimenter, la vitesse d'accroissement du poids moyen des contenus stomacaux est constante. Cette augmentation régulière se poursuit jusqu'au coucher du soleil (vers 18h). La diminution du poids des estomacs est alors régulière, mais plus rapide que son augmentation. Getachew (1987) obtient des résultats assez semblables, bien que les équations qui décrivent l'augmentation et la diminution de poids des estomacs semblent mieux ajustées aux données avec une régression exponentielle qu'avec un modèle linéaire. Utilisant les résultats de Getachew (*ibid.*), Palomares (1991) considère que ce tilapia se nourrit de 7 heures à 16 heures. Toguyeni (1996) a étudié en aquarium l'évolution des demandes d'aliment exprimées⁵ par des alevins de *O. niloticus* (10-12 g). Le plus souvent, l'activité alimentaire est diurne à 80%, avec deux pics d'activité à l'aube (6h30-7h30) et en fin d'après midi (16h30-18h30). Mais certains lots de poissons ont une

5 Grâce à un distributeur automatique qui délivre 2 g d'aliment à chaque fois qu'un poisson vient activer la tige du détecteur. Un micro-ordinateur enregistre chaque demande.

activité nocturne non négligeable. Il semblerait que cela survienne quand les interactions sociales sont importantes et limitent l'alimentation diurne. Les consommations nocturnes compenseraient ainsi la baisse d'activité alimentaire de la journée (Toguyeni, *ibid.*).

c. La prise alimentaire

A l'instar d'autres poissons omnivores, le tilapia *Oreochromis niloticus* prélève ses aliments aussi bien en pleine eau que sur le fond ou sur des substrats selon trois modalités :

- **Succion de particules** : lorsque des particules sont présentes dans le milieu, le poisson les ingère en créant un courant d'eau (succion). C'est un mode de nutrition largement répandu, mais dont les modalités d'exécution varient grandement suivant les espèces (Gerking, 1994). D'un point de vue mécanique, c'est la conformation de la cavité buccale, qui peut être schématisée par un trapèze (deux dimensions) ou un cône (trois dimensions), qui rend cette alimentation efficace (Gerking, *ibid.*). Hoogenboezem *et al.* (1992) ont proposé un modèle prédictif du passage de l'alimentation particulaire à la filtration chez *Abramis brama* (cyprinidé). Bien qu'imparfait, il permet de mettre en relation la densité des proies et le comportement alimentaire, puisqu'il stipule que le poisson abandonne l'alimentation particulaire pour la filtration lorsque les particules sont abondantes dans le milieu.
- **Filtration** : Dès le stade alevin, *Oreochromis niloticus* est capable de s'alimenter par filtration. Beveridge *et al.* (1989) ont démontré qu'à ce stade (2 à 4 g), il ingère des bactéries libres, en suspension dans le milieu. Ces auteurs expliquent cette capacité par un piégeage des cellules bactériennes dans le mucus de l'appareil branchial. Des études histologiques ont en effet montré que ce mucus possède une charge électrique négative susceptible de faciliter la floculation et le piégeage de particules microscopiques. Les amas sont ensuite périodiquement propulsés dans la cavité buccopharyngienne par des courants d'eau à travers les branchies, puis ils sont triés et rejetés ou râpés par les dents pharyngiennes avant d'être avalés. Ce mécanisme semble cependant être encore l'objet de débats (Dempster *et al.*, 1995). Le taux d'ingestion par filtration dépend de la taille et de l'abondance des particules alimentaires dans le milieu. Les particules de grande taille sont préférentiellement consommées (Northcott *et al.*, 1991), mais Robinson *et al.* (1995) ont mis en évidence des effets synergiques. Ainsi, une algue de petite taille, *Ankistrodesmus* sp. est ingérée beaucoup plus rapidement lorsqu'une cyanobactérie filamenteuse, *Anabaena flos-aquae*, est également présente dans le milieu. Ces auteurs émettent trois hypothèses pour expliquer ce phénomène; il est possible que *O. niloticus* modifie son comportement, ses performances physiologiques ou bien encore, que les filaments végétaux obstruent l'appareil branchial du poisson, augmentant ainsi l'efficacité de filtration des petites particules

(Robinson *et al.*, *ibid.*). Ces mêmes auteurs considèrent que d'un point de vue énergétique, l'alimentation par filtration n'est pas rentable lorsque la taille du plancton ou sa concentration sont trop faibles (Robinson *et al.*, *ibid.*).

- Broutage et raclage : Dempster *et al.* (1993) ont comparé les taux d'ingestion algale par filtration et par broutage chez des alevins de tilapia. Travaillant en aquarium avec *Oreochromis niloticus* (longueur standard : $47,2 \pm 2,3$ mm), leurs résultats suggèrent que l'alimentation par filtration serait en fait un moyen relativement peu efficace d'alimentation comparé au broutage sur substrat. Lauzanne et Iltis (1975) rapportent que *Sarotherodon galilaeus* du lac Tchad se nourrit de la pellicule benthique en la soulevant grâce aux mouvements des nageoires pectorales et ventrales et en ingérant les amas détritiques remis en suspension. Pour Gerking (1994), c'est en raclant la couche oxygénée du sédiment que ce poisson ingère le benthos. Comme la fraction digestible est souvent associée à des particules inorganiques (sédiment, sable etc.), le poisson doit trier les éléments ingérés avant de rejeter ceux qui sont inutilisables. Un comportement similaire a été décrit par Bowen (1978) pour *Oreochromis mossambicus*.

d. Les mécanismes de digestion

La physiologie de la digestion chez *Oreochromis niloticus* a été étudiée par Moriarty (1973) dans un article qui fait office de référence. Les détritiques et les algues aux parois épaisses, notamment les cyanobactéries, sont difficilement digérés par la plupart des poissons. Les tilapias, en particulier *Oreochromis niloticus*, ont développé des mécanismes permettant leur digestion. La prise de nourriture déclenche une sécrétion acide au niveau de l'estomac. Neutre le matin, le pH peut ainsi chuter en dessous de 1,4-1,6 au bout de quelques heures, et cette acidité brise les parois végétales (Moriarty, 1973 ; Hopher, 1988). Au niveau de l'intestin, le pH augmente progressivement. De 5,5 à la sortie de l'estomac, il passe à 8 au niveau de l'anus.

Des enzymes interviennent également. Pour la digestion des protéines, une protéase a été mise en évidence dans le tube digestif, avec une concentration maximale dans l'estomac (Moreau, 1988). D'après Moriarty (1973), il n'y aurait pas d'activité peptique dans le jus gastrique de *Oreochromis niloticus*, mais un pepsinogène existerait dans la paroi stomacale. Trypsine et chymotrypsine, actives en milieu alcalin, sont présentes dans l'intestin (Moriarty, 1973). Enfin, une dipeptidase a été mise en évidence dans des extraits de muqueuse intestinale (Keddis, 1956 cité par Moreau, 1988). Chez une espèce voisine, *Oreochromis mossambicus*, Bowen (1980) a montré que les protéines sont digérées et assimilées dans le premier quart de l'intestin, alors que les acides aminés le sont sur la totalité du conduit intestinal. Une amylase dont l'activité augmente en allant vers l'anus ainsi qu'une maltase permettent la digestion

glucidique. Enfin, Al Hussaini et Kholy (1953, cités par Moreau, 1988) ont pu mettre en évidence la présence d'une lipase dans tout le tube digestif.

e. L'assimilation et la bioénergétique

Les aliments ingérés puis digérés sont ensuite assimilés par l'organisme. Un animal est un être hétérotrophe qui réalise ses biosynthèses grâce à l'énergie obtenue de la matière organique consommée puis dégradée (Lucas, 1993). Le bilan énergétique des gains et des pertes permet d'établir une équation :

$$C = P + R + F + U$$

- où
- C est l'énergie prélevée dans l'environnement
 - P est l'énergie nette disponible pour la production de biomasse
 - R est la perte d'énergie liée à la respiration
 - F est la perte d'énergie par production de fèces
 - U est la perte d'énergie par production d'urine

Cette équation a été quantifiée par Musisi (1984, cité par Lucas, 1993) pour *Oreochromis mossambicus*. Les différentes valeurs sont indiquées dans la figure 5.

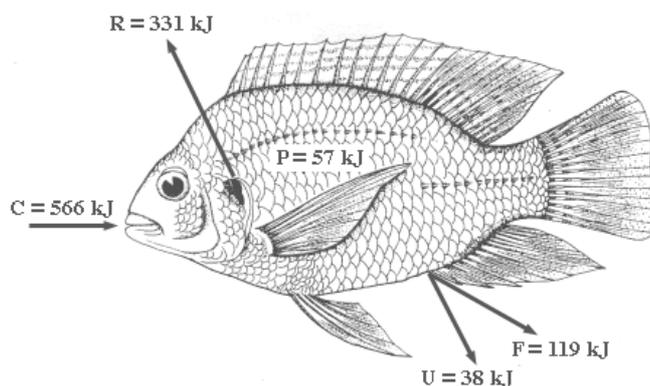


Figure 5 : Bilan énergétique moyen sur 30 jours de *Oreochromis mossambicus* C : énergie consommée, P : énergie utilisée pour la production de biomasse, R : respiration, F : production de fèces, U : production d'urine (d'après Musisi, 1984, cité par Lucas, 1993 ; modifié)

Du fait des difficultés de mesure, la somme $P+R+U+F$ (=545 kJ) n'est pas exactement égale à C (=566 kJ), comme elle devrait théoriquement l'être. Meyer-Burgdorff *et al.* (1989) ont étudié les aspects énergétiques du métabolisme de *Oreochromis niloticus* (poids individuel compris entre 7 et 26 g). Pour cette espèce, les pertes d'énergie par production de chaleur atteignent 52% de l'énergie métabolisable ($P+R$) et sont indépendantes de la ration alimentaire. Mais, la rétention d'énergie pour la maintenance et la croissance diminue lorsque le niveau d'alimentation augmente. Pour les rations les moins riches, elle représente 30% de l'énergie ingérée (contre 10% pour *O. mossambicus*). Du point de vue énergétique, l'efficacité d'utilisation de l'énergie par cette espèce est donc maximisée avec la ration alimentaire la plus restreinte ($400 \text{ kJ} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{j}^{-1}$ d'énergie métabolisable).

L'énergie nette disponible sert en priorité à assurer les fonctions vitales de l'organisme, l'excédent bénéficiant à la croissance. Ainsi, dans les milieux peu oxygénés, une partie importante de l'énergie sert à la ventilation, au détriment des autres fonctions et de la croissance (Fernandes et Rantin, 1994). Lorsque l'alimentation ne couvre pas les besoins de maintenance, l'énergie manquante est prélevée sur les tissus de l'animal, en particulier sur les réserves lipidiques et le poisson maigrit. Mais la réaction globale de l'organisme à une réduction brutale de l'alimentation varie au cours du temps. Hepher *et al.* (1983) ont ainsi étudié des tilapias rouges de 15 g (*Oreochromis* sp. de Taiwan) soumis à une alimentation réduite. Une perte de poids est observée la première semaine, mais elle est immédiatement suivie d'une reprise durable de la croissance alors que l'alimentation est restée inchangée. Ce phénomène a été observé chez d'autres espèces piscicoles. Il s'accompagne généralement d'une réduction de l'activité spontanée des poissons (Hepher, 1988).

Etude des réseaux trophiques dans les étangs de la région Centre-Ouest de Côte d'Ivoire

A. Production piscicole dans les étangs du Centre-Ouest de la Côte d'Ivoire

1. La région étudiée

1.1. Localisation

La Côte d'Ivoire, pays d'Afrique de l'Ouest, est située entre 4°30 et 10°30 de latitude nord et entre 2°30 et 8°30 de longitude ouest. Elle est bordée au sud par le golfe de Guinée (Océan Atlantique) sur 550 km et possède des frontières avec le Liberia et la Guinée (Conakry) à l'ouest, le Mali et le Burkina Faso au nord et le Ghana à l'est. Sa superficie est de 322 453 km². Les étangs étudiés sont situés dans la région administrative du Centre-Ouest.

1.2. Climat

La région se trouve dans la zone tropicale humide et le climat est de type guinéen. Les précipitations sont comprises entre 1400 et 1600 mm par an et sont réparties entre avril et octobre/novembre. Une réduction des précipitations en juillet-août permet classiquement de distinguer 4 saisons au cours de l'année : la grande saison des pluies, d'avril à juillet, une petite saison sèche en août et septembre, une petite saison des pluies de mi-septembre à mi-novembre et une grande saison sèche de décembre à mars. La grande saison sèche s'allonge du sud au nord de la région. L'évapotranspiration annuelle est de 1482 mm, avec des moyennes mensuelles comprises entre 93 mm en août et 148 mm en mars-avril. Le déficit hydrique climatique est compris entre 250 et 400 mm (Eldin, 1971). Depuis quelques années apparaît une baisse des précipitations. La comparaison entre le volume des pluies enregistré dans 7 villes ivoiriennes durant les périodes 1951-1980 et 1961-1990 montre une réduction de 58 mm, soit 5,8 mm par an (Ndabalishye, 1995). La répercussion sur le déficit hydrique va dans le sens d'une aggravation (-200 mm en moyenne dans les années 50, -400 mm au cours des années

80). Bien que fréquemment attribuée à la déforestation, il semblerait que les liens entre celle-ci et l'évolution climatique observée n'aient jamais été formellement établis. L'existence de périodes pluviales excédentaires et déficitaires à l'échelle du siècle pourraient plaider en faveur d'un caractère temporaire du phénomène actuel (Ndabalishye, 1995). L'humidité moyenne est de 85%, mais elle connaît de fortes variations saisonnières, les minimums étant observés entre novembre et mars. L'harmattan, un vent froid et sec en provenance du Sahara influence peu le climat de la région mais peut parfois engendrer d'épais brouillards. Lorsqu'il souffle, son influence se fait sentir deux mois dans l'année. La température moyenne est de 27°C et varie annuellement entre 19 et 33°C. La durée d'insolation annuelle est d'environ 1800 à 2000 heures. Ces faibles valeurs résultent d'une transparence atmosphérique limitée en raison de l'abondance de vapeur d'eau, de nuages et de poussière. C'est en août que les insolutions les plus faibles sont enregistrées, et entre décembre et mars qu'elles sont les plus élevées (Kalm et Kesse, 1977).

1.3. Végétation

Cinq zones de végétation sont distinguées en Côte d'Ivoire : la zone littorale bordée de mangroves et de cocotiers, la zone de forêt dense humide sempervirente au sud (secteur ombrophile), la zone de forêt dense humide semi-décidue au centre (secteur mésophile), la zone préforestière (secteur soudanais) et la zone des savanes et forêts claires (secteur soudanais).

La région étudiée est située dans le secteur forestier mésophile de la forêt guinéenne dont le climax prédominant est la forêt dense humide semi-décidue. Dans les zones soumises à brûlis, la savane guinéenne domine. La forêt primaire a partout fortement régressé et la forêt dégradée qui la remplace est caractérisée par un tapis de dicotylédones qui s'oppose au feu en saison sèche. De nouvelles espèces sont apparues, en particulier le "Sékou Touré" *Chromolaena odorata* (anciennement et encore fréquemment appelé *Eupatorium odoratum*). Elles colonisent les friches abandonnées depuis moins de 5 ans. Leur rôle bénéfique, reconstitution du sol et de la forêt, ou néfaste, travail de nettoyage des étangs et des champs augmenté de façon considérable est l'objet de controverses (Oswald, 1994 ; Ndabalishye, 1995).

1.4. Géologie, sols et relief

La Côte d'Ivoire appartient à une plateforme ancienne, dont le socle, très rigide, date d'environ 2000 millions d'années (Avenard, 1971). Sa couverture a presque entièrement disparu, à l'exception des formations sédimentaires déposées au secondaire et au tertiaire. Entre ces deux épisodes existe une grande lacune de près de 1900 millions d'années, marquée par une seule

incursion due au volcanisme dans l'ouest. Grâce aux datations, il est possible de distinguer une semi-plateforme métamorphique et ferrifère à l'est du fleuve Sassandra, et une province éburnéenne constituée de grandes bandes d'origine orogénique (250 à 300 km de long sur 30 à 50 km de large). Ces deux formations entourent un vieux noyau (2700 à 2900 millions d'années) situé à l'ouest de la Côte d'Ivoire (Guinée, Liberia). Le relief résultant est celui d'une pénéplaine dont l'altitude varie de 400 m au nord à moins de 50 m au sud, entrecoupée de chaînes de collines orientées nord-nord-est sud-sud-ouest. Le massif de Man est la seule région montagnaise. Sur la côte, des sédiments sableux et argileux s'accumulent depuis le tertiaire.

La région étudiée est située dans une zone de transition ayant des caractères de glacis manifestes. Le trait principal est un abaissement en direction du sud, plus marqué que dans le nord. Les collines et vallonnements sont plus fréquents vers le sud. Les buttes cuirassées ou reliefs résiduels sont en revanche moins marquées que dans le nord de la Côte d'Ivoire, et les reliefs individuels disparaissent. Les roches sont essentiellement granitiques, mais des systèmes phylliteux, schistes essentiellement, s'étirent çà et là en minces bandes (ruban filiforme de Gagnoa, affleurement d'Issia etc.).

Dans le secteur étudié, les sols qui résultent de la dégradation de ces roches sont ferralitiques moyennement à fortement désaturés (Perraud, 1971 ; Oswald, 1994 ; Ndabalishye, 1995). L'horizon humifère est peu épais mais riche en matière organique, faiblement acide et bien structuré. Les sols ferralitiques sont caractérisés par des horizons sous-jacents, en particulier l'horizon B, ayant une quantité de bases échangeables faible (somme des bases échangeables inférieure à 1 mé⁶), une capacité d'échange peu élevée, un pH acide (inférieur à 5,5) et un taux de saturation variable mais généralement faible (inférieur à 20%). L'altération des minéraux est très poussée et aboutit à la libération du manganèse, du fer et parfois de l'aluminium (Ndabalishye, 1995). La fertilité des sols est moyenne à médiocre, avec en plus de l'acidité, des risques de carence en phosphore, en azote et en soufre. Sur les reliefs, les altérations ferralitiques sont profondes et terminées par des sols rouges à ocres, homogènes et filtrants, souvent gravillonnaires ou granuleux épais (sols remaniés). Ces sols sont adaptés aux cultures pérennes comme le café ou le cacao. Ceux de la région de Daloa, Bouaflé, Sinfra, issus de granites, ont un faciès remanié avec recouvrement et sont profonds. Ils présentent des caractères de fertilité supérieurs (Guillaumet et Adjanohoun, 1971). Dans les bas-fonds⁷, des

6 milliéquivalent pour 100 g de terre.

7 "Fond de petites vallées pas très encaissées, allongées, inondées régulièrement en saison des pluies ou parcourues par de petits marigots à écoulement difficile et temporaire" (Kilian et Teissier, 1973).

sols gris clair à blancs, très sableux dominant. Vers l'aval ils se colmatent progressivement et se couvrent de colluvions et d'alluvions argileuses (Dural, 1993). De fait, la nature du sédiment de l'étang est plus fonction de sa position dans la vallée, que de sa localisation géographique (Oswald, 1994).

2. Les conditions de la production piscicole

2.1. Environnement socio-économique

De nombreux pays africains (Zaïre, Ghana, Bénin, Niger, Nigeria etc.) ont tenté de développer l'aquaculture continentale (Lazard *et al.*, 1988 ; Lazard *et al.*, 1990 ; MCD, 1991). En Côte d'Ivoire, 1500 à 2000 étangs ont été construits depuis 1978. Ce pays est d'autant plus intéressé par l'activité piscicole qu'il importe annuellement 100 000 tonnes de poissons de mer pour combler le déficit national. De 1986 à 1994, les importations, coûteuses en devises, ont représenté 60% de la consommation nationale de poissons. Un ivoirien consomme plus de 16 kg de poissons par an (Lazard et Koffi, 1996) et les protéines animales qu'il ingère en proviennent à hauteur de 56%. La demande nationale a atteint 250 000 tonnes en 1989, alors que la production plafonne à 150 000 tonnes depuis une décennie du fait de la faible largeur du plateau continental et de la surexploitation des eaux lagunaires et continentales (Koffi, comm. pers., 1995).

Quelques tentatives pour développer la pisciculture intensive du tilapia (*Oreochromis niloticus*) ou du mâchoiron (*Chrysichthys nigrodigitatus*) ont été initiées en vue de réduire ce déficit, mais jusqu'à présent, elles ont toutes échoué, victimes du fonctionnement étatique de la filière ou de coûts de production sous-évalués. En 1996, il n'existe que deux petites unités viables à Brobo et à Korhogo, et une en cours d'installation, à Adzopé. Au contraire, une aquaculture artisanale semi-intensive a eu des résultats très positifs, en particulier en périphérie de certaines villes (Oswald, 1996). Ainsi, autour des villes de Daloa, Gagnoa et Sinfra, la pisciculture est désormais bien implantée et elle connaît une expansion rapide. Dans ces zones, les pisciculteurs ont aisément accès à différents sous-produits de l'agriculture qu'ils utilisent comme aliments et/ou fertilisants, et les marchés urbains leur permettent d'écouler aisément leur production à un prix rémunérateur. Les fermes sont généralement situées sur les coteaux des bas-fonds rizicoles de la ville. La technique de production est basée sur le grossissement du tilapia *Oreochromis niloticus* monosexé mâle en présence d'un prédateur efficace, le cichlidé *Hemichromis fasciatus* (voir p. 44) et en association avec d'autres espèces d'intérêt économique telles que *Heterotis niloticus* ou le claridé *Heterobranchus isopterus*. Le principal intrant employé est le son de riz disponible en permanence et abondant du fait de la présence dans ces villes d'usines de décorticage. La principale limitation technique pour cette forme d'aquaculture porte sur les

quantités de fertilisants et les moyens à mettre en oeuvre pour améliorer la croissance du poisson, sans risquer une détérioration de la qualité du milieu d'élevage (désoxygénation, accumulation d'azote ammoniacal etc.).

Toutefois, cette dynamique de développement n'a pas encore atteint les régions rurales éloignées des villes. Dans ces zones, c'est la culture du cacao qui domine. Pour des raisons historiques liées à la colonisation, cette production a débuté dans l'est du pays vers 1920, mais elle n'est devenue importante dans le Centre-Ouest qu'après 1960 (Léonard et Oswald, sous presse). Son extension a pourtant été rapide, puisqu'en moins de 15 ans, la quasi-totalité de la forêt a été brûlée et mise en culture par les fronts pionniers. Les politiques gouvernementales ont favorisé cette dynamique en créant des conditions juridiques et techniques favorables au développement rapide des plantations : garantie d'un accès libre aux terres forestières (illustrée par le slogan "La terre appartient à ceux qui la cultivent"), abondance de la main d'oeuvre en provenance du centre de la Côte d'Ivoire (ethnie Baoulé) ou des pays sahélo-soudaniens voisins (Burkina Faso, Mali) suite à des politiques d'immigration non restrictives. Afin d'obtenir cette main d'oeuvre nécessaire au développement de leurs propres plantations, les autochtones (ethnie Bété) ont dû promettre aux migrants un accès aux réserves forestières non encore exploitées. Cette équivalence terre/travail a nourri une véritable course à travers la forêt et a favorisé le développement excessivement rapide des fronts pionniers. Par ailleurs, le front pionnier représente un optimum géographique du point de vue des facteurs de production. La terre fraîchement mise en culture évite l'emploi de fertilisants, le développement des adventices est limité, la disponibilité en eau est supérieure etc. Le petit planteur qui ne possède pas les ressources financières nécessaires à la mise en oeuvre autonome de ces facteurs de production a donc tout intérêt à suivre la progression du front pionnier. Mais celle-ci conduit inévitablement à une colonisation de plus en plus rapide des terres vierges, et finalement à l'épuisement des dernières réserves forestières. Aujourd'hui, la forêt a été presque entièrement exploitée, ce qui crée des conditions structurelles propices à l'apparition d'une crise du milieu rural. Du fait de l'augmentation des coûts liés aux facteurs de production dans un environnement moins favorable, le prix de la main d'oeuvre a augmenté, et le bénéfice agricole a fortement chuté. Depuis 1988, des facteurs conjoncturels (effondrement des cours du cacao sur les marchés internationaux), sont venus accentuer cette tendance, plongeant les planteurs ivoiriens dans une crise sans précédent. Plus récemment, durant la campagne 1992-1993, l'état ivoirien, qui possède le monopole des exportations grâce à la "Caisse de Stabilisation", soucieux de renforcer l'image de marque du cacao ivoirien sur les marchés internationaux, a entrepris une politique d'achat basée sur la qualité. Un prix dégressif a été utilisé lors de la récolte principale (octobre-mai) et les achats pendant la récolte intermédiaire qui fournit des graines plus petites ont été interdits. Cette politique a eu deux conséquences immédiates : une réduction substantielle du revenu des planteurs et la disparition de toute liquidité à la période où les besoins financiers

sont les plus importants, puisque les travaux d'entretien et de traitement des plantations suivent immédiatement la récolte intermédiaire (Léonard et Oswald, sous presse).

Dans ce contexte, l'importance sociale d'une aquaculture rurale est grande, puisqu'elle permet de diminuer les risques rencontrés par le fermier en diversifiant sa production. Elle peut aussi contribuer à atténuer les effets de la crise (production de poissons pour la consommation des ouvriers agricoles, voire autoconsommation d'une partie de la récolte). Dans tous les cas, elle apporte un revenu complémentaire non négligeable, tout en valorisant très bien le travail qui lui est consacré. Ainsi, de très nombreux paysans débutent spontanément cette activité, mais ils échouent dans la plupart des cas, faute d'encadrement compétent. Ils utilisent souvent des poissons sauvages à faible croissance, comme *Tilapia zillii* et la pêche nécessite l'utilisation de filets coûteux car dans la plupart des cas, les étangs ne peuvent pas être vidangés entièrement. Certains pisciculteurs ont cependant réussi à développer des techniques performantes et à les insérer harmonieusement dans leur système de production, mais leur exemple peut rarement être réédité dans d'autres fermes dont les conditions sont différentes. Ainsi, la situation du paysan varie en fonction de :

- La main-d'oeuvre disponible. Son abondance est fréquemment liée à la situation familiale (célibataire ou marié avec enfants) et sociale (participation à des groupes de travail)
- La disponibilité et la nature du foncier ainsi que sa distance du village. Lorsque les étangs sont trop éloignés, certaines techniques comme les élevages associés sont inapplicables car elles nécessitent trop de soins.
- La capacité financière du pisciculteur au moment de l'investissement initial et en cours de production (achat des intrants). L'intensification nécessite un fond de roulement, dont le maintien est souvent problématique.
- La distance des sources d'approvisionnement en sous-produits susceptibles d'être utilisés comme intrants.
- La demande locale de poissons (quantités, tailles, espèces car les coutumes dans certaines zones interdisent la consommation des siluridés).

Des typologies ont été réalisées dans certaines zones dynamiques d'un point de vue piscicole, et une dizaine de catégories de planteurs a été identifiée (Dhiver, 1994), depuis les propriétaires de grandes plantations de café, cacao ou vivrier (> 30 ha) qui disposent d'une main-d'oeuvre abondante jusqu'aux jeunes fermiers célibataires, de retour des villes vers lesquelles ils ont émigré puis échoué. Ces derniers ne possèdent ni capital ni main d'oeuvre et cultivent des terres peu étendues (< 5 ha). Les modèles de pisciculture susceptibles d'intéresser les premiers sont plutôt des barrages qu'ils font construire pendant les périodes où les travaux agricoles sont moins abondants et qui produisent du poisson à un coût marginal, alors que des étangs de surface limitée sont mieux adaptés à la situation des seconds. La pisciculture n'est l'activité principale dans aucun cas.

Malgré cette disparité de situations, certaines caractéristiques (principalement techniques) semblent assez répandues. Elles proviennent de l'isolement de ces régions qui rend problématique l'approvisionnement en aliments et fertilisants. Sauf exception, les modèles de production aquacole des zones rurales sont donc des systèmes extensifs, à faibles niveaux d'intrants, et les techniques mises en oeuvre doivent valoriser au maximum ces faibles apports. La récolte dépend fortement de la productivité naturelle des étangs, et celle-ci n'est pas encore bien comprise. En l'absence de critères fiables, les composantes du rendement piscicole restent obscures pour les observateurs de terrain, et les approches globales ne permettent pas d'interpréter l'efficacité des traitements. Une approche beaucoup plus fine de ces milieux a été entreprise pour faire connaître leurs principales caractéristiques physico-chimiques et le fonctionnement de leur réseau trophique afin de proposer des types de gestion qui permettent d'augmenter leur production piscicole.

2.2. Modalités de gestion des étangs

a. Les espèces produites et la polyculture⁸

La polyculture consiste à associer des espèces piscicoles aux régimes alimentaires complémentaires, afin d'accroître la biomasse produite par un milieu donné, et le cas échéant, pour bénéficier d'effets synergiques entre les différents poissons. Elle est très largement pratiquée dans le Centre-Ouest de la Côte d'Ivoire et son extension va probablement se poursuivre, car elle apporte une réponse adéquate aux attentes des pisciculteurs (Copin et Oswald, 1993). Ainsi, elle permet d'accroître le revenu final, sans augmenter l'investissement initial ou l'apport d'intrants, si bien que les poissons associés à l'espèce principale sont généralement considérés comme des productions gratuites par les pisciculteurs. En outre, la polyculture répond à une stratégie de réduction des risques, puisque les différentes espèces ont des exigences d'élevage et des valeurs commerciales différentes.

L'espèce principale est le cichlidé *Oreochromis niloticus*, produit en élevage monosexé mâle. Le sexage est pratiqué manuellement, avec un faible pourcentage d'erreurs. Pourtant, la très grande prolificité de cette espèce rend nécessaire la présence d'un prédateur au sein de l'élevage pour garantir une croissance régulière et maximale. Sinon, les nombreux alevins, sans valeur commerciale, détourneraient une bonne partie des ressources trophiques de l'étang, et la croissance des adultes serait moindre (Baroiller et Jalabert, 1989, 1990). Le cichlidé

8 Terme fréquemment utilisé pour désigner l'élevage concomitant de plusieurs espèces aquacoles au sein d'un même étang. Certains auteurs préfèrent l'appellation "polyélevage".



Hemichromis fasciatus est un prédateur qui contrôle très efficacement les reproductions spontanées du tilapia. Son utilisation est connue de longue date (Lazard, 1984) et il est largement utilisé. Sa reproduction se réalise naturellement en étang, si bien que son stock dans une ferme n'est jamais problématique. Lorsqu'un aliment exogène est utilisé pour nourrir *Oreochromis niloticus*, les adultes de *Hemichromis fasciatus* ne le consomment pas, contrairement à leurs alevins (Pouomogne, 1994). Le chanidé *Parachanna obscura* (ex *Ophiocephalus obscurus*) est également utilisé car, s'il contrôle efficacement les proliférations de tilapia, il a aussi une croissance importante (2 g.j^{-1}) et possède une bonne valeur commerciale. Il faut cependant noter que son efficacité à contrôler les développements d'alevins semble liée à son comportement de chasse à l'affût. Très active dans les étangs *acadja* ou les barrages contenant de nombreuses souches d'arbres, elle l'est beaucoup moins dans les étangs contenant peu d'abris. De plus, il est généralement difficile de conserver un stock suffisant sur les lieux mêmes de l'exploitation. Les jeunes doivent être prélevés en milieu naturel (Copin et Oswald, 1993), ce qui ne présente cependant pas de difficulté particulière.

Heterotis niloticus (ostéoglossidé) est fréquemment associé au tilapia. Sa croissance est particulièrement rapide ($> 10 \text{ g.j}^{-1}$ et jusqu'à 30 g.j^{-1}) et il présente de bonnes propensions à la pisciculture. Sa valeur commerciale est élevée grâce à sa grande taille finale. Son rendement pondéral⁹ peut atteindre 20 à 25% de celui du tilapia marchand, si bien que son élevage représente un revenu supplémentaire très important pour le pisciculteur. Les adultes se nourrissent généralement d'insectes, de graines, d'algues phytoplanctoniques (Daget et Iltis, 1965) ou de benthos (Copin et Oswald, 1993). En dépit de ce recoupement partiel avec le régime alimentaire du tilapia, les pisciculteurs n'ont jamais observé de réduction significative du rendement en tilapia lorsque *Heterotis* est introduit en polyculture, même à haute densité (25 poissons par are). Sa reproduction n'est pas encore bien maîtrisée. Elle est assez irrégulière, le sexage étant délicat en l'absence de dimorphisme sexuel évident, et lorsqu'une reproduction survient, il est fréquent que la totalité des alevins meurent pour des raisons encore non élucidées. Des travaux sont actuellement menés sur la reproduction de ce poisson (Oswald, 1996) mais en attendant leur aboutissement, les pisciculteurs qui parviennent à obtenir des juvéniles, approvisionnent le marché à un prix très élevé, d'autant que la survie à ce stade est excellente (proche de 100%).

Heterobranchus isopterus (claridé) est fréquemment associé au tilapia et son intérêt commercial est élevé. Bien que piscivore, il ne peut être utilisé comme prédateur car il n'est jamais parvenu à contrôler le frai indésirable de *Oreochromis niloticus*. Avec une charge en

9 exprimé en $\text{kg.ha}^{-1}\text{.an}^{-1}$ ou en $\text{t.ha}^{-1}\text{.an}^{-1}$.

Heterobranchus de 0,1 individu par m², sa production peut atteindre 1 t.ha⁻¹.an⁻¹, ce qui correspond à une croissance de 4 g.j⁻¹ (valeurs moyennes : 0,6-0,8 t.ha⁻¹.an⁻¹ soit 2 g.j⁻¹). Le rendement en tilapia n'est pas affecté. En revanche, avec une charge en *Heterobranchus* de 0,3 individu.m⁻², le rendement de *Oreochromis niloticus* baisse. La reproduction peut être provoquée artificiellement par injection d'extraits d'hypophyses fraîches. Cette technique, mise au point pour cette espèce par le CIRAD-EMVT¹⁰ et l'ORSTOM¹¹ est désormais utilisée par les pisciculteurs eux-mêmes (Dabbadie *et al.*, 1994).

Ctenopharyngodon idella (Valenciennes, 1844) appartient à la famille des cyprinidés. Cette espèce, originaire des régions tempérées et froides du fleuve Yang-Tze (Chine), est indigène dans les sections moyennes et basses du fleuve Amour, entre la Mandchourie et la Russie (George, 1982). Elle apprécie les eaux chaudes tropicales et grossit très rapidement à 28-30°C mais sa reproduction naturelle est inhibée à ces températures (Hickling, 1962). Après un premier essai infructueux au début des années 1980, la souche ayant disparu avant que les individus ne deviennent matures, elle a récemment été réintroduite en Côte d'Ivoire pour combler une niche écologique non occupée. Réputée herbivore et macrophytophage, la carpe Amour (ou Amour blanc) peut consommer de nombreux insectes aquatiques, des organismes du zooplancton (Zonneveld et Van Zon, 1986 ; Combres, 1991), voire de l'aliment lorsqu'on lui en distribue. La faune épiphytisque des végétaux consommés constitue en particulier un apport complémentaire non négligeable (Hickling, 1962). Pour autant, cette carpe, surtout herbivore, n'entre pas en compétition alimentaire avec les autres poissons (George, 1982). Sa cavité buccale contient des dents pharyngiennes très dures et très tranchantes qui permettent de couper les aliments, et non de les râper comme d'autres espèces (Hickling, 1962 ; Hopher, 1988). Son RLG¹² est de 2,16 (carnivores : 0,5 ; microphages : 5,5 ; *Cyprinus carpio* 2,04) et son intestin contient un grand nombre de bactéries qui sécrètent différents acides aminés essentiels, dont la méthionine, la thiamine, la biotine et l'acide nicotinique. Liu (cité par Hickling, 1962) a étudié en Chine un étang de 3657 m², empoissonné avec des carpes herbivores comme espèce principale, mais aussi des carpes marbrées (*Aristichthys nobilis*), des carpes argentées (*Hypophthalmichthys molitrix*), des brèmes asiatiques (*Megalobrama amblycephala*), et des carpes communes (*Cyprinus carpio*). L'aliment distribué était exclusivement de la

10 Département d'Élevage et de médecine vétérinaire du Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement.

11 Institut français de recherche scientifique pour le développement en coopération.

12 Relative Length of the Gut, c'est à dire le rapport entre la longueur du tube digestif et celle du corps.

végétation aquatique, principalement du *Potamogeton* et du *Myriophyllum*. En une année, 57 tonnes de végétaux ont été distribuées. *Ctenopharyngodon idella* a bien évidemment été la principale espèce récoltée, mais 50% du rendement était dû aux autres poissons. Comme aucun de ces derniers n'est macrophytophage, et qu'aucun autre aliment n'a été distribué, ce sont les déjections fertilisantes de la carpe herbivore qui expliquent cette croissance, soit par consommation directe soit par leur impact fertilisant. Elles contiennent effectivement de grandes quantités de matières végétales partiellement digérées. L'énergie assimilée représente environ 13% de l'énergie ingérée, ce qui est relativement faible pour un poisson et traduit la valeur fertilisante de ses déjections. Cette proportion est de 40% chez les poissons herbivores, de 25-30% chez les omnivores, et de 20% chez les carnivores (Hepher, 1988).

b. La densité d'empoissonnement

La densité d'empoissonnement du tilapia est un élément essentiel de la gestion des étangs. Traditionnellement, une charge voisine de 2 juvéniles de quelques centimètres ("fingerlings").m⁻² est recommandée (Oswald et Copin, 1992), mais cette conception évolue actuellement, compte tenu des résultats obtenus dans les fermes. En effet, le potentiel de production de chacune varie grandement en fonction des conditions socio-économiques locales. Une densité d'empoissonnement constante peut donc ne pas convenir à des situations différentes, et chaque cas doit être raisonné en fonction de ses caractéristiques propres (Anonyme, 1993).

Le rendement et la croissance sont respectivement corrélés directement et inversement avec la densité d'empoissonnement (Anonyme, 1993). Ainsi, plus la densité est faible, plus la croissance est rapide (Melard et Philippart, 1981), mais moins le rendement est élevé. Pourtant, dans la gamme de mise en charge 0,5-1,5 poissons.m⁻², la variation de rendement n'est pas significative pour le pisciculteur, alors que la variation du poids moyen des poissons à la récolte l'est. Ils ont donc généralement tendance à privilégier des densités faibles (0,5-0,75 poisson.m⁻²) pour obtenir de gros poissons sans chute significative du rendement. Ce choix répond à une demande commerciale car le prix de vente du poisson par unité de poids est une fonction croissante du poids, et à une stratégie de réduction des risques car la probabilité qu'un manque de trésorerie survienne dans l'exploitation augmente lorsque la durée du cycle d'élevage s'allonge. Or, les étangs à haute densité d'empoissonnement sont beaucoup plus sensibles que des étangs faiblement empoissonnés à une réduction de la fertilisation, laquelle est consécutive à un manque de liquidité.

c. Les apports d'intrants alimentaires et fertilisants

Le son de riz¹³ est un des intrants organiques les plus communément utilisés comme fertilisant aquacole dans le Centre-Ouest de la Côte d'Ivoire. Morissens *et al.* (1991) considèrent que ce sous-produit de l'agriculture exerce deux effets principaux, dont les importances respectives sont difficilement appréciables. Ces deux impacts sont l'alimentation directe du poisson et un effet fertilisant indirect. Il est difficile d'améliorer l'effet "alimentation directe" car le son suscite un faible niveau d'appétence chez le poisson, si bien que toutes les tentatives de réduction des pertes lors du nourrissage ont échoué, même en perfectionnant les techniques de distribution de l'aliment. L'effet fertilisant est le résultat de la dégradation minérale des fractions non ingérées et non digérées du son.

Les usines de décorticage du riz sont nombreuses et le son est très abondant, mais une forte inflation est observée à Gagnoa depuis 1994. Un sac de 100 kg était généralement vendu 100 F CFA. Il vaut désormais 1500 à 2000 F CFA (Sanchez et Glasser, comm. pers., 1996). Associé à un autre fertilisant en petite quantité, il peut induire des rendements élevés ($>8 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$), ce qui explique son succès auprès des pisciculteurs. Loin des villes, sa disponibilité est irrégulière, et les coûts de transport le rendent inutilisable pour un certain nombre de fermiers. Pour ces derniers, des alternatives doivent donc être recherchées. Les principales sont envisagées dans ce travail.

d. L'*acadja*

Un moyen traditionnel pour accroître la productivité piscicole des eaux consiste à implanter des substrats artificiels, amas de branchages plantés en eau peu profonde, dans lesquels le poisson se réfugie, se nourrit et se reproduit. C'est la technique de l'*acadja*. Elle est utilisée traditionnellement au Bénin (Welcomme 1972), au Cameroun, en Côte d'Ivoire, au Ghana, au Nigeria, en Sierra-Léone, au Togo, au Bangladesh, au Cambodge, en Chine, en Equateur, à Madagascar, au Mexique et au Sri Lanka (Kapetsky, 1981). Cet aménagement permet des récoltes de 4 à 21 tonnes de poissons par hectare planté en *acadja* et par an (Hem et Avit, 1994). En Côte d'Ivoire, la technique a été appliquée en lagune et en étangs (Billard et Dabbadie, 1993 ; Dabbadie, 1994 a ; Hem et Avit, *ibid.*).

13 Appellation impropre, mais très largement utilisée en Côte d'Ivoire pour désigner la farine basse de riz, c'est à dire le mélange balle, glume et germe du grain de riz. La terminologie ivoirienne est utilisée dans le texte.

Dans la lagune Ebrié (Côte d'Ivoire), des "acadjas-enclos", aménagements réalisés avec 10 bambous par mètre carré plantés verticalement dans le sol et entourés de filets ou d'une barrière, ont été mis en place et étudiés par le CRO¹⁴ d'Abidjan. Les premiers résultats ont paru prometteurs, $8 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$, ce qui est huit fois supérieur à la récolte obtenue dans un enclos sans *acadja* (Hem et Avit, *ibid.*). De nombreuses études ont été réalisées sur l'écologie d'un tel milieu et le réseau trophique correspondant. En lagune, le sédiment au sein des *acadja* contient beaucoup plus de vase que le sédiment d'emplacements sans substrat artificiel (Konan *et al.*, 1991 ; Konan et Abe, 1990), ce qui stimule le développement d'espèces benthiques en plus des espèces épibiotiques. En outre, les concentrations en phosphates, et azote ammoniacal sont généralement plus élevées à l'intérieur des *acadja* qu'à l'extérieur (Konan et Abe, *ibid.*), ce qui devrait stimuler la productivité primaire. Hannon (1994) a en effet démontré que les nutriments limitent la croissance du périphyton en lagune. Konan et Guiral (1994) ont trouvé une bonne corrélation entre la concentration en chlorophylle et l'abondance de la matière organique ($r = +0,810$). Ils ont ainsi pu calculer la biomasse périphytique disponible. Elle serait de 60 kg de matière sèche pour un *acadja* s'étendant sur 1250 m^2 . Cette valeur est 5 fois supérieure à la biomasse algale planctonique dans la lagune à cet emplacement. Et comme les communautés périphytiques ont un rendement photosynthétique élevé (5,2% pour le périphyton, 0,8% pour le phytoplancton), l'*acadja* permet une productivité accrue de la lagune, disponible pour le poisson (Guiral *et al.*, 1993). Bien que Meziane (1992) ait tenté de modéliser le rendement piscicole des *acadja* en fonction de la biomasse algale périphytique, le lien entre la productivité naturelle de l'*acadja* et sa production piscicole doit encore être confirmé. Plus récemment, Arfi (sous presse) a démontré que la biomasse périphytique est insuffisante pour permettre ou expliquer les rendements piscicoles obtenus par Hem et Avit (*ibid.*). La différence doit donc provenir d'autres sources nutritives, et la matière organique sédimentée, détritiques, algues, zooplancton etc., pourrait constituer l'une de ces sources (Arfi, *ibid.*).

En étang, la technique de l'*acadja* a été appliquée par des pisciculteurs (Hem *et al.*, 1995) et son efficacité a été montrée empiriquement (rendement piscicole augmenté de 20 à 100%¹⁵). L'aménagement consiste à implanter verticalement des tiges de bambous sur la totalité de la surface de l'étang ($5-10 \text{ tiges} \cdot \text{m}^{-2}$) et le principe est identique à celui des "acadjas-enclos". Cette méthode permet théoriquement d'accroître la productivité d'étangs ruraux à faible niveau

14 Centre de Recherches Océanographiques d'Abidjan.

15 Il s'agit de résultats observés chez des pisciculteurs et non d'essais menés de façon rigoureuse. Il est probable que l'accroissement de 100% rapporté par Oswald et Copin (1992) n'est pas exclusivement la conséquence de l'effet *acadja*. D'autres facteurs (gestion de l'eau etc.), plus ou moins contrôlés, ont pu intervenir (Oswald, comm. pers.).

d'intrants, de mieux valoriser la fertilisation apportée dans les étangs périurbains, et permet des économies d'intrants, à niveau de production équivalent.

Plusieurs essais ont été réalisés. Au centre piscicole du Banco, Hem *et al.* (1995) ont comparé les populations de poissons dans des étangs avec ou sans *acadja*. En présence de bambous, une réduction du frai indésirable de *Oreochromis niloticus* et une augmentation de la biomasse du prédateur, *Parachanna obscura* (ex *Ophiocephalus obscurus*) sont observées. Selon les auteurs, le substrat bambou aurait favorisé le comportement prédateur de ce poisson.

A Daloa, un agriculteur a planté 5 tiges de bambous par mètre carré dans un étang fertilisé avec du son de riz (Oswald, données non publiées, 1988), mais il n'a pas constaté d'accroissement de la production par rapport à ses résultats habituels. La densité des bambous implantés dans l'étang serait donc un élément important de l'efficacité de la technique, mais elle n'est pas toujours clairement définie. Ainsi, dans une ferme rurale qui n'a pas accès au son de riz, un étang *acadja* de 4,5 ares associé à un petit élevage de 7 lapins et comportant 10 tiges de bambou par mètre carré, a donné de bien meilleurs résultats qu'un étang sans *acadja* avec 9 lapins sur 5 ares (Morissens *et al.*, sous presse). L'association lapin-poisson s'est effectivement avérée complètement inefficace en étang sans substrat (rendement en tilapia $<0,6 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$) alors que la technique de l'*acadja* a donné une production intéressante malgré le faible apport fertilisant (rendement en tilapia $=1,2 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$).

Quand le niveau d'intrant est supérieur, la présence de substrat accroît l'efficacité¹⁶ du fertilisant, comme cela a pu être démontré en station de recherche. Le rendement en tilapia d'étangs *acadja* recevant du son de riz a été de 2,7 à 2,8 $\text{t} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$ contre 2,0 $\text{t} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$ sans bambou (Hem *et al.*, *ibid.*). La technique de l'*acadja* doit cependant être associée à un traitement fertilisant pour permettre un accroissement du rendement. Durant la même expérience, le rendement du tilapia en étang *acadja* sans intrant a été de 0,55 $\text{t} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$ (Hem *et al.*, *ibid.*), ce qui est généralement obtenu dans des étangs sans *acadja* non fertilisés.

16 Utilisé avec la signification "capacité de rendement" (Le nouveau Petit Robert, édition 1994).

3. La recherche piscicole en Côte d'Ivoire

Cherchant à développer la pisciculture, l'état ivoirien a consenti un important effort de recherche, parallèlement aux opérations de développement. Dès 1970, un référentiel de techniques d'élevage de *Oreochromis niloticus* a été mis au point, en particulier par le CTFT¹⁷, devenu Unité de recherche "Aquaculture" du CIRAD-EMVT⁹.

Vers 1980 a été mise en place une petite pisciculture de production qui a connu un certain essor, en liaison avec les activités d'un projet PNUD¹⁸-FAO¹⁹ couvrant l'ensemble du territoire. Les modèles retenus pour être diffusés auprès des pisciculteurs, étaient axés sur l'emploi d'un aliment composé performant. Ce genre de modèle a l'avantage d'éliminer le problème de la disponibilité des aliments naturels pour le poisson, mais a l'inconvénient d'être relativement coûteux (Bérard, 1993), en particulier après la dévaluation du franc CFA. Les risques de gaspillage de l'aliment sont aussi importants (Bérard, *ibid.*). Diverses raisons ont conduit au rejet de ces modèles : le fonctionnement étatique des structures, une filière d'approvisionnement inefficace bien que subventionnée, et enfin des techniques de production peu performantes car elles ne prenaient pas en compte certains acquis du CTFT, comme l'association, pourtant indispensable, de prédateurs.

La recherche s'est alors orientée vers l'étude du milieu économique et humain pour tenter d'identifier les contraintes qui pèsent sur les paysans, et rechercher les modèles techniques qui s'insèrent le plus harmonieusement dans le système de production. Les principaux travaux qui ont nourri cette réflexion sont ceux d'Oswald (en préparation) et de Koffi (1989). C'est ainsi qu'il est apparu que des modèles plus extensifs que ceux retenus jusqu'alors, s'avéraient plus adaptés au contexte agricole de la région, en particulier en périphérie de certaines villes. Les premières exploitations permettaient d'espérer un développement de la pisciculture s'appuyant sur des dynamiques paysannes et, depuis 1992, un projet "Appui à la profession piscicole du Centre-Ouest" (Direction des pêches et de l'aquaculture du ministère ivoirien de l'agriculture, FAC¹⁷, AFVP¹⁸) a pour objectif de soutenir cette dynamique.

17 Centre Technique Forestier Tropical, devenu le département "Forêt" du Centre de Coopération internationale en Recherche agronomique pour le Développement.

18 Programme des Nations Unies pour le Développement.

19 Food and Agriculture Organization.

La démarche actuelle prolonge les travaux menés jusqu'à présent, en se plaçant délibérément dans une logique de développement rural. Il ne s'agit donc pas tant de développer la pisciculture, que de considérer dans quelle mesure l'activité piscicole peut contribuer au développement des zones rurales. Au niveau de la compréhension de ces régions, l'accent est porté sur la description systémique de l'agriculture locale (au sens de Dufumier, 1985 et Mazoyer, 1986). A ce titre, la description du fonctionnement de l'économie agricole est poursuivie, ainsi que le recensement des pratiques des paysans, en particulier en matière de pisciculture. Quant à la recherche sur l'amélioration des techniques de production, elle n'est conduite que pour les modèles susceptibles de présenter un intérêt dans ce contexte. Une réflexion a en particulier débuté sur l'étude et la compréhension des flux de matières au sein de ces étangs, avec pour objectif d'apporter rapidement des éléments pour leur gestion. En effet, puisque les modèles les plus pertinents sont actuellement extensifs, la production piscicole repose sur les ressources naturelles de l'étang. La compréhension du réseau trophique et des voies qui contribuent à la formation du rendement piscicole est donc un préalable indispensable à la conception non intuitive mais rationnelle de techniques appropriées.

B. Matériel et méthodes

1. Expériences en mésocosme ou *in vitro*

1.1. Matériel

a. Tests biologiques

Les incubations sont réalisées dans des bouteilles en verre Pyrex de 500 ml, remplies avec 300 ml d'eau filtrée (eau de l'étang) sur toile à bluter ($\varnothing=40 \mu\text{m}$) afin d'éliminer le zooplancton de grande taille.

b. Libération de sels nutritifs par le son de riz

Le 12 juillet 1996, cinq bouteilles de 1,5 litres de contenance reçoivent 50 g de son de riz (produit brut). Elles sont ensuite remplies avec 1,5 litres d'eau distillée.

c. Comportement alimentaire du tilapia en aquarium

Quatre aquariums de 350 litres sont utilisés. Du sédiment provenant d'étangs de la station piscicole de l'IDESSA (Bouaké) est placé sur le fond, et les aquariums sont remplis avec de l'eau d'étang. Un système de filtration est utilisé pour limiter la turbidité de l'eau. Un tilapia *Oreochromis niloticus* de poids moyen compris entre 100 et 150 g est placé dans chaque aquarium.

1.2. Méthodes

a. Tests biologiques

a.1. Protocole commun

La durée de l'incubation est de 3 j. Elle est réalisée à l'extérieur. Les bouteilles sont protégées de la lumière directe du soleil par un drap en coton blanc selon les recommandations de Guttman (1991). La lumière incidente est alors réduite de 80% environ. Trois fois par jour (8h00, 12h00 et 18h00), les bouteilles sont vigoureusement agitées puis remises en place. Au

bout de trois jours, un échantillon pour le dosage de la chlorophylle est prélevé par filtration d'un volume connu sur filtre en fibre de verre Whatman GF/F, puis conservé au congélateur. La chlorophylle est ensuite dosée par fluorimétrie.

a.2. Apports d'azote et de phosphore

L'eau est prélevée le 18 décembre 1993 chez un pisciculteur rural près du village d'Abohiri (étang 16, tabl. 1). Les étangs sont situés en zone forestière et sont très riches en tanins. Sept traitements différents sont testés, chacun dupliqué 5 fois :

- T : aucun apport (témoin),
- N1 : apport d'azote ammoniacal afin que la concentration finale de NH_4^+ soit 1 mg.l^{-1} ,
- N2 : apport d'azote ammoniacal afin que la concentration finale de NH_4^+ soit 4 mg.l^{-1} ,
- P1 : apport d'orthophosphate afin que la concentration finale de PO_4^{3-} soit 1 mg.l^{-1} ,
- P2 : apport d'orthophosphate afin que la concentration finale de PO_4^{3-} soit 4 mg.l^{-1} ,
- N1P1 : apports d'azote ammoniacal et d'orthophosphate afin que la concentration finale de NH_4^+ soit 1 mg.l^{-1} et celle de PO_4^{3-} 1 mg.l^{-1} ,
- N2P2 : apports d'azote ammoniacal et d'orthophosphate afin que la concentration finale de NH_4^+ soit 4 mg.l^{-1} et celle de PO_4^{3-} 4 mg.l^{-1} .

a.3. Apports d'azote, de phosphore et de silice en fonction de la concentration en fer

L'expérience est réalisée à deux reprises, le 20 décembre 1993 et le 21 mars 1994. L'eau est prélevée dans le village de Guezem, chez un pisciculteur rural où une grande richesse en fer est parfois constatée (étangs 31 et 32, tabl. 1). Huit traitements différents sont testés, chacun dupliqué 5 fois.

- T-Fe : aucun apport (témoin), eau de l'étang 32 (peu de fer)
- N-Fe : apport d'azote ammoniacal afin que la concentration finale de NH_4^+ soit 1 mg.l^{-1} , eau de l'étang 32 (peu de fer)
- P-Fe : apport d'orthophosphate afin que la concentration finale de PO_4^{3-} soit 1 mg.l^{-1} , eau de l'étang 32 (peu de fer)
- Si-Fe : apport de 1 mg.l^{-1} de silice, eau de l'étang 32 (peu de fer)
- T+Fe : aucun apport (témoin), eau de l'étang 31 (riche en fer)
- N+Fe : apport d'azote ammoniacal afin que la concentration finale de NH_4^+ soit 1 mg.l^{-1} , eau de l'étang 31 (riche en fer)
- P+Fe : apport d'orthophosphate afin que la concentration finale de PO_4^{3-} soit 1 mg.l^{-1} , eau de l'étang 31 (riche en fer)
- Si+Fe : apport de 1 mg de silice, eau de l'étang 31 (riche en fer)

a.4. Apports de doses croissantes d'azote

L'eau est prélevée le 4 mars 1996 chez un pisciculteur rural près du village d'Abohiri (étang 16, tabl. 1). Neuf traitements différents sont testés, chacun dupliqué 4 fois.

- 0 : aucun apport (témoin),
- 0,25 : apport d'azote ammoniacal afin que la concentration finale de NH_4^+ soit $0,25 \text{ mg.l}^{-1}$,
- 0,50 : apport d'azote ammoniacal afin que la concentration finale de NH_4^+ soit $0,50 \text{ mg.l}^{-1}$,
- 0,75 : apport d'azote ammoniacal afin que la concentration finale de NH_4^+ soit $0,75 \text{ mg.l}^{-1}$,
- 1,00 : apport d'azote ammoniacal afin que la concentration finale de NH_4^+ soit $1,00 \text{ mg.l}^{-1}$,
- 1,25 : apport d'azote ammoniacal afin que la concentration finale de NH_4^+ soit $1,25 \text{ mg.l}^{-1}$,
- 1,50 : apport d'azote ammoniacal afin que la concentration finale de NH_4^+ soit $1,50 \text{ mg.l}^{-1}$,
- 1,75 : apport d'azote ammoniacal afin que la concentration finale de NH_4^+ soit $1,75 \text{ mg.l}^{-1}$,
- 2,00 : apport d'azote ammoniacal afin que la concentration finale de NH_4^+ soit $2,00 \text{ mg.l}^{-1}$,

a.5. Apports de doses croissantes de phosphore dans un milieu ayant reçu une fertilisation azotée

L'eau est prélevée le 9 avril 1996 chez un pisciculteur rural près du village d'Abohiri (étang 16, tabl. 1). Neuf traitements sont testés, chacun dupliqué 4 fois. Tous les milieux expérimentaux reçoivent un apport d'azote ammoniacal de façon à ce que la concentration finale de NH_3 soit 1 mg.l^{-1} .

- 0 : aucun apport (témoin),
- 0,25 : apport d'orthophosphate afin que la concentration finale de PO_4^{3-} soit $0,25 \text{ mg.l}^{-1}$,
- 0,50 : apport d'orthophosphate afin que la concentration finale de PO_4^{3-} soit $0,50 \text{ mg.l}^{-1}$,
- 0,75 : apport d'orthophosphate afin que la concentration finale de PO_4^{3-} soit $0,75 \text{ mg.l}^{-1}$,
- 1,00 : apport d'orthophosphate afin que la concentration finale de PO_4^{3-} soit $1,00 \text{ mg.l}^{-1}$,
- 1,25 : apport d'orthophosphate afin que la concentration finale de PO_4^{3-} soit $1,25 \text{ mg.l}^{-1}$,
- 1,50 : apport d'orthophosphate afin que la concentration finale de PO_4^{3-} soit $1,50 \text{ mg.l}^{-1}$,
- 1,75 : apport d'orthophosphate afin que la concentration finale de PO_4^{3-} soit $1,75 \text{ mg.l}^{-1}$,
- 2,00 : apport d'orthophosphate afin que la concentration finale de PO_4^{3-} soit $2,00 \text{ mg.l}^{-1}$,

b. Libération de sels nutritifs par le son de riz

Les bouteilles contenant le son de riz sont incubées à l'extérieur jusqu'au 21 août 1996 où les concentrations en azote ammoniacal, en nitrate, nitrite et en orthophosphate sont mesurées.

c. Comportement alimentaire du tilapia en aquarium

Chaque aquarium reçoit quotidiennement 50 g de son de riz à 9 h. Pour limiter les risques de stress, une seule personne nourrit les poissons. Les observations sont réalisées à distance des aquariums.

2. Observations de terrain

2.1. Matériel

a. Le choix des sites en fonction du contexte économique et social

La Côte d'Ivoire a confié à un projet FAC²⁰-AFVP²¹ l'encadrement de la pisciculture dans les régions de Daloa et Gagnoa (Fig. 6 et Tabl. 1). Les exploitations sélectionnées dans ce travail relèvent toutes de ce projet "Appui à la profession piscicole du Centre-Ouest". Un grand nombre de sites est visité afin d'apprécier la diversité des situations socio-économiques. Les fermes choisies le sont en fonction de leurs particularités et non en fonction de leur représentativité d'une pisciculture performante. Outre la distinction déjà évoquée entre pisciculture périurbaine et pisciculture rurale, il convient de discriminer plus précisément les différentes situations étudiées et d'explicitier les spécificités de chacune. Les étangs décrits ci-dessous font référence au tableau 1.

a.1. Les étangs périurbains

Les étangs 34 à 39 sont situés dans un bas-fond de Daloa. Le propriétaire est un vieux Koyaca, allochtone originaire de la région de Séguéla. Il possède 10 étangs et pratique la riziculture irriguée en casiers, en contrebas de sa pisciculture. L'ensemble de ses productions lui assure un revenu correct pour la Côte d'Ivoire, du niveau de celui d'un cadre moyen. C'est un des plus anciens pisciculteurs de Daloa, puisqu'il a débuté son activité piscicole avec le projet PNUD-FAO. A cette époque, les subventions aux paysans étaient courantes. Il s'est endetté et n'a jamais remboursé, si bien que les responsables du projet "Appui à la profession piscicole du Centre-Ouest" ont entamé à son égard, comme à celle d'autres "anciens" pisciculteurs, une procédure

20 Fond d'aide et de coopération (Coopération française).

21 Association française des volontaires du progrès.

de recouvrement ayant abouti à la saisie de deux de ses étangs (34 et 35). Ses résultats piscicoles sont médiocres, mais correspondent à un optimum par rapport à sa position sociale. Il est donc satisfait des revenus engendrés par cette activité. Les étangs saisis (34 et 35) sont confiés à deux de ses enfants, qui se retrouvent en compétition avec leur père. Ayant été élevés dans le milieu "piscicole", ils possèdent une expérience qui les positionne d'emblée parmi les plus performants de la région. Ce site possède donc à la fois des étangs très performants et d'autres assez médiocres.

Tableau 1 : Liste des étangs étudiés, date des visites et surfaces (en ares). La première colonne indique le numéro identifiant l'étang dans le texte et les figures qui suivent.

N°	Site	Saison des pluies	Saison sèche	Variabilité saisonnière	Surface
1	Clo Koné (Etang périurbain)	23/08/93			4
2	Lambert (Acadja+lapins)			24/08/1993 et 18/04/94	4,5
3	Lambert (Etang fingerlings enherbé)			24/08/1993 et 18/04/94	4,5
4	Lambert (Géniteurs)		18/04/94		4,5
5	Issia (Barrage)	25/08/93			5
6	Issia (Etang périurbain)	25/08/93			5
7	Solange (rural 1)	26/08/93			5
8	Solange (rural 2)			26/08/1993 et 18/04/94	5
9	Solange (rural 3)			26/08/1993 et 18/04/94	5
10	Solange (rural 4)			26/08/1993 et 18/04/94	5
11	Solange (canal)	26/08/93			-
12	Frédéric (Barrage)	27/08/93			200
13	Privas (rural 1)	28/08/93			4,5
14	Privas (rural 2)	28/08/93			4,5
15	Privas (rural 5)	28/08/93			4,5
16	Cyprien (acadja+lapins, rural 4)			30/08/1993 et 20/04/94	4,5
17	Cyprien (rural 3)	30/08/93			4,5
18	Cyprien (rural 2)	30/08/93			4,5
19	Cyprien (rural 1)	30/08/93			4,5
20	Cyprien (rural 5)	30/08/93			4,5
21	Cyprien (Barrage)	30/08/93			50
22	Baoulé (lapins)	31/08/93			5
23	Baoulé (densité empoisonnement élevée)	31/08/93			5
24	Joseph (Acadja)			1/09/1993 et 20/04/94	4,5
25	Joseph (rural)			1/09/1993 et 20/04/94	4,5
26	Joseph (rural)		20/04/94		4,5
27	Joseph (rural)		20/04/94		4,5
28	Gagnoa (Etang de stockage)	2/09/93			2
29	Gagnoa (Etang périurbain non entretenu)	2/09/93			2
30	Gagnoa (retenue d'eau)	2/09/93			2
31	Guezem (lapins)			3/09/1993 et 21/04/94	4
32	Guezem (1, lapins)			3/09/1993 et 21/04/94	4
33	Guezem		21/04/94		3
34	Dosso (étang 7)		19/04/94		4,5
35	Dosso (étang 8)		19/04/94		4,5
36	Dosso (étang 9)		19/04/94		4,5
37	Dosso (étang 10)		19/04/94		4,5
38	Dosso (étang 11)		19/04/94		4,5
39	Dosso (étang 12)		19/04/94		4,5
40	Koffi		19/04/94		5
41	Seydou		19/04/94		4
42	Yao Adjoumani (Gnatroa)	12/05/95			50
43	Seydou Konga (Gnatroa)	12/05/96			50
44	Désiré (Gagnoa)		26/03/96		4
45	Olivier (Gagnoa)		27/03/96		4,5

Les étangs 40 et 41 sont situés sur un site face à la ferme précédente. L'accès au foncier est très complexe et s'avère problématique pour de nombreux candidats à la pisciculture. Le droit foncier coutumier, même s'il n'a aucune existence légale, détermine les relations entre propriétaires dans les bas-fonds. Dans le passé, le projet AFVP a cherché à installer certains pisciculteurs en vertu de la législation ivoirienne et sans tenir compte, voire à l'encontre, du droit coutumier. C'est le cas des propriétaires de ces deux étangs. Dans ces conditions, lorsque le projet cesse, le propriétaire coutumier ne cherche pas toujours à récupérer son bien, mais le pisciculteur est éternellement redevable à la famille de celui-ci, notamment par des dons de poissons. S'il refuse, tout est fait pour le décourager : vols, dégradations diverses etc. (Dural, 1993). C'est la situation dans laquelle se trouvent ces pisciculteurs, et en conséquence, leur niveau de performance est assez médiocre. En 1995, ils ont vendu leurs étangs aux deux pisciculteurs de deuxième génération cités précédemment.

L'étang 1 est situé sur les coteaux d'un autre bas-fond rizicole de Daloa. Il appartient à un Dioula, allochtone, qui débute dans la pisciculture. C'est son premier cycle de production. Il dispose en abondance de son riz qu'il distribue aux poissons. Il est satisfait des revenus engendrés par l'activité piscicole et en 1994, il a lui-même construit un deuxième étang. Ce site est choisi car il illustre la situation des nouvelles piscicultures périurbaines qui deviennent rapidement très performantes et dont les relations vis-à-vis des services d'encadrement sont constructives.

L'étang 44 appartient à un jeune Bété de Gagnoa qui a débuté l'activité piscicole avant le démarrage du projet actuel. C'est un pisciculteur performant, mais comme *Heterotis niloticus* se reproduit fréquemment dans ses étangs, il néglige l'élevage du tilapia pour se consacrer essentiellement à la production d'alevins de cette espèce, très lucrative. A ce titre, ses étangs sont peu entretenus et très enherbés.

Les étangs 5 et 6, en périphérie de la ville d'Issia (60 km de Daloa) appartiennent à un haut fonctionnaire ivoirien. Cette ferme comporte 8 étangs, sur une surface totale de 41 ares, un barrage de 6 ares (5) et un élevage intensif de poulets à proximité immédiate de la pisciculture. Lorsque le pisciculteur est salarié et qu'il n'est pas le propriétaire des étangs, les résultats sont fréquemment moins bons. C'est le cas de cette ferme. L'étang 45 n'appartient pas au pisciculteur, qui n'est pas salarié pour autant. Le propriétaire est un membre de sa famille, fonctionnaire, qui investit dans l'activité piscicole et perçoit un pourcentage sur les revenus générés. C'est une ferme performante.

Enfin, la station de Gagnoa est étudiée pour s'assurer de l'homogénéité de ses caractéristiques avec celles des étangs de la région.

a.2. Les étangs ruraux

Les étangs 16 à 21 appartiennent à un jeune Bété célibataire. Ils sont situés au sein du canton des Guébié (sous-ethnie Bété) dans lequel des événements politiques graves ont eu lieu au début des années 70. Suite à ces problèmes, la région est restée isolée, sans main d'oeuvre agricole allochtone, et les conditions d'accès aux sous-produits sont encore plus difficiles que dans le reste de la région. Le site piscicole est situé en zone forestière, dans un bas fond isolé à 5 km du village d'Abohiri (30 km de Gagnoa). L'aménagement comporte un barrage qui peut être vidangé entièrement mais sans moine (21), un canal d'alimentation long d'environ 500 m et cinq étangs (16 à 20). Le pisciculteur, célibataire, ne dispose pas de main d'oeuvre et est sans capacité d'investissement. Il ne peut pas surmonter la masse de travail que représente l'entretien d'un tel site en milieu forestier hostile, notamment le désherbage du canal d'alimentation ou des digues. Les problèmes d'eau sont fréquents et en l'absence de sous-produit, les productions sont également faibles. Les relations entre le projet et ce pisciculteur sont assez éloignées de celles développées avec les autres producteurs. Compte tenu de sa situation particulière et des erreurs accumulées sur son site au moment de l'aménagement, il a servi de référentiel pour tester en milieu réel les techniques potentiellement intéressantes pour le milieu rural. C'est chez lui que l'*acadja* associé à un élevage de lapin a été testé pour la première fois (Oswald, comm. pers., 1994) et c'est chez lui que *Ctenopharyngodon idella* a été introduit à titre expérimental en 1995. En 1993, ce pisciculteur était l'illustration même de l'échec patent du développement de la pisciculture en brousse. Depuis, son travail a été optimisé en le consacrant essentiellement à la production extensive dans le barrage et à une production un peu plus intensifiée dans un étang *acadja* fertilisé grâce à un élevage associé (lapins initialement, puis poulets). La construction d'un deuxième barrage en 1996 devrait finalement lui permettre d'acquérir un niveau de production correct.

Un autre pisciculteur, propriétaire des étangs 24 à 27 (Tabl. 1) connaît une situation particulièrement difficile, en raison d'une longue maladie. Ses étangs étaient abandonnés lors de leur visite car, célibataire et sans main d'oeuvre, il n'est pas remplacé lorsqu'il s'absente.

Les étangs 2, 3 et 4 appartiennent à un planteur Bété du village de Niouboua (30 km de Daloa). Un aménagement "*acadja*" est implanté dans l'étang 2 et il est associé à un élevage de lapins. Les déchets de cuisine servent à le fertiliser. Les étangs 2 et 3 permettent indifféremment le stockage ou la production d'alevins. Cet agriculteur a débuté son activité piscicole à la même époque que les précédents, mais il n'a jamais été en situation d'échec. Ses étangs sont situés dans le village, ce qui lui permet de s'en occuper facilement matin et soir, le reste de la journée étant passé au champ. Sa situation familiale, marié avec des enfants, lui permet de se décharger d'une partie des travaux de cuisine, de ravitaillement en eau de boisson, ainsi que de diverses

activités agricoles. Grâce à son statut social, il participe et bénéficie des services d'un groupe de travail de 4 planteurs. Il peut ainsi consacrer une journée complète par semaine à sa pisciculture, les autres jours étant réservés aux autres productions (riz, café, cacao). Ne disposant que de très peu de sous-produits (déchets de cuisine essentiellement), il n'obtient pas des résultats aussi importants qu'en périphérie des villes, d'autant que des problèmes d'eau surviennent régulièrement. Il est néanmoins très satisfait de sa production et commence à agrandir sa pisciculture.

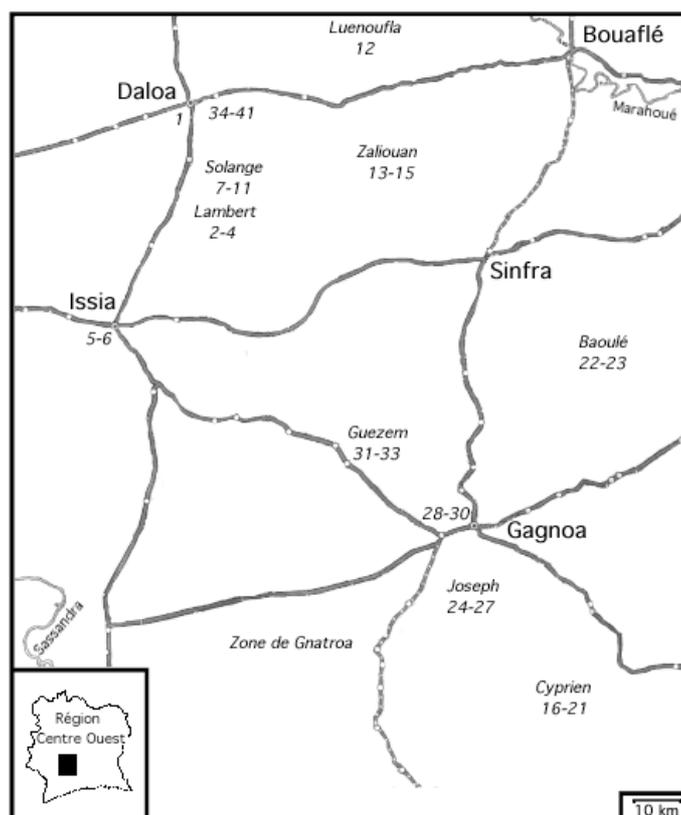


Figure 6 : Localisation géographique des piscicultures paysannes visitées dans le Centre Ouest de la Côte d'Ivoire.

La situation est à peu près similaire sur les étangs 7 à 11 qui appartiennent à une piscicultrice, épouse de policier dans le village de Bolia (20 km de Daloa). L'étang 9 est un étang *acadja*. Les eaux sont fertilisées grâce aux déchets de cuisine et aux déjections produites par un élevage de lapins qui n'est pas conduit au-dessus des étangs. La piscicultrice dispose d'une main d'oeuvre familiale et a même délégué la gestion de la ferme à un jeune de son entourage. Les productions ne sont pas très élevées mais elles la satisfont.

La pisciculture satisfait aussi le propriétaire Baoulé des étangs 22 et 23, fertilisés par un élevage associé de lapins. En revanche, dans le village de Zaliouan (étangs 13 à 15), l'activité piscicole ne satisfait pas le chef de famille, à cause de querelles familiales. Elle est sur le point d'être abandonnée.

Le barrage 12 appartient à un riche planteur de Luenoufla. C'est un notable du village et il possède un véhicule bâché. Il dispose de plusieurs "mauvais" étangs, qui ne peuvent être vidangés mais sont productifs grâce aux très grandes quantités de son de riz épandues. Il détient en effet la seule décortiqueuse de la région. Sa retenue (12) s'étend sur 2 ha. Elle peut être vidangée par un moine et une motopompe. En 1993, ce planteur était le seul à exploiter de façon extensive une telle retenue. A une époque où la pisciculture rurale était en situation d'échec, faute de modèle technique adapté, son initiative parût particulièrement intéressante. Au départ, la retenue était vidée une fois par an et pêchée. Les poissons récoltés, essentiellement *Oreochromis niloticus* et le silure *Clarias gariepinus*, étaient stockés en étangs pour être revendus au détail. Il a ainsi obtenu 838 kg la première année, ce qui l'a incité à empoissonner son étang pour la deuxième année avec 13000 alevins de tilapia. Il est ainsi passé de la technique traditionnelle de "cueillette" à une forme d'aquaculture.

Depuis cette époque, de nombreux barrages ont été construits à des fins piscicoles, en particulier dans la zone de Gnatroa (42 et 43). Le propriétaire burkinabè de la retenue 43 débute spontanément l'activité piscicole en 1993, en creusant des "trous" d'eau qui ne peuvent être vidangés, empoissonnés avec des espèces peu performantes comme *Tilapia zillii*. Sur les conseils des encadreurs du projet, il réaménage son site en 1994, de façon à le rendre productif. Actuellement, il maîtrise partiellement le renouvellement de l'eau, car il n'a pas encore de canal de contournement. La retenue 42 appartient à un planteur Akan²² et elle est à proximité de son campement. La maîtrise de l'eau est totale et un élevage associé de porcs est situé sur ses rives. Ces deux planteurs illustrent la dynamique actuelle de développement rapide de la pisciculture rurale.

Les étangs 31 à 33 ne sont pas sélectionnés sur des critères socio-économiques, mais en raison de fréquents problèmes trophiques, en particulier les très grands développements de cyanobactéries. Ils se trouvent dans un bas-fond en contrebas de l'ancienne piste Gagnoa-Issia. Ils sont fertilisés par un élevage associé de lapins, et bénéficient d'apports très irréguliers de son de riz. La gestion de cette ferme a été perturbée un certain temps, en raison du décès du pisciculteur.

22 Groupe auquel appartiennent les Baoulé, Abron et Agni (Becker et Diallo, 1992).

b. La station de Gagnoa

Ancienne station d'élevage des Eaux et Forêts, la station de Gagnoa a été réhabilitée en vue d'y conduire des expérimentations destinées à apporter rapidement des informations techniques intéressantes pour le développement de la pisciculture dans la région.

Elle comprend actuellement 8 étangs fonctionnels dont les superficies respectives sont indiquées dans le tableau 2.

Tableau 2 : Caractéristiques des huit étangs de la station piscicole de Gagnoa.

Etang	1	2	3	4	5	6	7	8
Surface de l'étang (m ²)	251	239	272	280	333	375	342	367
Volume de l'étang (m ³)	132	137	130	120	187	192	192	211
Densité de bambous (m ⁻²)	6	7,7	7	7,7	6,6	7,3	7,4	5,9
Surface de bambous (m ²)	162	219	184	192	261	297	310	264

La station est en contrebas du barrage SODECI²³ qui assure son alimentation en eau par récupération des infiltrations ou par pompage dans le barrage lorsque cela est nécessaire.

c. La station de Bouaké

Construite en 1956 et 1957 par le service des Eaux et Forêts, la station de pisciculture de la forêt de Kokondekro (Bouaké, climat subsoudanien) est actuellement gérée par l'Institut des Savanes (IDESSA). Elle possède 73 étangs pour une surface totale en eau de 25 575 m². Si cette structure héberge administrativement le travail présenté pendant 3 ans, une seule expérimentation est réalisée dans les étangs de la station. Il s'agit d'une étude sur l'importance de la densité d'empeusement sur la croissance du poisson et sur le rendement piscicole.

²³ Société des eaux de Côte d'Ivoire.

2.2. Méthodes

a. Description des étangs de la région Centre-Ouest

a.1. Variabilité des milieux

Vingt-neuf étangs (11 sites) sont étudiés en fin de saison des pluies, du 23 août au 3 septembre, et vingt-deux étangs (8 sites) le sont en fin de saison sèche, du 18 au 22 avril 1994. Parmi eux, dix étangs (répartis sur 5 sites) sont visités à deux reprises, en fin de saison sèche et en fin de saison humide afin de permettre une comparaison saisonnière (2, 3, 8, 9, 10, 16, 24, 25, 31, 32). Les autres étangs ne peuvent pas être échantillonnés car ils sont vides pendant l'une ou l'autre des visites. Chaque site est visité à deux reprises, le matin entre 6h30 et 7h30 pour la totalité des mesures et prélèvements, le soir entre 17h30 et 18h30 pour des mesures d'oxygène, pH, température et conductivité.

Cinq étangs ruraux (2, 9, 16, 31, 32) et un étang périurbain (44) sont étudiés à l'occasion de deux missions réalisées avec des chercheurs de l'équipe "Environnement" du CRO-ORSTOM. La première campagne se déroule entre le 21 et le 23 mars 1994. Les mesures de l'oxygène, de la température, du pH et de la conductivité des étangs 2 et 44 sont complétées les 6 et 7 avril 1994. La deuxième mission est réalisée entre le 2 et le 3 novembre 1994. Un suivi plus complet est alors effectué, puisque des données sur la répartition en tailles des particules planctoniques et le rapport des isotopes lourds du carbone sont acquises en complément des mesures habituellement réalisées.

Enfin, deux étangs ruraux (16 et 17, tabl. 1) sont étudiés pendant 24 h à raison d'une série de mesures toutes les deux heures le 18 décembre et toutes les 3 heures le 21 décembre. Le 18 décembre, l'oxymètre tombe en panne en raison de la très forte humidité matinale, et tous les résultats escomptés ne sont pas obtenus. Une deuxième série de mesures est donc réalisée le 21 décembre. Les conditions climatiques étant différentes, les résultats partiels du 18 décembre sont présentés à titre de comparaison.

a.2. Stratégies alimentaires du tilapia dans différents milieux

Le 13 février 1994, les estomacs de 20 tilapias (10 poissons par étang) sont prélevés dans les étangs 31 et 32 où une importante fleur d'eau à cyanobactéries est en cours de développement. Les contenus stomacaux sont observés au microscope optique.

Le 12 mai 1995, 2 barrages à vocation piscicole de la région de Gnatroa sont vidangés (42 et 43, tabl. 1). Un élevage de porcs est associé au premier barrage. Les prélèvements concernent le phytoplancton, le zooplancton, le périphyton, le sédiment et les contenus stomacaux de tilapia. Ces échantillons sont analysés pour déterminer leur contenu en poids sec sans cendre (AFDW).

Du 26 au 29 mars 1996, les étangs ruraux 2 (avec *acadja*) et 10 (sans *acadja*), et périurbains 44 (fortement enherbé) et 45 sont étudiés. Dans chacun, des échantillons de phytoplancton, de zooplancton, de sédiment et de contenus stomacaux sont prélevés. Du périphyton est échantillonné sur le substrat bambou (étang 2) et sur les macrophytes immergés de l'étang 44. L'ensemble des échantillons prélevés dans ces étangs est destiné à la mesure du contenu en matière organique, en fibres et en acides aminés. Les contenus stomacaux sont également analysés par microscopie optique pour déterminer leur composition qualitative.

b. Expérimentation de techniques piscicoles

b.1. Tests de fertilisants à la station de Gagnoa

b.1.1. Les cycles

1. Premier cycle

Les étangs sont empoissonnés le 24 janvier 1995 et vidangés le 10 mai 1995. Leurs surfaces et l'empoissonnement sont indiqués dans le tableau 3.

Tableau 3 : Surface et nombre de poissons de chaque espèce mis dans les étangs au cours du premier cycle.

Etang	1	2	3	4	5	6
Surface (m ²)	253	231	277	278	300	375
<i>Oreochromis niloticus</i>	190	173	210	210	230	282
<i>Heterotis niloticus</i>	5	5	6	6	6	8
<i>Hemichromis fasciatus</i>	34	31	38	38	41	51
<i>Heterobranchus isopterus</i>	8	7	8	8	9	11

Les traitements appliqués sont les suivants :

- Etang 1 : Témoin (empoissonné mais non fertilisé)
- Etang 2 : Urée simple dose (100 g.j⁻¹.are⁻¹)
- Etang 3 : Son simple dose (1 kg.j⁻¹.are⁻¹)
- Etang 4 : Fiente de poulet (1 kg.j⁻¹.are⁻¹)
- Etang 5 : Son simple dose (1 kg.j⁻¹.are⁻¹) et urée simple dose
- Etang 6 : Son double dose (2 kg.j⁻¹.are⁻¹)

Dans le texte, ces étangs sont identifiés grâce aux expressions suivantes : “Témoin”, “Urée”, “Son”, “Fiente”, “Urée + Son”, “Double-Son”. Lorsqu’une confusion est possible, il est précisé qu’il s’agit du premier cycle expérimental.

La composition chimique du son et de la fiente est présentée dans le tableau 4.

Tableau 4 : Composition de différents sous-produits utilisés comme fertilisants dans le Centre-Ouest de la Côte d’Ivoire (Source : Laboratoire central de Nutrition animale, ENSA, Abidjan)

En % du produit brut	Matière sèche	Cendres	Cellulose	Matière grasse	Ca	N	P	K	Na
Fiente	93,7	21,3	-	5,00	5,50	2,41	1,00	1,03	0,20
Son 1	92,9	17,9	-	4,33	0,30	0,98	0,32	0,30	0,04
Son 2	94,6	17,3	-	4,17	0,20	0,98	0,25	0,25	0,04
Son 3	93,6	15,6	-	4,50	0,20	0,98	0,27	0,33	0,04
Son 4	89,8	16,5	34,8	6,00	0,13	0,70	0,45	0,30	0,02
Son 5	91,0	12,3	26,2	5,33	0,15	1,04	0,36	0,50	0,02

2. Deuxième cycle

Les étangs sont empoisonnés le 1^{er} août 1995 (Tabl. 5).

Tableau 5 : Surface et nombre d’individus de chaque espèce mis dans les étangs pour le deuxième cycle.

Etang	1	2	3	4	5	6	7	8
Surface	253	231	277	278	300	375	341	341
<i>Oreochromis niloticus</i>	190	173	210	210	230	282	254	257
<i>Heterotis niloticus</i>	5	5	6	6	6	8	7	7
<i>Hemichromis fasciatus</i>	34	31	38	38	41	51	46	46
<i>Heterobranchus isopterus</i>	8	7	8	8	9	11	10	10

Ils sont vidangés le 15 novembre 1995. Les traitements appliqués sont les suivants :

- Etang 1 : Urée simple dose ($100 \text{ g.j}^{-1} \cdot \text{are}^{-1}$)
- Etang 2 : Son demi dose ($0,5 \text{ kg.j}^{-1} \cdot \text{are}^{-1}$)
- Etang 3 : Son demi dose ($0,5 \text{ kg.j}^{-1} \cdot \text{are}^{-1}$) et urée demi dose ($50 \text{ g.j}^{-1} \cdot \text{are}^{-1}$)
- Etang 4 : Son double dose ($2 \text{ kg.j}^{-1} \cdot \text{are}^{-1}$)
- Etang 5 : Son double dose ($2 \text{ kg.j}^{-1} \cdot \text{are}^{-1}$) et urée simple dose
- Etang 6 : Urée demi dose ($50 \text{ g.j}^{-1} \cdot \text{are}^{-1}$)
- Etang 7 : Témoin (empoisonné mais non fertilisé)
- Etang 8 : Son simple dose ($1 \text{ kg.j}^{-1} \cdot \text{are}^{-1}$)

Dans le texte, ces étangs sont identifiés grâce aux expressions suivantes : “Urée”, “Demi-Son”, “Demi-Son + Demi-Urée”, “Double-Son”, “Double-Son + Urée”, “Demi-Urée”, “Témoin” et “Son”. Lorsqu’une confusion est possible, il est précisé qu’il s’agit du deuxième cycle expérimental.

b.1.2. Mesures et prélèvements

Le 3 mai 1995, un suivi nyctéméral de la température, de la concentration en oxygène dissous, du pH et de la conductivité est réalisé dans six étangs de la station, à raison d'une série de mesure toutes les deux heures.

La température, la concentration en oxygène dissous, le pH (matin et soir), la conductivité (matin), la concentration en azote ammoniacal, nitrate, nitrite et (ortho)phosphate sont mesurés avec une fréquence hebdomadaire. Les paramètres biotiques portent sur le phytoplancton et la chlorophylle, le zooplancton et le périphyton.

Au moment de la pêche finale, le rendement, le taux de survie et la croissance journalière des poissons sont calculés.

b.2. Importance de la densité d'empoisonnement sur la croissance et le rendement piscicole.

Le 21 octobre 1994, 4 étangs de 400 m² sont empoisonnés avec *Oreochromis niloticus* à raison de 0,1, 0,4, 0,7 et 1 poisson par mètre carré. Le poids moyen initial est de 100 g. L'élevage des tilapias est monosexue mâle et conduit en présence de 40 individus du prédateur *Hemichromis fasciatus* par étang. L'aliment utilisé est le son de riz, à raison de 6 kg par jour, distribués en deux fois, vers 9h et 16h. La vidange est réalisée le 25 avril 1995. Le rendement et le poids moyen sont mesurés.

b.3. Comparaison d'un étang fertilisé grâce à un élevage associé de poulets avec un étang contenant des carpes chinoises

Du 2 et au 17 avril 1995, deux étangs *acadja* ruraux sont empoisonnés à proximité du village d'Abohiri. L'un d'eux, de 410 m² reçoit 42 individus de *Ctenopharyngodon idella* (Tabl. 6). Les apports d'intrants sont limités à des déversements de verdure, tiges de maïs et divers adventices. Les quantités sont supérieures à la consommation par les carpes herbivores. Au-dessus de l'autre étang (16), de 425 m², un abri pour 15 poulets est construit. Les volatiles viennent y passer la nuit et leurs déjections fertilisent l'étang. A l'exception de l'apport initial de *Ctenopharyngodon idella*, il n'y a pas d'intervention exogène dans la gestion des étangs, qui sont traités par le pisciculteur en fonction des contraintes de son calendrier cultural.

Tableau 6 : Données d'empoisonnement des deux étangs utilisés dans la comparaison des impacts fertilisants de fientes de poulets et de carpes chinoises.

	<i>Oreochromis niloticus</i>		<i>Ctenopharyngodon idella</i>		<i>Parachanna obscura</i>	
	Nombre	Poids moyen (g)	Nombre	Poids moyen (g)	Nombre	Poids moyen (g)
"Poulets"	86	74	-	-	39	162
"C. chinoises"	76	46	42	111	54	89

Un suivi physico-chimique et biologique est réalisé mensuellement chez ce pisciculteur. Les mesures portent sur la température, la concentration en oxygène dissous, le pH (matin et soir), la conductivité (matin), la concentration en azote ammoniacal, nitrate, nitrite et en (ortho)phosphate. Les paramètres biotiques concernent le phytoplancton et la chlorophylle, le zooplancton, le périphyton.

3. Techniques utilisées

3.1. Mesures *in situ*

L'oxygène est mesuré avec l'oxythermomètre OXI 96 de WTW, la conductivité (à 25°C) avec le conductimètre HI 8633 de HANNA Instruments et le pH, avec le pH-mètre HI 9024C du même fabricant. En raison d'une panne de l'appareil, le pH est mesuré avec du papier pH dans les 18 derniers étangs visités entre le 23 août et le 3 septembre. Compte tenu de l'imprécision de cette dernière méthode, les résultats doivent être interprétés avec beaucoup de prudence. La température est mesurée avec la sonde correspondante du pH-mètre, et avec celle de l'oxymètre lors de la panne de l'appareil. Les températures mesurées avec ces instruments sont comparées à celles obtenues avec un thermomètre à mercure, et les données sont corrigées pour tenir compte des écarts constatés, la sonde de l'oxymètre sous-estimant la température de l'eau.

Ces appareils autorisent une compensation thermique, et toutes les valeurs sont normalisées. Ils sont étalonnés avant chaque série de mesure, en suivant les méthodes indiquées par les fabricants. L'entretien de l'oxymètre pose quelques problèmes en raison du développement excessivement rapide d'un film biologique sur la sonde. Chaque fois que cela s'avère nécessaire, la tête de membrane est remplacée, mais le problème est finalement résolu en nettoyant la sonde à l'aide de Mercryl laurylé[®], un antiseptique qui présente l'avantage de ne pas fausser les mesures (Ponselle, 1994). Les valeurs présentées dans les figures sont exprimées en mg.l⁻¹. La solubilité de l'oxygène est fournie par la table de Dussart (1966) ou calculée pour une atmosphère à 20,95%, en volume, d'oxygène et une humidité relative de 100% à la pression atmosphérique totale de 101 325 Pa.

L'équation utilisée pour le calcul de la solubilité est la suivante (Aminot, 1983 a) :

$$\ln \frac{C}{D} = A_1 + A_2 \frac{100}{T} + A_3 \ln \frac{T}{100} + A_4 \frac{T}{100} + S \left[B_1 + B_2 \frac{T}{100} + B_3 \left(\frac{T}{100} \right)^2 \right]$$

où C : solubilité de l'oxygène en ml.l^{-1} , en mg.l^{-1} , ou en mmol.l^{-1}
 D=1 si C est exprimé en ml.l^{-1} , 1,429 si C est en mg.l^{-1} , 0,0893 si C est en mmol.l^{-1}
 T : température absolue de l'eau : $T (\text{K}) = t(^{\circ}\text{C}) + 273,15$
 S : salinité de l'eau en ‰ (S=0)
 A1=-173,4292
 A2=+249,6339
 A3=+143,3483
 A4=-21,8492
 B1=-0,033096
 B2=+0,014259
 B3=-0,0017000

et les données correspondantes de pourcentage de saturation de l'eau sont obtenues selon :

$$\text{O}_2 (\%) = 100 \times \frac{\text{O}_2}{C}$$

où $\text{O}_2 (\%)$ est le pourcentage de saturation, O_2 est la mesure de la teneur en oxygène (en mg.l^{-1}) et C est la solubilité de l'oxygène (en mg.l^{-1}).

3.2. Prélèvements et conservation des échantillons

La couche oxygénée du sédiment est prélevée en utilisant la méthode décrite par Ahlgren (1990 a et b) et Bowen (comm. pers, 1995). Elle consiste à utiliser un appareil à dépression formé d'un tube rigide de 8 mm de diamètre intérieur relié par un tuyau en caoutchouc souple à un récipient de collecte. Celui-ci est lui même connecté à une pompe à vide manuelle qui permet de réaliser dans l'ensemble du dispositif une dépression suffisante pour aspirer le sédiment. En dépit de fréquents problèmes liés au colmatage des tuyaux, cette méthode rustique donne des résultats satisfaisants et autorise des échantillonnages dans des zones peu accessibles, sans perturber le milieu.

Pour les analyses chimiques, une colonne d'eau est dans un premier temps prélevée à l'aide d'un tube PVC introduit verticalement dans l'étang. Les deux extrémités de ce tube sont ensuite fermées hermétiquement. La colonne d'eau est homogénéisée dans un seau. Cette technique lourde d'utilisation, est susceptible de donner lieu à des erreurs d'échantillonnage car il est nécessaire de pénétrer dans l'eau. Elle a rapidement été abandonnée au profit d'une autre qui consiste à prélever 1 litre en 5 points différents de l'étang et à différentes profondeurs au

moyen d'une bouteille fixée à l'extrémité d'une perche. Un volume d'eau total de 1,5 litres est prélevé.

Pour l'observation du phytoplancton au laboratoire, un échantillon de 50 ml d'eau est immédiatement formolé à 5%. Une autre fraction est filtrée sur filtre Whatman GF/F²⁴ pour mesure ultérieure de la concentration en chlorophylle *a*. Le volume filtré est de 10 à 60 ml en fonction de l'abondance du phytoplancton dans le milieu.

Le périphyton est récolté sur une surface connue par grattage des substrats à l'aide d'un couteau ou d'un scalpel, à 5 cm en subsurface et à 5 cm du fond.

Le prélèvement du zooplancton s'avère fréquemment problématique. Dans un premier temps, un filet à plancton (rétention = 60 µm, Ø= 28 cm) est déposé sur le fond des étangs, puis remonté à vitesse lente et régulière afin de limiter les phénomènes de refoulement. La mise en place du filet provoque cependant de telles perturbations au niveau de la colonne d'eau qu'il est peu vraisemblable que la qualité de l'échantillonnage n'en soit pas affectée. La méthode finalement utilisée consiste à prélever 1 litre en 5 points, au moyen d'une bouteille reliée à une perche. La comparaison entre les deux méthodes est illustrée dans la figure 7. Les prélèvements au moyen du filet à plancton sous-estiment fortement l'abondance des organismes présents en grand nombre (>50 ind.l⁻¹) et surestiment légèrement ceux qui sont peu abondants (<50 ind.l⁻¹).

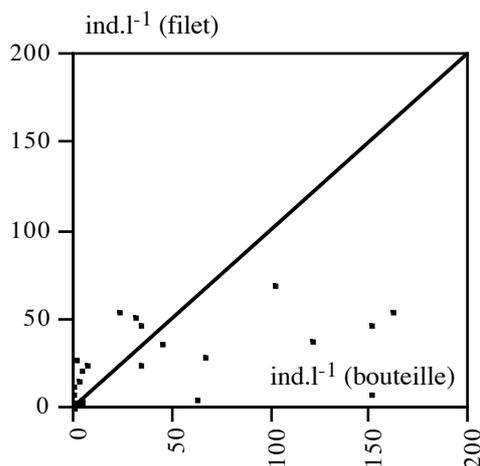


Figure 7 : Relation entre les effectifs de zooplancton obtenus par deux méthodes différentes, au moyen d'un filet à zooplancton (axe des ordonnées) et avec une bouteille permettant des prélèvements multiples (axe des abscisses).

24 Rétention 0,7 µm, diamètre 25 mm.

La technique retenue paraît plus adaptée à la collecte d'organismes dont la répartition verticale et horizontale est très hétérogène. Le choix de 5 points de prélèvements résulte d'un compromis entre contraintes de terrain et représentativité des échantillonnages. Ainsi, l'étude de la répartition du zooplancton dans deux étangs de la station piscicole de Gagnoa montre que les 5 points sélectionnés sont correctement positionnés pour rendre compte de la variabilité spatiale (Fig. 8).

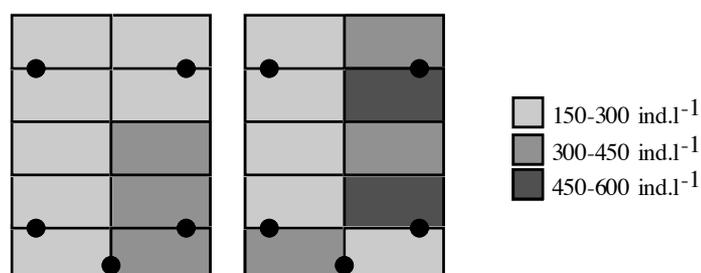


Figure 8 : Densités de zooplancton mesurées dans 10 secteurs de deux étangs et positionnement des 5 points de prélèvement utilisés en routine.

Les comptages d'espèces zooplanctoniques sont transformés en biomasses en utilisant les masses moyennes individuelles calculées par Legendre *et al.* (1987) et par Gras et Saint-Jean (1981), à savoir $0,07 \mu\text{g}.\text{ind}^{-1}$ pour les rotifères, $0,91 \mu\text{g}.\text{ind}^{-1}$ pour *Moina micrura* (espèce dominante des cladocères), $0,08 \mu\text{g}.\text{ind}^{-1}$ pour les copépodes au stade nauplius et $0,47 \mu\text{g}.\text{ind}^{-1}$ pour les mélanges de copépodites et d'adultes.

Les prélèvements de poissons sont réalisés en fin de journée, après 15 h. Les étangs sans *acadja* sont pêchés à l'aide d'une senne (6 ou 14 mm de vide de maille). Dans les étangs *acadja*, cette technique n'est pas utilisable. Plusieurs méthodes ont été testées. La pêche électrique ne donne pas de bons résultats, en raison de la faible conductivité des eaux. L'action paralysante du courant électrique ne se produit en effet que dans un volume excessivement limité, à proximité immédiate de l'électrode. L'appareil utilisé est celui de la station piscicole de l'IDESSA, fabriqué d'après les modèles conçus par l'INRA, et le générateur de courant est un groupe électrogène de 4600 watts monophasé. La pêche au moyen d'un filet maillant a aussi été essayée. Un filet de 25 mm de vide de maille est placé en travers de l'étang, et les pêcheurs frappent l'eau en se rapprochant du filet afin que les poissons, en fuyant, soient piégés. Aucun tilapia n'a été capturé par cette méthode, mais *Labeo coubie*, qui se trouvait dans l'étang à titre expérimental, a été pris en grand nombre. La technique d'échantillonnage finalement retenue consiste à pêcher les poissons au moyen d'hameçons appâtés. Elle semble peu traumatisante, puisqu'aucune mortalité ou chute de croissance n'est constatée après un tel échantillonnage. Mais elle risque de surestimer le poids moyen des poissons, car elle sélectionne les gros individus (Morissens, comm. pers., 1995). Elle présente également l'inconvénient de ne pas fournir beaucoup de spécimens car les pêches sont parfois très longues. Dans l'étang 2, il a fallu

3 heures pour attraper 3 individus de *Oreochromis niloticus* en utilisant simultanément 5 lignes appâtées, en raison de la voracité des *Hemichromis fasciatus* qui mangent les appâts dès que l'hameçon est mis à l'eau. C'est cependant cette méthode qui est toujours utilisée pour pêcher les étangs *acadja*.

Les échantillons destinés à l'observation microscopique sont conservés dans une solution de formol à 5-10%. Ceux destinés à la mesure de la matière organique, des fibres et de la teneur en acides aminés sont préservés dans le formol à 5-10% sur le terrain, puis desséchés et gardés à l'étuve à 105°C au laboratoire. D'après Bowen (comm. pers., 1996), l'utilisation de formol est préférable pour ces analyses à une conservation par le froid. Les filtres destinés aux mesures de chlorophylle sont congelés et placés à l'obscurité. Les prélèvements d'eau pour les analyses chimiques sont immédiatement filtrés sur filtre en fibre de verre Whatman GF/C et conservés en glacière. Les dosages sont faits quelques heures après les prélèvements (délai maximal : 8 heures).

3.3. Analyses

a. Dosages chimiques au spectrophotomètre

L'azote ammoniacal (en mg.l^{-1} N-NH₃), l'azote nitrique (en mg.l^{-1} N-NO₃⁻), l'azote nitreux (en mg.l^{-1} N-NO₂⁻), l'(ortho)phosphate (en mg.l^{-1} PO₄³⁻), le fer total (mg.l^{-1} Fe) et le fer ferreux (mg.l^{-1} Fe²⁺) ainsi que les tanins et lignines totaux sont mesurés avec le spectrophotomètre HACH (DR/2000) en utilisant des réactifs de même marque et en employant les méthodes décrites dans le manuel d'utilisation (HACH, 1991). Les méthodes signalées par Greenberg *et al.* (1992) font partie des "Standard methods for the examination of water and wastewater".

- Pour le fer ferreux, méthode phénanthroline. La 1,10 phénanthroline chélate les ions ferreux et forme un composé orangé. La densité optique est mesurée à 510 nm (HACH, 1991 ; Greenberg *et al.*, 1992).
- Pour le fer total : le réactif FerroZine²⁵ réagit avec le fer présent dans l'échantillon pour former un complexe violet. La densité optique est mesurée à 562 nm (HACH, 1991). La méthode n'est pas standard.
- Pour les tanins et lignines totaux : cette méthode enregistre tous les composés aromatiques hydroxylés qui réagissent avec la tyrosine pour former une couleur bleue proportionnelle à l'abondance de ces composés dans le milieu. La densité optique est mesurée à 700 nm (HACH, 1991). La méthode n'est pas standard.
- Pour le nitrate, méthode de réduction au cadmium. Les ions nitrate sont réduits en ions nitrite qui réagissent en milieu acide avec l'acide sulfanilique pour former un sel diazonium

intermédiaire. Ce sel se lie avec l'acide chromotropique pour former un composé de couleur rose. La densité optique est mesurée à 507 nm (HACH, 1991 ; Greenberg *et al.*, 1992).

- Pour le nitrite, méthode Diazotation. C'est la procédure finale de dosage du nitrate. Les ions nitrites réagissent en milieu acide pour former un sel diazonium qui se combine ensuite à l'acide chromotropique pour former un composé coloré. La densité optique est mesurée à 507 nm (HACH, 1991 ; Greenberg *et al.*, 1992).
- Pour l'azote ammoniacal, méthode de Nessler. Les ions ammonium réagissent avec le réactif de Nessler (HgI_2 et KI en solution dans de la soude) pour former une coloration jaune. Une solution stabilisante (à base d'EDTA) est utilisée pour éviter la précipitation du calcium ou du magnésium lors de l'addition du réactif de Nessler. La densité optique est mesurée à 425 nm (HACH, 1991 ; Greenberg *et al.*, 1992).
- Pour le phosphate, méthode de l'acide ascorbique. L'orthophosphate réagit avec le molybdate en milieu acide pour former un complexe phosphomolybdate. L'acide ascorbique réduit ensuite ce complexe, ce qui produit une couleur bleue. La densité optique est mesurée à 890 nm (HACH, 1991 ; Greenberg *et al.*, 1992).

Des difficultés sont rencontrées pour les dosages de l'azote ammoniacal et de l'orthophosphate en raison de la coloration de l'eau qui persiste après filtration sur filtre Whatman GF/C et GF/F. Cette coloration provoque une absorption parasite très importante, qui peut représenter jusqu'à 100% de la valeur réelle. Pour enlever cette coloration, il faudrait distiller les échantillons mais cela n'est pas possible, faute d'équipement. Les services techniques de HACH Europe (Dehant, comm. pers., 1993) conseillent de décolorer l'échantillon en ajoutant 10 grammes de charbon de bois activé (exempt de phosphore et de marque HACH) par litre d'échantillon coloré non filtré, en agitant la suspension pendant une minute puis en filtrant. Cette méthode, testée avec l'eau des étangs 16 et 18 (Tabl. 1), ne permet pas de réduire l'absorption parasite à 425 nm et 430 nm. Elle est donc abandonnée et les résultats obtenus par la suite sont corrigés en tenant compte de la modification d'absorption liée à l'acidification lors de l'addition des réactifs (Lemoalle, comm. pers., 1994).

b. Chlorophylle

La concentration en chlorophylle *a* est obtenue par dosage fluorimétrique des pigments contenus dans les échantillons récoltés. La méthode consiste à mesurer la fluorescence avant (F_o) et après acidification (F_a) d'une solution de pigments extraits au méthanol. La diminution de fluorescence observée est en relation avec le pourcentage relatif de chlorophylle *a* par rapport à la somme chlorophylle *a* + phéophytine *a* (Neveux, 1983). L'appareil utilisé est le modèle 10-AU-005 de Turner Designs, équipé du kit "Chlorophylle 10-040" (filtre d'excitation : 430-450 nm, filtre d'émission : 650-680 nm). Les pigments contenus sur les filtres conservés au congélateur sont extraits à l'obscurité et à 4°C pendant 1/2 heure dans 6 ml de méthanol dans le cas du phytoplancton et 12 ml pour les échantillons de périphyton. L'acidification est obtenue en ajoutant une goutte d'acide chlorhydrique 0,3 N. Lorsque l'extraction s'avère incomplète (le filtre est encore vert), une deuxième extraction est réalisée. Les mesures de la

fluorescence avant et après acidification sont converties en concentration de pigments en utilisant les formules :

$$Chl = \frac{F_o - F_a}{U * (0,01716 - 0,0078)} * V_{\text{extraction}} * \text{dilution}$$

$$Phéo = \frac{0,01716 * F_a - 0,0078 * F_o}{U * (0,01716 - 0,0078) * 0,01716} * V_{\text{extraction}} * \text{dilution}$$

- où Chl est la concentration en chlorophylle *a* en $\mu\text{g.l}^{-1}$ ou en $\mu\text{g.cm}^{-2}$
 Phéo est la concentration en phéophytine *a* en $\mu\text{g.l}^{-1}$
 F_o est la fluorescence avant acidification
 F_a est la fluorescence après acidification
 U est le volume (en ml) d'eau d'étang filtré (phytoplancton) ou la surface (en cm^2) de substrat grattée (périphyton)
 $V_{\text{extraction}}$ est le volume de méthanol utilisé pour l'extraction (en ml)
 dilution est le facteur de dilution
 0,01716 et 0,0078 sont des constantes propres à l'appareil utilisé.

c. Matière organique, fibres et acides aminés

Ces trois analyses sont réalisées à partir d'un même échantillon, desséché à l'étuve à 105°C jusqu'à poids constant. La matière organique (poids sec sans cendres) est obtenue en mesurant la variation de poids au dixième de milligramme avant et après calcination au four à 550°C pendant 30 minutes. Le pourcentage de matière organique de l'échantillon est calculé en divisant cette valeur par le poids initial de l'échantillon (matière sèche).

La mesure de la teneur en fibres, ou matière organique résistant à l'hydrolyse (Buddington, 1980), consiste à hydrolyser un sous-échantillon de masse connue au dixième de milligramme (environ 30 mg) avec une solution constituée d'acide acétique 80% (5 ml) et d'acide nitrique concentré (0,5 ml). L'ensemble est porté à ébullition pendant 30 minutes à 125°C. Les échantillons sont ensuite récupérés sur filtre Whatman GF/F précalciné et l'ensemble est successivement rincé à l'éthanol 70%, au toluène, à l'éther de pétrole puis de nouveau à l'éthanol 70%. Les filtres sont alors placés à l'étuve à 105°C pendant 30 minutes puis calcinés au four à 550°C pendant 1/2 heure. La teneur en fibres est calculée en divisant la variation de poids avant l'hydrolyse et après la calcination par le poids de matière organique de l'échantillon (AFDW).

La teneur en acides aminés est obtenue par dosage avec le réactif ninhydrine. La méthode consiste à hydrolyser un échantillon de poids connu (environ 10 mg, au dixième de milligramme) par une solution de soude 10 N pendant 20 minutes dans un autoclave à 121°C. La soude est

ensuite neutralisée par l'ajout d'acide acétique glacial. Une fraction de la solution hydrolysée est alors diluée dans une solution de 1-propanol 50%. Le réactif ninhydrine est ensuite ajouté et l'ensemble placé sur un bloc chauffant pendant 20 minutes à 100-105°C. La lecture d'absorbance à 570 nm est réalisée avec un spectrophotomètre Beckman DU-64 et les données d'absorbance sont converties en teneurs en acides aminés (en mg.g^{-1} de produit sec).

d. Identifications et numérations

Les algues sont identifiées au microscope (grossissement 200X-400X) à l'aide des planches et clés d'identification de Da (1986, 1992), Compère (1974, 1975 a et b, 1976 a et b, 1977) et Bourrelly (1961, 1981, 1985, 1990). Les espèces de petite taille ($< 3 \mu\text{m}$) sont regroupées sous le terme "nanoplancton". Le profil de taille du seston ($< 25 \mu\text{m}$) est obtenu grâce à un *Coulter Multisizer*.

Les organismes du zooplancton sont déterminés à la loupe binoculaire à l'aide des articles d'Amoros (1984), Pourriot et Francez (1986), et de celui édité par Durand et Lévêque (1980). Ils sont ensuite dénombrés dans un volume d'eau connu. Une coloration des organismes est parfois réalisée pour faciliter le comptage. Pour les espèces peu abondantes (moins de 100 individus), la totalité de l'échantillon est comptée. Dans le cas d'organismes présents en grande quantité, seule une fraction de l'échantillon, de volume connu est comptée, de façon à ce que le nombre d'individus dénombré soit compris entre 100 et 300. Dans tous les cas, pour éviter les effets de bord, la totalité de la cuvette contenant le sous-échantillon est recensée.

Les contenus stomacaux sont dénombrés en utilisant la technique décrite par Ahlgren et Bowen (1992). Le volume du sous-échantillon observé est déterminé afin qu'il contienne approximativement 50 à 100 particules (organismes ou débris planctoniques, détritus). Les éléments identifiés sont déterminés et leur pourcentage d'occurrence est calculé.

e. Dosage des isotopes lourds du carbone

Le dosage du $\delta^{13}\text{C}$ est réalisé au laboratoire de Biogéochimie isotopique de l'Université Pierre et Marie Curie par spectrométrie de masse. Cette méthode permet de séparer des particules présentant une masse atomique et une charge différente. L'échantillon étudié est gazéifié par chauffage à 850°C, ionisé puis mis en mouvement grâce à l'établissement d'une différence de potentiel. Un champ électrique est alors appliqué et la trajectoire des particules est déviée de façon proportionnelle à leur masse et à leur charge. Un collecteur et un amplificateur permettent finalement d'enregistrer l'écart entre les différentes trajectoires et d'en déduire les

parts respectives des différents isotopes du carbone (Cam, 1987 ; Cam *et al.*, 1991). Le rapport $\delta^{13}\text{C}$ est calculé au moyen de la formule :

$$\delta^{13}\text{C} = \left(\frac{\frac{^{13}\text{C}}{^{12}\text{C}} \text{ échantillon}}{\frac{^{13}\text{C}}{^{12}\text{C}} \text{ référence}} - 1 \right) \times 1000 \text{ (en p.mille)}$$

La référence est un carbonate issu d'une couche de bélemnites de Caroline du Sud aux Etats Unis (carbonate Pee Dee Belemnite ou P.D.B.).

3.4. Traitement statistique des données

a. Tests de comparaison d'échantillons

Compte tenu des faibles effectifs qui doivent être comparés, il n'est pas possible d'utiliser un test paramétrique. En effet, la distribution des individus n'est pas forcément normale. Le test de Fisher-Snedecor d'égalité des variances ne peut être réalisé, et les effectifs sont trop faibles pour employer le test de Student généralisé pour les échantillons non gaussiens. Le choix du test non paramétrique s'est porté sur le test du nombre des suites homogènes.

“Les deux distributions F(x) et G(y) sont représentées par des échantillons d'effectifs respectifs m et n. Les N=m+n valeurs observées étant ordonnées, une suite homogène de x (ou de y) est constituée par une séquence de x (ou de y) ne contenant pas de valeurs de y (ou de x), par exemple : (xxxx). Soit R le nombre total de ces suites. Si toutes les observations proviennent de deux distributions identiques (ou d'une même distribution), R a tendance à être grand : on est donc conduit à rejeter l'hypothèse d'une même distribution si R est inférieur ou égal à une valeur critique c, dans un test unilatéral au seuil de signification a préalablement choisi.” (Caraux, 1990).

b. Analyses en composantes principales

Suite aux deux cycles expérimentaux réalisés à Gagnoa, une analyse en composantes principales est utilisée pour évaluer les relations entre différentes variables qualifiant la qualité de l'eau (pH, température en fin de journée), les nutriments (conductivité, azote minéral total, orthophosphate), les biomasses phyto-, zooplanctoniques et périphytiques ainsi que des indicateurs des activités autotrophes (variation journalière de la teneur en oxygène dissous) et hétérotrophes (teneurs en oxygène matinale).

Ce choix résulte d'un compromis entre l'adaptation de ce type d'analyse aux objectifs de l'étude, et les moyens de calculs disponibles.

c. Régression linéaire

Une régression linéaire est réalisée afin de mettre en relation les productions piscicoles (*Oreochromis niloticus*, *Heterotis niloticus*, *Heterobranchus isopterus*) de différents étangs avec les biomasses phytoplanctoniques, périphytiques et zooplanctoniques.

Le premier modèle utilisé est :

Production de l'espèce "i" = α [Périphyton] + β [Phytoplancton] + γ [Zooplancton] + constante

Dans le cas de *Heterotis niloticus*, un deuxième modèle est utilisé :

Production de *Heterotis niloticus* = α [Périphyton] + β [Zooplancton]

Le modèle est validé grâce au test de Durbin-Watson complété par l'analyse des résidus de façon à s'assurer que rien ne permet de remettre en cause les hypothèses suivantes : $E(U_i)=0$, $V(U_i)=\sigma^2$, $Cov(U_i, U_j)=0$ et que leur distribution est normale. Celles-ci ne sont cependant pas testées statistiquement, en raison du faible effectif des échantillons.

4. Critique des méthodes

4.1. Contraintes du travail en milieu paysan

Comme le signalent Milstein et Svirsky (1996), les travaux de recherches menés sur des fermes privées sont soumis aux contraintes du paysan. Dans ce travail, cela a plusieurs conséquences. D'une part, la comparaison saisonnière n'a été que partielle puisque certains étangs, vides, n'ont pas pu être visité à deux reprises. Ensuite, les expérimentations sont soumises aux aléas rencontrés sur l'exploitation, et dépendent donc des autres activités agricole. Malgré cela, le travail en milieu paysan permet d'apprécier très précisément et de façon réaliste les conditions de la production piscicole. A ce titre, il est particulièrement riche d'enseignements.

4.2. Dispositif expérimental

Lecompt (1964) décrit de façon chronologique les étapes qui permettent l'élaboration d'un dispositif rigoureux de recherche agronomique. La première tâche de l'expérimentateur porte sur le thème de l'expérimentation : celui-ci présente-t-il un intérêt, n'y a-t-il pas des questions plus urgentes à résoudre, n'a-t-il pas déjà été abordé, voire résolu ? La deuxième étape consiste à déterminer le protocole, c'est-à-dire à définir les traitements qui seront mis à l'essai. Il ne reste plus ensuite qu'à définir le nombre d'essais réalisés avec ce protocole et à choisir le dispositif utilisé (bloc, carré latin, split plot etc.). Evoquant sa démarche scientifique expérimentale, Bry (1992) distingue trois phases : l'exploration des techniques envisageables, la conception et l'évaluation zootechnique d'une méthode originale et enfin, l'analyse fonctionnelle de la méthode, une fois son efficacité démontrée.

Pour des raisons de moyens limités et d'infrastructures inadaptées à la conduite de tels dispositifs, le comité de pilotage scientifique du projet "Appui à la profession piscicole du Centre-Ouest" a circonscrit son domaine d'investigation à la première étape, la définition des thèmes les plus intéressants pour le développement de la pisciculture. Les essais conduits sur la station de Gagnoa ont donc pour unique objectif d'élaborer des hypothèses sur l'intérêt potentiel de différentes techniques.

Il n'y a pas de répétition des différents traitements testés mais c'est là une décision du comité de pilotage. L'absence d'un étang témoin non empoisonné relève aussi d'une décision de ce comité. De plus, différents accidents sont survenus (lessivage de produits phyto-sanitaires ; présences de macrophytes en décomposition dans un étang témoin ; débordement d'étang etc.) et limitent la portée des interprétations. Ils sont cependant représentatifs des conditions de la production dans la région.

Pour les raisons précédemment évoquées et grâce à la grande réceptivité des pisciculteurs aux résultats des expérimentations conduites sur la station de Gagnoa, la validation ou le rejet des hypothèses se fait en milieu réel, sur les fermes, et non pas dans le cadre d'un dispositif de recherche agronomique. Compte tenu de la variabilité des situations rencontrées, seuls les traitements les plus robustes²⁶, et donc les plus intéressants, sont validés par cette méthode.

26 C'est-à-dire qui produisent une amélioration notable de la production dans une large gamme de situations.

Au regard de la rigueur nécessaire à la mise en relation d'un niveau de traitement avec un rendement piscicole, cette approche n'est pas satisfaisante. L'étude du réseau trophique menée en parallèle à ces expérimentations comporte deux volets. La description de l'évolution de différents indicateurs physico-chimiques et biologiques est le plus important. Cet aspect du travail se rapproche fort des études en écologie aquatique susceptibles d'être réalisées ailleurs, comme la comparaison de deux lacs ayant des statuts trophiques différents. L'absence de duplication n'est pas préjudiciable à cette partie du travail. Quant à l'interprétation des variations observées, elle est plus problématique lorsqu'il s'agit de relier le traitement à l'observation réalisée. Toutefois, comme pour les travaux d'écologie aquatique précédemment évoqués, des études complémentaires *in vitro* ou en mésocosmes permettent de trancher.

Cependant, les traitements recherchés devant être robustes, il est légitime de penser que la probabilité qu'ils passent inaperçus lors du test sur la station est relativement faible. Ensuite, une telle approche apporte en un minimum de temps des résultats pertinents à défaut d'être rigoureux. Il peut en résulter des perspectives particulièrement intéressantes, et certaines revues scientifiques comme *Aquaculture*²⁷ relatent les résultats d'études exploratoires similaires (comme celle d'Edwards *et al.*, 1981).

4.3. Approches utilisées

a. Tests biologiques

La technique des tests biologiques employée ici ("bioassays" en anglais) est ancienne puisqu'elle a été conçue en 1927 par Schreiber (Dufour et Slepoukha, 1981 ; Forsberg et Claesson, 1981). Elle consiste à étudier la capacité de croissance du phytoplancton dans une eau naturelle modifiée par l'apport d'un élément nutritif supposé limitant pour la production primaire. Deux hypothèses sous-tendent les conclusions de ce genre d'étude :

- la fertilité des milieux aquatiques résulte de la production primaire,
- la croissance phytoplanctonique est, à un moment donné, limitée par un seul facteur (loi de Liebig).

La critique de ces deux hypothèses est aisée, en particulier dans des milieux comme les étangs de pisciculture. En effet, l'importance de la production hétérotrophe dans le rendement piscicole

27 Elsevier Scientific Publishing Company.

a maintes fois été soulignée, et les écarts à la loi de Liebig sont nombreux. Il n'en demeure pas moins qu'en l'absence d'informations sur les milieux étudiés, une telle approche présente un intérêt car :

- la croissance algale intègre de nombreux équilibres chimiques. Il est donc possible d'établir un lien entre le traitement et son impact sur la croissance du phytoplancton sans préjuger, voire en ignorant tout, des mécanismes qui ont soutenu cet impact. C'est appréciable lorsque le milieu étudié est encore mal connu.
- c'est une approche qui se préoccupe d'éléments dynamiques (la relation "sels nutritifs-phytoplancton"), à la différence de la description statique qui consiste à mesurer à un instant donné différents paramètres sans préjuger de leur évolution ultérieure. Ces deux approches sont donc complémentaires.
- elle est relativement aisée à mettre en oeuvre

Les résultats produits sont intéressants, et Yusoff et McNabb (1989) ont d'ailleurs utilisé cette technique pour démontrer que l'eau de leurs étangs est limitée par le phosphore, mais les causes exactes des phénomènes observés sont difficilement identifiables, et nécessitent de réaliser des tests complémentaires. Les mécanismes mis en évidence sont complexes et de nombreux facteurs semblent intervenir. Une démarche analytique classique supposerait leur détermination à travers de nombreux tests avec contrôle du pH et du potentiel d'oxydoréduction, variation des concentrations en fer, en tanins etc.. Ceux-ci n'ont pas été réalisés car cette approche expérimentale se préoccupe exclusivement du lien entre de concentrations en sels nutritifs et la croissance du phytoplancton. Sans en nier l'importance écologique, il n'apparaît pas, à l'échelle de la région, que cette étape soit essentielle à la formation du rendement piscicole, et elle ne justifie pas les investissements en temps et moyens qu'elle nécessite.

b. Suivi de la qualité de l'eau

L'observation et le suivi des caractéristiques physico-chimiques et biologiques des milieux est certainement la technique la plus instructive, car elle montre la distribution de la ressource et son évolution au cours du temps. Sous réserve de la compléter par des données sur la valeur nutritive des différents compartiments et leur exploitation par les poissons, elle devrait permettre d'identifier les bases de la production piscicole. En contrepartie, elle ne permet pas d'apprécier très précisément les flux entre organismes, et surtout, elle suppose la conduite simultanée de nombreuses approches sectorielles. Donc, lorsque l'importance de certains

compartiments est sous-estimée, comme c'est le cas du sédiment dans ce travail, ou que les méthodologies adéquates ne sont pas forcément disponibles (bactériologie), cette approche ne permet qu'une explication partielle de la formation du rendement piscicole.

4.4. Matières en suspension

La variation de poids avant et après filtration sur filtre Whatman en fibre de verre et dessiccation à poids constant sert à déterminer la concentration en matières en suspension. Les résultats obtenus au cours de ce travail ne sont pas présentés car ils posent de nombreux problèmes.

Les auteurs utilisent en général des filtres Whatman GF/C de porosité 1,2 μm , mais certaines équipes (CRO d'Abidjan en particulier) préfèrent la qualité Whatman GF/F, de porosité inférieure, 0,7 μm , donc ayant une meilleure rétention. Cecchi (1992) ayant observé la situation inverse, les résultats de MES obtenus avec ces deux qualités de filtres sont comparés dans la figure 9. Si les valeurs sont semblables pour les échantillons peu riches en matières en suspension, les résultats sont fortement surestimés dès que les milieux sont chargés en particules (Fig. 9), ce qui est conforme à l'hypothèse d'une meilleure rétention par la qualité GF/F.

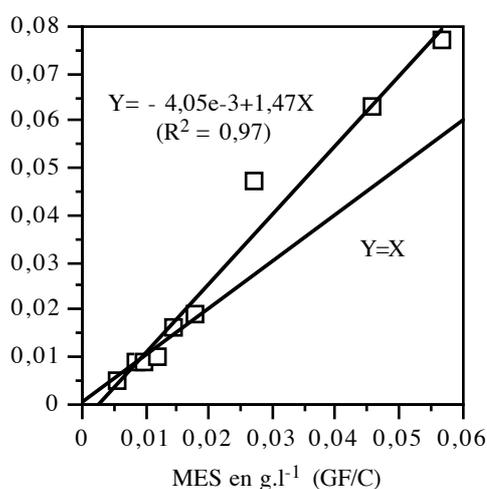


Figure 9 : Valeurs moyennes de MES (en g.l^{-1} de matières sèches) obtenues pour un même échantillon en utilisant un filtre Whatman GF/F et un filtre Whatman GF/C (deux valeurs par mesure).

Ce test permet aussi d'observer la mauvaise reproductibilité des résultats. Les différences entre deux valeurs obtenues pour un même échantillon sont présentées dans la figure 10. Elles sont parfois très importantes, jusqu'à 60-70% d'écart, sans qu'il soit possible de le supposer *a priori*. Les particules de grande taille, dont la distribution est aléatoire, en sont vraisemblablement la cause. En océanologie, les éléments supérieurs à 300 μm peuvent être négligés car ils sont peu

abondants (Aminot, 1983 b). Tel n'est pas le cas des étangs de pisciculture, et pour obtenir une meilleure estimation, il n'est donc pas possible de réaliser une préfiltration, ni d'augmenter les volumes filtrés car des phénomènes de colmatage surviennent alors. En réduisant la porosité réelle, ils faussent la valeur de MES (Corbin, comm. pers., 1995). La multiplication du nombre de répétitions pourrait peut-être réduire statistiquement les incertitudes, mais elle est incompatible avec les contraintes de terrain.

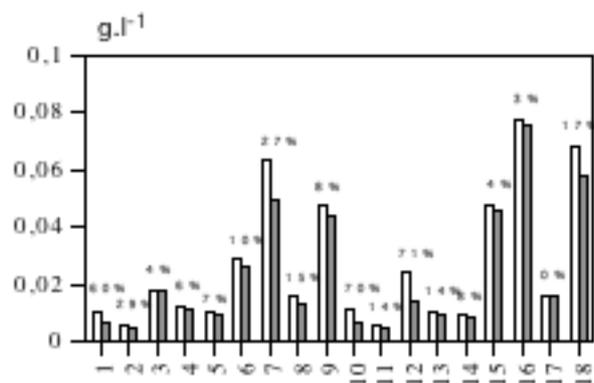


Figure 10 : Valeurs des deux mesures de MES obtenus pour un même échantillon (à gauche) et différence (en %) entre ces deux valeurs.

Face à ces incertitudes, la mesure des matières en suspension n'a été réalisée que pour la première série de mesure et est abandonnée par la suite. Les méthodes de détermination des MES par centrifugation ou par mesure de la décantabilité d'Imhoff, consistant à récolter et à peser les particules sédimentées d'un échantillon d'eau formolée, sont vraisemblablement mieux adaptées à ce type de milieu, car elles utilisent des volumes plus importants.

C. Résultats

1. Expériences en mésocosme ou *in vitro*

1.1. Etude au moyen de tests biologiques des principaux éléments nutritifs limitants

a. Lorsque l'eau est riche en tanins

Dans l'étang 16, riche en tanins et lignines totaux ($3,4-3,6 \text{ mg.l}^{-1}$), les résultats des tests sont différents selon la nature du sel nutritif (Fig. 11). Quelle que soit la dose, les apports de phosphore n'ont pas d'effet, alors que l'azote entraîne une augmentation significative de la biomasse chlorophyllienne. Cette réponse du phytoplancton est proportionnelle aux apports d'engrais puisqu'elle suit l'équation $[\text{Chl } a] = 11 [\text{N-NH}_3] + 72,1$ ($R^2=0,902$).

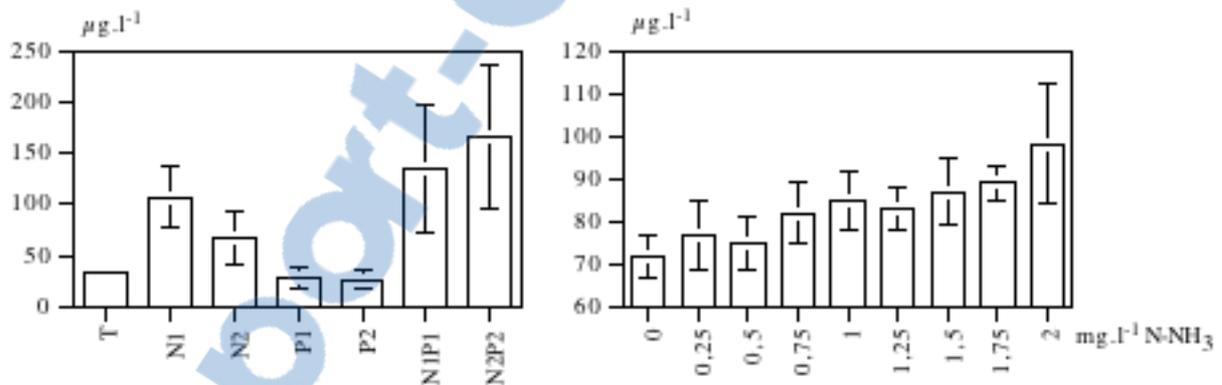


Figure 11 : Concentrations en chlorophylle a (moyenne et écart type) mesurées après 3 jours d'incubation de l'eau de l'étang 16 après traitements ('N'=NH₄⁺, 'P'=PO₄³⁻, '1'= 1 mg.l⁻¹, '2'= 2 mg.l⁻¹ dans le graphique de gauche, et apports croissants d'azote ammoniacal dans le graphique de droite)

Les apports conjoints d'azote et de phosphore permettent l'obtention de biomasses élevées, mais la variabilité des résultats est grande. De plus, à teneur en azote ammoniacal constante (1 mg.l⁻¹), les apports croissants de phosphore (entre 0 et 2 mg.l⁻¹) n'ont aucun impact sur le développement chlorophyllien.

b. Lorsque l'eau est riche en fer

L'eau utilisée dans ce test est riche en fer, en particulier dans l'étang 31, et les concentrations varient au cours du temps puisqu'elles sont plus élevées le 21 mars 1994 (Tabl. 7).

Tableau 7 : Concentrations en fer total (mg.l^{-1}) dans les deux étangs de Guezem lors des échantillonnages pour les tests biologiques

	20/12/93	21/3/94
Etang 31 (+Fe)	4,3	8,2
Etang 32 (-Fe)	3,7	5,2

Dans l'étang le plus riche en fer, l'apport de phosphore n'entraîne pas de variation significative de la concentration en chlorophylle, alors que l'azote stimule le phytoplancton (Fig. 12). Dans l'autre étang, moins riche en fer, le phosphate ne permet l'accroissement de la biomasse chlorophyllienne que le 20 décembre 1993, alors que l'ammoniaque a toujours un effet positif (trois fois plus de chlorophylle que le témoin).

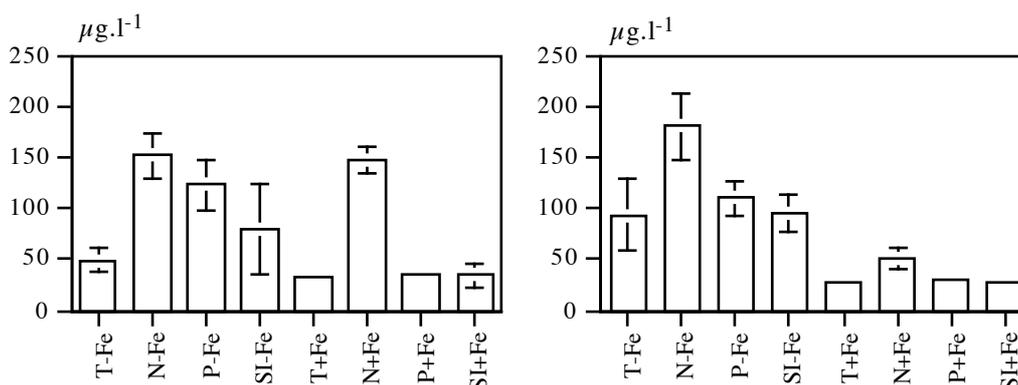


Figure 12 : Concentrations en chlorophylle a (moyenne et écart type) mesurées après 3 jours d'incubation de l'eau des étangs 31 et 32 ayant subi différents traitements ('N'= NH_4^+ à 1 mg.l^{-1} , 'P'= PO_4^{3-} à 1 mg.l^{-1} , 'Si'=Silice à 1 mg.l^{-1})

1.2. Estimation de la libération d'éléments nutritifs par le son de riz

Les sels nutritifs libérés par la minéralisation du son de riz sont essentiellement l'azote ammoniacal et le phosphate (Tabl. 8), dans un rapport N/P= 2/3 (mol/mol). Les concentrations en nitrate et nitrite sont en revanche minimes.

Tableau 8 : Quantités d'azote minéral (N-NH₃; N-NO₂, N-NO₃) et de phosphate libérées en 40 jours par la minéralisation de 50 g de son de riz.

Paramètre	1	2	3	4	5	Moyenne	Ecart type
Masse de son	50 g					50 g	-
Durée	40 j					40 j	-
mg N-NH ₃ .l ⁻¹	121	118	119	137	126	124	7,8
mg N-NO ₂ .l ⁻¹	0,004	0,005	0,007	0,005	0,011	0,006	0,003
mg N-NO ₃ .l ⁻¹	0,03	0,03	0,03	0,03	0,05	0,03	0,009
mg PO ₄ .l ⁻¹	1310	1350	1050	1250	1300	1252	118

1.3. Comportement alimentaire du tilapia en aquarium

Le milieu "aquarium" évolue rapidement et l'interface eau/sédiment est colonisée par une faune et une flore abondantes. Les débris de son de riz non consommés ou rejetés s'accumulent sur le fond et forment un tapis en décomposition très propice au développement d'algues benthiques, diatomées, cyanobactéries et algues filamenteuses. Les organismes zooplanctoniques sont aussi très abondants à ce niveau.

Les tilapias creusent un nid dans le sédiment, dans lequel ils résident le plus souvent. Pendant la nuit, ils sont dans un état apparent d'inactivité complète, sur le fond de l'aquarium. Pendant la journée, quatre comportements sont observés.

1. Face à un stress, les poissons demeurent en profondeur et la fréquence de battements des opercules est plus élevée qu'à l'habitude. Parfois, ils effectuent un saut brutal hors de l'eau.
2. Juste après un apport de son de riz, les poissons adoptent le comportement (1), mais si l'observateur s'éloigne, ils viennent rapidement aspirer la pellicule d'eau superficielle. Au bout de quelques secondes, ils replongent et effectuent des mouvements au niveau de la bouche. Après 10 à 20 secondes, ils entament une remontée et recrachent une fraction importante des particules ingurgitées, les enveloppes de riz semblant pratiquement toutes rejetées. Ils recommencent ensuite le cycle jusqu'à satiété.
3. Le poisson peut se trouver en pleine eau, bien que cela ne soit pas l'attitude la plus fréquemment observée. L'alimentation par filtration a probablement lieu à cette occasion.
4. Le plus souvent, le poisson est à proximité du sédiment. Parfois, il broute puis recrache certains éléments repérés visuellement, mais le plus souvent, le corps légèrement incliné vers l'avant, il agite ses nageoires ventrales afin de remettre en suspension de grosses particules ou agrégats de matière organique qu'il ingère ensuite.

2. Observations de terrain

2.1. Description des étangs de la région Centre-Ouest

a. Etude de la variabilité interétang

a.1. Conditions climatiques

Les deux missions sont réalisées pendant des périodes climatiques de transition (Fig. 13). Les précipitations atteignent 43,9 mm la troisième décade d'août 1993 et 3 mm pendant la deuxième décade d'avril 1994. Pendant la première campagne d'échantillonnage, qualifiée de "Saison des pluies", l'eau est abondante en raison de précipitations importantes les mois précédents. Les pluies sont alors peu agressives et durent longtemps. La deuxième série de mesures est réalisée au début de la grande saison des pluies, à un moment où l'eau est rare, les sources sont tarées, la nappe phréatique est profonde. La sécheresse est accentuée en 1994 par des précipitations peu abondantes, irrégulières, mais relativement violentes. Le manque d'eau est la caractéristique essentielle de cette période, qualifiée de "Saison sèche". Les températures minimales et maximales sont de 21,8–28,7 °C fin août 1993 et de 22,4–32,9 °C mi-avril 1994.

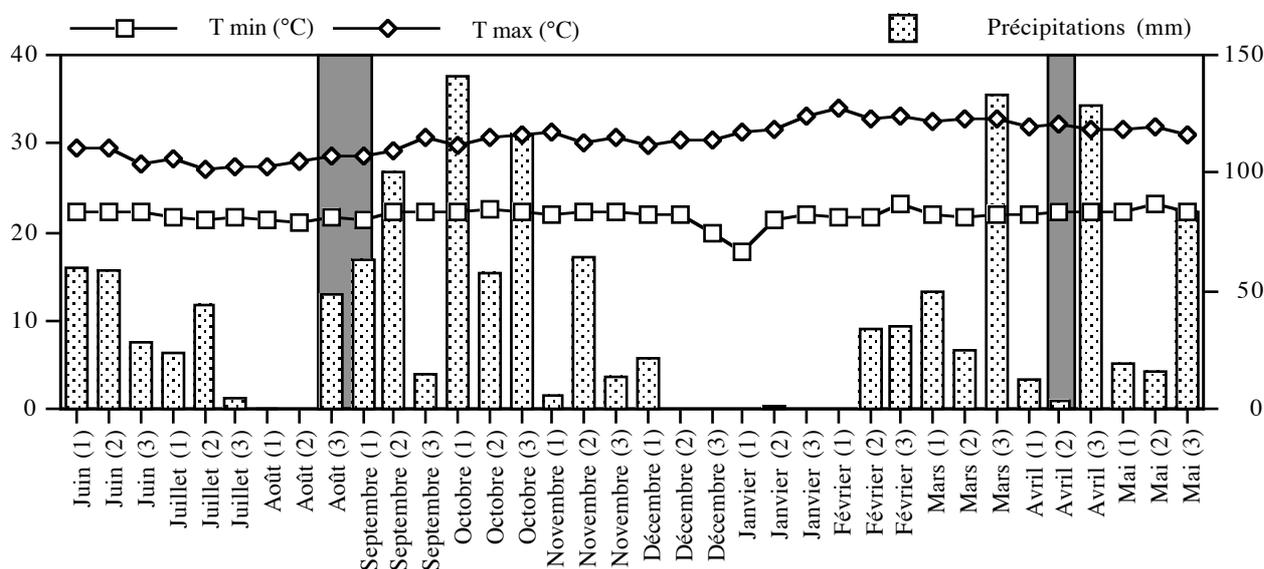


Figure 13 : Précipitations et températures minimales et maximales à Gagnoa entre juin 1993 et mai 1994 (données décadaires). Les deux périodes de visite d'étangs (saison sèche et saison des pluies) apparaissent en grisé (Source : IDESSA)

a.2. Paramètres physiques

Pendant la saison des pluies, la température oscille entre 23,5 et 28,1°C le matin, 26,9 et 31,9 le soir et entre 27,2–29,4°C le matin et 32,5–36,5°C le soir en saison sèche. Les températures maximales correspondent aux jours où l'éclairement est intense et les températures minimales aux périodes de temps couvert. Pour cette raison, les étangs sont souvent plus chauds en avril qu'en août. Lorsque les mesures sont réalisées le même jour sur une même ferme, les résultats sont généralement homogènes, mais il existe aussi des situations propres à certains étangs comme l'enherbement du 13, ou les cyanobactéries dans le 33.

L'utilisation de papier pH étant une méthode approximative, les valeurs se rapportant aux étangs 13 à 30 (août 1993) ne sont pas prises en compte. Dans la région, l'eau est légèrement acide mais le pH varie néanmoins entre 6,3 et 7,8 le matin, et entre 6,1 et 9,0 le soir en saison des pluies. En saison sèche, il oscille entre 6,7 et 7,9 le matin et entre 7,5 et 9,5 en fin de journée. Les sites ombragés (11) ou en cours de remplissage (7) ont les pH les plus faibles. Les valeurs maximales sont observées dans un étang très fertilisé (6). Dans les zones rurales, le pH matinal est légèrement plus faible que dans la plupart des zones périurbaines, et l'eau semble moins tamponnée.

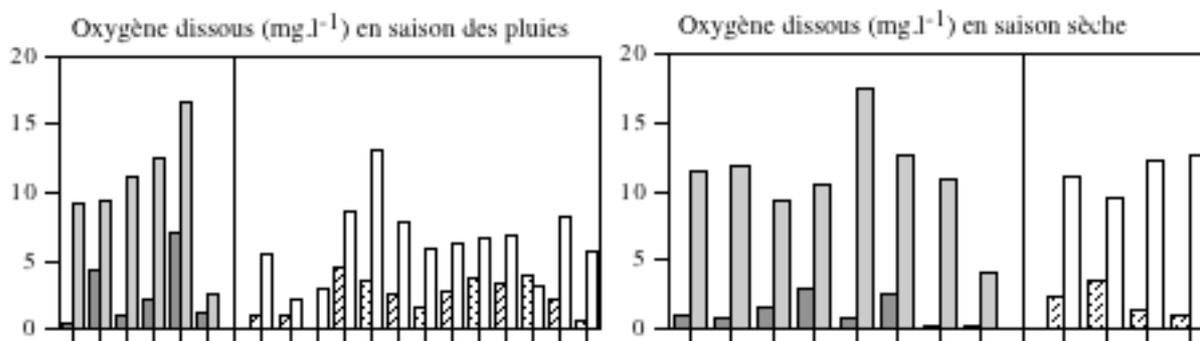


Figure 14 : Concentration en oxygène dissous en subsurface le matin et le soir dans différents étangs ruraux et périurbains (données acquises en saison des pluies et en saison sèche)

L'oxygénation matinale est comprise entre 0,1 et 7,1 mg.l⁻¹, soit 4 à 86% de saturation, en saison des pluies et entre 0,1 et 3,4 mg.l⁻¹, soit 1 à 45% de saturation en saison sèche (Fig. 14). En fin de journée, elle oscille entre 2,2 et 16,7 mg.l⁻¹ (29 à 216%) en saison des pluies et entre 4 et 17,5 mg.l⁻¹ (56 à 245%) en saison sèche. Ces valeurs ne varient pas significativement au cours de l'année.

Les étangs périurbains bien fertilisés (1, 6, 28, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 40 et 41) sont très peu oxygénés le matin ($0,1 \text{ mg.l}^{-1}$) mais atteignent et dépassent 15 mg.l^{-1} en fin de journée. Les étangs peu fertilisés (4, 5, 13, 14, 15, 18, 19, 20, 22, 26, 29) sont au contraire moins désoxygénés en début de journée ($>2 \text{ mg.l}^{-1}$), mais leurs fluctuations journalières ont une amplitude plus faible. L'ombrage lié à la végétation environnante (7 et 11) ou à des macrophytes flottants comme *Pistia stratiotes* (12), l'activité hétérotrophe associée aux développements de cyanobactéries (33) ou les opérations techniques comme la vidange (21) et les pêches de contrôle (5) conduisent également à des valeurs anormalement faibles.

La conductivité (à 25°C) est comprise entre 49 et $481 \mu\text{S.cm}^{-1}$ en saison des pluies et entre 58 et $508 \mu\text{S.cm}^{-1}$ en saison sèche (Fig. 15). Dans les étangs ruraux (4, 7, 11, 13, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 26 et 27) elle est généralement faible, $<150 \mu\text{S.cm}^{-1}$ le plus souvent, alors qu'elle est plus forte dans les étangs périurbains ($>200 \mu\text{S.cm}^{-1}$). En particulier, l'eau est naturellement très conductrice en ville car les bas-fonds drainent les eaux usées. Ainsi, les étangs 34 à 41 sont en aval de l'abattoir de Daloa.

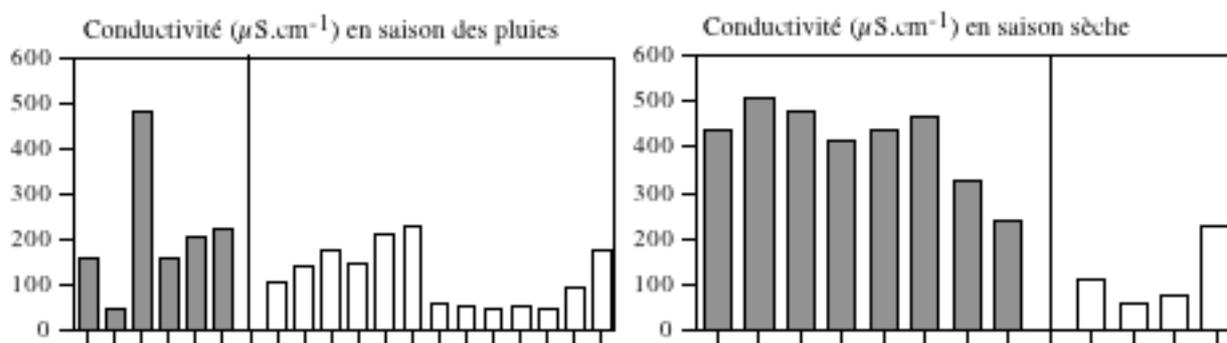


Figure 15 : Conductivité de l'eau à 25°C dans différents étangs ruraux et périurbains en saison des pluies et en saison sèche.

Des différences importantes apparaissent entre plusieurs étangs d'un même site, en fonction du traitement appliqué (5-6), mais la fertilisation est parfois insuffisante pour modifier significativement la conductivité de l'étang traité (21-17 à 20).

a.3. Paramètres chimiques

a.3.1. Sels nutritifs

Les concentrations en orthophosphate sont très variables, de $0,04$ à $11,7 \text{ mg.l}^{-1}$ en saison des pluies et de $0,02$ à $2,27 \text{ mg.l}^{-1}$ en saison sèche (Fig. 16).

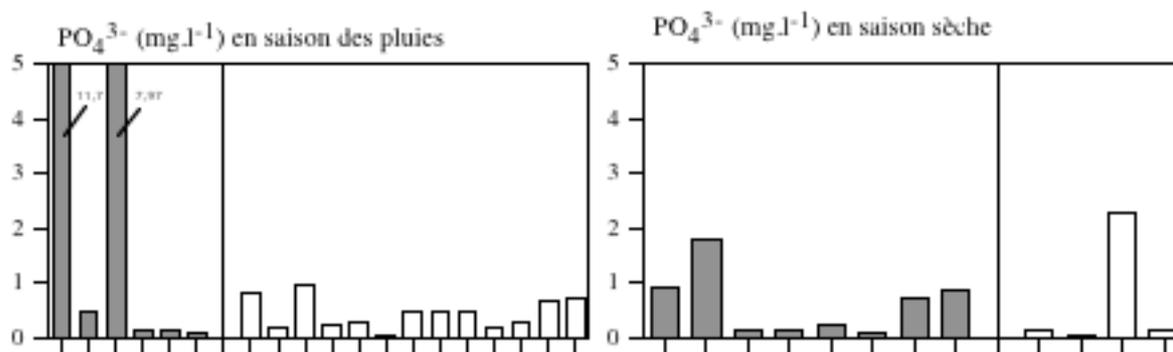


Figure 16 : Concentrations en (ortho)phosphate dans l'eau de différents étangs ruraux et périurbains en saison des pluies et en saison sèche.

Les valeurs les plus élevées sont dans des étangs périurbains fertilisés de manière excessive. L'étang 1 reçoit ainsi du son de riz et l'étang 6, de la fiente de volaille. Les plus performants et les mieux fertilisés sont pauvres en orthophosphate résiduel (36, 37, 38 et 39) et les différences entre ces étangs périurbains et ceux éloignés des villes sont faibles, les teneurs étant en général inférieures à 1 mg.l^{-1} . Sur un même site, il y a parfois peu de différence entre les étangs (13-14-15, 22 et 23, 28-29-30) mais lorsqu'elles sont importantes, elles dépendent de l'importance de la fertilisation (5 et 6 ou 34 à 39 par exemple).

L'azote minéral total (azote ammoniacal, N-NH_3 , nitrate, N-NO_3 , et nitrite, N-NO_2) varie entre $0,083$ et $2,946 \text{ mg.l}^{-1}$ en saison des pluies et entre $0,171$ et $0,747 \text{ mg.l}^{-1}$ en saison sèche (Fig. 17). Les valeurs les plus élevées résultent des apports fertilisants (1, 6, 28) ou de la richesse naturelle de l'eau, comme le 30 en contrebas d'un site de maraîchage fertilisé. Ailleurs, les teneurs résiduelles sont faibles ($<1 \text{ mg.l}^{-1}$), et il n'y a pas de différence liée à leur éloignement des villes. Sur un même site, des écarts n'apparaissent que lorsque le niveau de fertilisation diffère fortement (5 et 6 par exemple).

Des trois formes mesurées, la forme ammoniacale est en général la plus abondante. Elle est comprise entre $0,08$ et $1,636 \text{ mg.l}^{-1}$ en saison des pluies et entre $0,1$ et $0,62 \text{ mg.l}^{-1}$ en saison sèche. Les concentrations en nitrate sont faibles : 0 à $2,1 \text{ mg.l}^{-1}$ en saison des pluies et $0,02$ à $0,08 \text{ mg.l}^{-1}$ en saison sèche. Dans certains étangs peu renouvelés (13, 14, 15, 28) ou très fertilisés (1 et 6), c'est la forme azotée dominante. Les concentrations en nitrites sont faibles et comprises entre 0 et $0,042 \text{ mg.l}^{-1}$ en saison des pluies et entre $0,008$ et $0,033 \text{ mg.l}^{-1}$ en saison sèche.

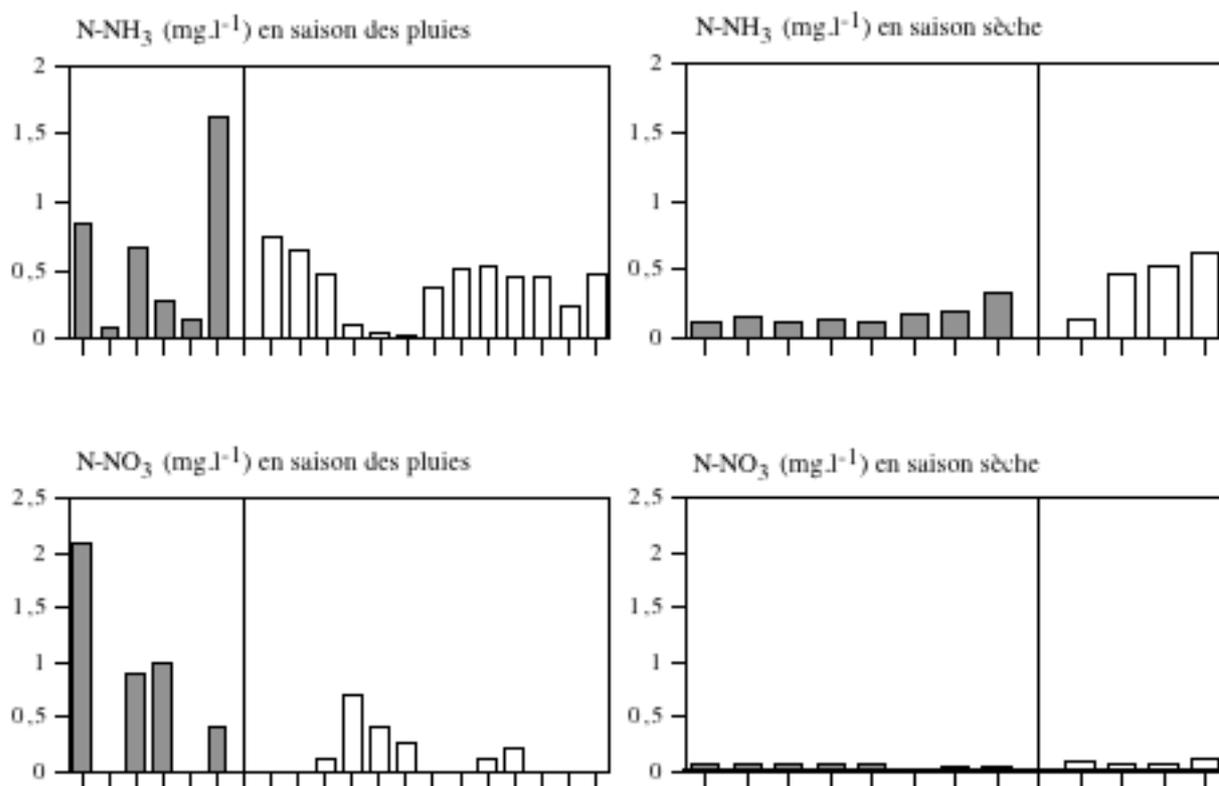


Figure 17 : Concentrations en azote (ammoniacal, nitrate, nitrite) dans l'eau de différents étangs ruraux et périurbains en saison des pluies et en saison sèche.

a.3.2. Fer

Le fer total (Fig. 18) est parfois abondant, mais les différences sont importantes d'un site à l'autre (entre $0,096 \text{ mg.l}^{-1}$ et $4,82 \text{ mg.l}^{-1}$). Le plus souvent, ces concentrations sont faibles ($<1 \text{ mg.l}^{-1}$), les teneurs élevées résultant systématiquement de particularités du site, comme pour les étangs 7 et 18 en cours de remplissage ou les 40 et 41, peu entretenus.

Les concentrations en fer ferreux sont généralement très faibles ($<0,1 \text{ mg.l}^{-1}$), sauf dans les étangs 4 (non entretenu) 40 et 41 (riches en fer total).

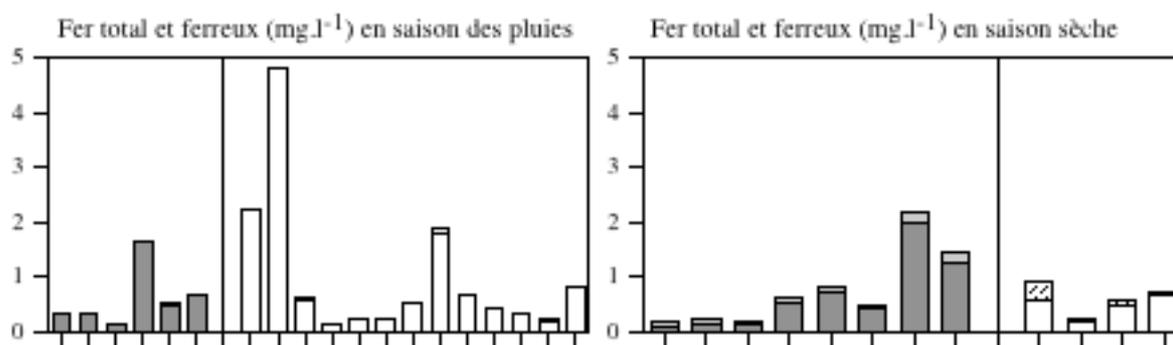


Figure 18 : Concentrations en fer total et fer ferreux dans l'eau de différents étangs ruraux et périurbains en saison des pluies et en saison sèche.

a.3.3. Tanins et lignines totaux

Les concentrations en tanins et lignines totaux sont comprises entre $0,8 \text{ mg.l}^{-1}$ et $3,6 \text{ mg.l}^{-1}$ (Fig. 19). La localisation géographique ne suffit pas à expliquer les différences observées puisque les étangs les plus riches sont en zone forestière (8 à 10, 16, 31 et 32) ou en périphérie des villes (40 et 41).

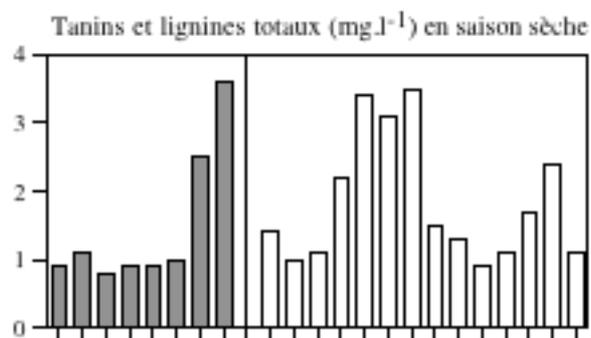


Figure 19 : Concentrations en tanins et lignines totaux dans l'eau de différents étangs ruraux et périurbains en saison sèche.

a.4. Paramètres biologiques

a.4.1. Chlorophylle

En saison des pluies, les valeurs sont comprises entre $1,3$ et $1106 \text{ } \mu\text{g.l}^{-1}$ (Fig. 20). En saison sèche, la concentration minimale est de $28,4 \text{ } \mu\text{g.l}^{-1}$ et la valeur maximale, de $433,3 \text{ } \mu\text{g.l}^{-1}$.

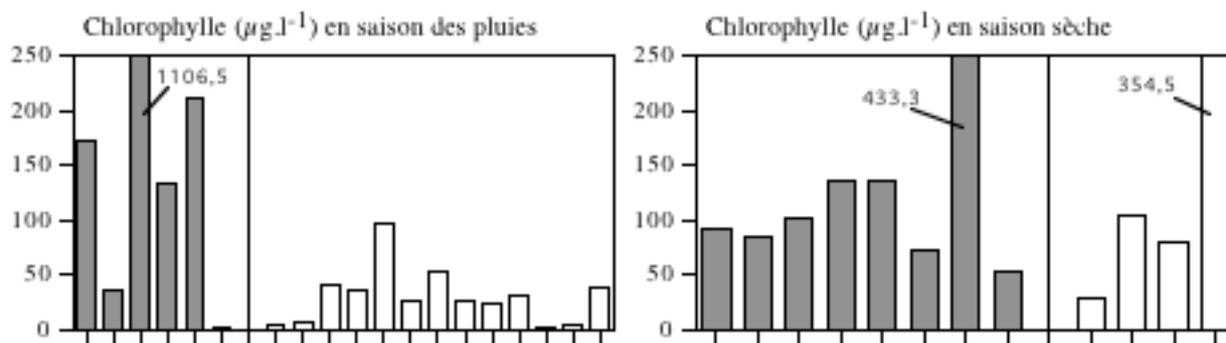


Figure 20 : Concentrations en chlorophylle dans l'eau de différents étangs ruraux et périurbains en saison des pluies et en saison sèche.

Les maximums correspondent à des étangs très fertilisés (6) ou à ceux dans lesquels les cyanobactéries sont abondantes (33). Les minimums se situent dans des sites abandonnés (30, 11) ou peu entretenus (21). En milieu rural, les concentrations sont généralement plus faibles qu'en milieu périurbain ($<100 \mu\text{g.l}^{-1}$). Sur un même site, elles sont parfois similaires (17 à 20), mais des différences liées à l'importance de la fertilisation (17 à 21, 5-6 ou 40-41) ou à la turbidité d'origine argileuse (28-29 et 30) peuvent apparaître.

a.4.2. Phytoplankton

Les espèces algales les plus fréquentes appartiennent aux chlorococcales (*Cosmarium* sp., différentes espèces de *Scenedesmus* sp., dont *S. quadricauda* et *S. falcatus*), aux volvocales (*Chlamydomonas* sp.) ou aux eugléniens (*Euglena* sp., *Trachelomonas* sp.). Les cyanobactéries (*Oscillatoria* sp.) sont relativement peu abondantes, sauf lorsqu'elles prolifèrent en masse comme dans l'étang 30. Néanmoins, le plus souvent, les espèces nanoplanctoniques (i.e. $< 3 \mu\text{m}$) prolifèrent, et représentent, en nombre d'individus, le groupe dominant.

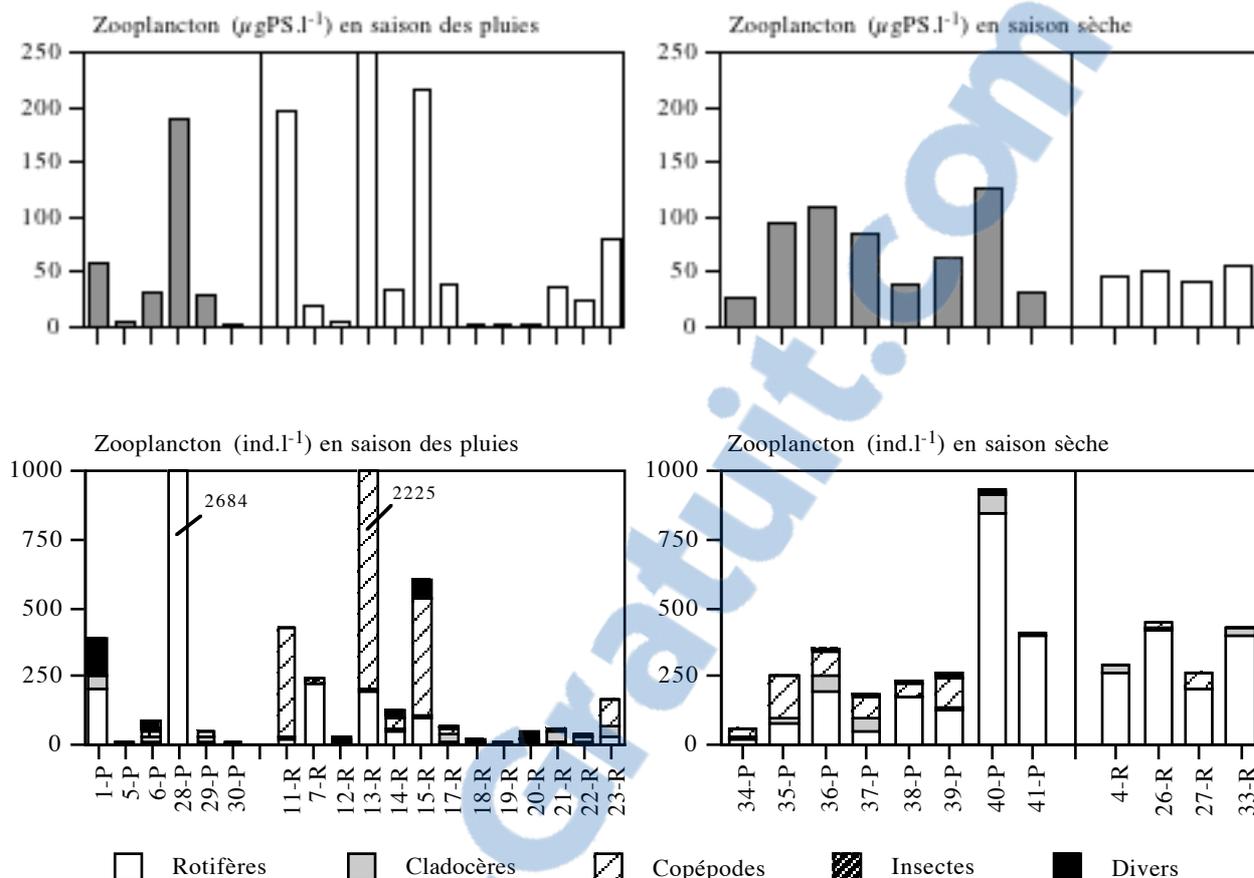


Figure 21 : Biomasse sèche (en $\mu\text{g.l}^{-1}$) et abondance (en ind.l^{-1}) des organismes zooplanctoniques dans l'eau de différents étangs ruraux et périurbains en saison des pluies et en saison sèche.

a.4.3. Zooplancton

Les espèces zooplanctoniques les plus abondantes en nombre d'individus sont *Thermocyclops docipiens* pour les copépodes, *Moina micrura* pour les cladocères et *Brachionus* sp. et *Asplanchna* sp. pour les rotifères. Ces espèces, relativement communes, ont pour la plupart déjà été décrites en Côte d'Ivoire (Lamott, 1977 ; De Ridder, 1984 ; De Ridder et Pourriot, 1984).

L'abondance numéraire de l'ensemble des organismes appartenant aux copépodes, cladocères et rotifères est présentée dans la figure 21. Deux étangs sont relativement riches en zooplancton, l'un en copépodes, essentiellement sous leur forme nauplius (2025 ind.l^{-1}) et l'autre en rotifères appartenant au genre *Brachionus* (2682 ind.l^{-1}). Le plus souvent, l'abondance zooplanctonique avoisine 250 ind.l^{-1} ou $50\text{-}100 \mu\text{g.l}^{-1}$ de matière sèche.

a.5. Rendements piscicoles

Les rendements piscicoles présentés dans la figure 22 sont des estimations du potentiel de chaque ferme, réalisées à partir des données disponibles dans le cadre du projet "Appui à la profession piscicole du Centre-Ouest". Au niveau régional, le rendement des étangs périurbains dépasse 4 t.ha⁻¹.an⁻¹, mais les étangs typiques (1, 38, 39) sont minoritaires dans ce travail. Les meilleurs étangs ruraux peuvent produire 2 t.ha⁻¹.an⁻¹, mais la plupart ne dépassent que rarement 1 t.ha⁻¹.an⁻¹.

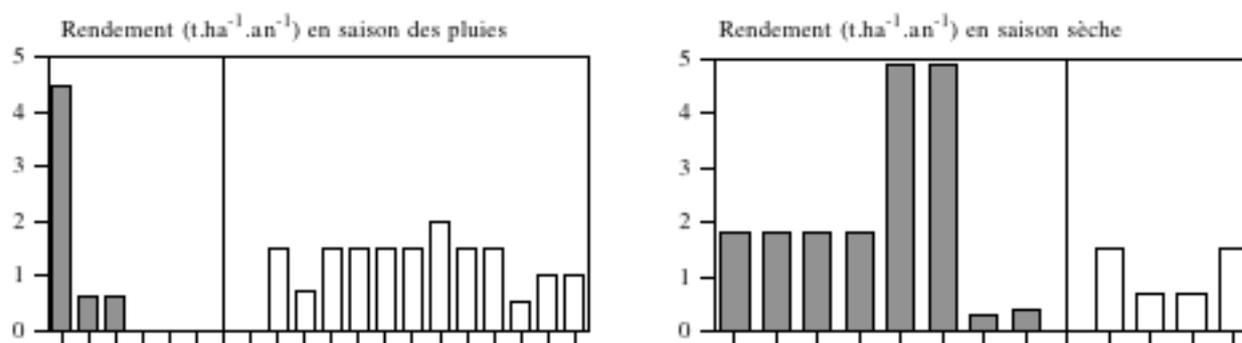


Figure 22 : Rendement piscicole des différents étangs ruraux et périurbains visités en saison des pluies et en saison sèche.

a.6. Etude complémentaire réalisée en collaboration avec le CRO-ORSTOM

a.6.1. Première mission

1. Caractéristiques météorologiques

Cette mission a lieu au début de la première saison des pluies (Fig. 13), alors que la température minimale est de 21,9°C et la température maximale de 32,9°C. La pluviométrie augmente brutalement après la campagne d'échantillonnage, avec 132,8 mm de pluie en 10 jours alors qu'elle totalise 143,1 mm pendant les 40 jours qui précèdent. Au moment où les étangs sont visités, les précipitations sont encore limitées : 12,5 mm en 10 jours.

2. Caractéristiques physico-chimiques

L'eau est chaude (>30°C) sur la plupart des sites (Tabl. 9). Les étangs 16 et 31 sont acides puisqu'en fin de journée leur pH reste inférieur à 7, et il en est de même pour l'étang 9, en début de journée. Ailleurs, l'acidité est moins forte, en particulier dans l'étang 44. La teneur en oxygène dissous n'est importante en début de journée que dans l'étang 9, peu fertilisé. En fin

de journée, elle dépasse 10 mg.l^{-1} , sauf dans le 31, riche en cyanobactéries. La conductivité est supérieure à $100 \mu\text{S.cm}^{-1}$, à l'exception des étangs 16 et 44 moins conducteurs.

Tableau 9 : Heure de l'échantillonnage, température (en °C), pH, concentration en oxygène dissous (en mg.l^{-1}) et conductivité (en $\mu\text{S.cm}^{-1}$). Les données se rapportant à l'étang périurbain sont en grisé.

	Heure	Température	pH	Oxygène dissous	Conductivité
44	18h30	31,2	8,02	11,3	89,7
2	18h30	31,9	8,43	10,7	142,3
9	8h30	26,8	6,36	5,1	131,8
16	16 h	31,3	6,15	10,3	68,6
31	18h30	34	6,6	6,4	108,2
32	18h30	33,1	8,1	11,4	143,5

3. Sels nutritifs

Les teneurs en phosphate (Tabl. 10) sont faibles dans la plupart des étangs ($<0,25 \text{ mg.l}^{-1}$), à l'exception du 44, fertilisé avec du son de riz ($>9 \text{ mg.l}^{-1}$), qui est aussi le plus riche en azote ammoniacal, avec le 31. Les autres contiennent peu de sels azotés, et les nitrites sont presque toujours absents.

Tableau 10 : Concentrations en phosphate ($\text{mg PO}_4.\text{l}^{-1}$), azote ammoniacal ($\text{mg N-NH}_3.\text{l}^{-1}$), nitrate ($\text{mg N-NO}_3.\text{l}^{-1}$) et nitrite ($\text{mg N-NO}_2.\text{l}^{-1}$) dans 6 étangs. Les données se rapportant à l'étang périurbain sont en grisé.

	Phosphate	Azote ammoniacal	Nitrate	Nitrite	Tanins	Fer total	Fer ferreux
44	9,04	0,136	0,032	0,002	-	-	-
2	0,14	0,028	0,011	0,003	3,6	1,308	0,11
9	0,16	0,097	0,019	0,003	4,0	0,965	0
16	0,24	0,094	0,009	0,003	4,1	1,4	0
31	0,23	0,111	0,024	0,004	1,3	8,25	0,33
32	0,17	0,028	0,018	0,006	1,9	5,22	0,18

Dans trois étangs ruraux (2, 9, 16), l'eau est riche en tanins et lignines totaux ($>3,5 \text{ mg.l}^{-1}$). Dans le cas du fer, ce sont les étangs 31 et 32 qui en contiennent le plus ($>5 \text{ mg.l}^{-1}$), les autres totalisant moins de $1,5 \text{ mg.l}^{-1}$.

4. Paramètres biologiques

4.1. Concentrations en chlorophylle

De fortes disparités sont observées au niveau de l'abondance chlorophyllienne (Tabl. 11). Le phytoplancton de l'étang périurbain 44 est anormalement pauvre, alors que celui de l'étang 32 est très abondant et forme une fleur d'eau. Il est également élevé dans le 2, alors que le périphyton de ce même étang contient peu de producteurs primaires : $3,6 \text{ mg.cm}^{-2}$ en

subsurface contre plus de 10 mg.cm^{-2} dans les autres. A proximité du fond, la concentration en chlorophylle est toujours faible, en particulier dans l'étang 9.

Tableau 11 : Concentration et densité de chlorophylle au niveau du plancton (en $\mu\text{g.l}^{-1}$) et du périphyton (en $\mu\text{g.cm}^{-2}$) dans six étangs de la région de Daloa-Gagnoa (Côte d'Ivoire). Les données se rapportant à l'étang périurbain sont en grisé.

	44	2	9	16	31	32
Plancton	50,7	368	166	106,6	217	434
Périphyton (haut)	-	3,6	13,2	15,6	-	-
Périphyton (bas)	-	5,5	1,6	5,4	-	-

4.2. Biomasse sestonique

Les biomasses de seston sont de 124 mg.l^{-1} dans l'étang 44, de 12 mg.l^{-1} dans l'étang *acadja* 16, de 120 mg.l^{-1} dans l'étang *acadja* 2, de $39,3 \text{ mg.l}^{-1}$ dans l'étang *acadja* 9 et de 54 et $35,7 \text{ mg.l}^{-1}$ respectivement dans les 31 et 32.

4.3. Spectre de taille du seston

La distribution des particules sestoniques inférieures à $25 \mu\text{m}$ varie d'un étang à l'autre (Fig. 23). Trois tendances sont distinguées. La plus fréquente (étangs 2, 9 et 44) traduit une abondance des petites particules ($<10 \mu\text{m}$) et un appauvrissement lorsque la taille s'accroît. Cette réduction est lente et progressive (9) ou très rapide (étang 44).

L'étang 32 illustre une autre tendance, marquée par l'abondance des particules ayant une taille intermédiaire ($10\text{--}15 \mu\text{m}$). Enfin, dans les étangs 16 et 31, le spectre de taille ne varie guère et la densité sestonique n'est jamais élevée.

4.4. Composition spécifique du phytoplancton

L'étang 44, très diversifié contient une majorité de *Scenedesmus* sp. et de cyanobactéries coloniales. L'étang *acadja* 16 est très pauvre en phytoplancton et les quelques espèces retrouvées appartiennent aux genres *Selenastrum* sp., *Ankistrodesmus* sp. et *Tetraedron* sp. La flore planctonique de l'autre étang *acadja* (2) est dominée par les algues coloniales, en particulier des cyanobactéries, et quelques algues filamenteuses. Dans l'étang *acadja* 9, le phytoplancton contient de très nombreuses petites cellules appartenant aux diatomées présentes en grand nombre (*Navicula* sp.), aux chlorococcales comme *Scenedesmus* sp. et aux euglénophycées (*Phacus* sp.). Les 31 et 32 sont très riches en cyanobactéries. Dans le premier, les populations algales sont assez diversifiées, mais *Anabaena spiroides* et *Closteriopsis* sp. sont

les plus abondantes. Dans le second, peu diversifié, cette dernière espèce domine, avec quelques euglénophycées et trois *Scenedesmus* sp.

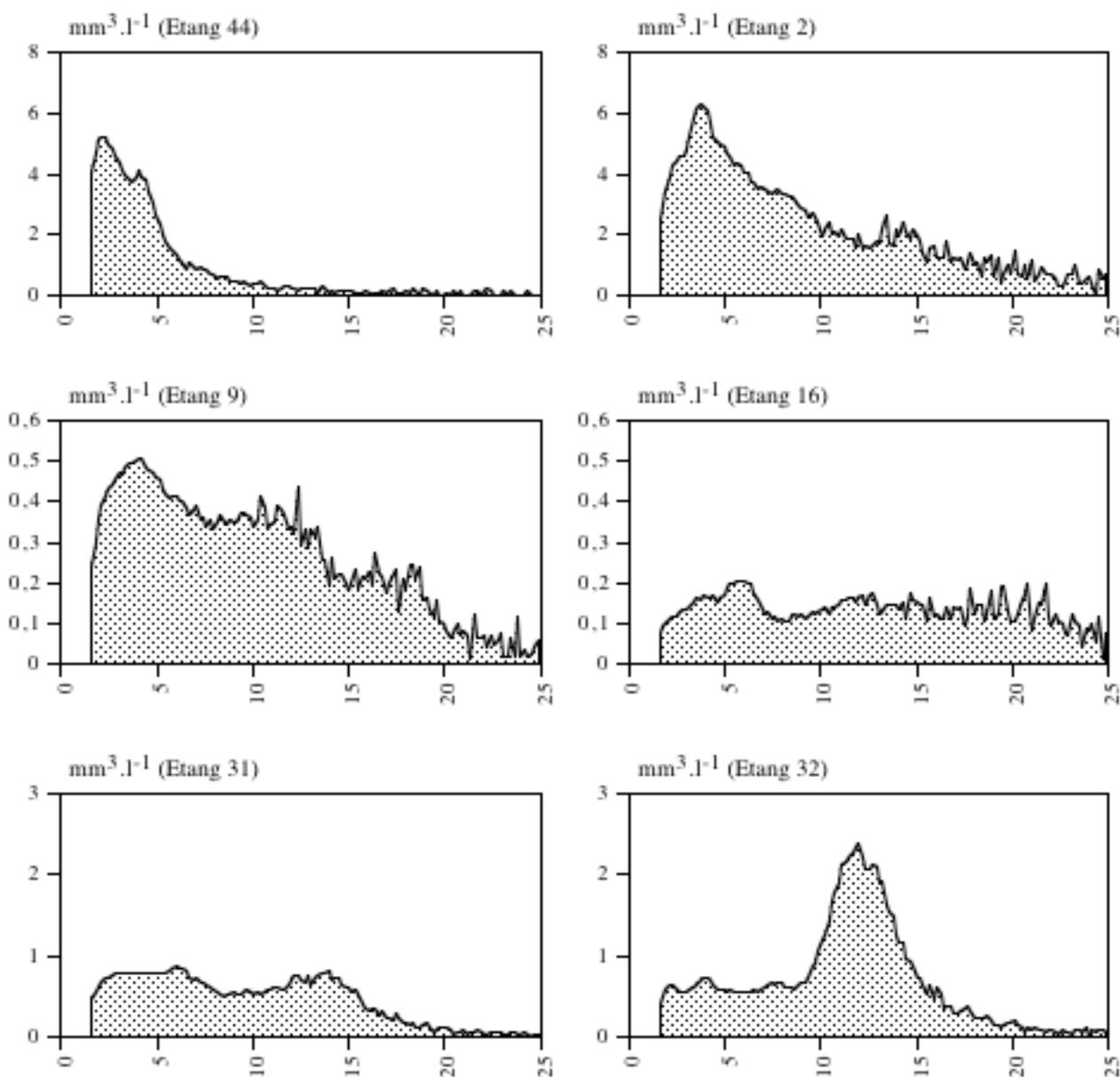


Figure 23 : Abondance et spectre de taille des particules planctoniques de taille inférieure à 25 μm, dans les 6 étangs de la région de Daloa-Gagnoa (Côte d'Ivoire).

4.5. Composition spécifique du périphyton

Le périphyton de l'étang 2 est essentiellement formé de *Lyngbya diguetii*, associée en profondeur à *Hyella fontana*. Quelques *Pediastrum* sp., *Scenedesmus* sp., *Selenastrum* sp. et *Pinnularia* sp. (diatomées) sont aussi observées, en particulier vers le fond. Le 9 est beaucoup plus diversifié, et les espèces abondantes sont *Scenedesmus quadricauda*, *Oedogonium* sp., les cyanobactéries *Calothrix fusca* et *Hyella fontana*, et les diatomées *Eunoclia pectinalis* et

Pinnularia braunii. D'autres espèces de chlorococcales, zygophycées, euglénophycées, cyanobactéries et diatomées sont présentes mais peu abondantes. Le 16 est le moins riche et les espèces dominantes sont *Scenedesmus quadricauda*, *Oedogonium* sp., et la cyanobactérie *Calothrix fusca*.

a.6.2. Deuxième mission

1. Concentrations en chlorophylle

La chlorophylle planctonique (Tabl. 12) est beaucoup moins abondante pendant la deuxième mission ($<135 \mu\text{g.l}^{-1}$). Les étangs 31 et 32 sont les plus riches, et le 9 est le plus pauvre. A proximité du benthos, l'eau contient beaucoup plus de chlorophylle, jusqu'à $1197 \mu\text{g.l}^{-1}$ dans l'étang 2. Cette valeur très élevée résulte de l'abondance algale observée *de visu* à proximité du sédiment de cet étang.

Tableau 12 : Concentration et densité de chlorophylle au niveau du plancton, du benthos (en $\mu\text{g.l}^{-1}$) et du périphyton (en $\mu\text{g.cm}^{-2}$) dans six étangs de la région de Daloa-Gagnoa (Côte d'Ivoire).

	44	2	9	16	31	32
Plancton	50,1	34,6	6,9	72,1	132	99,8
Périphyton (haut)	-	11,4	4,1	5,2	-	-
Périphyton (bas)	-	7,4	12,4	4,6	-	-
Benthos	433	1197	247	590	446	657

Au niveau des substrats *acadja*, la biomasse algale contient au minimum $4,1 \mu\text{g.cm}^{-2}$ et elle peut atteindre $12,4 \mu\text{g.cm}^{-2}$ à proximité du fond de l'étang 9. Elle ne paraît pas liée à l'abondance de chlorophylle dans la couche d'eau, puisque le plus pauvre en périphyton est aussi le plus riche en plancton, et parce que les étangs 2 et 9 ont des biomasses périphytiques sensiblement équivalentes alors que leurs biomasses planctoniques diffèrent fortement.

2. Rapport des isotopes stables du carbone

Les valeurs de δC sont comprises entre $-21,00$ et $-32,82 \text{ ‰}$ (Tabl. 13), mais au niveau d'un même étang, la différence entre les valeurs maximales et minimales atteint au plus $-7,27 \text{ ‰}$ (étang 44). Le plus souvent, elle est comprise entre $-1,89$ et $-5,02 \text{ ‰}$. Dans les étangs 9 et 16, deux des trois compartiments échantillonnés présentent des valeurs très proches ; il n'est donc pas possible de les discriminer d'un point de vue statistique. Les fèces de lapin, seul fertilisant utilisé, ont un δC de $-28,02$.

Tableau 13 : δC (en ‰) du périphyton, du benthos et du plancton de 6 étangs de la région Centre-Ouest.

	44	2	9	16	31	32
Périphyton	-	-24,76	-28,40	-31,85	-	-
Benthos	-21,00	-26,80	-28,18	-27,81	-28,88	-27,71
Plancton	-28,27	-29,57	-30,07	-32,83	-31,46	-31,81

b. Etude de la variabilité saisonnière

Dix étangs sont visités à la fois en saison sèche et en saison des pluies. Un test statistique, placé en annexe, est réalisé pour savoir si ces milieux sont comparables avec ceux qui ne sont pas étudiés à deux reprises (Tabl. 24 et 25). Ils le sont, à l'exception des mesures portant sur le nitrite, le nitrate et le Fe²⁺.

b.1. Paramètres physiques

Le matin, la température est comprise entre 25,5 et 29,5°C en saison sèche et entre 25,3 et 27,9 en saison humide. En fin de journée, elle oscille entre 31,5 et 36,2 en saison sèche et entre 28,2 et 31,9 en saison des pluies. L'eau est toujours plus chaude en saison sèche et c'est aussi la période pendant laquelle les valeurs sont maximales. *A contrario*, les températures minimales sont mesurées en saison des pluies. La variation journalière est comprise entre +0,9°C et +5°C en saison des pluies et entre +4,4°C et +9 °C en saison sèche.

Les valeurs de pH des étangs 16, 24, 25, 31 et 32 en saison des pluies ne sont pas considérées car obtenues au moyen de papier pH. Le matin, il est compris entre 6,22 et 6,85 en saison des pluies et entre 6,10 et 7,43 en saison sèche (Fig. 24). En fin de journée, il oscille entre 6,49 et 7,34 en saison des pluies et entre 7,56 et 9,36 en saison sèche. A l'exception de l'étang 3, enherbé et peu rempli, l'acidité est moins forte en saison de pluies qu'en saison sèche.

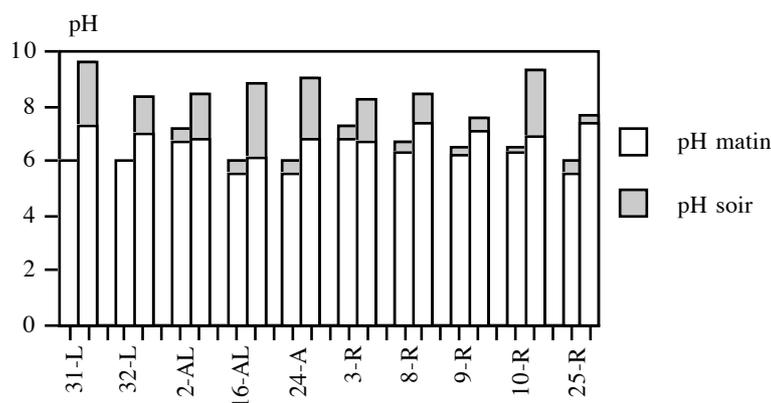


Figure 24 : pH de l'eau le matin et le soir en saison des pluies (histogramme de gauche) et en saison sèche (histogramme de droite) dans 10 étangs ruraux (L : élevage associé de lapins, A : étang *acadja*, R : étang rural sans *acadja* ni élevage associé).

La variation journalière est plus importante en avril puisqu'elle est comprise entre 0,49 et 2,42 unités pH, contre 0,12 et 0,49 en saison des pluies, en particulier dans les étangs riches en producteurs primaires (10) ou lorsque l'ensoleillement est important (3). Au contraire, les variations minimales coïncident avec un temps couvert (9) et/ou des étangs peu riches en organismes photosynthétiques (10).

Le matin, la teneur en oxygène dissous est comprise entre 0 et 5,1 mg.l⁻¹ en saison des pluies et entre 0,4 et 3,7 mg.l⁻¹ en saison sèche (Fig. 25), ce qui représente respectivement 0 à 65% et 5,2 à 48,6% de saturation. En fin de journée, la teneur en oxygène est comprise entre 1,2 et 9,4 mg.l⁻¹ en saison des pluies et entre 9,1 et 16,1 mg.l⁻¹ en saison sèche (respectivement 16,4 à 124% et 128 à 233% de saturation). Les étangs peu (10) ou pas fertilisés (24) sont les plus oxygénés, alors que les valeurs minimales sont dans ceux qui sont fertilisés et très riches en cyanobactéries (31, 32). S'il n'existe pas de variation saisonnière évidente le matin, dans 9 cas sur 10, l'oxygénation en fin de journée est supérieure en saison sèche.

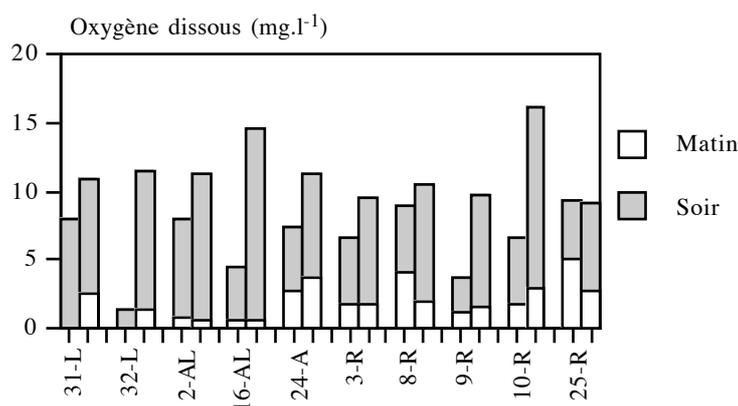


Figure 25 : Concentration en oxygène le matin et le soir en saison des pluies (histogramme de gauche) et en saison sèche (histogramme de droite) pour 10 étangs ruraux (L : élevage associé de lapins, A : étang *acadja*, R : étang rural sans *acadja* ni élevage associé).

La variation journalière est comprise entre +1,2 mg.l⁻¹ et +14,3 mg.l⁻¹. L'amplitude maximale est dans un étang *acadja* fertilisé de façon marginale par les déjections de 1 à 2 lapins (16) et la plus faible est sur un site où se trouve une fleur d'eau à cyanobactéries, site qui est fertilisé avec du son de riz et un élevage associé de lapins (32).

La conductivité (Fig. 26) est comprise entre 68,3 et 176,9 $\mu\text{S.cm}^{-1}$ en saison des pluies et entre 60,6 et 169,2 $\mu\text{S.cm}^{-1}$ en saison sèche. Les valeurs maximales sont toujours dans des étangs fertilisés (31) et les valeurs minimales, sur les sites où les apports d'intrants sont marginaux (16). Il n'existe pas de différence saisonnière. Les plus grandes variations annuelles surviennent dans des étangs fertilisés marginalement ou non fertilisés voire quasiment

abandonnés (3, 24 et 25). Les sites plus entretenus présentent des variations annuelles beaucoup moins marquées (16, 31, 32).

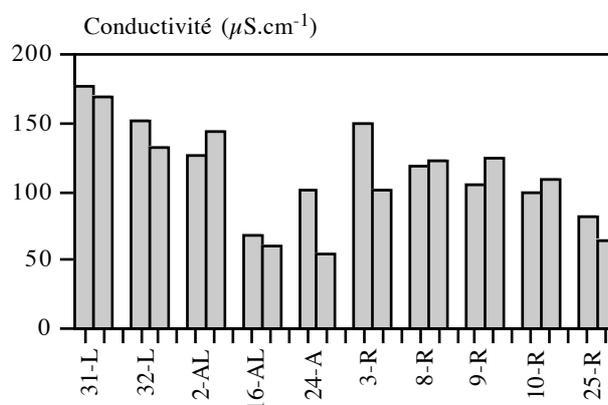


Figure 26 : Conductivité à 25°C en saison des pluies (histogramme de gauche) et en saison sèche (histogramme de droite) dans 10 étangs ruraux (L : élevage associé de lapins, A : étang *acadja*, R : étang rural sans *acadja* ni élevage associé).

b.2. Paramètres chimiques

1. Sels nutritifs

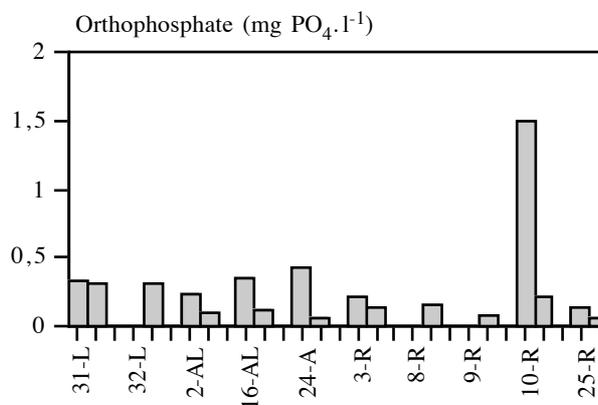


Figure 27 : Concentrations en orthophosphate en saison des pluies (histogramme de gauche) et en saison sèche (histogramme de droite) pour 10 étangs ruraux (L : élevage associé de lapins, A : étang *acadja*, R : étang rural sans *acadja* ni élevage associé).

Les concentrations résiduelles en orthophosphate sont comprises entre 0 et 1,5 mg.l⁻¹ en saison des pluies, et entre 0,05 et 0,31 mg.l⁻¹ en saison sèche (Fig. 27). Ces valeurs sont faibles puisqu'elles sont généralement inférieures à 0,5 mg.l⁻¹. Ce sel nutritif n'est pas décelé dans deux étangs où la fertilisation est faible (8, 9). Sur un site fertilisé avec fleur d'eau (32), l'orthophosphate n'est pas détecté non plus. Les concentrations sont souvent supérieures en saison des pluies, mais les variations annuelles sont quantitativement peu importantes

(<0,4 mg.l⁻¹) au regard de celles entre différents étangs de la région. La plus forte différence (1,3 mg.l⁻¹) est associée à une importante turbidité d'origine terrigène (10).

Les concentrations en azote minéral total (NH₃+NO₃+NO₂) sont comprises entre 0,428 et 1,8 mg N.l⁻¹ en saison des pluies et entre 0,201 et 0,971 mg N.l⁻¹ en saison sèche (Fig. 28). A deux exceptions près (2, 3), ces valeurs sont faibles (<1 mg.l⁻¹). La variabilité saisonnière est peu accentuée.

L'azote minéral se présente essentiellement sous forme ammoniacale et parfois sous forme de nitrate. Les concentrations en ammoniacale sont comprises entre 0,03 et 0,746 mg.l⁻¹ en saison des pluies et entre 0,112 et 0,818 en saison sèche. Il y a peu de variations saisonnières. Le nitrate est compris entre 0 et 1,7 mg.l⁻¹ en saison des pluies et entre 0,07 et 0,12 en saison sèche. C'est la forme minérale azotée dominante dans deux étangs (1,7 mg.l⁻¹). D'une façon générale, ses concentrations sont faibles, moins de 0,3 mg.l⁻¹, et elles ne varient pas au cours de l'année. La concentration en nitrite est peu élevée sur la plupart des sites (presque nulle en saison des pluies, ≈ 0,02 mg N.l⁻¹ en saison sèche).

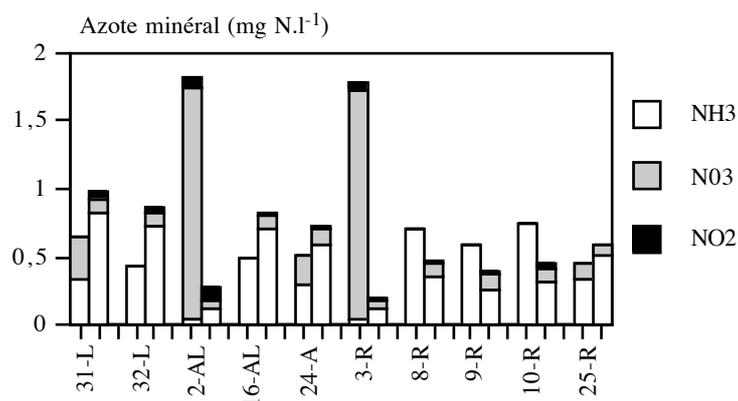


Figure 28 : Concentrations en azote ammoniacal, nitrate et nitrite en saison des pluies (histogramme de gauche) et en saison sèche (histogramme de droite) pour 10 étangs ruraux (L : élevage associé de lapins, A : étang *acadja*, R : étang rural sans *acadja* ni élevage associé). Les concentrations des différents sels azotés ont été cumulées. La hauteur de la barre indique donc la concentration en azote minéral total.

2. Fer

La concentration en fer total est comprise entre 0,052 et 2,2 mg.l⁻¹ en saison des pluies et entre 0,091 et 13,7 mg.l⁻¹ en saison sèche (Fig. 29). Ces valeurs sont élevées dans deux milieux (31, 32) en contrebas d'une piste latéritique dont ils reçoivent les eaux de ruissellement. Sur l'ensemble des étangs, il n'y a pas de différence saisonnière notable, mais ceux dont les teneurs sont les plus élevées en contiennent beaucoup plus en saison sèche. Les teneurs en Fe²⁺ sont

faibles : 0 à 0,07 mg.l⁻¹ en saison des pluies et 0,07 à 0,53 mg.l⁻¹ en saison sèche. Elles évoluent au cours de l'année, puisqu'elles sont toujours supérieures en saison sèche.

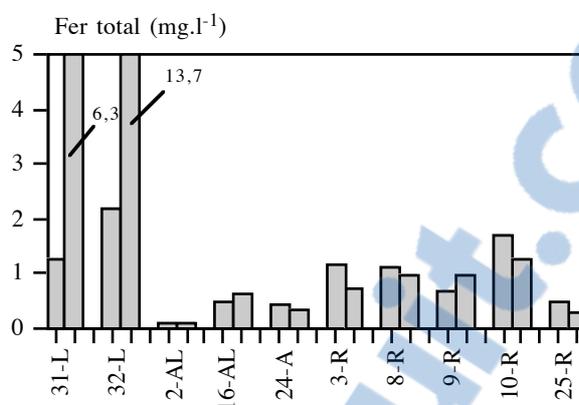


Figure 29 : Concentration en fer total en saison des pluies (histogramme de gauche) et en saison sèche (histogramme de droite) pour 10 étangs ruraux (L : élevage associé de lapins, A : étang acadja, R : étang rural sans acadja ni élevage associé).

b.3. Paramètres biologiques

1. Chlorophylle et phytoplancton

Les concentrations en chlorophylle (Fig. 30) sont comprises entre 7,2 et 167 µg.l⁻¹ en saison des pluies et entre 15,8 et 517 µg.l⁻¹ en saison sèche. La valeur la plus importante correspond au développement d'une fleur d'eau à cyanobactéries (31). Elle est plus élevée en saison sèche qu'en saison des pluies et les différences annuelles sont souvent importantes (8, 9, 10, 24, 25, 31 et 32).

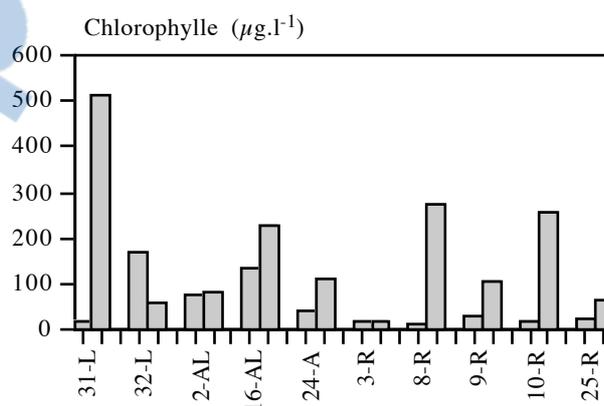


Figure 30 : Concentration en chlorophylle en saison des pluies (histogramme de gauche) et en saison sèche (histogramme de droite) pour 10 étangs ruraux (L : élevage associé de lapins, A : étang acadja, R : étang rural sans acadja ni élevage associé).

2. Zooplancton

La biomasse zooplanctonique est toujours inférieure à $150 \mu\text{g PS.l}^{-1}$ et elle dépasse rarement $50 \mu\text{g PS.l}^{-1}$ (Fig. 31). Les biomasses, souvent plus élevées en saison sèche qu'en saison des pluies, présentent parfois des différences importantes (9, 10). Ce sont essentiellement des rotifères (*Brachionus* sp.), mais lorsque des copépodes se développent, *Thermocyclops dossiipiens* le plus souvent, ils représentent l'essentiel de la biomasse. Les cladocères ne sont jamais abondants.

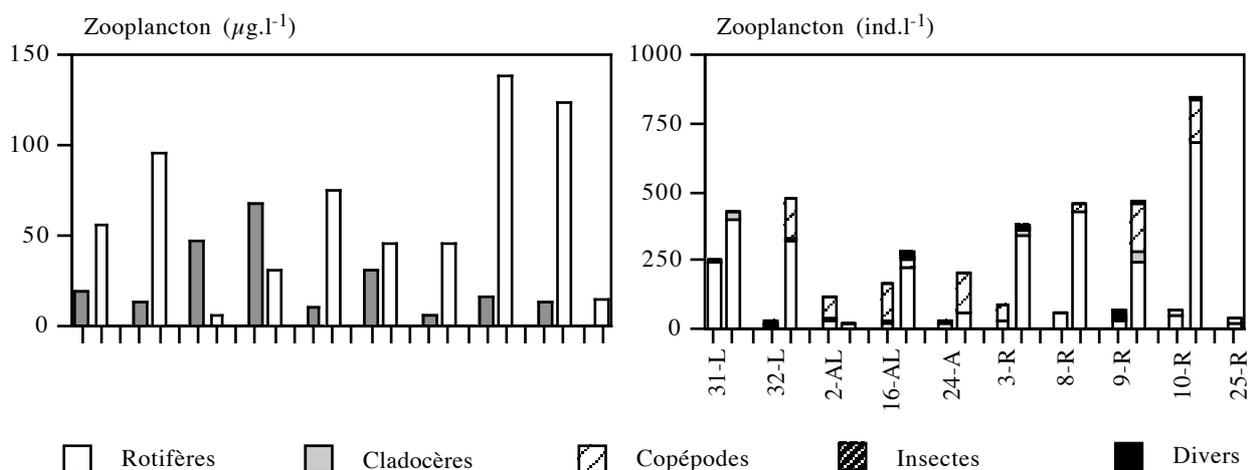


Figure 31 : Evolution des biomasses (graphique de gauche, en $\mu\text{g.l}^{-1}$) et des peuplements zooplanctoniques (graphique de droite, en ind.l^{-1}) en saison des pluies (histogramme de gauche) et en saison sèche (histogramme de droite) dans dix étangs ruraux (L : élevage associé de lapins, A : étang *acadja*, R : étang rural sans *acadja* ni élevage associé).

b.4. Rendements piscicoles

Les rendements en *Oreochromis niloticus* sont estimés à $1,5 \text{ t.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$ pour toutes les fermes, à l'exception des étangs 24 et 25 qui avoisinent $700 \text{ kg.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$. Ces valeurs sont approximatives, compte tenu de la difficulté d'obtenir des résultats fiables en milieu rural.

c. Suivi de l'évolution nycthémerale

c.1. Température

L'évolution nycthémerale de la température suit un cycle classique (Fig. 32). Elle atteint sa valeur minimale entre 6 h et 8 h, se réchauffe jusque vers 16 h – 18 h, avant de se refroidir à nouveau. Le réchauffement diurne est plus rapide que le refroidissement nocturne (8 h contre 16 h). L'amplitude journalière est comprise entre 2 et 4°C suivant les jours et les étangs

considérés. Les conditions climatiques modifient nettement son évolution (flèche de la figure 32).

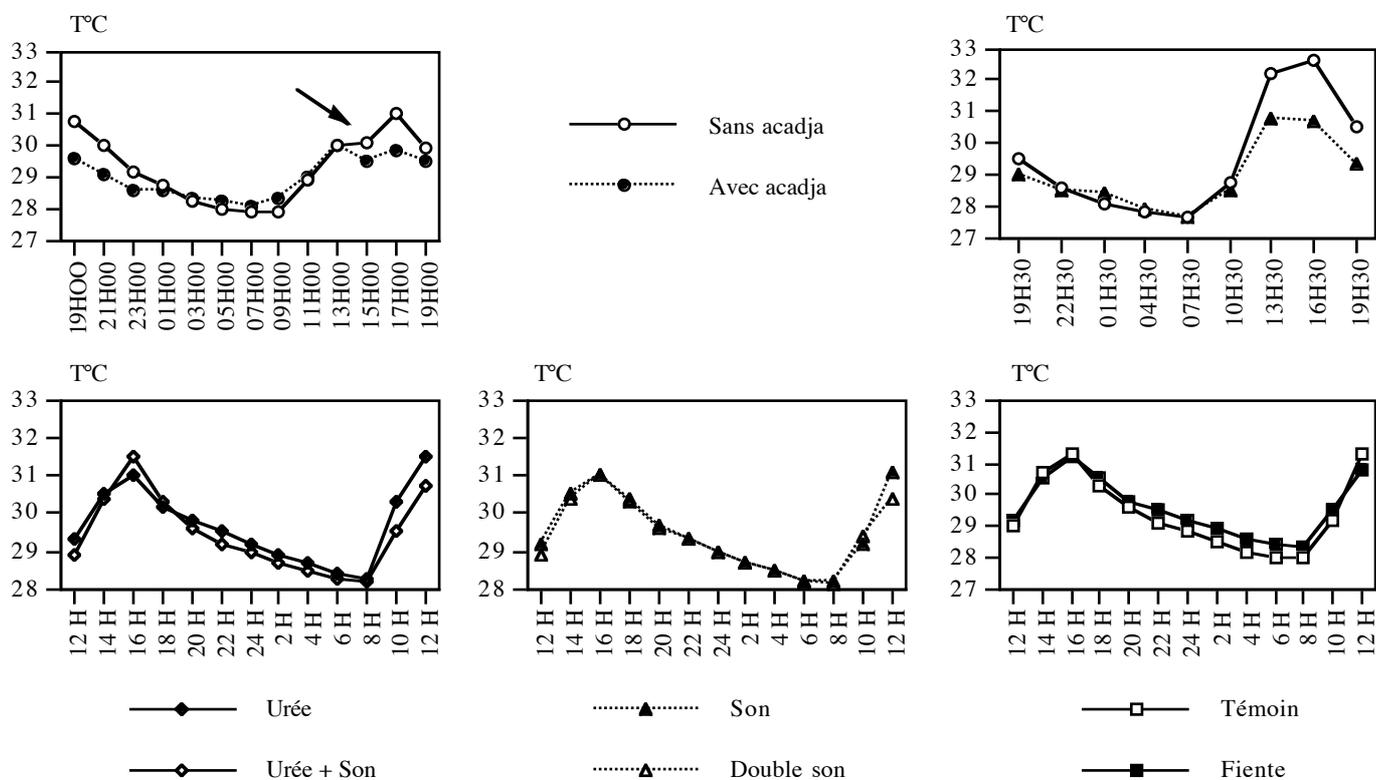


Figure 32 : Evolution nyctémérale de la température en subsurface dans 8 étangs, le 18 décembre 1993 (en haut à gauche) et le 21 décembre 1993 (en haut à droite) dans deux étangs ruraux et le 3 mai 1995 dans six étangs expérimentaux de la station piscicole de Gagnoa (courbes du bas).

c.2. pH

Les valeurs maximales sont observées vers 16 h – 17 h et les valeurs minimales vers 5 h – 6 h. L'augmentation et la diminution sont symétriques et durent 6 h. Pendant la moitié du nyctémère, l'acidité évolue très peu, de 21 h – 22 h à 9 h – 10 h. Son amplitude de variation dépend du traitement. Ainsi, les valeurs élevées de "Urée + Son" et "Urée" résultent de l'abondance du phytoplancton dans ces étangs (Fig. 33). Ailleurs, la variation journalière est limitée (< 1 unité pH).

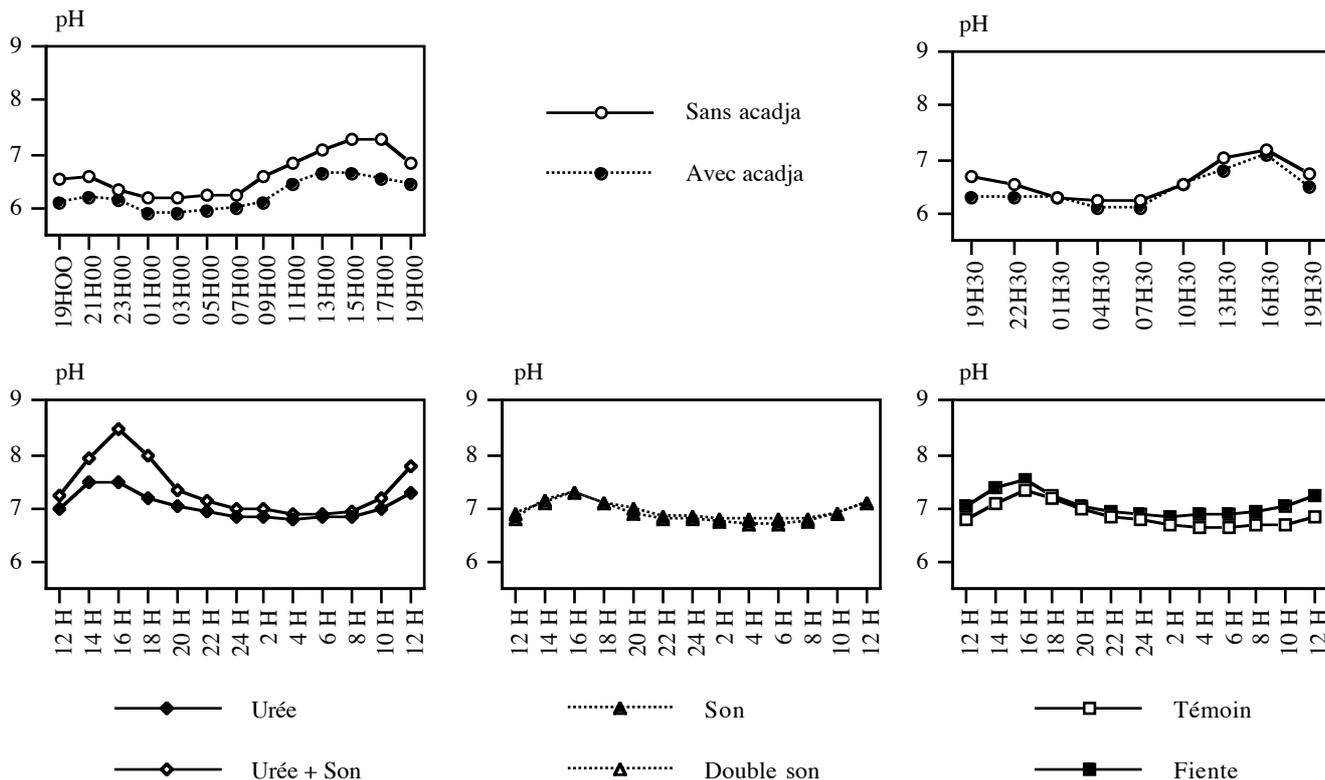


Figure 33 : Evolution nycthémerale du pH en subsurface dans 8 étangs, le 18 décembre 1993 (en haut à gauche) et le 21 décembre 1993 (en haut à droite) dans deux étangs ruraux et le 3 mai 1995 dans six étangs expérimentaux de la station piscicole de Gagnoa (courbes du bas).

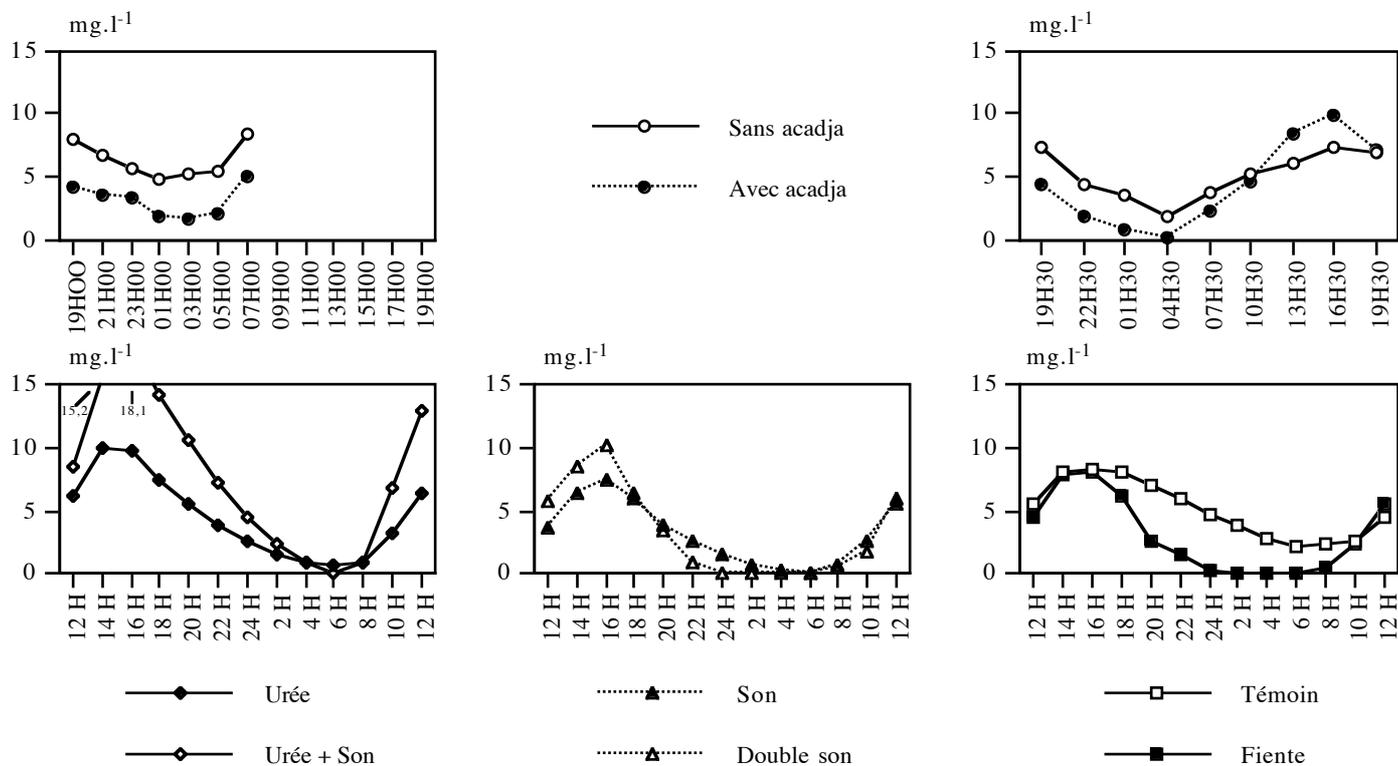


Figure 34 : Evolution nycthémerale de la concentration en oxygène dissous en subsurface dans 8 étangs, le 18 décembre 1993 (en haut à gauche) et le 21 décembre 1993 (en haut à droite) dans deux étangs ruraux et le 3 mai 1995 dans six étangs expérimentaux de la station piscicole de Gagnoa (courbes du bas).

c.3. Oxygène

L'évolution de la concentration en oxygène dissous est classique (Fig. 34), et son amplitude est particulièrement grande dans les étangs recevant de l'urée. Les concentrations maximales sont observées en fin d'après-midi, vers 16 h et les concentrations minimales, au petit matin, entre 4 h et 6 h. La teneur maximale est atteinte en 8 heures. Au contraire, la désoxygénation est plus lente et se réalise en 16 h.

Les étangs traités se distinguent nettement du témoin car leurs variations sont beaucoup plus grandes. L'étang le plus riche en phytoplancton ("Urée + Son") présente l'amplitude maximale (+18 mg.l⁻¹), et le déficit nocturne est très long dans ceux qui reçoivent des déchets organiques, son et fiente. En brousse, l'oxygénation est plus marquée dans l'étang *acadja* associé à quelques lapins (+9,8 mg.l⁻¹) que dans celui qui n'est ni aménagé, ni fertilisé (+5,5 mg.l⁻¹). Ce dernier a d'ailleurs un comportement assez proche du témoin de la station de Gagnoa, dont l'oxygénation varie de 2,2 mg.l⁻¹ (28%) à 8,4 mg.l⁻¹ (115%).

d. Stratégies alimentaires du tilapia dans différents milieux

d.1. Comportement observé en étang

Lorsque l'aliment est piégé par des tensions superficielles (cas du son de riz), les poissons l'ingèrent en aspirant la couche d'eau de surface. Ils plongent ensuite, disparaissent pendant quelques secondes puis rejettent une grande partie du matériau prélevé juste avant de revenir à la surface. En étang *acadja*, *O. niloticus* vient fréquemment brouter le périphyton en périphérie du bambou.

d.2. Barrages piscicoles

La teneur en matière organique du phytoplancton, du zooplancton et de la couche oxygénée du sédiment est très similaire dans les deux barrages de la région de Gnatroa (Tabl. 14). En revanche, celle du contenu stomacal des tilapias de la retenue 43 est beaucoup plus élevée que celle des poissons de l'autre plan d'eau.

Tableau 14 : Teneurs en poids sec sans cendre (AFDW) des différents compartiments trophiques de deux barrages piscicoles de la région de Gnatroa.

	Phytoplancton	Zooplancton	Périphyton	Sédiment	<i>Oreochromis niloticus</i>
Barrage 42	42%	60%	–	43%	55%
Barrage 43	44%	60%	70%	43%	80%

La première retenue contient une zone où des macrophytes submergées servent de support à des quantités importantes de périphyton. La teneur en matière organique de ce compartiment est de 70% et il est consommé par les poissons.

d.3. Etangs de pisciculture

Les contenus stomacaux de poissons prélevés le 13 février 1994 dans les étangs 31 et 32, très riches en cyanobactéries montrent que le tilapia consomme ces algues en grandes quantités. Leur chair n'a cependant pas de désagréable goût de vase.

Les teneurs en matière organique totale, résistante à l'hydrolyse, et en acides aminés des échantillons prélevés dans les étangs 2, 10, 40 et 45 sont présentées dans le tableau 15.

Tableau 15 : Teneurs en matière organique (AFDW : Ash free dry weight), en fibres (HROM : Hydrolysis resistant organic matter) et en acides aminés totaux des différents compartiments trophiques de quatre étangs de pisciculture et des contenus stomacaux de tilapias élevés dans ceux-ci.

	% AFDW				% HROM				mg AA.g ⁻¹			
	44	45	10	2	44	45	10	2	44	45	10	2
Phytoplancton	59%	45%	58%	76%	9%	9%	10%	11%	255	314	211	219
Zooplancton	75%	32%	37%	74%	34%	13%	18%	26%	103	564	681	196
Périphyton	52%	–	–	97%	8%	–	–	13%	268	–	–	146
Sédiment	47%	24%	17%	11%	4%	4%	4%	4%	163	258	391	562
<i>Oreochromis niloticus</i>	45%	34%	42%	50%	18%	9%	8%	8%	183	396	302	248

Les valeurs observées pour un même groupe d'organismes varient en raison de problèmes d'échantillonnage ou par suite de compositions différentes. Le zooplancton des étangs 2 et 44 est ainsi mélangé à des débris végétaux, et les prélèvements de périphyton et de benthos sont toujours hétérogènes si bien que leur composition peut varier fortement suivant les organismes qui les constituent.

Les contenus stomacaux ont des valeurs intermédiaires, mais il n'est pas possible de les décrire comme une combinaison linéaire du phytoplancton, du zooplancton, du périphyton et du sédiment. En effet, suivant l'indicateur utilisé pour calculer le coefficient de l'équation linéaire (HROM, AFDW, AA), les résultats diffèrent fortement et ne sont pas comparables (Tabl. 16).

Tableau 16 : Coefficients théoriques de l'équation [Contenu stomacal] = α [Phytoplancton] + β [Zooplancton] + γ [Périphyton] + δ [Sédiment], calculé à partir des valeurs de teneurs en matière organique (AFDW), en fibres (HROM) et en acides aminés (AA) pour 4 étangs (4 équations à 4 inconnues).

Coefficient	HROM	AFDW	AA
α	-3,748	-0,784	0,116
β	-0,484	-0,457	-0,451
γ	0,742	1,280	0,035
δ	16,26	1,143	1,122

L'observation microscopique du contenu stomacal montre l'abondance des détritiques dans les contenus stomacaux (Tabl. 17), près des 2/3 des particules dénombrées. Les algues, formées de diatomées, d'algues filamenteuses et, dans l'étang 10, de quelques chlorococcales, représentent 15 à 20% des éléments. Enfin, le zooplancton, groupe le moins représenté, contribue à hauteur de 6 à 16%. La répartition des particules stomacales dans l'étang indique qu'elles proviennent essentiellement du périphyton dans l'étang 44 et du sédiment dans les étangs 2 et 10. Dans l'étang 45, 68% des particules dénombrées dans les estomacs sont des détritiques de taille relativement homogène (100 μm) et de forme irrégulière. Pour cette raison, il s'agit probablement de débris de son de riz.

Tableau 17 : Composition (en % d'occurrence) des détritiques, des algues et du zooplancton dans les estomacs de *Oreochromis niloticus* prélevés dans 4 étangs de la région de Daloa-Gagnoa.

%	44	45	10	2
Détritiques	66	68	63	64
Algues	27	16	22	30
Zooplancton	7	16	15	6

2.2. Expérimentation de techniques piscicoles

a. Elevage de *Oreochromis niloticus* à faible densité

Lorsque la densité d'empeusement varie entre 0,1 et 1 poisson.m⁻², le rendement est compris entre 1117 et 5913 kg.ha⁻¹.an⁻¹ (Fig. 35). Sa variation n'est sensible qu'entre 0,4 et 0,1 poisson.m⁻², (63% de l'abaissement total). Si le rendement est considéré comme un bon indicateur du niveau d'exploitation de la ressource trophique, les étangs sont beaucoup mieux exploités à 0,4 poisson.m⁻² (4146 kg.ha⁻¹.an⁻¹) qu'à 0,1 poisson.m⁻² (1117 kg.ha⁻¹.an⁻¹). Les poids moyens finaux varient de 551 à 293 g, mais des écarts importants sont observés entre différents individus d'un même étang. A 0,1 poissons.m⁻², quelques individus atteignent 700 g (712 g pour un poisson retrouvé mort la veille de la récolte). Ils diminuent quand la densité augmente, surtout lorsqu'elle passe de 0,4 à 0,7 poisson.m⁻², (53% de l'abaissement total).

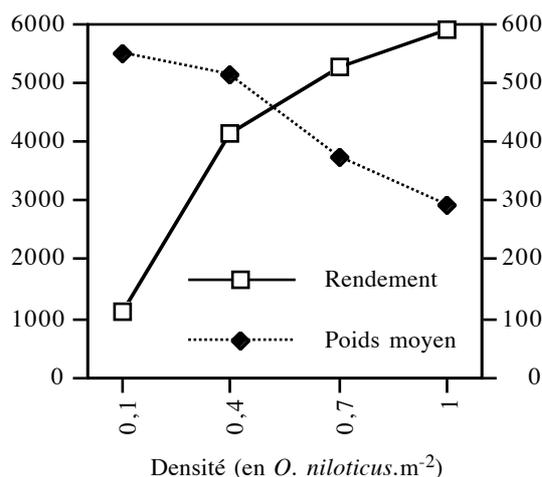


Figure 35 : Rendement et poids moyen de *Oreochromis niloticus* à la récolte en fonction de la densité d’empoissonnement initiale.

b. Tests de fertilisants

Pour des raisons de clarté, les étangs expérimentaux sont identifiés dans ce paragraphe par les formules indiquées dans la partie “Matériel et méthodes”.

b.1. Premier cycle

b.1.1. Suivi hebdomadaire

1. Conditions climatiques

Le premier cycle est conduit entre la fin de la grande saison sèche (Fig. 36) et le début de la saison des pluies (81,6–100,4 mm en mars contre 0–15,2 mm en janvier/février). Cette période est propice aux violents orages tropicaux qui ponctuent des périodes où l’ensoleillement est encore important. En 1995, les précipitations sont plus régulières et abondantes qu’en 1994.

Les températures minimales sont comprises entre 19,9°C fin janvier et 23,1°C mi-avril, et les températures maximales, entre 31,7°C mi-avril et 35,3°C fin février (Fig. 36). L’arrivée des pluies coïncide avec une chute des températures (-1,3°C à -2,4°C). Hormis cet événement, elles évoluent peu.

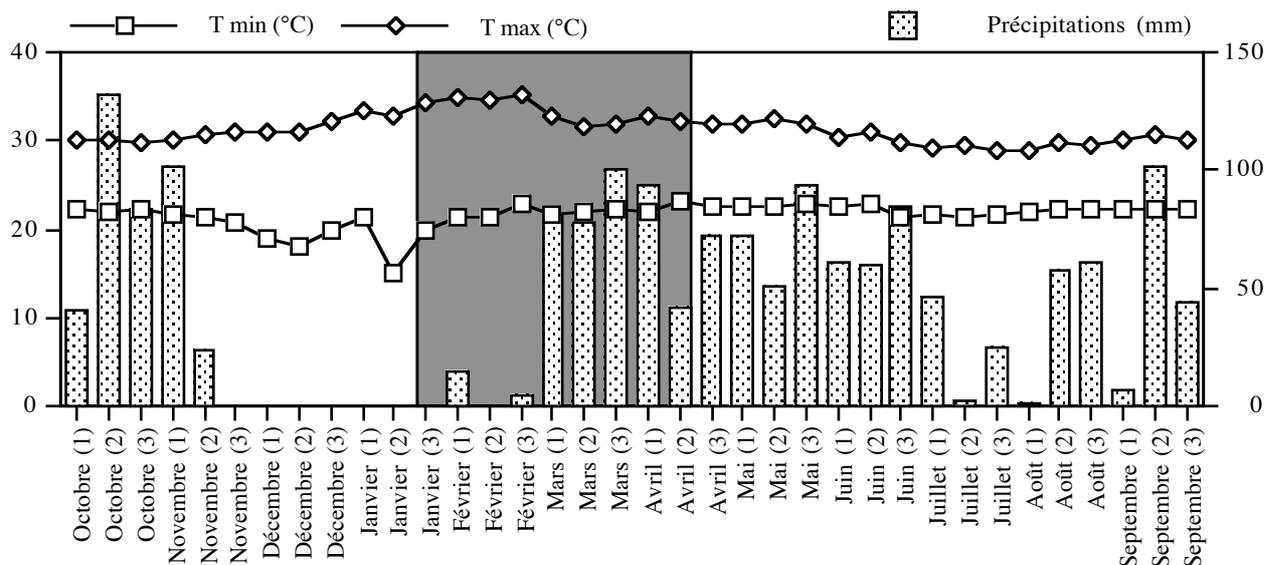


Figure 36 : Evolution décadaire des températures minimale et maximale, et des précipitations à Gagnoa entre octobre 1994 et septembre 1995. Le premier cycle d'expérimentation apparaît en grisé (source : IDESSA).

2. Paramètres physiques

La température est homogène dans les étangs, mais "Témoïn", plus petit, est aussi légèrement plus frais (-0,5°C). En fonction des conditions climatiques, elle augmente du 2 au 23 février, puis chute à partir du 2 mars, avec l'arrivée des pluies, -2°C en une semaine. Après le 23 mars, elle augmente à nouveau, malgré certains refroidissements consécutifs à des orages entre le 13 et le 24 avril. L'ensoleillement demeurant important, des températures élevées sont souvent mesurées (>30°C).

L'effet des traitements sur l'évolution du pH matinal est net en l'espace de 15 jours à un mois (Fig. 37). Alors que l'acidité du "Témoïn" diminue les trois premières semaines, augmente entre le 2 et le 30 mars avec l'arrivée des pluies, puis diminue par la suite, celle des étangs fertilisés suit une évolution moins marquée et opposée. Sur la fin du cycle, les valeurs redeviennent similaires en raison de l'augmentation du pH dans l'étang témoïn et de sa diminution dans les autres. Les apports d'urée et de fiente favorisent les valeurs élevées, alors que les étangs qui reçoivent du son de riz sont plus acides (environ 0,1 à 0,2 unités pH en moins).

En fin de journée, l'acidité diminue du 2 au 16 février, augmente jusqu'au 16 mars puis baisse de nouveau jusqu'à la vidange. Deux incidents, liés à des facteurs extérieurs, marquent cette évolution les 16 mars et 13 avril (acidification soudaine). Ils sont probablement la conséquence de l'arrivée massive de produits toxiques à l'occasion d'orages violents. Les étangs sont effectivement situés en contrebas de sites maraîchers et d'une usine de

traitement de l'eau. Or, les produits phytosanitaires utilisés dans le premier cas (Nurelle D[®] d'Agrichim²⁸) ou les boues produites dans le second peuvent avoir de telles conséquences.

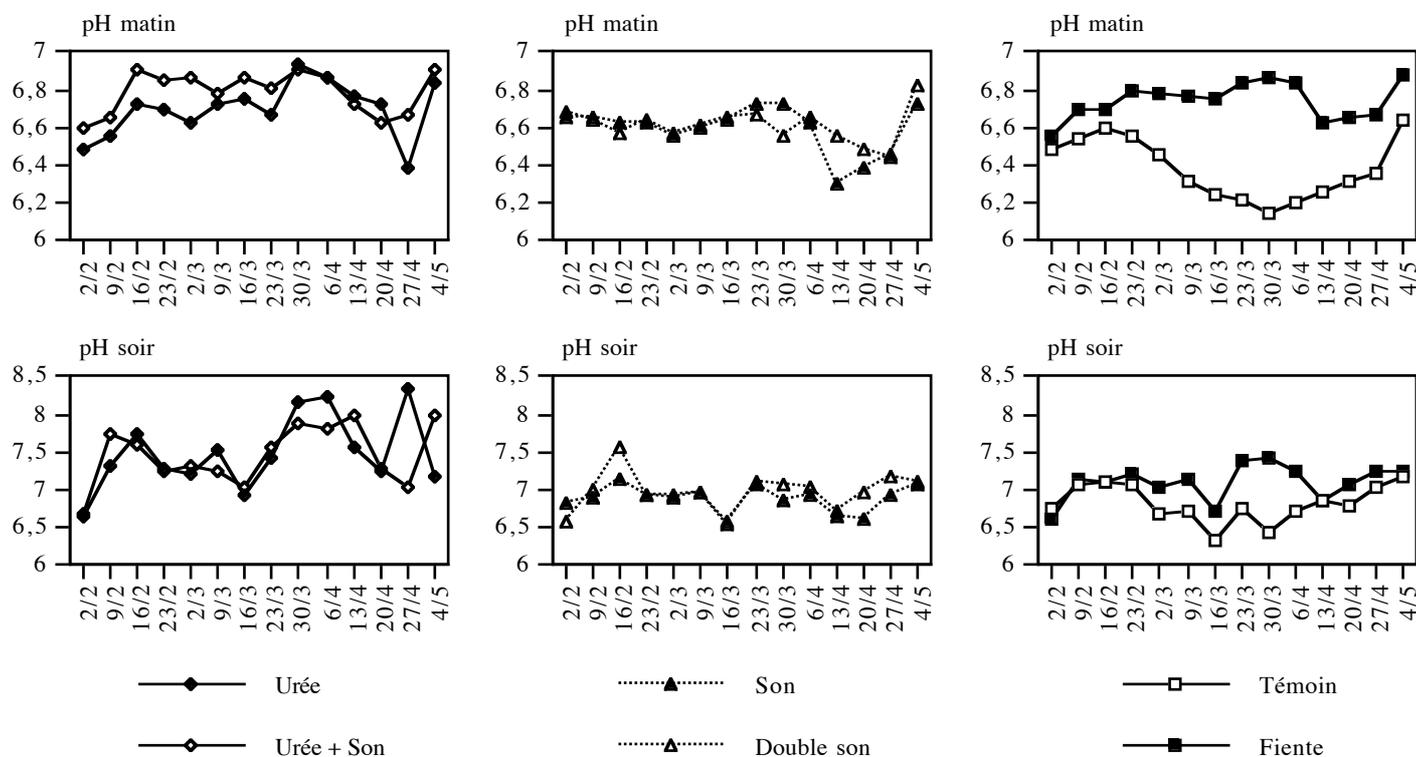


Figure 37 : Evolution du pH dans les six étangs au cours du premier cycle d'expérimentation.

Les valeurs maximales sont mesurées dans les étangs recevant de l'urée, associée ou non à des apports de son de riz, alors que celui qui reçoit de la fiente est moins acide que le "Témoin". Ceux qui recueillent du son ne s'en différencient pas. L'amplitude journalière est comprise entre -0,08 unités pH ("Son" le 16 mars) et 1,94 unités pH ("Urée" le 27 avril). Les valeurs négatives illustrent des circonstances particulières, comme en début de cycle ou après la toxicité du 16 mars dans "Double-Son".

Les étangs "Témoin" et "Urée" sont plus oxygénés en début de journée et s'enrichissent progressivement, malgré trois chutes brutales les 16 février, 16 mars et 27 avril 1995 (Fig. 38). Ailleurs, les valeurs sont souvent faibles et varient peu (<0,5 mg.l⁻¹ ou 5% de saturation), à l'exception d'un pic soudain et de courte durée le 6 avril 1995. A cette date, un apport d'eau est réalisé pour compenser les pertes.

28 Insecticide composé de cyperméthrine (36 g EC 1 l.ha⁻¹) et de chlorpyrifos (300 g EC 1 l.ha⁻¹), utilisé pour lutter contre les pucerons, les chenilles et les acridiens en culture cotonnière (Vassal et Hala N'Klo, 1995).

En fin de journée, l'évolution est similaire dans les différents étangs. Après une phase d'oxygénation progressive du 2 au 16 février 1995, l'eau s'appauvrit jusqu'au 9 mars sauf dans ceux qui reçoivent de l'urée (2-9 mars). Le 16 mars, une désoxygénation brutale accentue les faibles valeurs mais elle est de courte durée car les apports d'intrants sont interrompus. Par la suite, l'oxygénation augmente jusqu'à la vidange, malgré deux perturbations plus ou moins marquées.

Des valeurs élevées sont observées dans "Urée" (177% de saturation) et "Urée + Son" (192% de saturation). "Double-Son" et "Fiente" ont des concentrations intermédiaires, relativement proches du "Témoin", et "Son" est le moins riche (<80% de saturation le plus souvent).

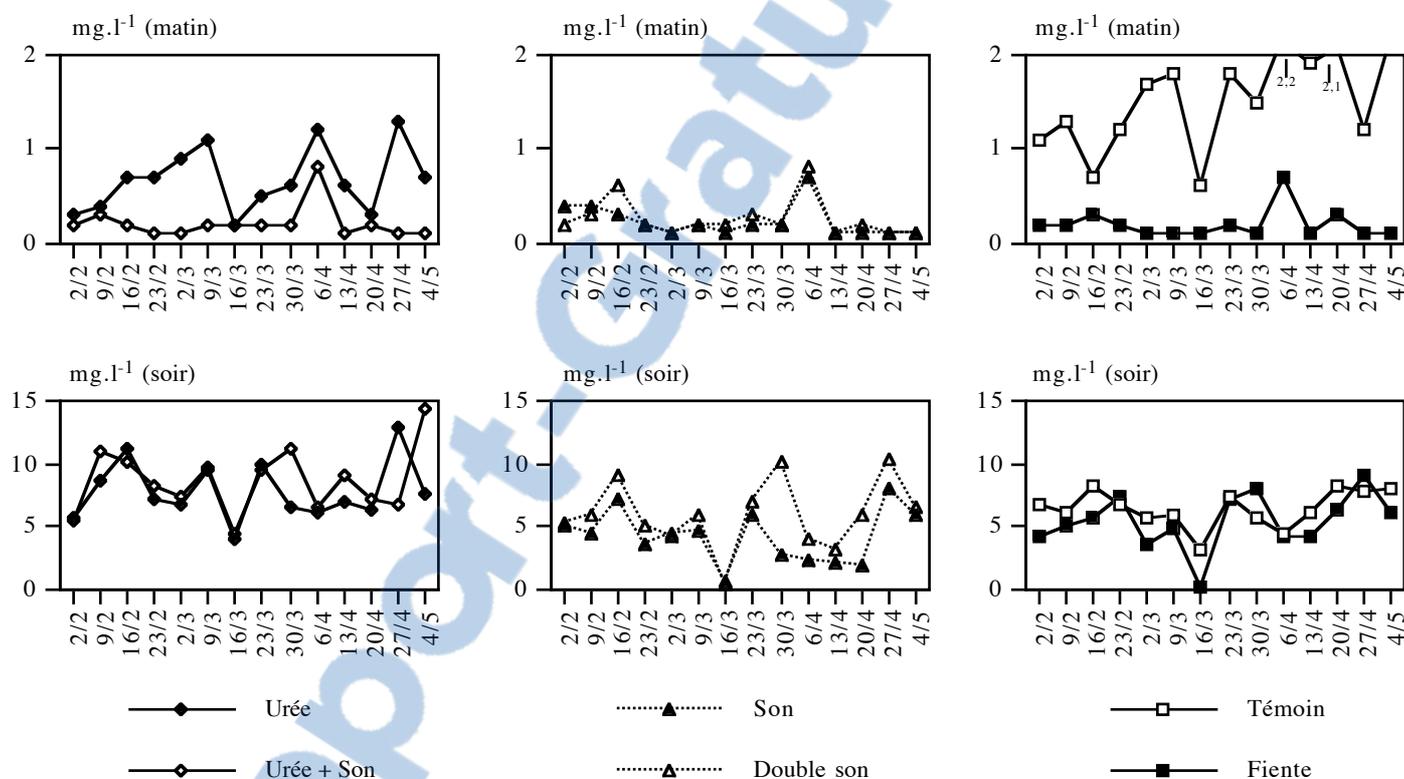


Figure 38 : Evolution de la concentration en oxygène dissous dans les six étangs au cours du premier cycle d'expérimentation.

La conductivité (Fig. 39) est comprise entre $142,6 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ ("Urée" le 2 février 1995) et $323 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ ("Témoin", le 30 mars 1995). Du 9 février au 23 mars, elle augmente, mais de façon plus ou moins marquée selon les milieux. A partir du 30 mars, elle régresse dans le "Témoin", ainsi que dans "Fiente" et "Son". Elle varie peu dans les autres. L'étang "Son" connaît les variations les plus faibles, et "Témoin", les plus fortes.

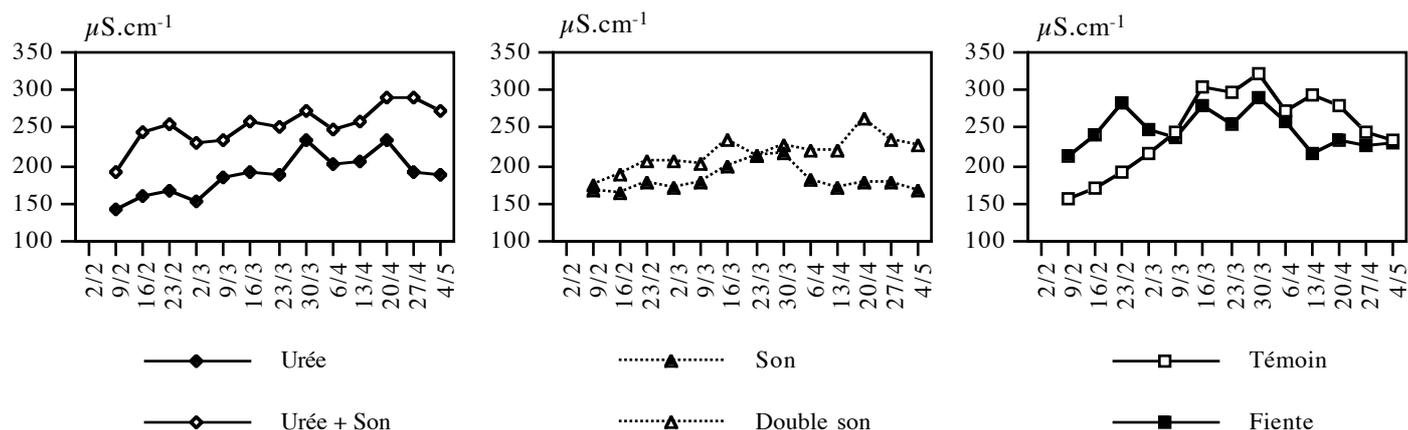


Figure 39 : Evolution de la conductivité dans les six étangs au cours du premier cycle d'expérimentation.

3. Sels nutritifs

Les teneurs résiduelles en orthophosphate sont souvent inférieures à $0,5 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$ (Fig. 40). A l'exception du 2 février, "Témoin", "Urée", "Son" et "Urée + Son" sont les moins riches ($<0,15 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$). Dans ceux-ci, les concentrations varient peu, sauf le 23 mars après l'interruption du traitement. Ceux qui reçoivent de la fiente ou une double dose de son présentent des concentrations élevées à l'issue du premier mois d'expérimentation, $1,78 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$ et $1,86 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$ respectivement. Le 23 février, elles se stabilisent avant de diminuer plus ou moins rapidement à partir du 16 mars.

Des trois formes minérales azotées, l'ammoniaque est la plus abondante (Fig. 40). Les étang "Son", "Témoin", "Fiente" et "Double-Son" ont des teneurs comparables et faibles ($<0,5 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$). Par contre, des concentrations très importantes, voire dangereuses pour les poissons, sont enregistrées dans ceux qui reçoivent de l'urée ($5,1 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$ dans "Urée", $6,1 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$ dans "Urée + Son"). Les apports de fertilisant sont d'ailleurs interrompus à deux reprises dans ces milieux pour limiter les risques de toxicité, du 17 au 23 février et du 16 au 23 mars 1995. Pourtant, la teneur augmente encore le 23 février. Le reste du temps, les variations de ce paramètre sont faibles.

Les concentrations en nitrate sont souvent inférieures à $0,1 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$ et les étangs "Témoin", "Urée", "Son" et "Fiente" sont les plus riches (Fig. 40). Les autres n'en contiennent pratiquement pas. Les nitrites sont généralement peu abondants ($<0,01 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$), à l'exception d'une brusque et courte augmentation entre le 23 et le 30 mars dans "Témoin" et "Fiente". Par contre, des teneurs très élevées et dangereuses pour les poissons sont observées en fin de cycle dans "Urée" ($0,33 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$ le 27 avril 1995).

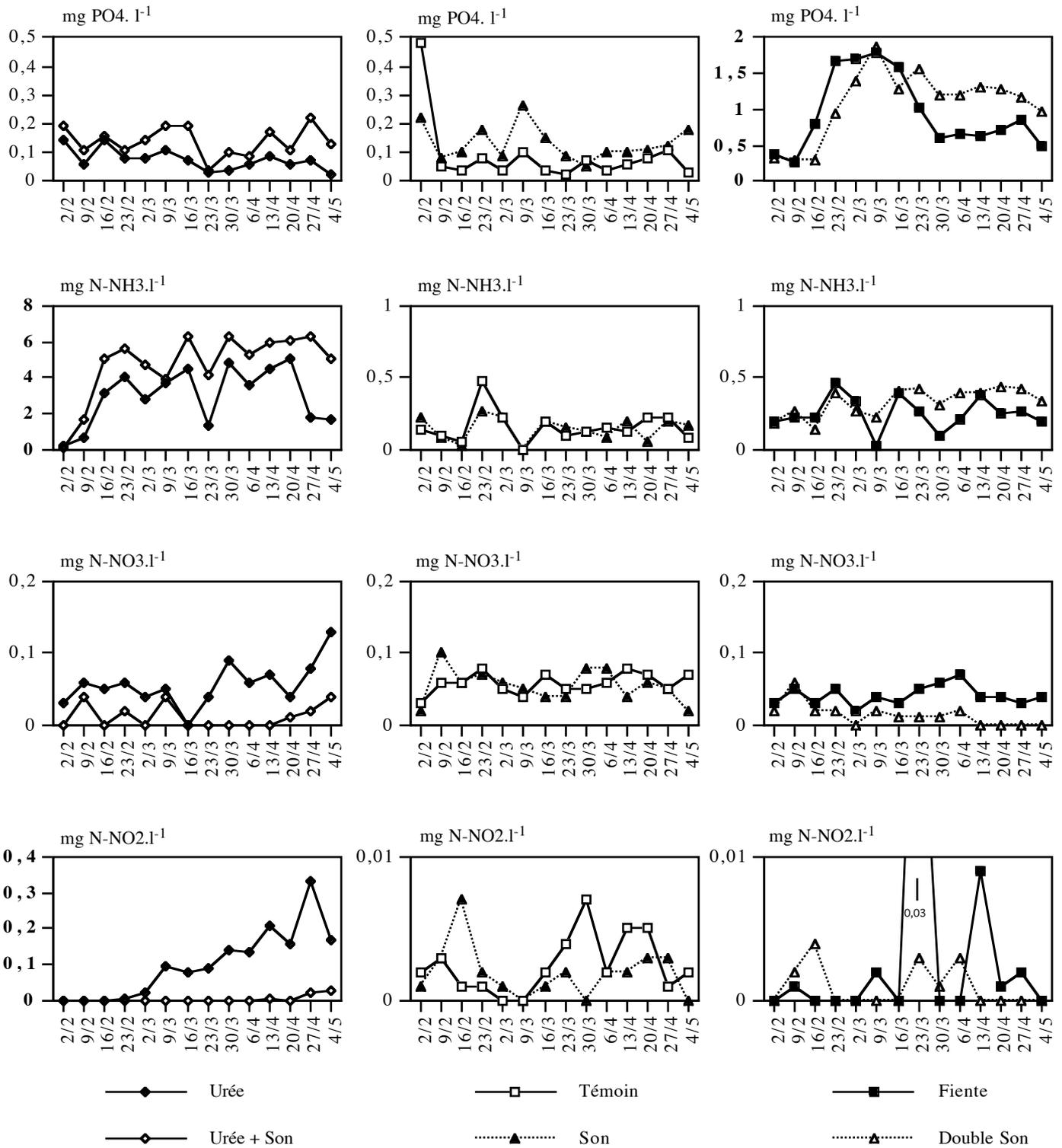


Figure 40 : Evolution de la teneur en sels nutritifs (phosphate, azote ammoniacal, nitrates, nitrites) de l'eau des six étangs au cours du premier cycle d'expérimentation.

4. Paramètres biologiques



Les concentrations en chlorophylle sont toujours faibles (Fig. 41). Les étangs “Témoin”, “Urée” et “Son” en contiennent très peu ($< 50 \mu\text{g.l}^{-1}$). Dans les autres, les teneurs sont faibles, autour de $50 \mu\text{g.l}^{-1}$, malgré deux valeurs élevées les 9 mars et 4 mai 1994 dans “Urée + Son” ($176 \mu\text{g.l}^{-1}$, $278 \mu\text{g.l}^{-1}$).

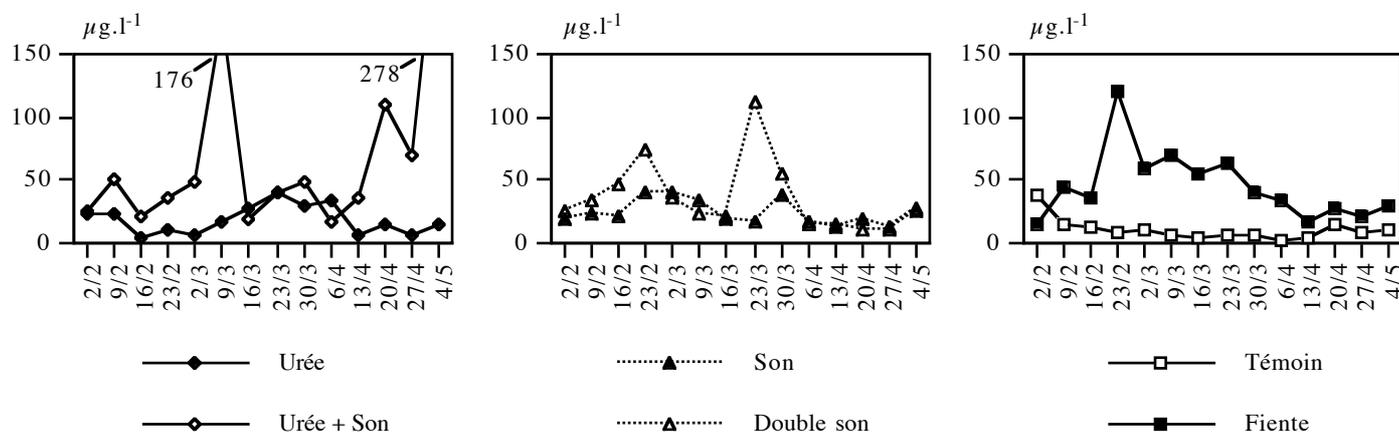


Figure 41 : Evolution de la concentration en chlorophylle dans l'eau des six étangs au cours du premier cycle d'expérimentation.

Dans “Témoin”, elle diminue le premier mois, puis reste constante et faible. Dans les autres étangs, l'évolution est souvent perturbée, avec des augmentations rapides suivies de diminutions brusques. Les causes de cette instabilité sont diverses : début des précipitations entre le 23 février et le 2 mars avec possibilité de lessivage de produits phytotoxiques, orages du 16 mars, remplissage des étangs le 6 avril.

4.2. Périphyton

A l'exception des étangs “Témoin” et “Urée”, les biomasses les plus importantes sont en profondeur (Fig. 42). Les marques laissées par les poissons montrent d'ailleurs que cette région est broutée de façon moins intensive que les zones supérieures. En subsurface, les étangs “Double-Son” et “Urée” sont très riches, jusqu'à $18,7 \mu\text{g.cm}^{-2}$ et “Son” est le milieu fertilisé le plus pauvre. En profondeur, les étangs les plus riches sont “Fiente” et “Double-Son”. Viennent ensuite “Urée + Son”, “Son”, “Urée” et enfin “Témoin”.

Dans la plupart des milieux, les biomasses demeurent faibles pendant plus d'un mois ($< 5 \mu\text{g.cm}^{-2}$) et ce n'est qu'à partir du 9-16 mars qu'elles se développent. Certaines fluctuations décrites pour le plancton s'appliquent également au périphyton. Des régressions importantes sont ainsi observées à l'occasion des événements déjà évoqués.

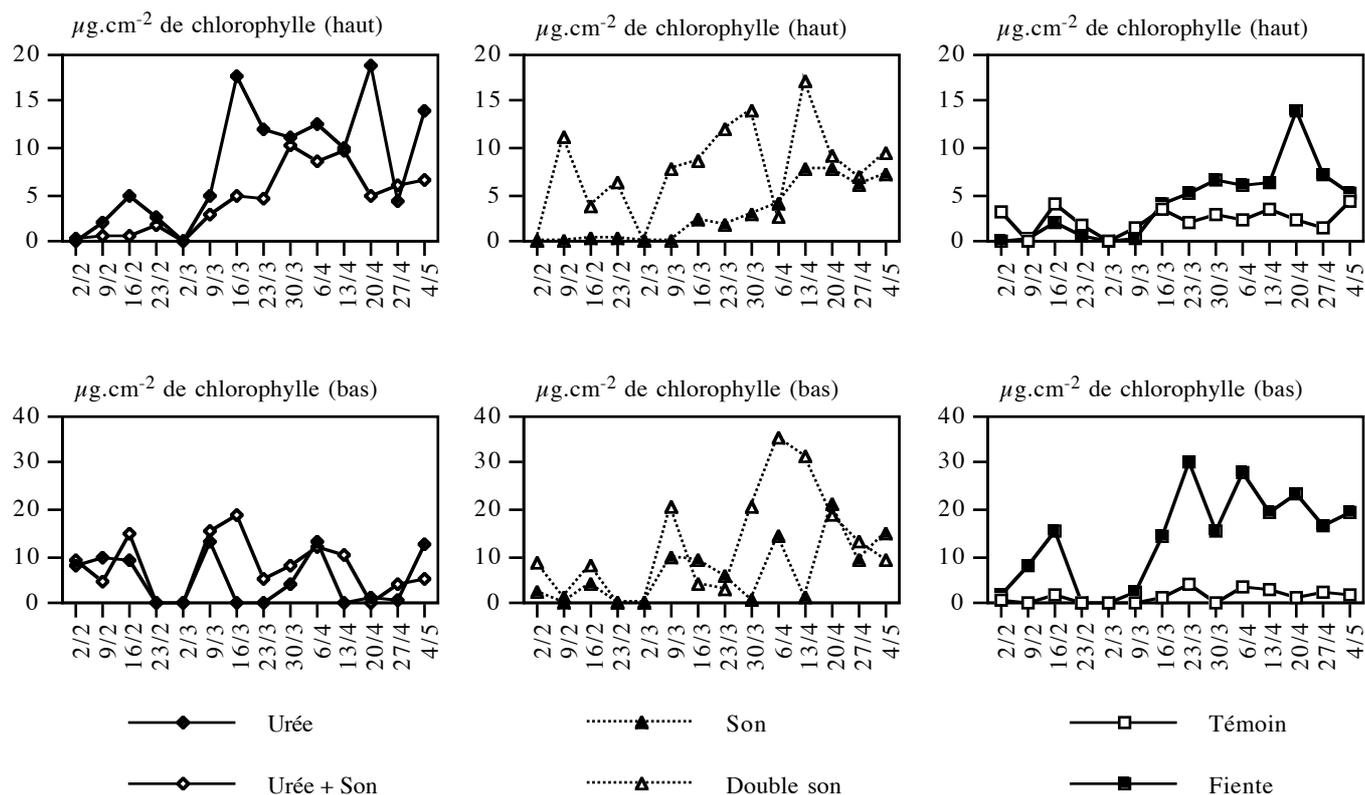


Figure 42 : Evolution de la densité de chlorophylle sur les substrats, en subsurface et en profondeur.

Il existe des relations entre phytoplancton et périphyton. Dans certains cas, leurs variations sont identiques, lors de certains effondrements par exemple, mais parfois, ils sont antagonistes, comme dans l'étang "Fiente" où le développement du périphyton ne débute que lorsque le phytoplancton régresse.

4.3. Zooplancton

L'étang le plus riche en zooplancton (Fig. 43) est "Fiente" ($>1000 \text{ ind.l}^{-1}$). "Urée + Son", "Double-Son", "Son" et "Urée" en contiennent moins (entre 250 et 500 ind.l^{-1}) et "Témoin", très peu ($<200 \text{ individus.l}^{-1}$ le plus souvent). A plusieurs reprises, de brusques diminutions surviennent et elles correspondent aux événements déjà signalés (17-24 février 1995 et 30 mars-6 avril 1995).

Au niveau qualitatif, les rotifères, essentiellement *Polyarthra sp.*, *Asplanchna sp.* et *Lecane sp.* constituent le groupe le plus riche, en nombre d'espèces (23) et souvent, en nombre d'individus. Les copépodes sont représentés quasi-exclusivement par des formes cyclopidés (*Thermocyclops dossiapiens*) adultes et à leur stade nauplius. Ils forment le deuxième groupe en nombre d'individus dénombrés. Présents dans tous les étangs, ils sont surtout abondants dans

“Urée + Son”. Les cladocères (*Moina micrura*, mais aussi, *Diaphanosoma* sp. et *Chydorus* sp.) constituent le groupe le moins abondant. Quasiment absents, ils n’ont atteint des effectifs notables que dans les étangs qui reçoivent de la fiente, et le mélange “Urée + Son”.

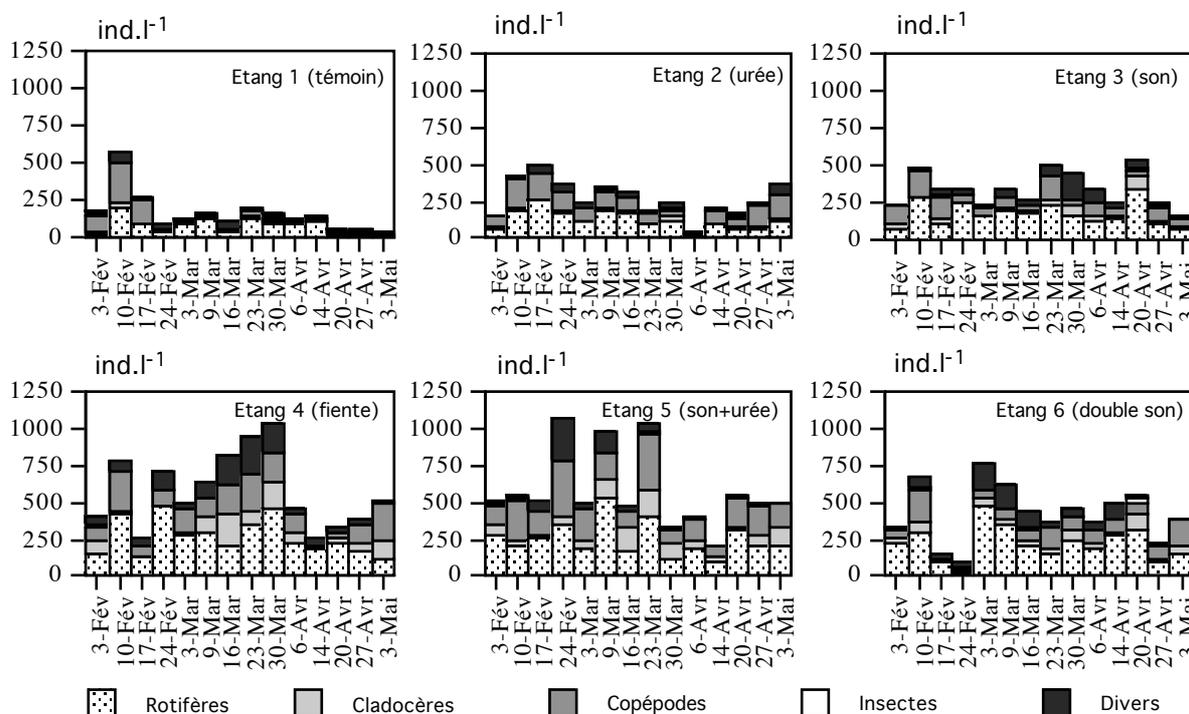


Figure 43 : Evolution de l’abondance zooplanctonique dans l’eau des six étangs au cours du premier cycle d’expérimentation.

b.1.2. Résultats globaux

Le tableau 18 présente les résultats piscicoles des trois principales espèces. Le meilleur résultat du traitement “Urée + Son” (4,72 t.ha⁻¹.an⁻¹). Il est plus de quatre fois supérieur au rendement de l’étang non traité (1,11 t.ha⁻¹.an⁻¹). Dans les autres, les productions sont supérieures à 3 t.ha⁻¹.an⁻¹.

Le rendement du tilapia est compris entre 0,88 t.ha⁻¹.an⁻¹ (“Témoin”) et 3,22 t.ha⁻¹.an⁻¹ (“Urée + Son”), ce qui est en partie décevant. La gestion du cycle n’a effectivement pas été aussi rigoureuse qu’elle l’est chez les meilleurs pisciculteurs et de nombreuses erreurs ont été commises, fuite au moins, débordement d’étangs etc. Le taux de survie est médiocre, autour de 70%. Le GMQ est de 0,49 g.j⁻¹ dans “Témoin” et il est supérieur à 1 g.j⁻¹ dans les étangs traités. Il est faible dans “Son” et “Double-Son”.

Les rendements de *Heterotis niloticus* ne sont pas distribués de façon identique, bien que le meilleur soit aussi obtenu dans “Urée + Son”. Cette espèce valorise beaucoup plus efficacement

le traitement “Double-Son” que le tilapia, puisque le rendement est de $1,25 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$, soit près de 60% de celui de *Oreochromis niloticus*. La survie est excellente et à l’exception de “Fiente” (83% de survie), elle est toujours de 100%. Le GMQ est compris entre $2,89 \text{ g} \cdot \text{j}^{-1}$ (“Témoin”) et $20,7 \text{ g} \cdot \text{j}^{-1}$ (“Urée + Son”). Les croissances journalières sont faibles dans “Son” et “Urée” ; elles sont par contre bonnes dans “Fiente” et “Double-Son” et très bonnes dans “Urée + Son”.

Tableau 18 : Rendements (en $\text{t} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$), taux de survie (en %) et gain moyen quotidien (en $\text{g} \cdot \text{j}^{-1}$) obtenus pour les trois espèces produites dans les six étangs du premier cycle.

Etang	1	2	3	4	5	6
Traitement	T	U	S	F	S + U	2 S
<i>Oreochromis niloticus</i>						
Rendement	0,88	2,75	2,41	2,95	3,22	2,15
Survie	0,72	0,72	0,70	0,70	0,73	0,71
GMQ	0,49	1,46	1,28	1,54	1,68	1,09
<i>Heterotis niloticus</i>						
Rendement	0,21	0,93	0,68	1,08	1,36	1,25
Survie	1,00	1,00	1,00	0,83	1,00	1,00
GMQ	2,89	12,20	8,44	16,56	20,75	16,07
<i>Heterobranchus isopterus</i>						
Rendement	0,02	0,09	0,00	0,16	0,14	0,11
Survie	0,43	0,57	0,13	0,71	0,44	0,73
GMQ	0,73	1,56	1,64	2,58	3,39	1,44
Rendement global	1,11	3,77	3,09	4,19	4,72	3,51

Heterobranchus isopterus est la troisième espèce de la polyculture, mais sa contribution, 0 à 6% au rendement est beaucoup plus faible que les deux précédentes. Le taux de survie est souvent mauvais et c’est le principal facteur explicatif des rendements observés. Ainsi, le meilleur est obtenu avec “Fiente” où le taux de survie est bon. La meilleure croissance est mesurée dans “Urée + Son”, mais la survie est seulement de 44%.

b.2. Deuxième cycle

b.2.1. Suivi hebdomadaire

1. Conditions climatiques

Cette expérimentation dure de la fin de la petite saison sèche au début de la grande. Les précipitations sont de 0,1 mm la première décennie d’août et 0 mm la deuxième décennie de novembre, mais elles dépassent 100 mm la deuxième décennie de septembre (Fig. 44). Si le niveau des pluies est relativement régulier et élevé pendant la première saison des pluies, tel n’est pas le cas pendant cette période où la répartition des précipitations est irrégulière, avec deux décennies particulièrement sèches et une abondance moindre que pendant le premier cycle expérimental.

Les températures aériennes minimales sont comprises entre 21,7 °C et 22,7 °C et les températures maximales, entre 28 °C et 31,3 °C. Les températures minimales évoluent peu et ne diminuent qu'à compter de la fin du deuxième cycle. A l'exception d'un brusque refroidissement début novembre (3°C de moins), les températures maximales poursuivent jusqu'à fin novembre un lent réchauffement entamé en juillet, augmentant de 1,7 °C pendant l'expérimentation.

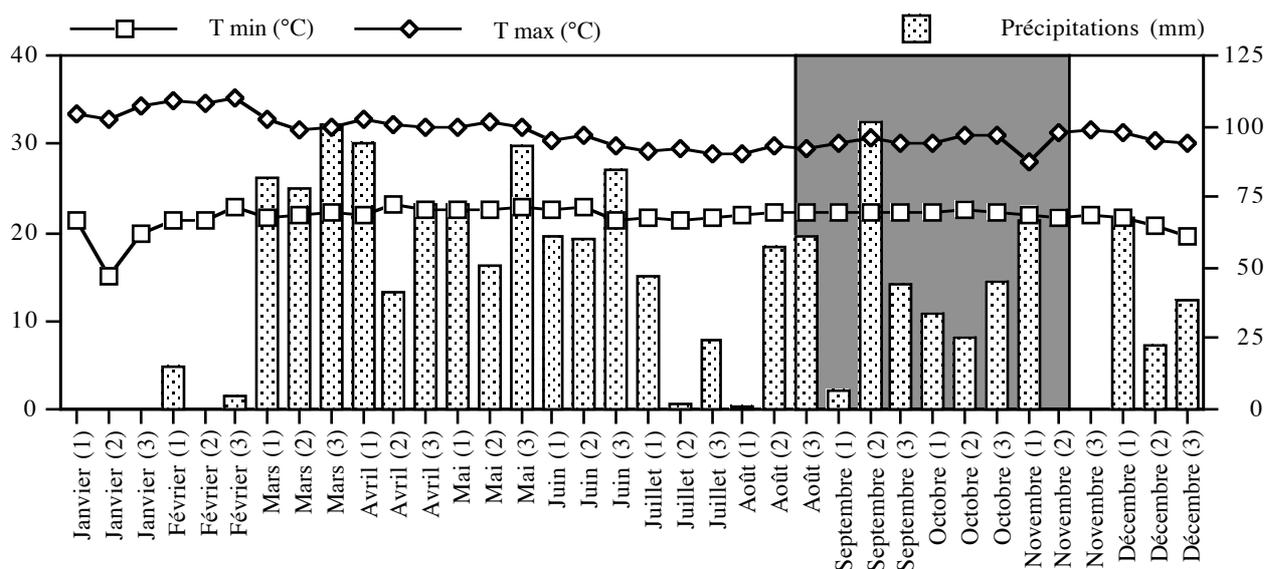


Figure 44 : Evolution décadaire des températures minimale et maximale, et des précipitations à Gagnoa pendant le deuxième cycle d'expérimentation (en grisé) et entre janvier et septembre 1995 (source : IDESSA).

2. Paramètres physiques

La température de l'eau est comprise entre 24,9 et 27,6°C le matin et entre 27,5 et 31,4°C le soir. En début de journée, elle se réchauffe le premier mois, puis stagne par la suite, malgré de brusques refroidissements les 15 septembre, 5 octobre et 3 novembre 1995 en raison des conditions climatiques. Le 15 septembre, une pluie très abondante aboutit même au débordement de "Témoin" et "Demi-Urée", à cause d'une erreur de gestion de la station. La température est généralement homogène en début de journée, à l'exception de "Demi-Urée", plus froid. Il s'agit d'un étang dont les populations algales, très denses, sont dominées par des cyanobactéries.

En fin de journée, la température augmente le premier mois, puis régresse graduellement. De brusques refroidissements nuancent cette évolution le 24 août à cause d'une pluie, sans autres conséquences, dans la journée, et les 15-20 septembre, 5 octobre et 3 novembre. Les

températures sont homogènes dans les différents milieux, à l'exception de "Demi-Urée", plus froid. L'amplitude journalière est comprise entre 1,5 et 4,5°C.

Le pH est compris entre 5,75 et 6,85 en début de journée et entre 6,04 et 9,37 le soir (Fig. 45). Le matin, il est partout homogène, à l'exception de "Son", plus acide au début. Durant l'expérimentation, il augmente progressivement (+0,2 à +0,3 unités pH) puis diminue rapidement suite à événement climatique du 15 septembre. L'acidification s'atténue le 28 septembre, mais reprend brusquement le 12 octobre 1995. Elle est à l'origine des pH les plus faibles enregistrés au cours de ce cycle.

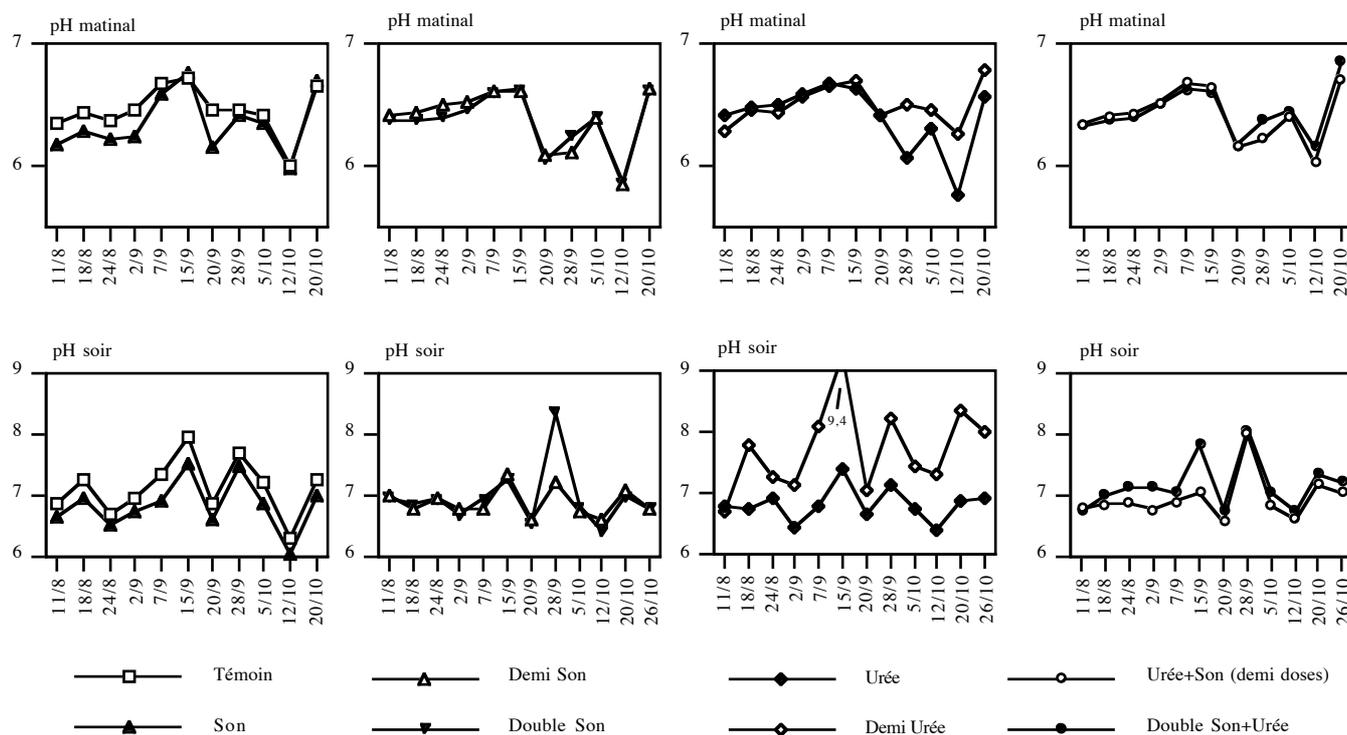


Figure 45 : Evolution du pH dans les huit étangs au cours du deuxième cycle d'expérimentation.

En fin de journée, le pH stagne entre le 11 août et le 2 septembre, puis augmente rapidement jusqu'au 15 septembre (Fig. 45). Une acidification survient à la mi-septembre, mais son effet est limité dans le temps, puisque dès le 28 septembre, les valeurs retrouvent leur niveau précédent. Une autre survient le 12 octobre. Les valeurs les plus élevées sont retrouvées avec "Demi-Urée" où des cyanobactéries sont abondantes, et les plus faibles avec "Son". Les variations journalières sont comprises entre -0,12 et 2,69 unités pH. La seule valeur négative est observée le 2 septembre dans "Urée" où le phytoplancton n'est pas abondant en dépit des apports fertilisants. Les variations journalières sont généralement comprises entre 0,5 à 0,7 unités pH, sauf dans "Urée" et "Son" dont les fluctuations sont moindres (<0,5 unité pH) et dans "Demi-Urée" où elles sont supérieures (>1 unité pH).

Les concentrations matinales en oxygène dissous sont comprises entre 0,2 et 4,1 mg.l⁻¹, respectivement 2 et 51% de saturation. Les valeurs sont souvent élevées dans les étangs fertilisés (1-2 mg.l⁻¹).

Au début de l'expérimentation, des différences interétangs existent le matin, et elles perdurent jusqu'à la fin du cycle, car l'évolution de l'oxygène dissous est partout comparable (Fig. 46). Un seul traitement, "Urée" (32% de saturation) est plus oxygéné que "Témoin" (21% de saturation) ; les autres sont beaucoup moins riches (<20% de saturation). Au cours de l'expérimentation, les périodes d'oxygénation et de désoxygénation, longues, sont entrecoupées d'accidents brefs, les 7 septembre, 15-20 septembre et 5 octobre. Ces événements correspondent aux circonstances climatiques précédemment évoquées.

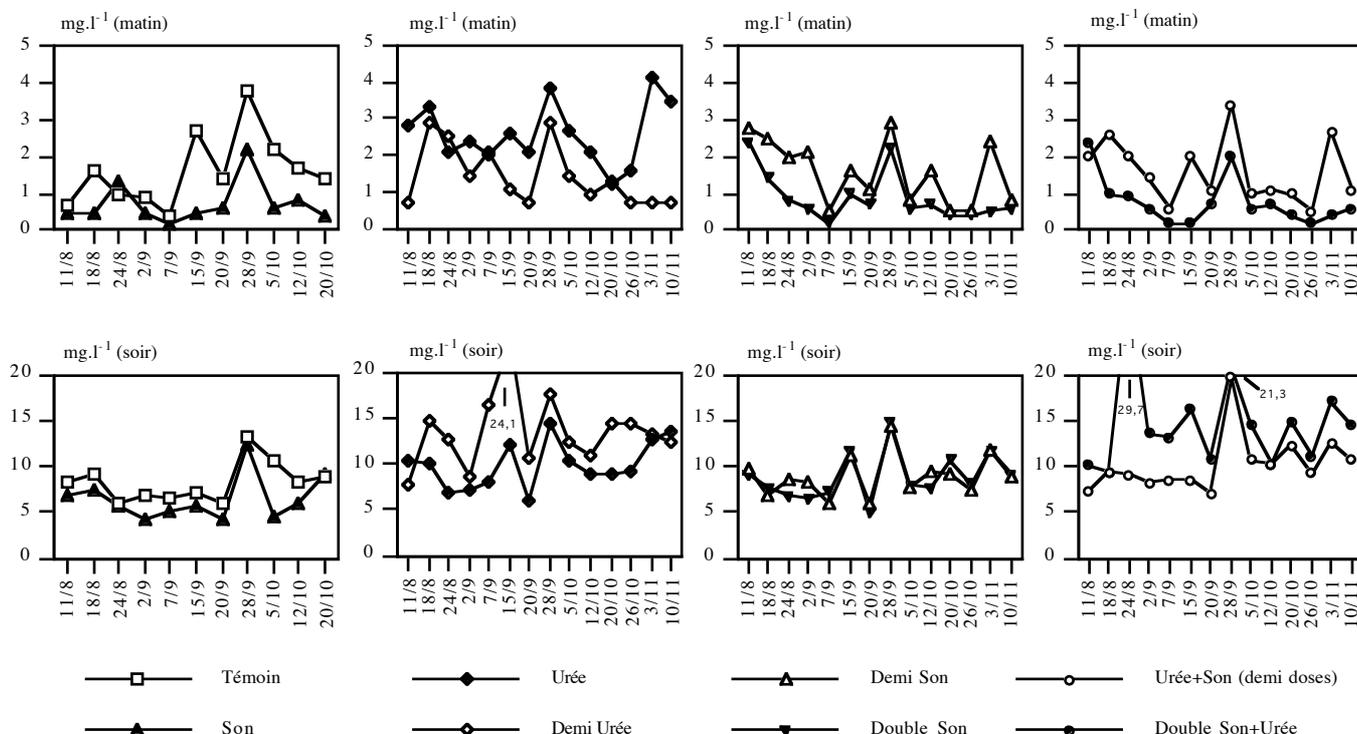


Figure 46 : Evolution de la concentration en oxygène dissous dans les huit étangs au cours du deuxième cycle d'expérimentation.

En fin de journée, l'oxygénation est comprise entre 4,2 mg.l⁻¹ dans "Son" et 29,7 mg.l⁻¹ dans "Double-Son + Urée", respectivement 55% et 388% de saturation. Au début de l'expérimentation, les valeurs mesurées dans les différents étangs sont homogènes et elles le demeurent (<10 mg.l⁻¹), sauf dans "Demi-Urée" et "Double-Son + Urée" (>14 mg.l⁻¹). Du 11 août au 15 septembre 1995, ces valeurs évoluent peu et restent faibles, entre 60 et 120% de saturation le plus souvent. Le 15 septembre, elles chutent soudainement mais augmentent rapidement jusqu'au 28. Un autre plateau est alors atteint et dure jusqu'à la fin du cycle. Les

différences entre étangs restent constantes. La variation journalière connaît les mêmes fluctuations que l'oxygénation en fin de journée. Elle est maximale dans "Demi-Urée" et "Double-Son + Urée", et est homogène dans les autres.

La conductivité de l'eau est comprise entre 84,2 et 286 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ (Fig. 47). Trois phases se succèdent. Du 11 août au 7 septembre, elle augmente progressivement puis chute le 15 septembre 1995 et atteint ses valeurs minimales. Elle revient à son niveau initial le 20 et par la suite, n'augmente plus sauf dans "Double-Son + Urée".

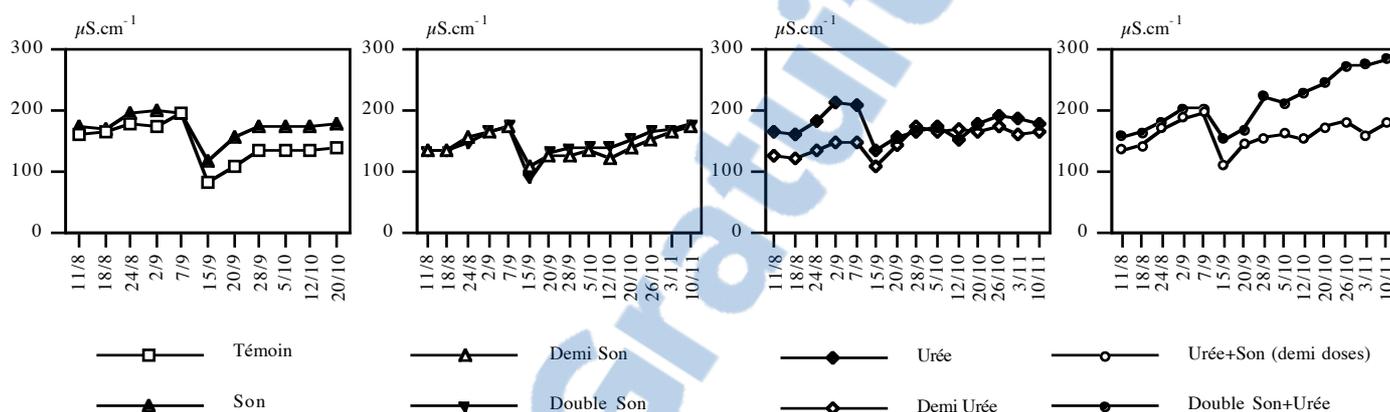


Figure 47 : Conductivité (à 25°C) dans les huit étangs de la station de Gagnoa au cours du deuxième cycle expérimental (du 11 août au 10 novembre 1995).

3. Sels nutritifs

Les concentrations en orthophosphate sont comprises entre 0,01 et 0,9 $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$ (Fig. 48). Bien que plusieurs cycles de remplissage-vidange aient été réalisés avant le début de l'expérimentation pour homogénéiser les caractéristiques physico-chimiques, des différences notables sont observées la première semaine. "Témoin", "Demi-Urée" et "Double-Son" sont plus riches, mais ces écarts s'atténuent par la suite. A l'exception de quelques augmentations rapides et modérées, les teneurs en phosphate fluctuent peu et restent à des niveaux modestes ($<0,4 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$). "Urée" et "Demi-Son" sont les plus pauvres ; "Double-Son + Urée" et "Demi-Son + Demi-Urée" ont des teneurs intermédiaires, comparables au "Témoin". Les valeurs les plus fortes sont détectées dans "Double-Son" et "Son", et, sur de courtes durées, dans "Demi-Urée" et "Demi-Son + Demi-Urée".

Les concentrations en azote minéral total sont comprises entre 0,252 et 8,9 $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$ (Fig. 48). Des trois formes dosées, c'est l'ammoniaque qui domine, représentant jusqu'à 90-100% de l'azote minéral, même si le nitrate l'a parfois supplanté dans "Demi-Son + Demi-Urée".

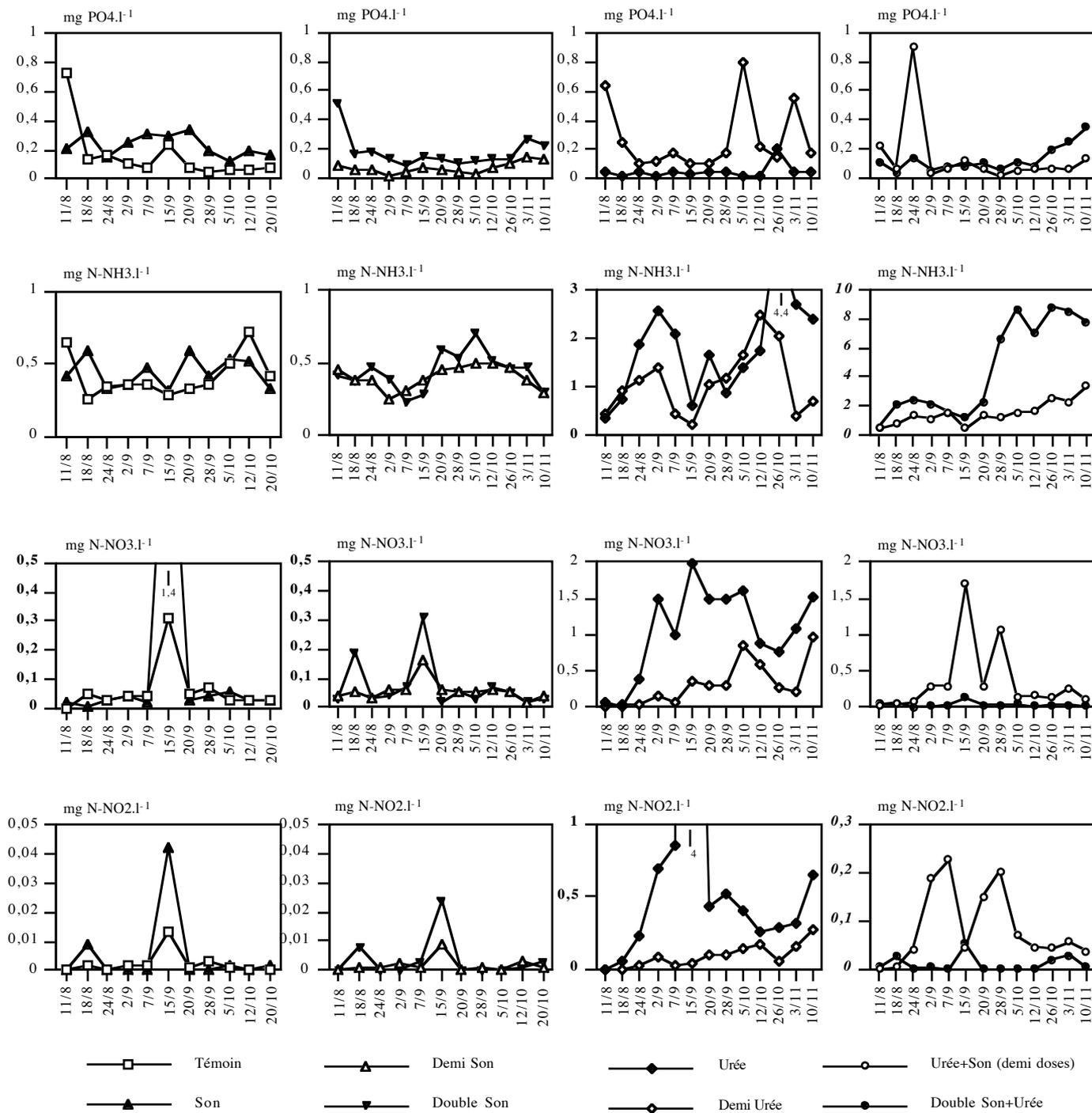


Figure 48 : Evolution de la teneur en sels nutritifs (phosphate, azote ammoniacal, nitrates, nitrites) dans les huit étangs au cours du deuxième cycle d'expérimentation.

L'azote ammoniacal est compris entre 0,2 et 8,8 mg.l⁻¹ (Fig. 48). Les étangs ne recevant que du son en contiennent peu alors que "Double-Son + Urée" est le traitement le plus riche. Dans les autres, les concentrations sont intermédiaires, souvent modestes (<4 mg.l⁻¹). Les variations sont limitées à l'exception d'un enrichissement les deux premières semaines et d'une chute le 15 septembre. Le nitrate est compris entre 0 et 1,98 mg.l⁻¹ et à deux reprises, sa

concentration augmente brutalement, les 15 et 28 septembre. Hormis ces événements de courte durée, elle demeure faible sauf dans les milieux qui ne reçoivent que de l'urée. Les concentrations en nitrite sont comprises entre 0 et 4 mg.l⁻¹ et ceux qui ne reçoivent que du son ainsi que "Double-Son+Urée" en contiennent très peu. Les concentrations sont intermédiaires dans "Demi-Urée" et "Demi-Urée + Demi-Son", mais elles sont très élevées dans "Urée" (>0,2 mg.l⁻¹ le plus souvent, et jusqu'à 4 mg.l⁻¹).

4. Paramètres biologiques

4.1. Chlorophylle

Les teneurs sont comprises entre 6 et 1635 µg.l⁻¹. Elles restent faibles et peu différentes du "Témoin" dans "Urée", "Demi-Urée + Demi-Son", et avant le 20 octobre 1995, dans "Demi-Son", "Son" et "Double-Son" (Fig. 49).

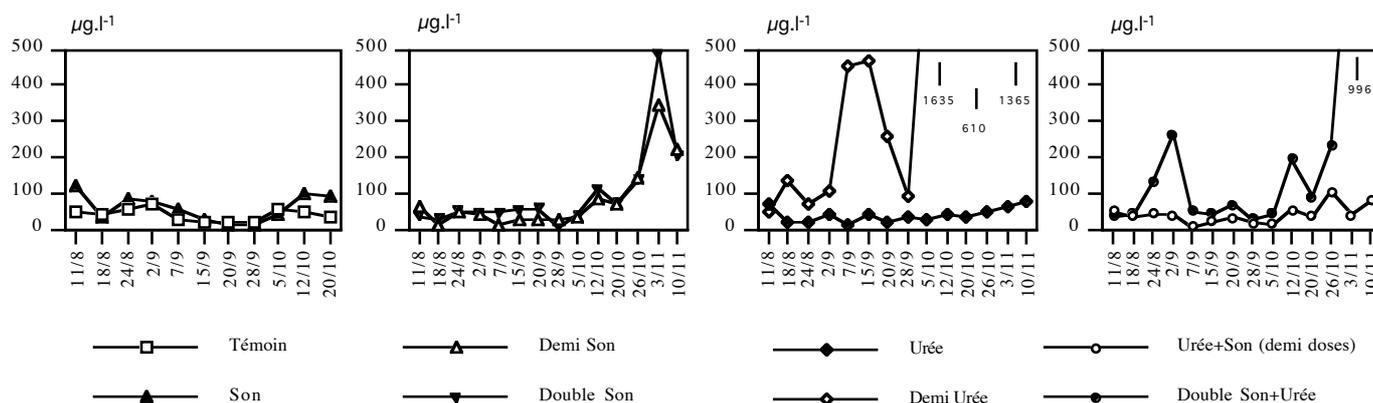


Figure 49 : Evolution de la concentration en chlorophylle dans les huit étangs au cours du deuxième cycle d'expérimentation.

Dans le meilleur des cas, le développement du phytoplancton ne débute qu'en octobre, sauf dans "Demi-Urée" où des cyanobactéries sont présentes au moment du remplissage. Elles se multiplient donc rapidement et la concentration en chlorophylle passe de 92 à 1635 µg.l⁻¹ en l'espace de 15 jours. Ensuite, elles demeurent abondantes jusqu'à la fin du cycle. Dans "Demi-Son", "Son", "Double-Son" et "Double-Son+Urée", ce n'est qu'après le 26 octobre 1995, à l'achèvement de l'expérimentation, que les algues planctoniques se développent, mais des biomasses notables sont malgré tout observées (> 400 µg.l⁻¹).

4.2. Périphyton



L'abondance des pigments chlorophylliens en périphérie des bambous est comprise entre 0,268 et 18 $\mu\text{g.cm}^{-2}$ en subsurface et entre 0,144 et 23,7 $\mu\text{g.cm}^{-2}$ en profondeur (Fig. 50). A proximité de la surface, elle est peu abondante dans "Témoin" mais est supérieure dans les milieux traités. Le plus riche est "Demi-Son", puis viennent successivement "Son", "Urée", "Demi-Urée", "Double-Son", "Double-Son + Urée", et "Demi-Son + Demi-Urée".

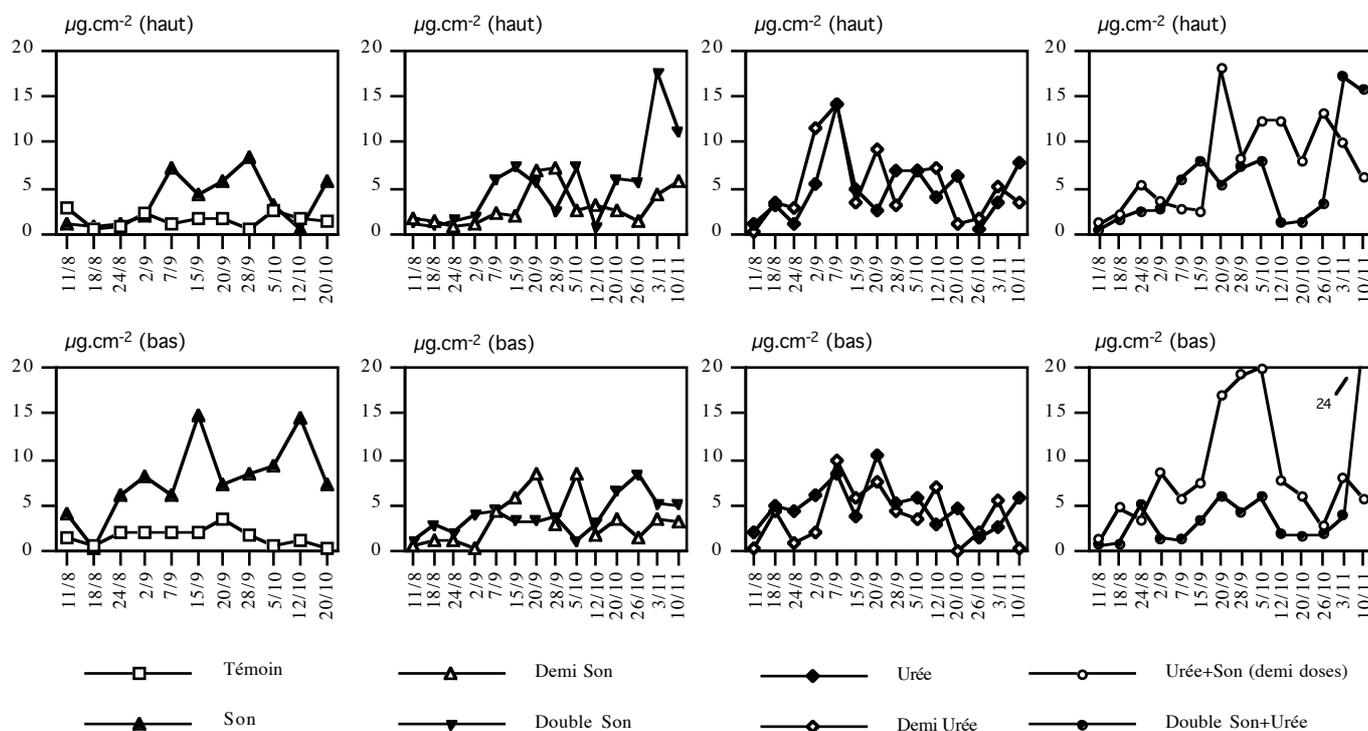


Figure 50 : Evolution de la densité de chlorophylle sur les substrats, en subsurface et en profondeur dans les huit étangs en expérimentation au cours du deuxième cycle.

Dans ceux qui ne reçoivent que de l'urée, il a fallu trois semaines pour que cette biomasse se développe. Cet accroissement rapide est interrompu brutalement le 15 septembre. Après, ce compartiment varie peu jusqu'à la fin du mois d'octobre où une nouvelle diminution survient. Dans les autres, la colonisation du bambou est plus lente, entre 5 et 7 semaines suivant les traitements. Les biomasses se stabilisent quelques temps autour de 5-10 $\mu\text{g.cm}^{-2}$ mais régressent brutalement le 12 octobre. Elles se reconstituent vite et atteignent même des valeurs élevées dans "Double-Son".

En profondeur, le périphyton du "Témoin" ne dépasse que rarement 2 $\mu\text{g.cm}^{-2}$. Viennent ensuite par ordre croissant : "Demi-Son", "Demi-Urée", "Double-Son", "Double-Son + Urée", "Urée", "Son" et "Demi-Son + Demi-Urée".

Dans ceux qui ne reçoivent que de l'urée, le développement du périphyton est immédiat. Les biomasses augmentent lentement, et se stabilisent autour de 5 $\mu\text{g.cm}^{-2}$. A compter de la fin du

mois d'octobre, elles diminuent. Dans ceux qui ne reçoivent que du son, il faut 3 à 5 semaines pour qu'il se développe et atteigne la même biomasse. Dans "Double-Son + Urée", le périphyton est à peine plus abondant que dans "Témoin" ; il est même parfois inférieur. Par contre, "Demi-Son + Demi-Urée" se différencie nettement du "Témoin" en 4 semaines et il atteint des biomasses supérieures à 15 $\mu\text{g.l}^{-1}$.

4.3. Zooplancton

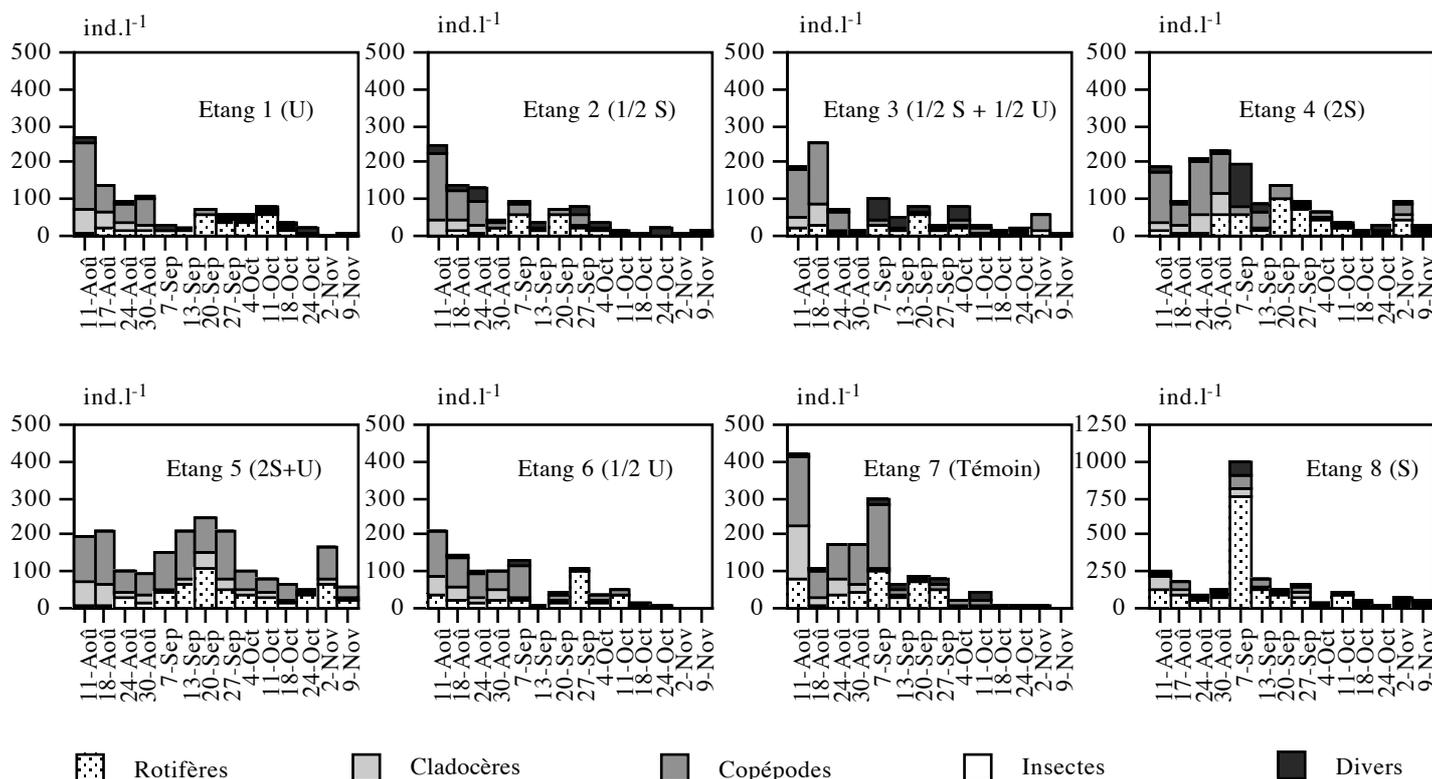


Figure 51 : Evolution de l'abondance zooplanctonique dans les huit étangs au cours du deuxième cycle d'expérimentation.

L'abondance zooplanctonique est faible ($<100 \text{ ind.l}^{-1}$) et similaire dans tous les étangs (Fig. 51), bien que des populations importantes soient parfois observées dans "Témoin" et "Urée". Elle régresse partout au cours du temps sauf dans "Double-Son + Urée" où un développement limité, 200 ind.l^{-1} , est observé pendant le mois de septembre.

Le groupe des cladocères est le moins abondant, puisqu'il n'est observé qu'en début de cycle, et ses effectifs demeurent limités. Ce sont les copépodes et les rotifères qui forment l'essentiel des ces organismes, mais ils sont quantitativement beaucoup moins abondants qu'au cours du premier cycle. C'est d'ailleurs la faible présence des rotifères qui explique, pour l'essentiel, la faible abondance du zooplancton au cours du deuxième cycle. Ceux-ci n'atteignent un effectif

important que le 7 septembre 1995, dans "Urée", coïncidant avec un accroissement notable de la biomasse périphytique.

b.2.2. Résultats globaux

Les meilleurs rendements (Tabl. 19) sont obtenus dans "Double-Son" et "Double-Son + Urée" (>4,46 et 4,44 t.ha⁻¹.an⁻¹). Viennent ensuite par ordre décroissant "Son", "Demi-Son + Demi-Urée", "Demi-Son" et "Témoin". L'étang "Urée" permet d'obtenir 2 t.ha⁻¹.an⁻¹, soit moins que le "Témoin" qui n'est pourtant pas fertilisé. Ce dernier, dont le rendement est élevé (2,17 t.ha⁻¹.an⁻¹) a toutefois bénéficié d'apports non contrôlés en raison de la présence de lentilles d'eau *Lemna* sp. et de quelques *Azolla* sp. avant le début de l'expérimentation.

Ce classement masque de réelles disparités entre espèces. Dans le cas de *Oreochromis niloticus*, les traitements les plus performants sont "Demi-Son + Demi-Urée", "Double-Son", "Son", "Double-Son + Urée" (>3 t.ha⁻¹.an⁻¹), puis "Demi-Urée", "Demi-Son" (2-3 t.ha⁻¹.an⁻¹), enfin "Urée" et "Témoin" (<2 t.ha⁻¹.an⁻¹). A l'instar du premier cycle, ces rendements sont modestes et quelques erreurs de gestion, dont un débordement d'étang, compliquent l'interprétation des résultats. A l'exception du "Témoin", la survie, proche voire supérieure à 80%, est conforme aux moyennes observées chez les pisciculteurs privés. Par contre, le GMQ, compris entre 0,78 et 1,55 g.j⁻¹ est faible, particulièrement dans "Urée", "Demi-Urée" et "Témoin".

Heterotis niloticus valorise bien le traitement "Double-Son + Urée" (1,06 t.ha⁻¹.an⁻¹). A la différence du premier cycle, le rapport entre son rendement et celui de *Oreochromis niloticus* ne dépasse jamais 35% et sa contribution à la production totale est plus modeste qu'au cours du premier cycle expérimental. Les traitements les moins performants sont "Urée" et "Demi-Urée". La survie est excellente, puisqu'à l'exception de l'étang recevant de l'urée, 80%, elle atteint toujours 100%. Le GMQ est très faible, compris entre 4,43 g.j⁻¹ ("Demi-Urée") et 16,08 g.j⁻¹ ("Double-Son+Urée").

Les rendements en *Heterobranchus isopterus* sont compris entre 60 ("Demi-Urée") et 250 kg.ha⁻¹.an⁻¹ ("Double-Son + Urée"), en augmentation depuis le premier cycle. La contribution de cette espèce au rendement global est comprise entre 1,9% ("Demi-Urée") et 5,6% ("Demi-Son" et "Double-Son+Urée"). Les taux de survie, supérieurs à 88% sont meilleurs qu'au cours du premier cycle à l'exception de "Demi-Urée" et "Témoin" qui ont débordé. Les GMQ sont comparables à ceux obtenus au cours du premier cycle et sont généralement d'un niveau correct.

Tableau 19 : Rendements (en t.ha⁻¹.an⁻¹), taux de survie (en %) et gain moyen quotidien (en g.j⁻¹) obtenus pour les trois espèces produites dans les huit étangs du deuxième cycle.

Etang	1	2	3	4	5	6	7	8
Traitement	U	1/2 S	1/2 U + 1/2 S	2S	2S+U	1/2 U	T	S
<i>Oreochromis niloticus</i>								
Rendement	1,64	2,17	3,33	3,28	3,13	2,77	1,59	3,19
Survie	0,79	0,77	0,84	0,77	0,82	0,83	0,65	0,80
GMQ	0,78	1,13	1,38	1,53	1,55	1,25	0,97	1,39
<i>Heterotis niloticus</i>								
Rendement	0,31	0,54	0,65	0,96	1,06	0,35	0,48	0,88
Survie	0,80	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
GMQ	5,35	7,05	8,06	12,27	16,08	4,43	6,49	12,70
<i>Heterobranchus isopterus</i>								
Rendement	0,07	0,16	0,12	0,22	0,25	0,06	0,10	0,17
Survie	0,88	1,00	0,88	0,88	1,00	0,55	0,80	1,00
GMQ	0,72	1,50	1,35	2,40	2,49	1,19	1,17	1,71
Rendement global	2,01	2,87	4,10	4,46	4,44	3,18	2,17	4,25

c. Comparaison des impacts fertilisants de *Ctenopharyngodon idella* et des fientes de poulets

c.1. Remarque préliminaire

Ces résultats sont acquis en milieu rural, sans intervention extérieure. Le cycle subit les aléas propres à ce site, notamment les problèmes d'eau. Il est réalisé en tenant compte des contraintes du paysan. Des nuisances sont apparues à plusieurs reprises et le pisciculteur n'a pas pu les résoudre car il devait réaliser en priorité des travaux sur sa riziculture. A défaut de limiter les pertes d'eau, il s'est avéré à plusieurs reprises nécessaire de procéder à des apports importants en provenance d'un barrage en amont. Ce type de cycle n'est pas exceptionnel, et il est très illustratif des difficultés rencontrées par divers pisciculteurs ruraux.

c.2. Suivi hebdomadaire

c.2.1. Conditions climatiques

Les données météorologiques sont identiques à celles qui prévalent pendant une partie du premier cycle expérimental de la station de Gagnoa (Fig. 36), la ferme se trouvant à 30 km de celle-ci. Le cycle se déroule pendant la première saison des pluies, à un moment où les précipitations sont plus régulières et moins violentes. Elles sont de l'ordre de 50 mm par décade pendant toute la durée du cycle. La température de l'air est relativement constante, autour de 22°C pour les valeurs minimales et de 30°C pour les valeurs maximales.

c.2.2. Paramètres physiques

Comprise entre 25,8 et 27,6 le matin et entre 27,7 et 32,5 en fin de journée, la température de l'eau diminue pendant la majeure partie de la période d'élevage. L'étang "Poulets" est légèrement plus chaud que celui des carpes chinoises, l'écart maximal étant de 0,6°C.

Le pH est compris entre 5,35 et 5,94 le matin, et entre 5,55 et 6,36 en fin de journée. L'acidité matinale diminue entre avril et mai, de +0,3 à +0,4 unité pH, puis augmente légèrement par la suite, de -0,1 à -0,2 unités pH. En fin de journée, elle s'accroît jusqu'en juin avant de revenir à son niveau initial en juillet. Ces faibles variations sont probablement corrélées avec l'arrivée régulière d'importants volumes d'eau destinés à combler les pertes au niveau du moine et à travers les digues. Cette eau provient en effet d'un barrage (21) acide et riche en tanins où de nombreux végétaux ligneux sont submergés. Il n'y a pas de différence entre les deux étangs.

L'oxygénation évolue peu, comprise en début de journée entre 0,2 et 3,2 mg.l⁻¹, respectivement 3 et 40% de saturation et entre 3,4 et 9,4 mg.l⁻¹ en fin d'après midi, respectivement 44 et 130% de saturation. Le matin, elle chute entre avril et mai, augmente jusqu'en juin puis régresse ensuite. Le soir, l'évolution est symétriquement opposée. Comme pour d'autres paramètres, cette évolution est vraisemblablement la conséquence des événements de gestion de l'élevage. L'oxygénation est comparable dans les deux étangs.

La conductivité, faible, est comprise entre 54 et 70 $\mu\text{S.cm}^{-1}$. A l'exception d'une légère augmentation en mai dans l'étang "Poulets", elle régresse régulièrement sur l'ensemble du cycle. Elle n'est pas différente entre les deux étangs.

c.2.3. Sels nutritifs

Les sels nutritifs ne sont jamais très abondants. Les concentrations en phosphate sont comprises entre 0,01 et 0,15 mg.l⁻¹. Elles diminuent constamment, sauf le dernier mois dans l'étang contenant *Ctenopharyngodon idella*. A l'exception de cette date où les concentrations sont identiques dans les deux étangs, c'est celui associé à l'élevage de poulets qui contient le plus de phosphate.

La forme d'azote minéral la plus abondante est l'ammoniaque. Sa concentration est comprise entre 0,19 et 0,54 mg.l⁻¹. Son évolution est relativement proche de celle du phosphate, puisqu'à l'exception d'une stabilité le premier mois, elle diminue jusqu'à la fin. L'étang associé à l'élevage de poulets est le plus riche. Les autres formes d'azote sont minoritaires : le nitrite est quasiment indécélable pendant tout le cycle et le nitrate est compris entre 0,02 et 0,06 mg.l⁻¹. Contrairement aux sels nutritifs majeurs, la concentration de cette forme augmente au cours du cycle.

c.2.4. Paramètres biologiques

Les concentrations en chlorophylle planctonique sont comprises entre 16,2 et 34,7 µg.l⁻¹. Ces valeurs, très faibles, tendent à chuter dans l'étang associé à l'élevage de poulets (31 à 18 µg.l⁻¹) et à croître dans celui qui contient les carpes chinoises (17 à 35 µg.l⁻¹).

La chlorophylle du périphyton est comprise entre 0,86 et 4,53 mg.l⁻¹ en subsurface et entre 1,82 et 2,97 mg.l⁻¹ en profondeur. En subsurface, sa croissance est forte avec les carpes chinoises, en dépit d'une légère diminution le dernier mois (de 0,967 à 3,74 mg.l⁻¹), alors qu'elle est plus limitée dans l'étang associé aux poulets (de 0,864 à 1,89 mg.l⁻¹). En profondeur, elle augmente légèrement pour "Carpes chinoises" et diminue faiblement dans l'association avec les poulets.

c.3. Résultats globaux

En raison des galeries percées dans les digues par certains rongeurs, probablement *Xerus erythropus* ou rat palmiste, des échanges de tilapias ont eu lieu entre le milieu contenant les carpes chinoises et un étang de géniteurs voisin. Les résultats présentés tiennent compte de cet accident (Tabl. 20). Les données du tableau 16 concernent l'ensemble des tilapias récupérés à la récolte (mâles, femelles, alevins), ceux qui sont entre parenthèses ne concernant que la population mâle (47 individus sur les 169 récupérés à la pêche finale).

Les rendements obtenus, de l'ordre de $1 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$ sont conformes aux valeurs fréquemment rencontrées en milieu rural. Le rendement associé aux poulets est comparable aux valeurs observées dans des barrages non fertilisés. Le rendement de l'autre est meilleur mais il faut noter que la contribution la plus importante est le fait d'une population piscicole de faible valeur commerciale, alevins et femelles ayant un poids moyen de 115 g.

Tableau 20 : Rendement final (en $\text{t} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$), poids moyen final (en g) et GMQ (en $\text{g} \cdot \text{j}^{-1}$) dans les deux étangs suivis.

	<i>Oreochromis niloticus</i>			<i>Ctenopharyngodon idella</i>		
	Rdt	Pmf	GMQ	Rdt	Pmf	GMQ
"Poulets"	0,866	240	1,2	-	-	-
"C. chinoises"	1,065 (0,396)	127 (218)	0,54 (1,04)	1,083	573	3,1

Dans l'autre étang, les carpes chinoises permettent de doubler le rendement piscicole global. Dans ce même milieu, le GMQ de l'ensemble des tilapias n'a pas une grande signification, en raison des échanges entre étangs. En revanche, celui de la population de mâles adultes est anormalement faible, probablement en raison de la présence de nombreux alevins qui ont pu exploiter les ressources trophiques du milieu. Mais il est aussi décevant dans l'étang associé aux poulets, compte tenu de la faible densité d'empeisonnement. La survie des tilapias dans l'étang associé aux poulets est de 98% dans cet étang "Poulets" et ne peut être évaluée dans l'autre. Celle de *Ctenopharyngodon idella* est de 95%.

Discussion

A. La pisciculture dans le Centre-Ouest

Dans le Centre-Ouest de la Côte d'Ivoire, chaque étang est un aménagement dont l'individualité est forte. A l'échelle régionale, les fermes piscicoles forment un groupe hétérogène, au sein duquel aucun étang ne peut représenter les autres. Cette diversité s'exprime autant au niveau socio-économique que sur le plan de la qualité de l'eau.

1. La diversité des milieux

1.1. L'hétérogénéité des situations

a. D'une ferme à l'autre

Les caractéristiques observées dans une ferme résultent de trois facteurs : l'environnement, en particulier la qualité initiale de l'eau, la capacité de traitement du pisciculteur et notamment la fertilisation qu'il peut apporter, enfin les événements climatiques.

L'environnement des étangs et la qualité de l'eau influencent plus ou moins fortement l'écosystème. Dans certains cas (31 à 33), la très grande richesse en fer est due au drainage d'une piste latéritique. Cette particularité modifie profondément le réseau trophique. Les populations phytoplanctoniques sont alors dominées par des cyanobactéries de grande taille qui ne sont pas consommées par le zooplancton, bien qu'elles le soient par le tilapia. L'oxygénation est faible et les rendements piscicoles sont médiocres ($<1,5 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$). Lorsque l'eau est riche en tanins (16), le réseau trophique est également perturbé et le rendement associé est faible (Billard, 1995). Toutefois, le plus souvent, l'impact de l'environnement dépend directement du niveau de fertilisation. Ainsi, sur un site forestier (16 à 21)²⁹, l'eau est pauvre et peu conductrice. Un petit élevage de lapins est associé aux étangs, mais ses capacités fertilisantes

29 Les chiffres entre parenthèses font référence aux étangs du tableau 1.

sont si limitées que la conductivité n'est pas améliorée ($+10 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$). En revanche, sur le site d'Issia (5 et 6) très fertilisé, le traitement multiplie par 10 la valeur de conductivité enregistrée.

Les différences de température sont souvent dues à des événements météorologiques brefs, dont l'impact est important mais limité géographiquement. Une pluie entraîne un brusque rafraîchissement (24), alors qu'un ciel dégagé favorise le réchauffement rapide de l'eau (3). De même, le suivi nyctéméral de décembre 1993 montre nettement l'impact d'un passage nuageux sur l'évolution de ce paramètre. La chute de la pression atmosphérique à l'occasion d'orages entraîne aussi une diminution de l'oxygénation de l'eau (Lazard, comm. pers., 1996). Les conséquences des événements climatiques peuvent être marginales s'ils n'affectent que la température, mais parfois ils modifient profondément les équilibres biologiques, notamment lorsque des pluies contribuent à l'introduction de substances exogènes, comme des produits phytosanitaires à la station de Gagnoa, ou quand elles provoquent un renouvellement de l'eau (16).

Les qualités du site sont donc essentielles pour les pisciculteurs ruraux, mais la principale cause de variation est finalement la capacité du pisciculteur à modifier ces caractères initiaux. En effet, l'accès aux fertilisants est possible ou il ne l'est pas ; il n'est jamais, ou exceptionnellement, intermédiaire. Les caractéristiques sont en conséquence assez tranchées de ce point de vue. Ainsi, les étangs qui reçoivent des fertilisants organiques sont plus riches en sels nutritifs résiduels. Par exemple, l'urée épandue en grandes quantités entraîne une augmentation rapide de la teneur en azote ammoniacal, alors que le son de riz permet l'accumulation d'orthophosphate, comme cela est observé dans certains étangs et au cours d'expérimentations *in vitro*. En réponse aux apports d'engrais, les activités autotrophes et hétérotrophes sont stimulées. Cela se traduit par de très faibles oxygénations matinales (jusqu'à $0 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$) en raison de la demande biologique en oxygène nocturne. En revanche, pendant la journée, l'activité algale est forte, si bien que les concentrations sont élevées en fin d'après midi ($> 10 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$). Le pH suit les mêmes variations. Dans les étangs peu ou pas fertilisés, les variations sont moins marquées que dans le cas précédent, en particulier pour l'oxygène : l'eau est plus oxygénée le matin (fréquemment $>2 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$), mais les concentrations sont moins élevées en fin de journée (souvent $<10 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$).

b. D'un étang à l'autre, dans une même ferme

Dans la même région, il existe des différences significatives entre étangs, en raison de facteurs qui leurs sont propres ou à cause de traitements différents. Les facteurs propres à l'étang sont généralement accessoires. L'état d'enherbement (13), de recouvrement par des macrophytes flottants ou d'ombrage par la végétation environnante (11) inhibe fortement le réchauffement

de l'eau et l'activité photosynthétique. De même, les étangs peu remplis (4) sont plus chauds que ceux qui les entourent. Toutefois, même s'il n'est pas possible d'être exhaustif, un facteur est retrouvé à plusieurs reprises, c'est la plus ou moins grande vulnérabilité de certains étangs à des perturbations issues de l'environnement. Pour assurer une production maximale, l'étang devrait être un milieu clos. Or, bien souvent, la maîtrise de l'eau n'est pas totale. Ainsi, les étangs 31 à 33 ne sont pas tous atteints au même degré par le lessivage du fer en raison de la topographie du sol. Les conséquences ne se limitent pas aux seules concentrations en ce métal, elles concernent également le peuplement biologique de l'étang. Les populations algales et zooplanctoniques sont différentes, au niveau spécifique et du point de vue de leur taille. Leurs évolutions de ces étangs en réponse à différents traitements ne sont donc pas identiques, comme le montrent les tests biologiques.

Le plus souvent, les différences résultent des traitements appliqués par le pisciculteur. En effet, avant que ce travail ne débute, les services d'encadrement avaient constaté que les traitements à faibles doses étaient totalement inefficaces en dessous d'un certain niveau de fertilisation. Ce phénomène était attribué à des "blocages trophiques" qui piègeaient les éléments apportés par l'intrant et les rendaient indisponibles aux voies productives (Morissens, comm. pers., 1993). Pour cette raison, les pisciculteurs qui possédaient plusieurs étangs sans pouvoir les fertiliser tous³⁰, avaient intérêt à consacrer les quelques intrants disponibles à un seul étang, les autres étant plus ou moins abandonnés. En particulier, ceux qui ont choisi d'implanter des substrats en bambou (2, 9, 16, 24) consacrent tous leurs moyens à celui qui contient l'*acadja*. La différence entre les étangs fertilisés et ceux recevant peu ou pas d'intrant est surtout sensible sur la conductivité de l'eau et la concentration en chlorophylle qui sont supérieures, et sur la teneur matinale en oxygène dissous qui est inférieure.

Certaines pratiques comme les pêches de contrôle ont aussi un impact essentiel sur le milieu. Le déplacement d'un filet de type "senne" dans un étang entraîne une remise en suspension du sédiment ainsi oxygéné. En modifiant les équilibres physico-chimiques au niveau de la vase et en brisant la stratification thermique, cette technique favorise la libération par la vase d'éléments nutritifs, en particulier de phosphore. Mais, lorsque la quantité de boues est très importante, cette remise en suspension de matières organiques stimule fortement l'activité hétérotrophe, et une anoxie de la couche d'eau peut en résulter et entraîner des mortalités piscicoles (5).

1.2. La variabilité temporelle

30 Pour des raisons liées aux différents projets de développement piscicole antérieurs.

L'évolution des caractéristiques physico-chimiques et biologiques au cours du cycle de production sera surtout traitée dans le paragraphe portant sur le réseau trophique.

a. Au cours du nycthémère

La variabilité nycthémérale des différents paramètres est classique et conforme aux évolutions décrites par de nombreux auteurs dont Boyd (1979), Fast (1986) et Delincé (1992). L'amplitude des variations est dans la gamme de valeurs couramment observées en zone tropicale (Boyd, 1979 ; Delincé, 1992). Les variations entre étangs sont liées à l'abondance plus ou moins forte des végétaux chlorophylliens composés quasi-exclusivement de phytoplancton et de périphyton, et dépendent donc indirectement du niveau de traitement. Les étangs recevant de la fiente de poulets ou du son de riz sont fortement désoxygénés à partir de minuit, alors que ceux qui reçoivent de l'urée ne le sont qu'à partir de 2-4 heures du matin. La météorologie, en particulier le couvert nuageux, peut altérer significativement l'évolution nycthémérale de la température (16) ou de la concentration en oxygène dissous, comme cela est aussi observé par Piedrahita *et al.* (1984).

b. En fonction de la saison

Une comparaison saisonnière ne peut théoriquement être réalisée que si ce sont les mêmes étangs qui sont étudiés à des périodes différentes de l'année. C'est la raison pour laquelle les résultats obtenus à l'occasion des deux campagnes d'observations sont traités différemment selon que les mêmes étangs peuvent, ou ne peuvent pas, être visités à deux reprises. Les caractéristiques observées sont par ailleurs très fortement influencées par des facteurs propres au site ou à l'étang. Dans ces conditions, il est *a priori* impossible de savoir si les différences résultent d'événements particuliers ou de variations saisonnières. Toutefois, s'il existe une variation saisonnière majeure, elle doit affecter l'ensemble des étangs, ou au moins la majorité, indépendamment des caractéristiques propres au site. C'est effectivement ce qui est constaté.

La température est le seul paramètre qui varie significativement (au seuil de probabilité 1%) avec la saison. Les valeurs observées en fin de période sèche sont supérieures de 2 à 5°C (matin et soir) à celles de fin de saison des pluies, et la variation journalière est plus importante. Ces variations sont conformes aux valeurs observées dans des cours d'eau ivoiriens par Ittis et Lévêque (1982). Par contre, la conductivité de l'eau des étangs ne varie pas au cours de l'année, à la différence de ce qui se produit en rivières (Ittis et Lévêque, *ibid.*). Cette variabilité saisonnière a une influence certaine sur les activités biologiques des organismes qui peuplent l'étang, mais elle ne paraît pas affecter de façon évidente la production piscicole (Sanchez, comm. pers., 1996). En revanche, le manque d'eau affecte de nombreuses fermes en fin de

saison sèche. En effet, à cette période, le niveau des nappes phréatiques est bas, et la plupart des étangs ne sont que partiellement remplis. Il en résulte une augmentation de certains éléments comme le fer qui présente alors des teneurs maximales et dont l'impact sur le fonctionnement de l'étang est amplifié.

1.3. Les caractéristiques communes

Les températures dues au climat tropical sont très favorables à la production de *Oreochromis niloticus* (Balarin, 1979). Une stratification journalière se produit probablement suite au réchauffement de la couche d'eau superficielle (Chang et Ouyang, 1988) ; elle peut affecter le transfert des éléments nutritifs et de l'oxygène à travers la colonne d'eau. L'acidité³¹ est également une caractéristique commune à de nombreux étangs. Cela est dû à la nature des sols (Becker et Diallo, 1992), et à l'abondance des tanins (Sigg *et al.*, 1994). Elle n'est cependant pas très marquée (pH>6 souvent) et l'activité photosynthétique suffit le plus souvent à la masquer (pH>8 le soir, le plus souvent).

Les aspects techniques constituent probablement la principale caractéristique commune à l'ensemble des étangs de pisciculture. Les densités d'empoisonnement pratiquées sont toujours inférieures à celles préconisées dans la littérature. Lorsque la production repose sur des intrants (pisciculture périurbaine), les faibles densités permettent une croissance plus rapide des poissons, et la probabilité qu'un manque de trésorerie survienne en cours d'exploitation est ainsi diminuée. En revanche, dans les milieux extensifs, la diminution du nombre de poissons par unité de surface permet d'obtenir des poissons commercialisables en un temps raisonnable (10 mois maximum). De même, la polyculture est pratiquée par l'ensemble des pisciculteurs et les ratios d'empoisonnement sont identiques (0,03 *Heterotis niloticus*, 0,04 *Heterobranchus isopterus*, 0,2 *Hemichromis fasciatus* par individu de tilapia).

31 Et probablement l'alcalinité, bien qu'elle n'ait pas été mesurée dans ce travail.

2. Contraintes et atouts de l'activité piscicole en zones rurales

2.1. Les contraintes

a. Contraintes générales

Dans certains milieux ruraux, l'acidité est juste en deçà des valeurs optimales généralement préconisées pour l'élevage piscicole (Huet, 1970). Toutefois, bien que les tilapias grossissent plus lentement lorsque l'eau est acide (Balarin, 1979 ; Wangead *et al.*, 1988), les valeurs enregistrées dans la plupart des étangs ne permettent pas de considérer que l'acidité inhibe la production piscicole.

Une contrainte plus sérieuse est la pauvreté nutritive des étangs ruraux. Jusqu'à présent, la stratégie retenue pour fertiliser est l'association de la pisciculture et de l'élevage. Les performances fertilisantes des déjections animales sont connues et étudiées depuis longtemps (Delmendo, 1980) et la perspective de les utiliser en les recyclant dans une production piscicole est attrayante (Morissens, 1979 ; Billard et Sevrin-Reyssac, 1993). Toutefois, la conduite d'un élevage associé à la pisciculture est inaccessible pour la majorité des paysans. En effet, dans les conditions d'exploitation du milieu rural ivoirien, il est difficile de trouver une alternative au traditionnel porc, poulet, canard dépendant d'aliments de qualité et trop coûteux (Morissens, comm. pers., 1994). Des petits élevages de lapins ont suscité un certain intérêt entre 1992 et 1994, mais en 1996, il n'existe plus un seul pisciculteur qui pratique encore cette association. Les contraintes liées à ces productions (fréquents problèmes sanitaires, nécessité d'une alimentation biquotidienne sur des étangs parfois éloignés du village, vol, prédation par des animaux comme les serpents) paraissent disproportionnés par rapport au pouvoir fertilisant de ces petits élevages (1 à 10 lapins). La faible productivité de l'eau des étangs ruraux nécessite de trouver un fertilisant adapté au monde rural, ou de proposer des modèles de production pouvant assurer une production satisfaisante. De tels modèles sont décrits ci-après (paragraphe 3).

Les "blocages trophiques", dont l'existence éventuelle a dans une certaine mesure suscité ce travail, ne constituent pas une contrainte à l'activité piscicole, car leur impact est limité à certains sites et ne concerne pas l'ensemble de la région. Il est possible que de très fortes teneurs en fer ou en tanins piègent une partie des nutriments apportés (voir paragraphe sur les contraintes de l'activité piscicole), mais le suivi réalisé dans l'étang 16 montre aussi que cet impact est mineur en comparaison de l'effet des perturbations. Ainsi, dans ces modèles très

extensifs basés sur une faible fertilisation (déjections de quelques poulets), il est indispensable que l'étang soit parfaitement clos pour que les éléments fertilisants bénéficient à l'écosystème. Or, dans le cas de l'étang 16, l'eau a pratiquement été renouvelée une fois par mois, en raison des fuites au niveau du moine ou des digues. L'impact fertilisant de l'élevage associé a, par conséquent, été quasi inexistant. L'étang 2, identique au 16 mais dans lequel ces perturbations sont rares, valorise beaucoup mieux les faibles apports fertilisants et accrédite l'idée qu'il existe parfois des "blocages trophiques".

Une autre contrainte est représentée par la place de la pisciculture dans le système de production. Dans un environnement dominé par l'économie de plantation et les cultures d'exportation (café et cacao le plus souvent, coton parfois), la production piscicole ne parvient à s'implanter que comme activité intermédiaire entre les cultures vivrières et les cultures industrielles. Les cultures vivrières (igname, riz, manioc selon les ethnies) assurent la sécurité alimentaire ; les cultures industrielles assurent le revenu. Il est donc difficile pour une activité de se positionner entre ces deux pôles essentiels de la vie agricole, même lorsque son intérêt est indiscutable. Si le cycle dans l'étang 16 a été aussi perturbé, c'est parce que les problèmes sont survenus en pleine période de travail sur le riz (céréale sur laquelle est basé le vivrier dans l'ethnie Bété). Or, à moins de prendre le risque de se retrouver dans une situation sociale catastrophique si ses réserves alimentaires étaient insuffisantes, le paysan ne pouvait pas s'occuper des étangs. Les modèles piscicoles proposés doivent donc considérer qu'en cas de concurrence entre deux spéculations, celui-ci tournera le plus souvent au désavantage de la pisciculture.

b. Contraintes propres à certains sites

b.1. Le fer

A en juger par les valeurs fournies par Boyd (1979), les concentrations en fer total mesurées dans certaines zones du Centre-Ouest sont 10 à 100 fois plus élevées que les valeurs habituellement rencontrées dans des eaux naturelles (0,05 à 0,2 mg.l⁻¹) ou des étangs de pisciculture (0,2-0,3 mg.l⁻¹). Cela n'est pas une caractéristique dominante des étangs de la région, dans la mesure où les sites riches en fer sont généralement dans des positions particulières. Il s'agit soit d'étangs partiellement remplis avec une eau stagnante depuis plusieurs mois (3, 6, 9, 17), soit d'étangs placés sur un site qui reçoit les eaux de lessivage d'une piste en latérite (31, 32, 33).

La toxicité de certains sels de fer est un problème pour la riziculture dans la région de Gagnoa. Les agronomes ont ainsi dû sélectionner des variétés de riz résistantes au fer comme CK4 ou

Suakoko 8 (Audebert, comm. pers., 1996) et les taches irisées à la surface de nombreux terrains hydromorphes illustrent l'ampleur régionale de ce phénomène. D'après Champiat et Larpent (1988), ces taches seraient en effet le résultat de précipités ferriques liés à l'activité de bactéries telles que *Siderocapsa* sp. Mais cette toxicité dépend de l'état d'oxydoréduction. Dans l'eau, c'est en général la forme oxydée, non toxique qui domine (hydroxyde ferrique, car le fer ferrique, Fe^{3+} est insoluble). Les ions ferreux (Fe^{2+}), bien que solubles, sont théoriquement absents si l'oxygénation est bonne. En pratique, bien que certains composés organiques (tels les acides humiques ou tanniques qui sont fréquents en Côte d'Ivoire) et de nombreux micro-organismes permettent à la forme réduite d'être présente (Vizier, 1993), les concentrations en fer ferreux des étangs sont toujours très faibles et il est peu probable que cet élément soit toxique, sauf si le poisson se nourrit à partir du sédiment, au niveau duquel cet ion est parfois abondant.

L'oxyde ferrique peut se combiner à différentes substances organiques solubles ou colloïdales, acides humiques et fulviques, groupements phénols, énols, carbonyles, amines et carboxyliques ainsi qu'au phosphore, à la silice, au calcium, et à différents métaux (Boyd, 1979 ; Delincé, 1992). Il les rend indisponibles. Au fond de l'étang, la couche d'hydroxyde de fer adsorbe fortement les sels nutritifs et freine leur libération. Par contre, lorsque le fer est réduit et solubilisé, la vase libère les nutriments, en particulier ceux qui sont issus de la minéralisation de la matière organique (Béchaux, 1972 ; Leynaud et Verrel, 1980). Donc, dans des milieux à fort cycle d'oxygénation comme les étangs ivoiriens, c'est sans doute le cycle d'oxydation et de réduction du fer qui contrôle en partie la disponibilité du phosphate (Lemoalle, comm. pers., 1994) et les échanges de nutriments entre la vase et l'eau.

b.2. Les tanins

Les concentrations sont nettement inférieures aux valeurs maximales (70 mg.l^{-1}) rapportées par Delincé (1992), mais elles suffisent parfois pour donner une forte couleur marron à l'eau (8, 16, 41). La présence de substances humiques n'est pas favorable ; elle est souvent accompagnée de faibles productions, comme cela est observé dans les étangs de forêt en zone tempérée (Lefèvre *et al.*, 1952 ; Billard, 1995) et dans l'étang 16 ($3,5 \text{ mg.l}^{-1}$ de tanins et lignines totaux).

Ces substances agissent négativement en acidifiant l'eau (Sigg *et al.*, 1994) et en la rendant moins propice à l'élevage piscicole. Elles s'associent à de nombreux composés, comme le fer, le phosphore ou le calcium (Delincé, 1992) et les rendent indisponibles, comme dans l'étang 16. Elles peuvent également se lier à des substances toxiques comme certains pesticides (DDT) dont elles augmentent la toxicité (Wetzel, 1983). Ces matières organiques réduisent de nombreuses substances (Sigg *et al.*, 1994), mais cette action paraît ne concerner que

faiblement le fer dans les étangs ivoiriens. Enfin, elles nuisent à la photosynthèse en colorant l'eau et facilitent la sédimentation des algues (Angeli, 1980). De plus, elles ne sont pas ou sont peu disponibles pour le réseau trophique, car elles résistent généralement à l'hydrolyse.

b.3. Les pesticides

A la station de Gagnoa, seule une toxicité exogène peut expliquer les mortalités algales et les faibles développements d'organismes planctoniques. Bien que les substances suspectées d'être à l'origine de ce phénomène n'aient pas été détectées, faute de moyens d'analyse, il est probable que les produits phytosanitaires²⁸ employés sur les cultures maraîchères en contre-haut en soient en partie responsables.

Ce problème peut se reproduire ailleurs. En effet, l'utilisation anarchique des pesticides est fréquente en Côte d'Ivoire. Cela n'est d'ailleurs pas spécifique à ce pays, puisque 99% des décès imputables à une utilisation inappropriée de substances phytosanitaires sont comptabilisés dans le Tiers Monde (CTA, 1989). En particulier, l'emploi abusif de pesticides strictement réservés à la protection de cultures comme le coton (cas du Nurelle D[®] utilisé à Gagnoa) ou le cacao, voire l'utilisation de substances prohibées comme le DDT, sont communs (Ndabalishye, 1995). Dans le cas du maraîchage, activité agricole à haute valeur ajoutée, les productions doivent être en parfait état pour être commercialisées. Compte tenu de l'humidité du climat, propice au développement de nombreuses pestes, les paysans utilisent fréquemment des doses très élevées de substances actives. Il n'existe pas de contrôle de leur mise en oeuvre et les dangers liés à l'utilisation de ces produits sont souvent ignorés.

L'impact écotoxicologique de ces substances peut concerner tous les niveaux trophiques (bactéries, plancton, périphyton, insectes, poissons) et pourrait aussi être concerné (Leynaud et Trocherie, 1980 ; Ndabalishye, 1995), car la chair des poissons concentre ces poisons (Billard, 1995).

2.2. Les atouts de la pisciculture

Le premier est la température élevée de l'eau. L'absence de périodes froides autorise une production toute l'année, et il est généralement possible de réaliser plusieurs cycles par an, ce qui permet de mieux atteindre une rentabilité économique que dans des pays comme le Niger dont les saisons thermiques sont beaucoup plus marquées (Parrel *et al.*, 1990 ; Mikolasek, comm. pers., 1995).

Les espèces piscicoles produites en Côte d'Ivoire sont performantes, en particulier *Oreochromis niloticus* et *Heterotis niloticus*. Grâce à leurs capacités biologiques, ils sont parfaitement adaptés aux conditions locales et un important référentiel de techniques permet de valoriser leurs potentialités. D'autres espèces performantes comme *Heterobranchus longifilis* ou *Ctenopharyngodon idella* présentent probablement un intérêt (Legendre, 1991 ; Oswald, 1996), mais il n'existe pas encore de technique bien adaptée à leur production dans le contexte régional.

L'abondance des terrains propices à l'activité piscicole constitue un autre avantage. En effet, les ressources en eau de la zone forestière sont grandes, et les terrains non encore mis en valeur sont nombreux. Oswald (1996) estime ainsi à près de 60000 hectares la surface minimale de bas-fonds pouvant être aménagés pour l'activité piscicole dans la région Centre-Ouest.

Mais les atouts les plus forts se situent au niveau du contexte socio-économique, ainsi que cela a déjà été signalé. La demande en poisson est forte, les agriculteurs cherchent à diversifier leurs productions, les modèles proposés sont techniquement performants et économiquement très rentables et, de plus, la mise en valeur des terrains par la construction d'étangs constitue une garantie vis-à-vis du foncier, dans la période actuelle où les agriculteurs sont parfois confrontés à des remises en cause de leur statut de propriétaire (Oswald, 1996).

3. Quelle forme de pisciculture pour le milieu rural ?

La pisciculture rurale se distingue donc classiquement de la pisciculture périurbaine par une très grande dépendance vis-à-vis du milieu naturel. Comme pour accentuer ce fait, l'eau qui alimente les étangs est fréquemment bien moins riche en éléments nutritifs que celle qui permet le remplissage des étangs périurbains (conductivité de l'eau à Abohiri, au milieu de la forêt : $< 50 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$, dans un bas-fond de Gagnoa : $> 150 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$).

Quels modèles techniques sont susceptibles de permettre une production piscicole dans un tel contexte ?

3.1. Lorsque la capacité de fertilisation est marginale et la disponibilité foncière faible

La première forme de pisciculture est l'étang *acadja*. Le principe de cette technique et son intérêt pour le monde rural a été décrit par Oswald et Copin (1992) puis par Morissens *et al.* (sous presse). A l'époque, il s'agissait de proposer à des pisciculteurs ruraux en situation

d'échec une technique permettant d'obtenir une production piscicole commercialisable. Le modèle est techniquement valable, à condition que les étangs soient fertilisés.

La technique de l'*acadja* s'est peu répandue, sauf dans quelques étangs pilotes. L'étude réalisée dans ce travail montre pourtant que cette technique est intéressante, et la principale cause de son échec est l'inadaptation des élevages associé de lapins (chapitre A.2.). La technique ne pourra être diffusée que si un autre mode de fertilisation est utilisé. Les fertilisants industriels (urée et engrais minéraux) pourraient jouer ce rôle. Ils sont en effet disponibles, puisqu'un sac de 50 ou 100 kg, qui permet de réaliser plusieurs cycles de production dans les conditions testées avec l'urée (étang de 300 m², épandage de 30 g. are⁻¹.j⁻¹) peut aisément être acheté en ville puis transporté par taxi-brousse. Leur prix est abordable pour les paysans (au moment de la traite, les agriculteurs ont suffisamment de liquidité). Leur coût, ramené à l'unité fertilisante, n'est pas plus élevé que celui des sous-produits, en particulier si le prix du transport est pris en compte. Si le mode de fertilisation adopté ne supposait qu'un ou deux épandages par semaine, la technique de l'*acadja* pourrait redevenir intéressante pour les pisciculteurs qui disposent de peu de terres.

3.2. Lorsque la disponibilité foncière est grande

Si tel est le cas, certains bas-fonds peuvent être valorisés par la construction d'une petite retenue (0,5 ha). Cela est fréquemment possible car les vallées ont rarement été mises en valeur, à la différence de ce qui s'est passé autour des villes. L'idée de base de ces aménagements est de compenser la pauvreté naturelle du milieu en mettant de vastes surfaces à la disposition des poissons, afin qu'ils trouvent suffisamment d'aliments.

Au début du présent travail, un seul pisciculteur (12) pratiquait ce modèle mais de façon peu performante. La première année, il a produit 838 kg de différentes espèces de poissons en travaillant seulement deux jours pour la récolte (superficie du barrage : 2 ha). Depuis, la technique a été améliorée, principalement au niveau de la gestion de l'eau (implantation d'un moine) et de l'empoissonnement qui est plus rigoureux : faible densité (0,1 poisson par mètre carré), sexage, association avec un carnassier, polyculture. A ce jour, un premier bilan permet d'affirmer que ce modèle est un succès technique (obtention de poissons de taille marchande en moins de 8-10 mois) et devient un succès sur le plan du développement (1 barrage recensé en 1993 dans la région, 4 en 1994, plus de 13 en 1995, 70 en 1996, de nombreux étant en construction).

Dans le présent travail, ces milieux n'ont pas été étudiés de manière approfondie car leur multiplication est récente, et l'accessibilité des sites pionniers est relativement mauvaise (très

mauvaises pistes). Cependant, certaines mesures et quelques prélèvements ont été réalisés. Ces milieux se différencient des étangs de pisciculture classiques par une plus grande profondeur, un rapport surface/volume supérieur, et des caractéristiques physico-chimiques et biologiques proches du milieu naturel (les barrages fertilisés sont encore peu fréquents). En outre, la maîtrise de l'eau est encore souvent partielle (pas de canal de contournement).

En raison de leur profondeur, ils peuvent présenter une stratification durable, bien que d'après Delincé (1992), elle soit généralement peu marquée dans les eaux tropicales. En effet, ce phénomène semble démontré pour un petit-barrage à vocation hydro-agricole de la région de Bouaké (Thomas, comm. pers., 1996). Si cela se vérifiait, les conséquences pourraient être de deux ordres. D'une part, les échanges entre le sédiment et l'eau seraient limités, et d'autre part les ressources trophiques benthiques pourraient ne pas être accessibles au poisson, en raison de la faible oxygénation des couches profondes. Dans tous les cas, la stratification influence fortement le fonctionnement du plan d'eau (Piedrahita et Culberson, 1991 ; Costa Pierce B.A. et Laws E.A., 1985). Cela est généralement défavorable aux poissons (Fast, 1986).

Les rendements observés ne sont pas toujours représentatifs du potentiel de production réel de ces milieux, dans la mesure où les pisciculteurs ne maîtrisent pas encore toutes les techniques (en particulier le sexage), mais ils peuvent atteindre voire dépasser $2 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$ pour deux jours de travail par cycle de production, sans compter le temps de construction du barrage (Anonyme, 1995).

Quelles sont donc les bases de la production piscicole dans ces milieux ? Les prélèvements réalisés dans deux barrages de la région de Gnatroa confirment le comportement omnivore sélectif du tilapia. Toutefois, le résultat observé dans le deuxième barrage laisse penser que le périphyton, lorsqu'il est disponible en quantités appréciables, pourrait jouer un rôle décisif dans la production. Cela pourrait justifier l'installation de substrats artificiels du type "*acadja*" dans les zones peu profondes des retenues. En Guinée, Hem (comm. pers., 1995) préconise à titre expérimental d'implanter des bambous sur la totalité de la surface des retenues. En Côte d'Ivoire, compte tenu de l'environnement socio-économique et technique, il semble peu probable que les paysans mettent en oeuvre cette pratique. La quantité de travail que réclame une telle opération n'est vraisemblablement pas en rapport avec le bénéfice attendu (à raison de 10 bambous par mètre carré, il faudrait en implanter 50 à 60 000). En revanche, il est possible que l'implantation de substrats en bambou sur une petite partie de la retenue présente un intérêt, lorsque la maîtrise de l'eau est totale. Ainsi, un élevage de porc est associé à la retenue 1, et il pourrait être intéressant d'installer quelques bambous autour de la zone où les déchets d'élevage sont déversés, afin de stimuler la production périphytique et donc piscicole.

C'est en tout cas une des alternatives qui s'offre à ce pisciculteur s'il souhaite améliorer sa production à court ou moyen terme.

Dans tous les cas, la maîtrise de l'eau doit être un objectif prioritaire. Lorsque cela est acquis, la fertilisation devient envisageable, mais les conditions évoquées dans le chapitre sur les contraintes de l'activité piscicole sont identiques avec ce modèle puisque l'établissement d'un élevage associé n'est probablement pas une solution universelle. Dans ce contexte, la voie la plus prometteuse pour améliorer à court terme la production des petites retenues consiste à accroître le nombre des espèces produites simultanément. A cet égard, l'amélioration de la polyculture doit être un objectif à court terme.

Dès à présent, les agriculteurs ont spontanément mis en oeuvre cette diversification en pratiquant une forme de riziculture très originale associée à la pisciculture (Oswald, comm. pers., 1996). Le semis est réalisé dans la retenue vidangée, l'empoissonnement est ensuite pratiqué et le niveau d'eau est progressivement augmenté, en fonction de la croissance et des besoins du riz. Après la récolte du riz, la retenue est remplie à son niveau maximal, et les résidus et sous-produits rizicoles demeurent et fertilisent l'eau. Ce mode de production n'est possible que grâce au moine qui permet de contrôler très précisément le niveau de l'eau. Initiée par quelques agriculteurs pionniers, cette pratique est désormais largement répandue dans les différentes retenues (Sanchez, comm. pers., 1996)

B. Impact de certaines techniques sur le milieu et la production piscicole

1. Les fertilisants

1.1. Réponse de certains étangs à la fertilisation

Les étangs utilisés pour les tests biologiques (31 et 32 à Guezem, 16 à Abohiri) ont été sélectionnés en fonction de leur capacité (supposée, *a priori*) à représenter les étangs ruraux dans lesquels des "blocages trophiques" sont suspectés. Aujourd'hui, il est clair *a posteriori* que ces étangs sont des cas particuliers, et que les "blocages trophiques", s'ils existent, sont des phénomènes marginaux à l'échelle régionale.

Les apports d'azote (à des teneurs élevées mais comparables à certains apports d'urée dans les étangs périurbains) ont toujours induit une augmentation de la concentration en chlorophylle, alors que les apports de phosphate (ou de superphosphate) ont donné des résultats plus variables. Dans les étangs 16 et 32, ce sel nutritif n'a eu aucun effet, ce qui pourrait signifier que les milieux sont carencés en azote, et non en phosphore. Il s'agirait d'un résultat intéressant dans la mesure où c'est généralement ce dernier élément qui limite la production primaire dans les eaux tropicales (Rongen, 1984 ; Lazard, en préparation), mais cette interprétation est en contradiction avec les résultats observés dans l'étang 31, où la réponse a été positive le 20 décembre 1993 et négative le 21 mars 1994.

Ce comportement atypique, alors que les étangs 31 et 32 sont traités de façon similaire et sont alimentés avec la même eau, montre que l'azote ne peut pas être limitant, mais que le phosphore introduit est plutôt rendu indisponible par l'abondance de fer (31 et 32) ou de tanins (16). En effet, ces substances piègent le phosphore d'autant plus activement que leur concentration est élevée.

En réalité, les interactions entre le phosphore, le fer et les matières humiques sont très complexes (Delincé, 1992), et la réponse du plancton n'est probablement que partiellement corrélée aux concentrations mesurées. De nombreux autres facteurs (potentiel d'oxydoréduction, teneur en oxygène, pH, etc.) sont déterminants, et c'est vraisemblablement la raison pour laquelle les deux étangs de Guezem ont évolué différemment le 20 décembre 1993, alors que leurs concentrations en fer sont peu différentes. De même, il est très probable que l'effet synergique parfois observé entre l'azote et le phosphore résulte de l'augmentation du pH (qui modifie la biodisponibilité du phosphore) consécutive à l'introduction d'ions NH_3 .

Cette hypothèse a servi à justifier les expérimentations avec l'urée, dont les résultats en grandeur réelle ont bien confirmé l'impact positif sur l'écosystème et la production piscicole. Cependant, il est tout à fait possible qu'il ne s'agisse que d'un heureux hasard. En effet, la richesse en fer ou en tanin est un phénomène peu fréquent à l'échelle régionale, et la plupart des étangs ne sont pas concernés par ces mécanismes. Il n'y a donc aucune raison de ne pas considérer l'intérêt éventuel de fertilisants contenant du phosphore. En outre, le suivi de l'étang 16 a montré que la principale contrainte est ici la gestion de l'eau et non un hypothétique "blocage trophique" consécutif à l'abondance de tanins.

1.2. Performances piscicoles des étangs

Le tableau 21 rappelle les rendements moyens obtenus à la station de Gagnoa, en fonction de la nature du fertilisant (urée, fientes de poulets, son de riz). La fertilisation double la production piscicole, quelle que soit la nature de l'intrant.

La fiente de poulet a produit de bons résultats car c'est un excellent engrais, connu et utilisé depuis longtemps (Alchonis, 1952). Knud-Hanssen *et al.* (1991 a) considèrent qu'elle libère dans le milieu 50% du carbone qu'elle contient, 40% de l'azote, et 20% du phosphore. Comme dans le cas d'autres déjections animales, le matériel organique contenu dans la fiente, et la flore hétérotrophe associée, peuvent être consommés par les poissons (Colman et Edwards, 1987).

Tableau 21 : Nombre d'observations (n), moyenne et écart type (valeurs entre parenthèses) des rendements (en tonne.ha⁻¹.an⁻¹) obtenus en fonction de la nature du fertilisant utilisé à la station de Gagnoa.

	n	<i>O. niloticus</i>	<i>H. niloticus</i>	<i>H. isopterus</i>
Témoin	2	1,2 (-)	0,34 (-)	0,06 (-)
Fiente	1	2,9 (-)	1,08 (-)	0,16 (-)
Urée	3	2,4 (0,6)	0,53 (0,35)	0,07 (0,01)
Son	5	2,6 (0,5)	0,86 (0,27)	0,13 (0,08)
Urée + Son	3	3,2 (0,1)	1,02 (0,36)	0,17 (0,07)

L'intérêt de ce fertilisant est cependant relatif, compte tenu des quantités nécessaires. Avec les doses utilisées, il faut introduire plus de 800 kg de fientes (750 kg de matière sèche) dans un étang de 4,5 ares pour un cycle de 6 mois. Cela ne pose pas de problème en milieu périurbain car il y a de nombreuses fermes avicoles, mais de telles quantités ne sont pas disponibles dans les zones rurales. Pour les produire, il faut donc réaliser un élevage d'environ 50 à 60 poulets, ce qui n'est possible que pour une minorité de paysans. Dans ces zones, les volailles sont généralement produites en liberté c'est-à-dire de façon extensive. Dans la mesure où il est possible de les habituer à passer la nuit sur un perchoir, la technique mise en oeuvre au-dessus de l'étang 16 peut paraître attrayante. Toutefois, comme l'effectif de l'élevage est peu important, ses capacités fertilisantes sont faibles et en limitent probablement l'utilisation.

Le son de riz est inaccessible en zones rurales, dans les quantités requises par l'activité piscicole. Il a été utilisé dans notre schéma expérimental à titre de référence, et pour fournir des informations qui intéressent la pisciculture périurbaine. Ses qualités comme aliment et fertilisant piscicole sont bien connues, même si les parts respectives de ces deux voies demeurent indéterminées (Morissens *et al.*, 1991). C'est un fertilisant dont la minéralisation libère de grandes quantités de phosphore, comme cela est apparu lors d'expérimentations *in vitro*, et dans les étangs.

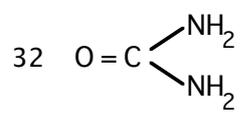
L'urée³² intéresse à la fois le milieu rural et le milieu périurbain. Son hydrolyse libère 0,47 g d'azote ammoniacal par gramme d'urée, mais cette substance peut aussi être assimilée directement par de très nombreuses espèces d'algues vertes communes dans les étangs, grâce à leur mode de nutrition hétérotrophe (Syrett, 1981). Elle est active à de très faibles concentrations, ce qui lui confère un intérêt évident dans les zones où l'approvisionnement en intrant est problématique. Ainsi, aux doses minimales utilisées dans cette expérimentation, un sac de 50 kg (aisément transportable en taxi-brousse) permet de fertiliser un étang de 4,5 ares pendant plus de 7 mois.

Dans les étangs périurbains qui reçoivent des quantités plus importantes, l'utilisation de cet engrais est limitée en raison de sa toxicité et de celle de l'azote ammoniacal. Pour des juvéniles de *Oreochromis niloticus* exposés pendant 96 heures, la DL₅₀ de l'urée est de 16,8 mg.l⁻¹ N-Urée (Pautong, 1991) et, d'après Abdalla *et al.* (1991), celle de l'ammoniac non ionisé est de 2,3 mg.l⁻¹ N-NH₃.

Dans la mesure où l'accumulation de ces substances résulte d'un déséquilibre de la fertilisation, il est apparu intéressant d'associer le son de riz, fertilisant riche en phosphore, à l'urée, riche en azote. Ces traitements ont effectivement produit les meilleurs rendements. Ce résultat est classique, et il est bien connu que le respect d'un certain équilibre entre les différents éléments apportés par la fertilisation affecte favorablement et profondément la production piscicole (McNabb *et al.*, 1991 ; Teichert-Coddington *et al.*, 1991 a et b ; Billard, 1995). En se basant sur les rapports N/P préconisés par Wurtz-Arlet (1980) ou utilisés par Qin *et al.* (1995), qui sont compris entre 4 et 20, et sur les quantités d'azote et de phosphore libérées par l'urée et le son de riz, 26 à 140 mg d'urée doivent être apportés pour chaque kilogramme de son. Les traitements testés dans ce travail sont inclus dans cette gamme, mais l'accumulation d'azote ammoniacal dans "Double Son + Urée" (50 mg Urée.kg Son⁻¹), montre qu'ils sont déséquilibrés. Les quantités d'urée épandues devront à l'avenir être réduites.

2. L'acadja

Les observations réalisées dans différents étangs *acadja*, en milieu paysan et en station expérimentale ont montré l'intérêt de la technique pour accroître le rendement piscicole. Le



développement de périphyton sur les tiges de bambou met à la disposition du poisson un aliment concentré (Shrestha et Knud-Hansen, 1994) et de bonne valeur nutritive (évaluée par la teneur en acides aminés). Les observations visuelles du comportement du tilapia et les marques de broutage laissées sur les bambous confirment que le périphyton est effectivement consommé par le tilapia *Oreochromis niloticus*. Lemoalle (comm. pers., 1994) et Dempster *et al.* (1993) considèrent d'ailleurs que le broutage sur substrat est énergétiquement beaucoup plus avantageux que l'alimentation par filtration, mais Shrestha et Knud-Hansen (1994) évoquent une hypothèse inverse. Toutefois, si l'importance nutritive du périphyton est grande dans certains étangs (16), il semble que dans d'autres (2), elle ne soit pas la seule ressource alimentaire, la surface du sédiment pouvant en constituer une autre. Du point de vue de la production du tilapia, il pourrait donc être intéressant de définir un critère, peut-être basé sur la valeur nutritive du sédiment et l'abondance du phytoplancton, qui permette de déterminer pour un étang donné si la technique de l'*acadja* présente *a priori* un intérêt.

Avec les macrophytes et le phytoplancton, le périphyton est le troisième grand type de producteurs primaires dans un milieu aquatique et l'importance relative entre ces trois groupes est généralement très variable dans les milieux naturels (Capblancq, 1982 et 1995). Dans les étangs de Gagnoa, les données disponibles permettent de calculer les biomasses chlorophylliennes périphytiques et planctoniques totales par étang (Tabl. 22).

Tableau 22 : Biomasses végétales (masse de chlorophylle, en µg) et zooplanctoniques (masse sèche, en g) dans les différents étangs de la station de Gagnoa, au cours des deux cycles (valeurs moyennes sur l'ensemble du cycle).

	Etang 1	Etang 2	Etang 3	Etang 4	Etang 5	Etang 6	Etang 7	Etang 8
<i>Cycle 1</i>								
g zooplancton	4,4	9,2	9,6	18,5	34,2	18,6	-	-
g phytoplancton	1,3	2,5	2,6	5,4	13	6,9	-	-
g périphyton	3,2	14,8	8,9	17,4	16	30,1	-	-
<i>Cycle 2</i>								
g zooplancton	4,4	3,9	3,6	4,9	12,8	6,7	10,1	10,2
g phytoplancton	5,1	11,3	4,4	11,8	40,9	113	8,9	20,2
g périphyton	7,9	7,1	14,7	8,9	13,3	13,5	5,2	14,1

L'impact du périphyton sur le milieu est donc parfois plus important que celui du phytoplancton, et il est probable que les dynamiques observées dans l'étang pour certains paramètres physico-chimiques (oxygène, pH, sels nutritifs) résultent en partie de son activité.

Si la technique de l'*acadja* présente un intérêt confirmé pour le milieu rural (Hem *et al.*, 1995 ; Morissens *et al.*, sous presse), il n'en est pas de même pour les étangs bien fertilisés. En effet, testée dans des étangs périurbains, elle n'a pas eu d'impact sur le rendement (Oswald, données non publiées). Cet auteur attribue l'échec à une densité de bambou trop faible (5 tiges.m⁻², au lieu de 10 actuellement) mais, au vu des connaissances acquises dans ce travail, il semble plus probable qu'il soit la conséquence du non développement du périphyton, en raison de biomasses

phytoplanctoniques élevées. Ainsi, la figure 52 montre que dans les étangs de la station de Gagnoa il existe une interaction négative entre le phytoplancton et le périphyton pour les valeurs extrêmes (les trois couples au milieu de la figure 52 correspondent à des évolutions instables). L'analyse des résultats pour des teneurs intermédiaires montre cependant que la corrélation est parfois positive (comme cela a aussi été observé par Mazumder *et al.*, 1989) et parfois négative (comme dans les résultats d'Hansson, 1988).

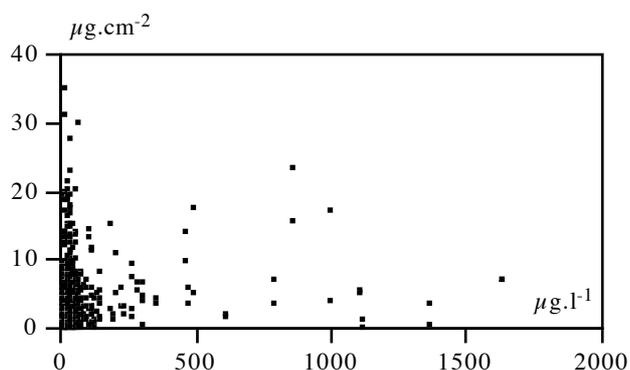


Figure 52 : Teneurs en chlorophylle périphytique (en $\mu\text{g.cm}^{-2}$) en fonction de la concentration correspondante en chlorophylle planctonique en $\mu\text{g.l}^{-1}$ (valeurs obtenues à l'occasion des deux cycles expérimentaux de Gagnoa).

Cet antagonisme lorsque les valeurs sont extrêmes n'est pas surprenant, car les interactions négatives entre espèces algales sont connues et étudiées depuis longtemps (Lefèvre *et al.*, 1952). Ainsi, en étang de pisciculture la production primaire est accrue de façon spectaculaire par l'apport d'une fertilisation minérale, mais elle ne double pas lorsque la dose d'engrais est multipliée par deux (Hepher et Pruginin, 1981). Les causes principales sont la compétition vis-à-vis des sels nutritifs lorsqu'ils sont peu abondants, et l'atténuation de la pénétration de la lumière par auto-ombrage voire la libération de substances inhibitrices dans le milieu lorsque les biomasses de plancton végétal sont élevées (Lefèvre *et al.*, *ibid.*).

Un facteur important de ces interactions entre producteurs primaires est l'équilibre entre la biomasse et la capacité de production des algues. En effet, lorsque la fertilisation est abondante, le phytoplancton peut souvent atteindre plus rapidement ses biomasses maximales. Dans ce cas, il peut limiter le développement du périphyton, comme dans l'étang "Fientes" du premier cycle d'expérimentation à la station de Gagnoa. L'hypereutrophisation des milieux bénéficie en effet plus au phytoplancton qu'au périphyton (Wetzel, 1983). L'intérêt de la technique de l'*acadja* semble donc limité à tous les milieux dans lesquels le périphyton peut se développer, ce qui semble exclure les étangs très fertilisés. Avec des hypothèses différentes (moins bonne valeur nutritive du périphyton et gaspillage d'énergie à cause du double mode de nutrition par filtration et broutage), Shrestha et Knud-Hansen (1994) aboutissent d'ailleurs à la même conclusion.

A plusieurs reprises, il est apparu que les biomasses de chlorophylle en profondeur sont supérieures à celles de subsurface. Les variations de la biomasse périphytique dépendent de la nature du substrat, de la température, de la lumière, de la disponibilité en éléments nutritifs et du broutage (Hansson, 1988), aussi la différence observée peut-elle s'expliquer par quatre mécanismes qui ne sont pas exclusifs. D'une part, les algues contiennent plus de pigments en raison de l'atténuation de la lumière (Müller, 1995). Steemann-Nielsen et Jorgensen (1968) ont effectivement montré que des chlorelles cultivées avec une faible intensité lumineuse (0,32 klux) contenaient 10 fois plus de chlorophylle *a* que celles maintenues à une intensité forte (21 klux). De plus, Mazumder *et al.* (1989) signalent que la lumière a un effet inhibiteur sur le périphyton, à proximité de la surface. Ensuite, il est possible que les biomasses algales soient plus élevées en raison de ressources trophiques abondantes au voisinage du fond. Dans ce cas, il est probable que la nutrition hétérotrophe joue un rôle important dans la physiologie des algues, car cette région est riche en matières organiques et la luminosité est faible. Enfin, le broutage exercé par les poissons en profondeur est vraisemblablement moins intense en raison de conditions d'oxygénation moins bonnes.

3. Les espèces associées de la polyculture

Le principe de la polyculture est d'associer différentes espèces de poissons ayant des régimes alimentaires complémentaires (Milstein *et al.*, 1988), afin d'accroître la biomasse produite par un milieu donné, et éventuellement de bénéficier d'effets synergiques entre les différents poissons. Les résultats présentés dans ce travail permettent de discuter certains aspects de la polyculture telle qu'elle est ou pourrait être pratiquée par les paysans ivoiriens.

La production de *Heterotis niloticus* et de *Heterobranchus isopterus* est ainsi reliée aux biomasses de phytoplancton, zooplancton et périphyton (tableau 22) à travers une série de régressions linéaires, afin de voir si l'abondance de l'une ou de plusieurs de ces trois sources d'aliments permet d'expliquer la production de chaque poisson.

Dans le cas de *Heterobranchus isopterus*, le résultat du test de Fisher montre que le modèle est inadéquat ($F=0,498$, probabilité associée : 0,692). Ce constat est assez logique dans la mesure où cette espèce possède un comportement piscivore relativement marqué, malgré un certain opportunisme alimentaire. En revanche, l'analyse des résultats sur *Heterotis niloticus* montre une régression bien meilleure. Le coefficient de détermination ($R^2=0,805$) indique que le modèle simule correctement la réalité, et parmi les variables utilisées les tests de Student conduisent à

retenir les biomasses de zooplancton et de périphyton. Une nouvelle régression³³ est donc réalisée et elle simule très bien les données observées ($R^2=0,944$). Au seuil de 5%, il est possible de retenir les deux variables et de considérer que la production de *Heterotis niloticus* dépend principalement de la biomasse en périphyton et du zooplancton. En effet, le test de Durbin-Watson, et l'analyse des résidus permettent de valider le modèle.

Cette constatation est intéressante car elle met en évidence l'importance alimentaire du périphyton pour cette espèce. Il est connu que ce poisson affectionne les zones d'inondation où la végétation est abondante (Traoré, 1990) et les pisciculteurs du Centre-Ouest ivoirien ont depuis longtemps constaté que les étangs enherbés favorisent sa reproduction. Mais cette influence est généralement attribuée à l'abondance de matériaux pour la construction des nids. En fait, il semble que le facteur alimentaire joue un rôle essentiel, et il est même possible qu'il soit responsable de la variabilité des situations observées dans sa reproduction. Ainsi, l'étang périurbain 44 est un milieu enherbé, riche en périphyton animal et végétal, et dans lequel les reproductions de *Heterotis niloticus* sont fréquentes.

La carpe chinoise *Ctenopharyngodon idella* a été réintroduite en Côte d'Ivoire en 1994 pour lutter contre l'enherbement des étangs. Celui-ci est en effet une contrainte majeure, sauf lorsque l'objectif du pisciculteur est d'obtenir des reproductions de *Heterotis niloticus*. L'introduction de cette espèce dans la polyculture ivoirienne n'est cependant pas limitée au désherbage. Elle peut jouer un rôle essentiel si son impact fertilisant est significatif et a une influence stimulante sur le rendement piscicole. Le suivi présenté ici est le premier, et les informations fournies sont limitées, à cause des difficultés techniques rencontrées par le pisciculteur. Toutefois, il semble que la présence de ce poisson ait fait davantage que l'élevage associé de 15 poulets pour stimuler l'écosystème. En effet, les biomasses phytoplanctoniques et périphytiques ne cessent d'augmenter au cours du cycle, et le périphyton est même plus élevé de 52% dans l'étang contenant des carpes herbivores. Toutefois, les erreurs répétitives de gestion de l'eau ne permettent pas de capitaliser l'apport fertilisant. Les déjections de *Ctenopharyngodon idella* ont une valeur fertilisante élevée et un stock initial de $1 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$ de carpes herbivores peut produire environ $5 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$ par cycle de production (Hourdin, 1994). Or, les productions obtenues chez le pisciculteur ivoirien sont décevantes car la végétation distribuée *ad libitum* était abondante, quoique non quantifiée. L'impact fertilisant de ces poissons aurait dû être meilleur.

33 Il faut noter que les données de l'étang "Son + Urée" (cycle I) sont supprimées dans cette nouvelle régression, car elles posent un problème de validation du modèle, au niveau des résidus. Il s'agit de l'étang le plus riche en azote ammoniacal, et ce comportement atypique est vraisemblablement lié à ce paramètre (toxicité, en raison de pH élevés).

Concernant les interactions positives ou négatives entre le tilapia et la carpe herbivore, les transferts incontrôlés de poissons entre étangs rendent hasardeuse l'interprétation des résultats piscicoles. L'impact stimulant de la carpe chinoise sur la production du tilapia n'apparaît toutefois pas encore clairement lorsque l'ensemble des données obtenues dans le contexte rural ivoirien est considéré (Oswald comm. pers., 1996).

4. L'optimisation de la densité d'empoissonnement

Avec Delincé (1992), de nombreux auteurs considèrent la densité optimale d'empoissonnement comme la quantité de poissons, mise en début de cycle, qui garantit le rendement maximal au moment de la récolte. Cette définition, très zootechnique, ne prend pas en considération les enjeux économiques comme ceux rencontrés en Côte d'Ivoire. Pourtant, les choix réalisés par les agriculteurs sont beaucoup plus corrélés à ces considérations qu'aux performances brutes de leurs élevages.

Les conclusions qui peuvent être tirées des résultats obtenus dans ce travail semblent en contradiction avec celles de nombreux travaux qui préconisent de maximiser un nombre élevé de poissons. Par exemple, en étang, Verheust *et al.* (1991) considèrent que les densités les plus élevées (3 poissons.m⁻²) doivent être appliquées. Toutefois, à la différence de l'expérience conduite en Côte d'Ivoire, leurs expérimentations sont réalisées avec des rations alimentaires proportionnelles au nombre de poissons, ce qui limite les possibilités de comparaison de cette expérimentation avec les résultats présentés dans ce travail. En outre, dans le contexte ivoirien, les quantités d'aliments sont fixées et il n'est pas possible de les faire varier en fonction du nombre de poissons.

Peu de travaux portent sur la croissance des poissons aux faibles densités dans un tel contexte de rationnement d'intrants, mais c'est cependant celui mis en oeuvre spontanément par les paysans (Verheust *et al.*, 1991 ; Anonyme, 1993). Les valeurs obtenues en Côte d'Ivoire décrivent un autre comportement. Avec 0,1 poisson.m⁻², l'effectif piscicole est insuffisant pour exploiter pleinement le potentiel trophique. Les poissons connaissent alors une croissance maximale. Mais les apports excessifs de son entraînent la prolifération des ressources alimentaires et une importante accumulation de vase, comme cela a déjà été décrit par Avnimelech et Lacher (1979) et par Zur (1981). Ce processus permet l'apparition d'une désoxygénation responsable d'une forte mortalité en fin de cycle, comme cela est souvent observé dans les étangs de pisciculture (Avnimelech *et al.*, 1981). Aux densités d'empoissonnement supérieures, le rendement fluctue peu car la baisse du poids moyen compense presque l'augmentation du nombre de poissons. Ces résultats sont similaires à ceux

obtenus par Edwards *et al.* (1981) dans des bacs en ciment de 4 m³ avec des poissons nourris par le phytoplancton produit par un bassin de lagunage.

Dans les deux cas, il est tentant d'expliquer les résultats par une régulation alimentaire, comme cela est observé par Diana *et al.* (1990). Ces auteurs observent effectivement que la capacité de charge d'étangs fertilisés par des fientes de volaille est atteinte avec 1 poisson.m⁻³. A faible densité, l'aliment serait disponible à volonté, ce qui autorise une croissance maximale. Hopher et Chervinsky (1965) montrent ainsi qu'avec moins de 0,2 individu par mètre carré, les poissons grossissent aussi rapidement dans des étangs recevant du sorgho que dans ceux qui reçoivent une alimentation riche en protéines. Dans les deux traitements, la ressource trophique est suffisamment abondante et riche pour couvrir les besoins de faibles effectifs. La croissance des poissons peut alors être décrite suivant les équations de von Bertalanffy (Hopher, 1988) ou celles qui en dérivent (Hopher, 1988 ; Palomares, 1991 ; Pauly *et al.*, 1993 ; Temming, 1994). C'est le cas pour les densités 0,1 poisson par mètre carré (Côte d'Ivoire) et 1 poisson par mètre cube (Edwards *et al.*, 1981). En revanche, à haute densité, une compétition intraspécifique pour la nourriture survient (Jobling, 1995), car la ressource trophique du milieu est insuffisante pour permettre la croissance maximale des poissons. L'énergie ingérée sert alors en priorité à assurer la maintenance et le reliquat permet la croissance. Ivlev (1945, cité par Hopher, 1988) définit le coefficient K1 de croissance du premier degré. C'est le rapport entre le gain de poids et la ration ingérée par unité de temps (Hopher, 1988) :

$$\frac{\Delta W}{\Delta t} = RK_1 \text{ avec } K_1 = e^{-a - bR}$$

où ΔW : variation de poids
 Δt : durée de la croissance
 R : ration ingérée par unité de temps
 a et b : constantes pour un aliment donné et une population donnée
 K1 : coefficient de croissance du premier degré.

Dans les expériences réalisées en Côte d'Ivoire ou rapportées par Edwards *et al.* (1981), il est possible de considérer que la ressource trophique Q du milieu est constante pour $\Delta t = 1$ jour (épandage de 6 kg de son tous les jours en Côte d'Ivoire) ou 2 jours (c'est le temps de rétention utilisé par Edwards *et al.*, 1981). En situation d'alimentation limitante, la ration disponible par individu est $R=Q/n$ (n est l'effectif de poissons dans l'étang ou le bac). En outre, sur de si courtes durées, il est possible de considérer que la variation de poids n'est pas suffisante pour justifier que a et b aient varié. La résolution de l'équation précédente avec ces valeurs permet alors d'obtenir :

- la variation de poids des poissons : $\frac{\Delta W_n}{\Delta t} = \frac{Q}{n} e^{-a - b \frac{Q}{n}}$

- le rendement instantané (S : surface – ou volume – cultivé) : $R = \frac{n}{S} \frac{\Delta W_n}{\Delta t} = \frac{Q}{S} e^{-a - b \frac{Q}{n}}$

La croissance et, par conséquent, le poids moyen, sont donc théoriquement beaucoup plus affectés par une forte densité que le rendement, le nombre de poissons n'intervenant que dans le coefficient de l'exponentielle. Afin de suivre l'évolution de ces courbes, les résultats obtenus en Côte d'Ivoire sont utilisés pour calculer les différentes constantes. Dans la mesure où les équations précédentes ne sont valables que pour un intervalle d'une journée, ce calcul doit être considéré comme représentatif d'une journée théorique "moyenne".

$$0,4146 = (Q/400) e^{-a-(bQ/160)}$$

$$0,5288 = (Q/400) e^{-a-(bQ/280)}$$

$$0,5913 = (Q/400) e^{-a-(bQ/400)}$$

Sa résolution permet d'obtenir $bQ = 96,6 \pm 6$ et $(\ln Q - a) = 5,70 \pm 0,024$, d'où les équations suivantes :

- Croissance individuelle journalière : $\frac{\Delta W_n}{\Delta t} = \frac{818,6}{n} e^{-\frac{96,6}{n}}$ en $g.j^{-1}.poisson^{-1}$
- Rendement instantané : $R = 0,747 e^{-\frac{96,6}{n}}$ en $kg.m^{-2}.an^{-1}$

La représentation graphique de ces équations théoriques est présentée dans la figure 53.

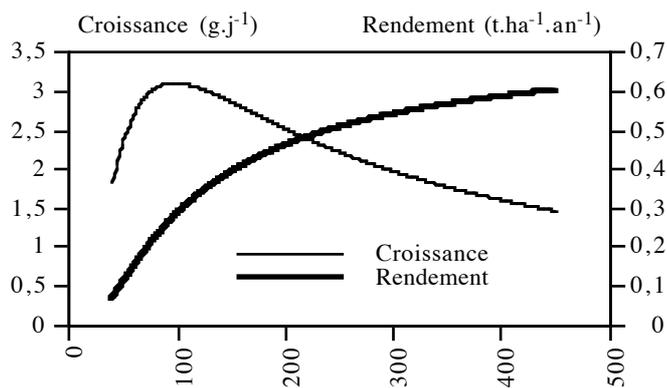


Figure 53 : Représentation graphique des courbes théoriques de croissance et de rendement en fonction du nombre de poissons par étang de 400 m².

Si ces courbes correspondent effectivement aux résultats observés pour les densités les plus fortes ($>0,24$ poissons.m⁻²), la croissance théorique n'est pas conforme à la réalité ivoirienne pour les faibles densités, mais cela est probablement dû à l'ensemble de définition de l'équation d'Ivlev. En effet, son travail sert à étudier la relation entre la ration et la croissance. Or la ration

ne peut varier qu'entre zéro, lorsque le nombre de poissons est infini, et sa valeur maximale, lorsque la croissance est aussi maximale (Brett, 1979). L'équation n'est valable que dans ce domaine ; il convient donc de ne pas tenir compte des valeurs calculées pour des densités inférieures à 0,24 poisson par mètre carré. A partir de ce seuil, il est légitime de supposer que la croissance suit une loi de von Bertalanffy et n'est plus dépendante de la densité. Ainsi, en utilisant la croissance théorique maximale ($3,1 \text{ g.j}^{-1}$) pour calculer le poids moyen et le rendement à la densité pour $0,1 \text{ poisson.m}^{-2}$, l'écart entre les valeurs théoriques et les valeurs observées n'est que de 5%. Pour un pisciculteur ivoirien qui mettrait en oeuvre le modèle technique utilisé dans l'expérimentation et qui privilégierait le poids moyen final sur le rendement pondéral, la densité optimale serait donc $0,25 \text{ poisson.m}^{-2}$.

D'après ces résultats, il semble que le principal facteur explicatif de la croissance et du rendement observé à très faible densité dans les étangs ivoiriens soit la ressource disponible et non des processus physiologiques d'origine comportementale, sociale ou sanitaire (Diana et Ottey, 1986). Cette affirmation doit cependant être nuancée dans la mesure où des différentiels de croissance semblables à ceux observés par Toguyeni (1996) ont indubitablement lieu à faible densité, car le poids de certains poissons dépasse 700 g alors que la valeur moyenne est de 551 g. Avec $0,1 \text{ poissons.m}^{-2}$, il y a donc bien des phénomènes sociaux de dominance ou de territorialité, mais leur impact n'apparaît pas au niveau des résultats globaux. Des effets indirects peuvent aussi parfois être suspectés. Ainsi, Charpentier *et al.*, (1989) observent de faibles croissances et des taux de survie médiocres pour des carpes communes (*Cyprinus carpio*) élevées à basse densité ($0,25 \text{ poisson.m}^{-2}$). Les faibles effectifs piscicoles ne sont pas en mesure de contrôler le développement des organismes zooplanctoniques de grande taille qui exercent sur le phytoplancton une prédation sévère. En l'absence de producteurs primaires, l'oxygénation est donc réduite et affecte négativement la production piscicole.

C. L'approche du réseau trophique en étangs de pisciculture

1. Aspects méthodologiques

1.1. Le cadre général

L'abondance des méthodologies mises en oeuvre et la diversité des travaux et disciplines scientifiques concernés par l'étude du réseau trophique dans les écosystèmes aquatiques peuvent conférer à l'étang de pisciculture un statut d'objet d'investigation nécessitant la conduite simultanée de nombreuses approches sectorielles. La connaissance du fonctionnement de ces milieux résulte alors de l'accumulation des contributions élémentaires. Seulement, l'ensemble des résultats produits est souvent hétérogène, plus ou moins exhaustif, et il est difficile de mettre en relation les différentes variables (Guerrin, 1993).

Or, les étangs du Centre-Ouest ivoirien sont des aménagements pratiqués dans un objectif agricole et ils s'insèrent dans un environnement physique, biologique et humain. Ils se distinguent d'autres milieux aquatiques par l'existence de besoins qualitatifs et quantitatifs, exprimés par les paysans. Un travail de recherche vise donc à apporter des réponses à ces questions spécifiques qui imposent une contrainte dans le choix des méthodologies à mettre en oeuvre. Dans le cas présent, la problématique de recherche porte sur la production piscicole. C'est un paramètre qui intègre d'innombrables interactions trophiques, et qui se trouve *de facto* à l'intersection entre de nombreuses disciplines scientifiques.

Mais, nombre d'approches multidisciplinaires se contentent de la simple juxtaposition de compétences. Aussi, compte tenu des moyens humains limités, ce travail est souvent confronté à un dilemme : aborder différents sujets de recherche de façon superficielle ou en approfondir quelques-uns au détriment de l'objectif finalisé. Différentes méthodes sont ainsi utilisées de façon exploratoire et elles permettent d'aboutir à la définition d'une approche qui prend en compte l'ensemble de ces contraintes.

1.3. Proposition d'une nouvelle approche

La formulation de cette approche s'est inspirée des expériences accumulées dans les trois grands domaines ci-dessous.

Le travail réalisé en Côte d'Ivoire sur le fonctionnement de différents systèmes de production piscicole en lagune Ebrié est exemplaire (Guiral *et al.*, 1994). Il consiste à intégrer les compétences complémentaires d'hydrobiologistes pour étudier d'une façon multidisciplinaire et simultanée un écosystème aquatique. Il ne se résume pas à une simple juxtaposition d'approches, mais procède d'une profonde imbrication entre les différentes disciplines, si bien que les volets bactérien, phyto- et zooplanctonique, périphytique, benthique et, depuis quelque temps, piscicole sont étudiés d'une façon concomitante et que les enseignements tirés de ces travaux autorisent une vue synthétique. Ce genre d'approche nécessite cependant une disponibilité de moyens humains et matériels qu'il n'est pas toujours possible de réunir.

Ces travaux ont donné lieu à des développements dans le domaine de l'épuration par lagunage. C'est une technique qui consiste à utiliser les capacités auto-épuratrices de l'eau pour dépolluer certains effluents d'élevage. Dans ces systèmes, la voie trophique productive est clairement identifiée et l'étude du fonctionnement du milieu est basée sur l'utilisation d'indicateurs synthétiques définis et étalonnés en mésocosmes (Dabbadie, 1992 ; Dabbadie, 1994 ; Sevrin-Reyssac, 1995 a). Ceux-ci permettent de connaître instantanément l'état de chaque compartiment et donc l'efficacité du traitement dépolluant. L'étude des étangs de pisciculture ivoiriens est facilitée par l'emploi de tels indicateurs car ils apportent de nombreuses informations sur certaines fonctions de l'écosystème aquatique, mais ils ne suffisent pas car les interactions en étangs ne sont ni linéaires, ni clairement identifiées.

Dans ces conditions, il est nécessaire de définir une approche qui, tout en étant exhaustive, intègre de façon beaucoup plus efficace l'ensemble des flux de matière qui aboutit à la production piscicole. Comme cette dernière est directement corrélée à l'alimentation des poissons, un axe de recherche très porteur paraît être l'étude du régime alimentaire des espèces produites, qui peut être réalisé en s'inspirant du travail de Bowen (1976 à 1995). En effet, la composition du bol alimentaire résume un grand nombre d'interactions écologiques et l'exploitation trophique du milieu par le poisson est l'étape qui transforme une productivité potentielle en une production piscicole. Pour un travail de recherche à l'objectif finalisé, cette étape est incontournable et doit être prioritaire.

A la différence des approches habituelles qui considèrent avant tout l'ensemble des organismes aquatiques et envisagent dans quelle mesure chacun contribue, ou ne contribue pas, à la productivité piscicole du milieu, la stratégie d'étude proposée ci-dessous aborde le sujet de façon inverse. Dès lors, les composants de l'écosystème sont distingués en fonction de leur contribution à l'alimentation des poissons. Cette hiérarchisation des interventions scientifiques, non souhaitable dans les milieux naturels, est effectivement indispensable quand le travail vise à comprendre les bases biologiques de la production piscicole de milieux aussi complexes.

La description de ces biotopes doit être réalisée en utilisant des indicateurs de la valeur nutritive des aliments. Bowen (comm. pers., 1996) conseille la mesure de l'assimilation, mais il est également possible de mesurer le poids sec sans cendre, la teneur en acides aminés, le contenu énergétique et la teneur en fibres. Ces analyses sont complétées par l'observation microscopique du bol alimentaire. Les particules ainsi dénombrées sont converties dans les unités précédentes en utilisant des facteurs de conversion. Il est ainsi possible de déterminer, par déduction, l'importance des éléments non identifiables, qui contiennent aussi les particules rapidement dégradées. Il est nécessaire de les mettre en relation avec la richesse de l'environnement, exprimée dans les mêmes unités. Les prélèvements sont réalisés au niveau du plancton par filtration, du périphyton par grattage, et de la couche oxygénée du sédiment par aspiration. Ils fournissent une estimation exhaustive de la richesse trophique du milieu lorsque son volume, sa surface et celle de substrat sont connus. Les analyses globales sont insuffisantes, car certains poissons comme le tilapia *Oreochromis niloticus* ont une alimentation sélective à chaque niveau. Comme cela est réalisé pour l'étude du contenu stomacal, il est nécessaire de caractériser la composition de chaque compartiment, en utilisant des techniques complémentaires, comptages optiques, spectres de taille etc.. Réalisées en milieu paysan, ces études permettent d'identifier les aliments naturels qui soutiennent la production piscicole.

L'étape suivante consiste à évaluer l'impact des traitements sur ces composantes. Il est très souhaitable que les expérimentations soient conduites en station de recherche, avec répétition. Les mesures précédentes doivent être réalisées aussi souvent que cela est matériellement possible, avec des laps de temps différents de façon à évaluer la variabilité au cours du cycle. D'autres études doivent être envisagées en fonction des connaissances acquises et des hypothèses qu'elles génèrent, en mettant en oeuvre des approches expérimentales en mésocosmes qui permettent un meilleur contrôle des conditions d'élevage.

Le suivi des isotopes lourds du carbone peut aussi être envisagé car il considère le fonctionnement du réseau trophique dans sa globalité et permet de déterminer la nature des relations qui supportent la production piscicole. Les résultats obtenus dans les étangs ruraux du Centre-Ouest montrent cependant que son intérêt peut être limité. Les valeurs des sources nutritives potentielles sont peu différentes les unes des autres et il n'est pas possible de les interpréter de façon statistique (Mariotti, comm. pers., 1995). Cam (1987) considère qu'il faut une différence de l'ordre de 10 ‰ entre les différents aliments pour travailler avec une précision convenable, et Schroeder (1990) interprète ses résultats grâce à un écart de -12 ‰, ce qui n'est jamais réalisé dans les étangs ruraux de Côte d'Ivoire (-5 ‰).

En zone tropicale, le carbone dissous dans l'eau proviendrait essentiellement de la minéralisation de la matière organique (Mariotti, comm. pers., 1995). Il n'est pas étonnant que la composition

isotopique des compartiments autotrophes et hétérotrophes varie peu. En outre, les différents échantillons analysés sont systématiquement constitués d'éléments hétérogènes, algues, bactéries, détritus, animaux etc., dont les δC respectifs peuvent être très différents (Cam, 1987). Le δC du poisson résulte des particules qu'il ingère sélectivement, et de l'efficacité avec laquelle il fixe le carbone de chacune (Schroeder, 1983 a et b). Mais, contrairement à la théorie qui veut que cette efficacité soit toujours de 1%, Cam (1987) observe des valeurs largement supérieures. Compte tenu de l'ensemble de ces incertitudes, et de l'impossibilité de réaliser une interprétation suffisamment précise, l'intérêt de la technique pour les étangs ruraux non fertilisés paraît limité en l'état actuel des connaissances sur le comportement trophique du tilapia dans ces milieux.

Il est probable qu'il n'en soit pas de même dans les étangs fertilisés, du type de ceux étudiés par Schroeder (1978, 1980, 1983 c, 1990). En Côte d'Ivoire, c'est l'étang périurbain 44 qui présente l'écart de δC le plus important entre le sédiment et l'eau, sans doute parce que le son de riz utilisé est caractérisé par un ratio $^{12}C/^{13}C$ plus élevé, le prélèvement de sédiment étant essentiellement constitué d'enveloppes de riz. Dans ces conditions, la technique pourrait apporter des informations intéressantes sur le comportement trophique de *O. niloticus*.

Cette méthode peut aussi être couplée avec d'autres techniques, par exemple, celle de l'oxyde de chrome (Foltz et Bowen, 1978 ; Cam, 1987) ou celles élaborées par Bowen (1980), et d'autres isotopes sont susceptibles d'être utilisés. En particulier, le rapport $^{15}N/^{14}N$ est employé par Schroeder (1990). Différents biomarqueurs moléculaires existent aussi et les perspectives qu'ils offrent pour l'étude du fonctionnement écologique des milieux aquatiques paraissent grandes (Quiblier-Lloberas *et al.*, 1994 ; Scribe et Bourdier, 1995). Ainsi, certains acides gras sont spécifiques des bactéries (Desvillettes *et al.*, 1994) alors que d'autres, polyinsaturés de la série (n-3), le sont des organismes autotrophes (Scribe et Bourdier, 1995). Il est donc théoriquement possible de les utiliser pour quantifier les différentes voies trophiques, mais ce genre d'application ne semble pas avoir encore été pratiquée (Scribe et Bourdier, 1995).

La méthode du suivi des isotopes au sein du réseau trophique est finalement intéressante pour certains étangs ivoiriens, malgré les résultats partiellement décevants observés présentement. En l'état, ce suivi n'est cependant pas utilisable dans les étangs ruraux, et il doit être précédé et complété par d'autres méthodes, utilisant des techniques différentes.

2. Structure biologique des étangs de pisciculture

Trois compartiments, plancton, périphyton et benthos sont distingués. Ils sont décrits dans la figure 3.

Le phytoplancton est représenté par des cyanobactéries, des chlorococcales, des volvocales, des eugléniens, des diatomées et de nombreuses espèces de petite taille ($<5 \mu\text{m}$). Les cyanobactéries dominent parfois jusqu'à devenir presque les seules espèces. Dans de tels étangs (31, 32), les particules inférieures à $25 \mu\text{m}$ sont peu abondantes ($<1 \text{mm}^3 \cdot \text{l}^{-1}$). Or, ce sont elles qui sont surtout consommées par le zooplancton (Angeli, 1980). Ce profil montre la paradoxale pauvreté nutritive de ces étangs, malgré les fortes concentrations en chlorophylle. Dans les étangs les moins performants, les populations algales sont diversifiées mais peu abondantes (9, 16). Les étangs les plus performants présentent des biomasses plus importantes (jusqu'à $6 \text{mm}^3 \cdot \text{l}^{-1}$), un spectre de taille caractérisé par l'abondance des petites particules ($<7 \mu\text{m}$) et la quasi inexistence de particules comprises entre 10 et $25 \mu\text{m}$. La prolifération des algues de petite taille dans les milieux empoisonnés est un phénomène couramment observé (Wetzel, 1983), en particulier dans les étangs avec tilapias (Drenner *et al.*, 1984 et Vinyard *et al.*, 1988 cités par Robinson *et al.*, 1995). Ces algues peuvent se développer car elles ne sont pas consommées par le tilapia *O. niloticus* (Milstein et Svirsky, sous presse ; Dempster *et al.*, 1995 ; Robinson *et al.*, 1995) et parce que les petites formes du zooplancton les broutent moins activement que les grandes (Mazumder *et al.*, 1990 b).

Des trois principaux groupes zooplanctoniques, les grands cladocères sont les moins abondants car les poissons exercent sur ces crustacés une prédation très sévère, de sorte qu'ils sont éliminés rapidement (Wetzel, 1983, Lazzaro, 1987 ; Sevrin-Reyssac, 1995). Pour la même raison, ils sont parfois présents en début de cycle (Témoin et "Double-Son + Urée" du cycle II) ou lorsque les algues se développent ("Fiente" et "Urée + Son" du cycle I), mais leurs développements restent limités en effectif et en temps. Les rotifères et les copépodes (au stade nauplius) prolifèrent parfois, ces augmentations correspondant à des ressources phytoplanctoniques abondantes, par exemple pendant les cycles expérimentaux à Gagnoa, ou à des étangs non entretenus et très faiblement empoisonnés (13, 15, 28, 40). Des observations similaires sont faites par Lanoiselée (1984) en France.

A l'exception de l'étang 44 où de nombreuses larves de chironomes sont présentes sur les substrats, le périphyton est presque exclusivement formé d'organismes végétaux ou microscopiques. Au niveau du sédiment, les mollusques sont toujours absents des étangs contenant *Heterotis niloticus* dont la composante malacophage du régime alimentaire paraît

importante, alors que des biomasses très élevées, de l'ordre de plusieurs kilogrammes, sont observées dans les étangs de la station IDESSA, sans *Heterotis niloticus*. Bien que Moreau (1982) rapporte quelques travaux signalant la présence de ces invertébrés dans l'alimentation de *Heterotis niloticus*, un impact aussi net ne semble pas avoir déjà été signalé. Les conséquences seraient pourtant importantes si ce poisson contribuait à éliminer les mollusques vecteurs de maladies telles que la bilharziose, notamment dans les petits-barrages à vocation hydro-agricole du nord de la Côte d'Ivoire. En pisciculture, les proliférations de mollusques sont parfois si fortes que Knud-Hansen *et al.* (1991b) suggèrent qu'elles puissent affecter l'alcalinité de l'eau car ces organismes incorporent une partie importante du carbonate de calcium dans les coquilles. Les autres animaux benthiques sont généralement peu abondants, mais des larves de chironomes sont parfois présentes. La flore benthique présente de grandes variations : dans l'étang 16 (sableux) il y a très peu d'algues, et dans l'étang 2 la concentration en chlorophylle atteint $1,2 \text{ mg.l}^{-1}$ en raison de l'abondance des cyanobactéries benthiques et des diatomées.

3. Fonctionnement écologique des étangs ivoiriens fertilisés

Quels que soient les milieux étudiés dans ce travail, deux phases sont distinguées dans le fonctionnement écologique des étangs. En début de culture ou suite à une perturbation entraînant une modification importante de l'écosystème aquatique, une phase de colonisation du milieu est observée. C'est une période marquée par des changements quantitatifs et qualitatifs importants. Ensuite, un équilibre est atteint, et les variables évoluent moins. Cet état peut durer plusieurs semaines ou être brutalement interrompu suite à une perturbation d'origine climatique le plus souvent, ou parfois à cause d'erreurs techniques du pisciculteur. De la fréquence et de l'ampleur des perturbations dépend l'importance temporelle de ces deux phases et, par voie de conséquence, le succès plus ou moins grand de la production piscicole.

3.1. Phase initiale et évolution vers un équilibre

Lors du remplissage des étangs, les espèces présentes se développent en fonction de leurs capacités biologiques et des pressions écologiques propres au milieu et colonisent donc le biotope disponible de façon plus ou moins efficace. Certains groupes d'organismes disparaissent rapidement, en particulier les plus grandes formes en raison de la prédation exercée par les poissons. Des évolutions qualitatives importantes et généralement peu prévisibles marquent cette phase, comme l'apparition d'une population algale dominée par des cyanobactéries. La présence d'un inoculum dans les flaques de l'étang vidangé, de même que certains fertilisants comme l'urée favorisent la dominance de ces algues (Teichert-Coddington *et al.*, 1991 a), mais le caractère non reproductible de ces évolutions confirme la diversité des causes et l'imprévisibilité des mécanismes.

La durée de cette phase est très variable selon les organismes et le niveau de traitement. Selon les milieux étudiés, il faut entre une semaine (cycles de Gagnoa) et presque un mois (étang 16) pour que les biomasses de phytoplancton et de zooplancton atteignent un équilibre relatif, et trois à cinq semaines dans le cas du périphyton.

Des diminutions importantes de biomasses surviennent plus ou moins régulièrement. Ce phénomène est bien connu pour les micro-algues dans les étangs de pisciculture, et les causes sont diverses : broutage, changements climatiques, substances auto-inhibitrices, carences en nutriments et notamment en carbone inorganique (Krom *et al.*, 1989 ; Sevrin-Reyssac, sous presse). De plus, il existe une relation entre la diversité spécifique et le degré de stabilité d'une communauté (Margalef, 1958 ; Margalef, 1961). Ces perturbations, discrètes dans le temps, provoquent l'élimination de certains organismes, et conduisent ainsi à une mise à disposition brutale d'un espace et de ressources pouvant être utilisés par des organismes appartenant soit à la même espèce soit à d'autres espèces (Townsend, 1989). La situation observée au moment du remplissage est donc reproduite à ce moment.

3.2. Relations trophiques

L'évolution simultanée des peuplements phytoplanctoniques, zooplanctoniques et du périphyton n'est pas identique dans les différents étangs de la station de Gagnoa (ACP en annexe). S'il existe parfois des relations fortes entre ces différentes composantes de l'écosystème, elles ne sont pas toujours spécifiques d'un traitement dans la mesure où la répétition dans le temps d'une même fertilisation donne des résultats divergents. Elles ne permettent pas non plus d'identifier les systèmes les plus productifs, car les meilleurs rendements se situent dans des étangs appartenant à des catégories différentes, et parce que les étangs les plus performants d'un point de vue piscicole et les moins performants peuvent avoir un fonctionnement similaire.

a. Premier cas : les biomasses algales et zooplanctoniques évoluent dans le même sens

C'est le cas le plus fréquent, puisqu'il est observé dans les deux étangs témoins ainsi que dans ceux qui reçoivent les traitements "Demi-Son", "Demi-Son + Demi-Urée", "Urée + Son" (cycle I), "Double-Son", "Urée" (cycle II) et "Fientes".

Les espèces phytoplanctoniques les plus abondantes sont de petite taille (souvent < 5 µm). Leurs développements résultent du traitement appliqué, car les teneurs enregistrées dans les étangs témoins sont inférieures à celles des étangs fertilisés, mais la différence entre les deux situations apparaît relativement modérée en raison de l'existence probable de facteurs de

régulation qui limitent leurs proliférations. Il est peu probable que cette limitation résulte de la prédation exercée par le zooplancton, car les espèces (cladocères) aux capacités de filtration suffisamment élevées pour y parvenir sont très peu représentées (Dawidowicz *et al.*, 1988, Sevrin-Reyssac, 1995 ; Sevrin-Reyssac, sous presse). D'autres mécanismes de régulation paraissent donc plus probables, en particulier les interactions avec le périphyton et une possible toxicité de produits phytosanitaires²⁷ sur les organismes aquatiques à certaines périodes du cycle de production.

Toutefois, dans la mesure où les développements du phytoplancton et du zooplancton sont liés, une interaction partiellement conforme aux hypothèses de la cascade trophique est soupçonnée entre ces deux groupes. Ainsi, il apparaît à plusieurs reprises que le développement du zooplancton est corrélé positivement à celui du phytoplancton. Cette corrélation est particulièrement nette lorsque les algues se développent rapidement. Ce phénomène est prévisible, car les espèces algales les plus abondantes sont de petite taille (<5 µm) et peuvent être broutées. Ce développement concomitant du phytoplancton et du zooplancton concerne tous les organismes zooplanctoniques, en particulier les rotifères dans "Fiente" et "Urée + Son", car leur vitesse de multiplication est plus élevée que celle des autres groupes.

A l'occasion de la mortalité algale observée le 16 mars 1995, la biomasse zooplanctonique a diminué. Bien que ce comportement soit conforme à l'hypothèse de régulation par les ressources, la soudaineté de la variation laisse penser que la cause supposée de la mortalité du phytoplancton, empoisonnement par une substance phytosanitaire, pourrait aussi avoir un impact sur le zooplancton. Dans ce cas, les diminutions de biomasses ne seraient pas la conséquence d'une régulation conforme à l'hypothèse des interactions trophiques en cascade, mais le résultat d'une perturbation toxicologique.

Quoi qu'il en soit, le modèle des cascades trophiques ne permet d'expliquer que partiellement la diversité des résultats obtenus, comme cela a déjà été observé par Diana *et al.* (1990). Ainsi, la teneur en chlorophylle dans l'eau augmente parfois, sans qu'il y ait d'impact sur le zooplancton, et de façon similaire, les organismes du zooplancton peuvent se multiplier, sans que la biomasse algale ne présente d'évolution notable. D'autres mécanismes de régulation interviennent, comme cela était prévisible (cf. chapitre 1). Des copépodes phytophages et des rotifères se développent fréquemment indépendamment des évolutions algales dans les étangs qui reçoivent de la fiente, le mélange "Urée + Son" et une double dose de son (cycle II). En revanche, leurs proliférations sont corrélées à des indicateurs de l'activité hétérotrophe, l'élévation de la teneur en phosphore dans l'étang "Double-Son" étant liée en partie à la minéralisation du son. Le zooplancton se développe certainement à partir des bactéries et autres organismes hétérotrophes abondants dans un tel contexte. Certaines des variations

inexpliquées par le modèle de la cascade trophique sont probablement liées à des mécanismes de ce genre.

Les interactions entre les algues planctoniques et le périphyton sont négatives dans tous ces étangs. Dans certains cas, en début de cycle ou suite à une perturbation, un compartiment se développe plus rapidement que l'autre. C'est généralement le phytoplancton, en particulier avec le traitement "Fiente". Au cours du deuxième cycle expérimental, c'est le périphyton, car les algues planctoniques n'évoluent pas. Lorsqu'un compartiment est moins affecté que l'autre par une perturbation, il bénéficie généralement du dérèglement. Cela est net pour le périphyton qui se développe dans l'étang "Fiente" alors que le phytoplancton régresse, suite aux perturbations du 9 mars 1995.

Dans les milieux non fertilisés, les teneurs en sels nutritifs résiduels témoignent de la richesse en nutriments disponibles pour les végétaux. Dans les deux témoins, le périphyton exerce sur les teneurs en azote et en phosphore minéral un impact beaucoup plus important que le phytoplancton. Il résulte de l'importance quantitative de la surface sur laquelle ces algues ont pu se développer. Il y a parfois accumulation d'un sel nutritif, et cela indique que les apports de fertilisants sont excessifs par rapport aux capacités de fixation des algues, soit parce que les biomasses végétales sont insuffisantes, soit parce qu'un facteur limitant existe. C'est le cas en début de cycle de "Urée + Son" pour l'azote, et "Fientes" pour le phosphore, quand les biomasses végétales sont encore peu abondantes. Par la suite, les teneurs mesurées se stabilisent dans "Urée + Son", car les apports correspondent aux besoins, et cette stabilisation coïncide avec le développement du périphyton. Lorsque les teneurs résiduelles baissent significativement suite à la croissance d'un compartiment, c'est que les apports fertilisants ne suffisent pas à satisfaire les besoins des algues. Dans "Urée + Son", les teneurs en ammoniacque diminuent fortement en fin de cycle, quand la biomasse de phytoplancton croît alors que le périphyton demeure abondant. Il en est de même du phosphate avec le traitement "Fiente".

b. Deuxième cas : les biomasses algales et périphytiques évoluent dans le même sens

Trois étangs sont concernés : "Urée" (cycle 1) et "Demi-Urée" (cycle 2) et "Double-Son + Urée". Dans ces milieux, les apports d'urée stimulent à la fois les algues planctoniques et le périphyton. Les teneurs en chlorophylle dans l'eau sont parfois élevées et provoquent une turbidité qui doit gêner notablement l'activité autotrophe du périphyton. Dans ces conditions, le maintien de la biomasse de ce dernier s'explique probablement par un mode de nutrition hétérotrophe car de nombreuses espèces d'algues sont capables d'assimiler directement différentes substances organiques dont l'urée. Comme le traitement n'est pas limitant, les deux

compartiments évoluent de façon similaire. La fertilisation est toutefois excessive, et l'azote minéral s'accumule dans le milieu. En revanche l'orthophosphate qui n'est pas introduit dans l'étang par la fertilisation, est prélevé par les algues à partir du stock présent. Il peut être limitant, et par voie de conséquence, contribuer à l'accumulation d'ammoniaque dans l'eau.

Quant à l'antagonisme entre le phytoplancton et le zooplancton, peu abondant sauf dans l'étang "Double-Son + Urée", elle est en partie liée à la composition spécifique des algues. Le traitement à base d'urée permet la dominance de cyanobactéries de grande taille, en particulier dans l'étang "Demi-Urée" où une fleur d'eau caractéristique est observée. En raison de leur taille, ces végétaux ne sont pas consommés par les organismes zooplanctoniques, et certaines espèces sont toxiques. La prolifération des algues, en particulier dans "Demi-Urée" conduit vraisemblablement à l'élimination d'autres organismes pouvant être consommés, comme les bactéries (Lefèvre *et al.*, 1952), et compte tenu des teneurs en azote minéral mesurées dans ces étangs et des pH élevés, il est aussi très probable qu'un phénomène de toxicité ammoniacale ait accru la diminution du plancton animal, car l'opposition pH-zooplancton apparaît dans l'ACP. En revanche, dans "Double-Son + Urée", l'activité hétérotrophe liée à la présence de son de riz est responsable des productions zooplanctoniques assez importantes.

c. Troisième cas : les biomasses zooplanctoniques et périphytiques évoluent dans le même sens

Dans les étangs qui reçoivent des doses simples (cycles 1 et 2) et doubles (cycle 1) de son, l'opposition la plus nette est celle qui concerne les algues planctoniques d'un côté, le périphyton et le zooplancton de l'autre.

Dans "Double-Son", le périphyton se développe rapidement et atteint des biomasses élevées. Le phytoplancton bénéficie également du traitement, mais présente deux régressions importantes à l'occasion de perturbations. L'opposition observée résulte probablement de ces événements, car le reste du temps l'évolution des végétaux périphytiques et planctoniques est similaire. Le périphyton est aussi affecté par ces dérèglements mais, sur l'ensemble du cycle, les conséquences pour sa biomasse sont moindres. Il constitue donc un réservoir trophique relativement stable pour les poissons. Le zooplancton, principalement formé de rotifères, prolifère quand le phytoplancton régresse. Ce phénomène est aussi observé dans des milieux hypereutrophes, comme les bassins de lagunage dans lesquels la mortalité des cellules algales favorise la prolifération du le bactérioplancton, favorable aux rotifères (Sevrin-Reyssac, 1995). Ce mode de nutrition peut être accentué par la nature organique du fertilisant, qui profite aux organismes tels que bactéries, flagellés et petits ciliés qui sont abondamment consommés par les rotifères (Rieman, 1985 ; Gilbert et Jack, 1993 ; Arndt, 1993).

Bien que recevant un traitement identique, les deux étangs "Son" présentent des différences. A l'occasion du premier cycle, seul le phytoplancton bénéficie réellement du traitement, quoique de façon modeste (autour de $25 \mu\text{g.l}^{-1}$ de chlorophylle) et l'abondance du périphyton est comparable à celle de l'étang "Témoin" non fertilisé (sauf en fin de cycle). En revanche, lors du deuxième cycle, seul le périphyton profite du traitement, le phytoplancton ne se développant pas.

La différence provient probablement des interactions biologiques au niveau du substrat. En effet, au début du premier cycle, les bambous de cet étang sont recouverts d'une couche noirâtre, peut-être formée de bactéries, et les algues périphytiques ne se sont pas développées. L'apparition de ces organismes avant le début de l'expérimentation n'est pas liée au traitement et quoi qu'il en soit, ce phénomène paraît relativement rare car il n'est pas observé ailleurs.

3.3. Exploitation des ressources trophiques par le cichlidé *Oreochromis niloticus*

Le comportement alimentaire de *Oreochromis niloticus* est similaire à celui de nombreuses autres espèces tempérées comme la carpe commune *Cyprinus carpio* (Billard, 1995) ou tropicales comme le tilapia *Sarotherodon galilaeus* (Lauzanne et Iltis, 1975). Ce poisson est opportuniste et se nourrit à partir du fertilisant (étang 45), du plancton, du périphyton et du benthos. La régression linéaire réalisée pour tenter de prédire la production de tilapia par les biomasses disponibles de phytoplancton, zooplancton et périphyton est médiocre ($R^2 = 0,510$, $F = 3,465$ et probabilité associée $P = 0,059$), à la différence de ce qui est observé pour *Heterotis niloticus*, mais le benthos n'est pas considéré dans cette régression car les données disponibles sont insuffisantes.

Au niveau de chaque région trophique de l'étang, l'alimentation est sélective, et il n'est pas possible de décrire le contenu stomacal comme une combinaison linéaire des trois compartiments. En effet, suivant l'indicateur utilisé pour calculer les coefficients de l'équation, matière organique, fibres ou acides aminés, les résultats diffèrent fortement et ne sont pas comparables. Les différents compartiments n'ont pas la même valeur nutritive. Pour Bowen (1980 et comm. pers., 1996), Hopher (1988) et Getachew *et al.* (comm. pers., 1996) la teneur en acides aminés est un des principaux indicateurs de la qualité d'un aliment pour les poissons. Les valeurs de ce paramètre sont très variables dans les contenus stomacaux des poissons ivoiriens, mais conformes aux valeurs observées en Ethiopie, pour la même espèce (Getachew *et al.*, *ibid.*).

L'observation des particules contenues dans les estomacs de tilapia montre la dominance des détritiques. Cette dernière est conforme aux résultats de Bowen (1982), qui montre l'importance quantitative et qualitative de ces éléments dans l'alimentation de *Oreochromis mossambicus*.

Dans les étangs étudiés, le zooplancton est l'aliment qui possède la valeur nutritive la plus élevée, mais il semble peu consommé car les observations directes ne permettent que rarement d'en retrouver (7 à 16% des particules détectées), et parce que les teneurs en acides aminés mesurées dans le contenu stomacal sont très inférieures à celles de ces organismes. Les processus de digestion peuvent cependant donner lieu à des interprétations partiellement inexacts quand seules les analyses stomacales sont considérées. En effet, tous les organismes qui forment le bol alimentaire ne sont pas assimilés de façon identique. De nombreuses chlorophycées sont ainsi retrouvées au niveau de l'estomac mais leur transit est rapide et elles ne sont que partiellement digérées (Tudorancea *et al.*, 1988). C'est pour éviter ce biais que Bowen (comm. pers., op. cit.) préconise désormais la mesure de l'assimilation. Pour autant, l'importance qualitative du zooplancton ne doit pas être négligée car elle pourrait constituer une complémentarité nutritive importante pour les éléments essentiels déficitaires dans le reste de l'alimentation (Pouomogne, 1994), comme cela a été observé chez l'écrevisse *Procambarus clarkii* avec un taux de présence du zooplancton comparable (Huner et Barr, 1984, cités par McClain *et al.*, 1992)

L'importance du benthos et du périphyton paraît grande, comme cela est signalé par Fryer et Iles (1972). Les observations par microscopie optique confortent cette hypothèse. Dans les étangs 2 et 10, l'alimentation semble provenir en grande partie du sédiment, alors que le périphyton joue un rôle plus important dans l'étang 44. Dans les étangs 2 et 44, le spectre de taille du seston montre l'abondance des petites particules, dont la filtration n'est énergétiquement pas rentable (Dempster *et al.*, 1993). Les comportements adoptés par les tilapias ne sont donc pas surprenants. Ainsi, le sédiment de l'étang 2 contient parfois de nombreuses algues benthiques ($1197 \mu\text{g.l}^{-1}$) dont la valeur alimentaire est élevée. Elles sont effectivement riches en acides aminés (562 mg.g^{-1}) et en énergie (Fong et Ju, 1987). Même s'il est surprenant que les estomacs des poissons de l'étang 2 ne contiennent pas plus de particules de périphyton, il ne faut cependant pas conclure que la technique de l'*acadja*, ne présente pas d'intérêt pour la production du tilapia, car le benthos de cet étang est beaucoup plus riche que les autres, et parce que ces prélèvements sont effectués en fin de journée. Des prélèvements réalisés à d'autres moments de la journée pourraient donc donner des résultats sensiblement différents.

Les observations réalisées en Côte d'Ivoire indiquent que le comportement trophique journalier de *Oreochromis niloticus* est probablement très lié au cycle de l'oxygène dans l'étang. Effet, le

comportement alimentaire du poisson dépend de l'oxygénation de l'eau car lorsqu'il ne se nourrit pas, les besoins en oxygène sont inférieurs puisque l'activité métabolique est moindre (van Dam et Pauly, 1995). Pour cette raison, si les données acquises au cours de ce travail sont extrapolées aux profils d'oxygène décrits par Chang et Hai Ouyang (1988), et le tilapia ne s'alimente probablement pas pendant la nuit (Getachew, 1987 ; Palomares, 1991). Tel n'est pas toujours le cas lorsque les conditions d'oxygénation nocturnes sont bonnes (Toguyeni, 1996). En début de journée, le tilapia vient en surface où l'eau est plus oxygénée, mais il ne se nourrit pas. Dans les étangs *acadja*, le périphyton paraît ensuite consommé en priorité lorsque l'oxygénation devient favorable. Ce comportement est fréquemment observable, en particulier dans l'étang 2, car les poissons sont souvent en subsurface. C'est en effet la région où les teneurs en oxygène sont les plus élevées (Chang et Hai Ouyang, *ibid.*). Le reste de la journée, les poissons sont en profondeur. La raison des choix trophiques demeure peu connue, mais il est vraisemblable que de mauvaises conditions d'oxygénation peuvent limiter l'espace exploitable par le poisson, en particulier au niveau du sédiment. L'adéquation entre le cycle de l'oxygène d'une part, le comportement du tilapia suivant son positionnement dans la colonne d'eau d'autre part demeure une hypothèse, mais elle permet une meilleure compréhension des faibles rendements observés dans certains étangs hypereutrophes et très envasés (comme à la ferme d'Issia). Elle permet aussi de mieux interpréter les résultats d'observation de contenus stomacaux des poissons de l'étang 2.

Conclusion générale

Typologie des étangs de la région Centre-Ouest

Ce travail a été l'occasion de fournir une description détaillée des étangs du Centre-Ouest de la Côte d'Ivoire. Un des produits attendus à son terme est l'établissement d'une typologie susceptible de renforcer celle élaborée par les socio-économistes (Oswald, 1996). Les caractéristiques physico-chimiques et biologiques dépendent effectivement de cette dernière mais elle est insuffisante, en particulier dans les zones rurales où des modèles techniques identiques donnent des résultats très positifs sur certains sites, et très médiocres sur d'autres. C'est d'ailleurs de cette constatation que provient l'hypothèse des "blocages trophiques". Il serait donc intéressant de pouvoir identifier un facteur technique permettant de classer les étangs et de justifier des différences observées. En France, Wurtz (1958) a d'ailleurs réalisé une telle "typification", basée sur le niveau d'eutrophisation, mais elle ne peut être employée en Côte d'Ivoire car elle aboutit au même résultat que la typologie socio-économique, les étangs hyper-eutrophes étant le plus souvent en périphérie des villes et les oligotrophes, en zones rurales. Le fer paraît *a priori* remplir les conditions pour jouer ce rôle, mais l'étude montre que tel n'est pas le cas.

En fait, la variable qui permettrait d'affiner la typologie déjà existante serait le niveau et la fréquence des perturbations rencontrées sur les fermes, mais il s'agit d'un facteur aléatoire et non prévisible. Ainsi, la probabilité qu'un pisciculteur célibataire, sans main d'oeuvre et dont les étangs sont à 5 km du village, rencontre des difficultés à gérer ses étangs est nettement supérieure à celle d'un pisciculteur marié, qui appartient à un groupe de travail et dont les étangs sont situés dans le village même. Le suivi réalisé dans l'ensemble du Centre-Ouest confirme l'ampleur des problèmes rencontrés et des perturbations qui affectent certains étangs. Bien que les modèles de production soient fréquemment identiques, les différences entre la situation des agriculteurs illustrent l'importance économique essentielle de cette variable.

Les réseaux trophiques et la production piscicole

D'après les résultats discutés précédemment, de grandes tendances influençant diversement la production piscicole sont concevables.

En premier lieu, l'évolution vers une flore planctonique dominée par des cyanobactéries n'est pas souhaitable, mais elle paraît cependant favorisée par la désoxygénation (Ganf, 1974 ; Sevrin-Reyssac et Pletikosic, 1990) ou par certains traitements, en particulier l'épandage d'urée (Teichert-Coddington *et al.*, 1991 a). A la différence des zones tempérées, les effets catastrophiques liés à leurs proliférations (Feuillade, 1985 et comm. pers., 1994) n'ont pas encore été observés en Côte d'Ivoire, mais les rendements piscicoles obtenus en leur présence sont rarement élevés. Le tilapia du Nil consomme ces algues, résiste bien aux désoxygénations associées aux mortalités de "fleurs d'eau" et paraît peu sensible aux toxines excrétées par des espèces telles que *Microcystis* sp. (Colman et Edwards, 1987), mais ses performances de croissance sont malgré tout modestes dans de telles conditions. Fish (1955) a d'ailleurs noté des signes de malnutrition chez des tilapias de zones dominées par certaines espèces de cyanobactéries et sans diatomées. Cela n'est cependant pas toujours le cas puisque *Anabaenopsis* et *Spirulina* favorisent des productions élevées (Fish, *ibid.*). Il est possible que les poisons excrétés par certaines espèces affectent les organismes aquatiques consommés par le tilapia. Tel est le cas pour certains cladocères (Forsyth *et al.*, 1992) et copépodes (De Mott *et al.*, 1991). Il est cependant probable que la faible biomasse des filtreurs herbivores résulte aussi de l'incapacité du zooplancton à filtrer des algues de grande taille (Pourriot et Champ, 1982). En revanche, le désagréable goût de vase de la chair lié à des substances (géosmine) libérées par ces algues (Sevrin-Reyssac, 1995), n'est pas détecté chez des poissons prélevés à plusieurs reprises dans des étangs riches en cyanobactéries (31-33).

En second lieu, lorsque les cyanobactéries ne dominent pas la flore planctonique, le plancton et le périphyton présentent des évolutions difficilement prévisibles. D'une façon générale, le phytoplancton est très instable, et ses fluctuations modifient fortement son importance trophique pour les poissons. Les évolutions du zooplancton ne sont que partiellement corrélées aux biomasses algales. Certains traitements riches en matières organiques (fientes, son) favorisent leurs proliférations. Si le phytoplancton de petite taille n'est probablement pas consommé par *O. niloticus* (Robinson *et al.*, 1995), le périphyton constitue en revanche une réserve trophique importante et plus stable que le phytoplancton même lorsqu'il est peu abondant. C'est un compartiment essentiel pour *Heterotis niloticus* et important pour *Oreochromis niloticus*. Le sédiment joue également un rôle dominant dans certains étangs,

même lorsque le périphyton est abondant. La richesse trophique de ce compartiment est en grande partie liée à celle du plancton, car les particules mortes sédimentent et constituent une réserve de matière organique très importante qui stimule l'activité hétérotrophe, cette matière organique morte pouvant être consommée par les poissons sous forme de détritits (Bowen, 1979 b).

En troisième lieu, les techniques à mettre en oeuvre pour maximiser la production piscicole doivent s'attacher à favoriser le développement du périphyton et du benthos qui, beaucoup plus que le plancton, constituent des réserves trophiques stables pour les poissons. Les étangs dont le sédiment est très sableux ne sont pas favorables à ce type d'évolution. Une fertilisation organique de fond avant le remplissage ou lorsque l'étang est à peine rempli peut stimuler le développement des organismes benthiques. De même, le développement du périphyton peut être inhibé si le phytoplancton se développe trop rapidement, notamment en réponse à une fertilisation. Si tel est le cas, il paraît souhaitable de ne pas débiter la fertilisation le jour de la mise en eau, mais d'attendre une à deux semaines. Ainsi, comme cela est observé dans les étangs témoins, un début de développement de périphyton peut avoir lieu ce qui lui permet, au moment de la fertilisation, de mobiliser les éléments nutritifs au détriment du phytoplancton et par conséquent de constituer une biomasse nutritive plus stable et plus accessible au poisson que le phytoplancton.

Perspectives de recherche

L'écosystème étang est un milieu très complexe, et les nombreuses connaissances accumulées sur leur fonctionnement ne contribuent souvent qu'à rendre encore plus obscures les voies qui concourent à la production piscicole. Bien que certains auteurs tentent de modéliser des interactions simples au niveau du plancton, avec succès dans certaines conditions, ces modèles montrent leurs limites dès que le milieu est peuplé d'organismes omnivores. Ce travail offre un nouveau point de vue, basé sur l'étude du comportement trophique des espèces produites. C'est effectivement la phase au cours de laquelle la productivité naturelle du milieu est convertie en biomasse piscicole. Elle ouvre de nouvelles perspectives, et la synthèse des résultats acquis suggère quelques thèmes à développer :

- *La relation entre la dynamique de l'oxygène au sein de la couche d'eau et le comportement des poissons* est un sujet important, car il détermine probablement les zones fréquentées et évitées par les poissons et donc l'abondance des aliments naturels disponibles.

- *Les échanges entre l'eau et le sédiment* méritent d'être approfondis. L'importance trophique du plancton n'apparaît pas aussi élevée que celles du périphyton et du benthos, mais n'aurait-elle pas un rôle essentiel, par l'intermédiaire du sédiment ? La majeure partie des organismes produits au sein de la couche d'eau sédimentent et enrichissent l'interface eau-sédiment au bénéfice du benthos dont le poisson se nourrit. Les organismes planctoniques morts et sédimentés peuvent aussi être ingérés directement par les poissons au niveau de cette interface.
- *Les interactions entre le périphyton et le plancton* demeurent peu connues. Or le succès de l'opération piscicole en étangs *acadja* repose sur la production d'organismes au niveau du substrat artificiel. Dans ces conditions, la recherche de techniques de gestion optimisant la production du périphyton est une voie à explorer.
- *Le partage de la ressource entre les poissons* doit être conçu d'un point de vue intra- et interspécifique. Dans le premier cas, il convient de préciser les densités d'empoissonnement optimales pour chaque espèce, en fonction de la richesse trophique du milieu et des objectifs du pisciculteur. Dans le deuxième cas, il faut approfondir les connaissances sur la nature de l'alimentation des espèces associées, afin de raisonner les ratios de la polyculture.
- *La modélisation mathématique du fonctionnement de l'écosystème* est un outil scientifique potentiellement très enrichissant pour analyser le fonctionnement de systèmes complexes. En particulier, les modèles basés sur l'intelligence artificielle (Guerrin, 1996) pourraient être très utiles pour apprécier et comprendre le fonctionnement des étangs de pisciculture du Centre-Ouest ivoirien.

Références bibliographiques

- Abdalla A.A.F., McNabb C., Knud-Hanssen C., Batterson T., 1991. Growth of *Oreochromis niloticus* in the presence of un-ionized ammonia. Technical reports, Ninth annual administrative report, Pond dynamics/Aquaculture Collaborative Research Support Program, Oregon State University, Corvallis, Etats-Unis : 98.
- Abebe E., Getachew T., 1992. Seasonal changes in the nutritional status of *Oreochromis niloticus* Linn. (Pisces : Cichlidae) in Lake Ziway, Ethiopia. *Arch. Hydrobiol.* **124** (1) : 109-122.
- Ahlgren M.O., 1990 (a). Nutritional significance of facultative detritivory to the juvenile white sucker (*Catostomus commersoni*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **47** : 41-48.
- Ahlgren M.O., 1990 (b). Diet selection and the contribution of detritus to the diet of the juvenile white sucker (*Catostomus commersoni*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **47** : 49-54.
- Ahlgren M.O., Bowen S.H., 1991. Growth and survival of tadpoles (*Bufo americanus*) fed amorphous detritus derived from natural waters. *Hydrobiologia* **218** : 49-51.
- Ahlgren M.O., Bowen S.H., 1992. Comparison of quantitative light microscopy techniques used in diet studies of detritus-consuming omnivores. *Hydrobiologia* **239** : 79-83.
- Albertini J.M., 1981. Mécanismes du sous-développement et développement. Editions ouvrières (Publ.), Paris, France : 254 p.
- Alchonis M., 1952. Addition of nitrogen and phosphate to water through chicken manure. *Bamidgeh* **4** : 214-216.
- Amblard C., 1991. Activité hétérotrophe des micro-algues et des cyanobactéries vis-à-vis du carbone : implications écophysiological. *Ann. Biol.* **30** : 74-107.

Amblard C., Couture P., Bourdier G., 1990. Effects of a pulp and paper mill effluent on the structure and metabolism of periphytic algae in experimental streams. *Aquat. Tox.* **18** : 137-162.

Aminot A., 1983 (a). Dosage de l'oxygène dissous. *In* : Aminot A. et Chaussepied M. (eds), Manuel des analyses chimiques en milieu marin. CNEXO (Publ.), Brest, France (395 p) : 75-92.

Aminot A., 1983 (b). Matériel particulaire et filtration. *In* : Aminot A. et Chaussepied M. (eds), Manuel des analyses chimiques en milieu marin. CNEXO (Publ.), Brest, France (395 p).

Amoros C., 1984. Introduction pratique à la systématique des organismes des eaux continentales françaises. Crustacés cladocères. *Bull. Soc. linn. Lyon* **3,4** : 1-63.

Angeli N., 1980. Interactions entre la qualité des eaux et les éléments de son plancton. *In* : Pesson P. (ed), La pollution des eaux continentales : incidence sur les biocénoses aquatiques. Gauthier-Villars (Publ.), Paris, France (345 p) : 97-146.

Anonyme, 1993. Projet "Appui a la profession piscicole du Centre-Ouest", rapport d'activité année 1. Minist. Agric. et Res. anim., AFVP, Abidjan, Côte d'Ivoire : 41 p.

Anonyme, 1995. Projet "Appui à la profession piscicole du Centre-Ouest", rapport d'activité année 2. Minist. Agric. et Res. anim., AFVP, Abidjan, Côte d'Ivoire : 39 p.

Arfi R. (sous presse). Nutritive characteristics of periphyton growing on bamboo (Ebrié lagoon, Côte d'Ivoire) : potential interest in aquaculture of the *acadja* system. Communication à la "First Pan African fisheries congress and exhibition", Nairobi, Kenya, 30 juillet-4 août 1995, Fisheries Society of Africa (FISA).

Arfi R., Guiral D., Torrétion J.P., 1991. Natural recolonization of a tropical pond : day to day variations in the photosynthetic parameters. *Aquat. Sci.* **53** : 39-54.

Arndt H., 1993. Rotifers as predators on components of the microbial food web (bacteria, heterotrophic flagellates, ciliates). A review. *Hydrobiologia* **255 / 256** : 231-246.

Aubert M., 1970. Théorie générale de l'autoépuration de la mer. Deuxième article. *Scientia* **105** (3/4) : 143-179.

- Avenard J.M., 1971. Aspects de la géomorphologie. *In*: Avenard J.M., Eldin M., Girard G., Sircoulon J., Touchebeuf P., Guillaumet J.L., Adjanohoun E., Perraud A., Le milieu naturel de la Côte d'Ivoire. ORSTOM (Publ.), Paris, France (391 p) : 11-72.
- Avnimelech Y., Lacher M., 1979. A tentative nutrient balance for intensive fish ponds. *Bamidgeh* **31** (1) : 3-8.
- Avnimelech Y., Lacher M., Raveh A., Zur O., 1981. A method for the evaluation of conditions in a fish pond sediment. *Aquaculture* **23** : 361-365.
- Balarin J.D., 1979. Tilapia : a guide to their biology and culture in Africa. Univ. Stirling (Publ.), Royaume-Uni : 174 p.
- Baroiller J.F., Jalabert B., 1989. Contribution of research in reproductive physiology to the culture of tilapias. *Aquat. Living. Resour.* **2** : 105-116.
- Baroiller J.F., Jalabert B., 1990. Physiologie de la reproduction des tilapias : bilan des connaissances et perspectives de recherche d'intérêt appliqué. *Cah. sci. CTFT* **10** : 39-62.
- Barroin G., 1980. Eutrophisation, pollution nutritionnelle et restauration des lacs. *In*: Pesson P. (ed), La pollution des eaux continentales : incidence sur les biocénoses aquatiques. Gauthier-Villars (Publ.), Paris, France (345 p) : 75-96.
- Béchaux J., 1972. Mémento technique de l'eau. Degrémont, Tec. et Doc., Lavoisier (Publ.), Paris, France : 1097 p.
- Becker L., Diallo R., 1992. Characterization and classification of rice agroecosystems in Côte d'Ivoire. WARDA-ADRAO (Publ.), Bouaké, Côte d'Ivoire : 241 p.
- Bérard A., 1993. Effets d'une fertilisation riche en matières organiques azotées sur les relations trophiques (bactéries, phytoplancton, zooplancton) dans un étang de pisciculture. Thèse doct., Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France : 215 p.
- Beveridge M.C.M., Begum M., Frerichs G.N., Millar S., 1989. The ingestion of bacteria in suspension by the tilapia *Oreochromis niloticus*. *Aquaculture* **81** : 373-378.

- Billard R., 1995. La qualité des eaux et son contrôle. *In* : Billard R. (ed), Les carpes, biologie et élevage. INRA (Publ.), Paris, France (387 p) : 56-79.
- Billard R., Sevrin-Reyssac J., 1993. Les impacts négatifs et positifs de la pisciculture d'étang sur l'environnement. *In* : Barnabé G. et Kestemont P. (eds), Production, environment and quality. Bordeaux Aquaculture '92, EAS spec. publ. 18 : 17-29.
- Billard R., Dabbadie L., 1993. Production systems in aquaculture. Proc. 4th Natl. Symp. Oceanogr. Fish., 26-29 avril 1993, Rhodes isl., Grèce : 405-417
- Blackburn T.H., 1987. Role and impact of anaerobic microbial processes in aquatic systems. *In* : Moriarty D.J.W. et Pullin R.S.V. (eds), Detritus and microbial ecology in aquaculture. ICLARM conf. proc. 14, Manila, Philippines (420 p) : 32-53.
- Borcic D., Lacroix G., Lescher-Moutoué F., 1994. Stratégie reproductives de *Daphnia cucullata* et de *Daphnia galeata* en réponse à la prédation sélective. *Ann. sci. Univ. B. Pascal-Clermont-Ferrand II* **99** : 36.
- Bourrelly P., 1961. Algues d'eau douce de la république de Côte d'Ivoire. *Bull. IFAN, sér. A* **23** : 19-134.
- Bourrelly P., 1981. Les algues d'eau douce. Tome 2 : les algues jaunes et brunes. Société nouvelle des éditions Boubée (Publ.), Paris, France : 517 p.
- Bourrelly P., 1985. Les algues d'eau douce. Tome 3 : les algues bleues et rouges. Société nouvelle des éditions Boubée (Publ.), Paris, France : 606 p.
- Bourrelly P., 1990. Les algues d'eau douce. Tome 1 : les algues vertes. Société nouvelle des éditions Boubée (Publ.), Paris, France : 572 p.
- Bowen S.H., 1976. Mechanism for digestion of detrital bacteria by the cichlid fish *Sarotherodon mossambicus* (Peters). *Nature* **260** (5547) : 137-138.
- Bowen S.H., 1978. Benthic diatom distribution and grazing by *Sarotherodon mossambicus* in Lake Sibaya, South Africa. *Freshwater Biol.* **8** : 449-453.

- Bowen S.H., 1979 (a). A nutritional constraint in detritivory by fishes : the stunted population of *Sarotherodon mossambicus* in Lake Sibaya, South Africa. *Ecological monographs* **49** (1) : 17-31.
- Bowen S.H., 1979 (b). Determinants of the chemical composition of periphytic detrital aggregate in a tropical lake (Lake Valencia, Venezuela). *Arch. Hydrobiol.* **87** : 166-177.
- Bowen S.H., 1980. Detrital non protein aminoacids are the key to rapid growth of tilapia in Lake Valencia, Venezuela. *Science* **207** : 1216-1218.
- Bowen S.H., 1981. Digestion and assimilation of periphytic detrital aggregate by *Tilapia mossambica*. *Trans. Am. Fish. Soc.* **110** : 239-245.
- Bowen S.H., 1982. Feeding digestion and growth – Qualitative considerations. *In* : Pullin R.S.V. et Lowe McConnell R.H. (eds). The biology and culture of tilapias. ICLARM Conf. Proc. 7, Manila, Philippines (434 p) : 141-156.
- Bowen S.H., 1984 (a). Detritivory in neotropical fish communities. *In* : Zaret T.M. (ed), Evolutionary ecology of neotropical freshwater fishes. Dr. W. Junk (Publ.), The Hague, Netherland : 59-66.
- Bowen S.H., 1984 (b). Differential habitat utilization by sexes of *Sarotherodon mossambicus* in Lake Valencia, Venezuela : significance for fitness. *J. Fish Biol.* **24** : 115-121.
- Bowen S.H., 1987. Composition and nutritional value of detritus. *In* : Moriarty D.J.W. et Pullin R.S.V.(eds), Detritus and microbial ecology in aquaculture. ICLARM conf. proc. 14, Manila, Philippines (420 p) : 192-211.
- Bowen S.H., 1988. Detritivory and herbivory. *In* : Lévêque C., Brunon, M.N. et Ssentongo G.W. (eds), Biologie et écologie des poissons d'eau douce africains. Collection Travaux et documents 216, ORSTOM, Paris, France (508 p) : 243-247.
- Bowen S.H., Allanson B.R., 1982. Behavioral and trophic plasticity of juvenile *Tilapia mossambica* in utilization of the unstable littoral habitat. *Env. Biol. Fishes* **7** : 357-362.
- Bowen S.H., Lutz E.V., Ahlgren M.O., 1995. Dietary protein and energy as determinants of food quality : trophic strategies compared. *Ecology* **76** (3) : 899-907.

- Boyd C.E., 1979. Water quality in warmwater fish ponds. Auburn university (Publ.), Auburn, Etats-Unis : 359 p.
- Boyd C.E., Musig Y., 1981. Orthophosphate uptake by phytoplankton and sediment. *Aquaculture* 22 : 165-173.
- Brett J.R., 1979. Environmental factors and growth. *In* : Hoar W.S., Randall D.J., Brett J.R. (eds). Fish physiology 8. Academic Press (Publ.), New York, Etats Unis : 279-352.
- Bry C., 1992. Reproduction contrôlée du brochet (*Esox lucius*) et dynamique des jeunes stades en petits étangs : aspects zootechniques et écologiques. Thèse doct., Univ. C. Bernard, Lyon I, France : 278.
- Buddington R.K., 1980. Hydrolysis-resistant organic matter as a reference for measurement of fish digestive efficiency. *Trans. Am. Fish. Soc.* 109 : 653-655
- Cam D., 1987. Détermination des contributions relatives de la productivité naturelle et de l'aliment à la ration alimentaire de la crevette *Penaeus japonicus* élevée en conditions semi-intensives. IFREMER (Publ.), Aqualive, Noimoutier, France : 81 p.
- Cam D., Rollet P.E., Mariotti A., Guillaume J., 1991. Contribution relative de la productivité naturelle et de l'aliment composé dans la nutrition de *Penaeus japonicus* élevé en conditions semi-intensives. *Aquat. Living Resour.* 4 : 175-180.
- Capblancq J., 1982. Phytoplankton et production primaire. *In* : Pourriot R., Capblancq J., Champ P. et Meyer J.A., Ecologie du plancton des eaux continentales. Masson (Publ.), Paris, France (199 p) : 1-48.
- Capblancq J., 1995. Production primaire autotrophe. *In* : Pourriot R. et Meybeck M., Limnologie générale. Coll. Ecol. 25, Masson (Publ.), Paris (956 p) : 228-252.
- Caraux G., 1990. Tables statistiques. Ecole nationale supérieure agronomique, Montpellier, France : 67 p.
- Carpenter S.R., Kitchell J.F., Hodgson J.R., 1985. Cascading trophic interactions and lake productivity. Fish predation and herbivory can regulate lake ecosystem. *Bio Science* 35 : 634-638.

- Carpenter S.R., Kitchell J.F., Hodgson J.R., Cochran P.A., Elser J.J., Elser M.M., Lodge D.M., Kretchmer D., He X., von Ende C.N., 1987. Regulation of lake primary productivity by food web structure. *Ecology* **68** (6) : 1863–1876.
- Cecchi P., 1992. Phytoplancton et conditions de milieu dans l'estuaire du fleuve Sénégal : effets du barrage de Diama. Thèse doct., Univ. Montpellier II, France : 437 p.
- Chahuneau F., Des Clers S., 1980. Perspectives de modélisation du réseau trophique en étang. Applications potentielles à l'optimisation et au contrôle de la production piscicole. *In* : Billard R. (ed), La Pisciculture en étang. INRA (Publ.), Paris, France (434 p) : 129–138.
- Champ P., 1978. Estimation de la production secondaire planctonique d'après les données sur la production primaire. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.* **12** (2) : 173–175.
- Champiat D., Larpent J.P., 1988. Biologie des eaux. Méthodes et techniques. Masson (Publ.), Paris, France : 374 p.
- Chang W.Y.B., Hai Ouyang, 1988. Dynamics of dissolved oxygen and vertical circulation in fish ponds. *Aquaculture* **74** : 263–276.
- Charnov E.L., 1976. Optimal foraging theory : the Marginal Value Theorem. *Theoretical Population Biology* **21** : 142–158.
- Charpentier F., Palenc B., Pelabon C., Joly P., Verzier J., Reysac J., Billard R., 1989. Impact of carp density on growth and production of fish in manured ponds. *EAS spec. publ.* **10** : 67–68.
- Christensen V., Pauly D., 1992 (a). ECOPATH II – A software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecological modelling* **61** : 169–185.
- Christensen V., Pauly D., 1992 (b). Guide du logiciel ECOPATH II (version 2.1) ICLARM Software 6, Manille, Philippines : 120 p.
- Colman J.A., Edwards P., 1987. Feeding pathways and environmental constraints in waste-fed aquaculture : balance and optimization. *In* : Moriarty D.J.W. et Pullin R.S.V., Détritus and microbial ecology in aquaculture. ICLARM-GTZ (Publ.), Manille, Philippines (420 p) : 240–281.

- Combres C., 1991. Elimination des macrophytes dans les élevages intensifs de daphnies réalisés en lagunage. Mémoire de DEA, Université Aix-Marseille 2, France : 39 p.
- Compère P., 1974. Algues de la région du lac Tchad. II-Cyanophycées. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.* **8** (3/4) : 165-198.
- Compère P., 1975 (a). Algues de la région du lac Tchad. III-Rhodophycées, euglénophycées, cryptophycées, dinophycées, chrysophycées, xanthophycées. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.* **9** (3) : 167-192.
- Compère P., 1975 (b). Algues de la région du lac Tchad. IV-Diatomophycées. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.* **9** (4) : 203-290.
- Compère P., 1976 (a). Algues de la région du lac Tchad. V-Chlorophycophytes (1^{ère} partie). *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.* **10** (2) : 77-118.
- Compère P., 1976 (b). Algues de la région du lac Tchad. VI-Chlorophycophytes (2^{ème} partie : Ulotrichophycées, Zygnematacées). *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.* **10** (3) : 135-164.
- Compère P., 1977. Algues de la région du lac Tchad. VII-Chlorophycophytes (3^{ème} partie : Desmidiées). *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.* **11** (2) : 135-164.
- Copin Y., Oswald M., 1993. Orientation des techniques d'élevage de la pisciculture artisanale dans le Centre-Ouest de la Côte d'Ivoire. *In* : Barnabé G. et Kestemont P. (eds), Production, environment and quality. Bordeaux Aquaculture '92. EAS spec. publ. 18, Ghent, Belgium : 407-419.
- Costa Pierce B.A., Laws E.A., 1985. Effects of destratification on autotrophic and heterotrophic microplankton productivity in eutrophic aquaculture ponds. *Aquaculture* **50** : 141-151.
- CTA (Centre technique de coopération agricole et rurale), 1989. Pesticides : une arme à double tranchant. *Spore* **129** : 1-4.
- Da K.P., 1986. Contribution à la connaissance de la microflore de la mare et du complexe piscicole du Banco. DEA, Univ. nat. de Côte d'Ivoire, Abidjan, Côte d'Ivoire : 77 p.

- Da K.P., 1992. Contribution à la connaissance du phytoplancton de la mare et du complexe piscicole du Banco. Thèse doct., Univ. nat. de Côte d'Ivoire, Abidjan, Côte d'Ivoire : 405 p.
- Dabbadie L., 1992. Cultures intensives de micro-algues sur lisier de porc: performances, contraintes, utilisation des biomasses. DAA, ENSA, Montpellier, France : 123 p.
- Dabbadie L., 1994 (a). L'étude de l'écologie des étangs de pisciculture comme outil du développement: le cas de la Côte d'Ivoire. *Annls. sci. Univ. B. Pascal-Clermont-Ferrand II* **99**: 48.
- Dabbadie L., 1994 (b). Résultats et connaissances acquises grâce à des cultures intensives de micro-algues sur lisier de porcherie. *Annls Limnol.* **30** (3) : 233-245.
- Dabbadie L., Gagnon N., 1993. Nuisances rencontrées en élevages intensifs de micro-algues recevant du lisier de porc. *In* : Barnabé G. et Kestemont P. (eds), Production, environment and quality. Bordeaux Aquaculture '92. EAS spec. publ. 18, Ghent, Belgium : 51-62.
- Dabbadie L., Oswald M., Morissens P., Sanchez F., Koffi C., Sevrin-Reyssac J., 1994. Un exemple de coopération directe entre scientifiques et acteurs de terrain : le développement de la pisciculture en Côte d'Ivoire. Table ronde CNRS, mars 1994, Montpellier, France : 3 p.
- Daget J., Iltis A., 1965. Poissons de Côte d'Ivoire (eaux douces et saumâtres). *Mémoires de l'IFAN* **74**, Dakar, Sénégal : 390 p.
- Dawidowicz P., Gliwicz M., Gulati R.D., 1988. Can *Daphnia* prevent a blue-green algal bloom in hypertrophic lake ? A laboratory test. *Limnologia (Berlin)* **19** : 21-26.
- De Silva S.S., Perera M.K., Maitipe P., 1984. The composition, nutritional status and digestibility of the diets of *Sarotherodon mossambicus* from nine man-made lakes in Sri Lanka. *Env. Biol. Fishes* **11** : 205-219.
- Delincé G., 1992. The ecology of the fish pond ecosystem with special reference to Africa. Kluwer Academic (Publ.), Dordrecht, Netherlands : 230 p.
- Delmendo M.N., 1980. A review of integrated livestock-fowl-fish farming system. *In* : Pullin R.S.V. et Shehadeh Z.H. (eds), Integrated Agriculture-aquaculture farming systems. Proc.

conf. on integrated agric.-aquac. farming systems, Philippines 6-9 oct 1979 (258 p). ICLARM (Publ.), Manille, Philippines : 59-71.

DeMott W., Zhang Q.X., Carmichael W.W., 1991. Effects of toxic cyanobacteria and purified toxins on the survival and feeding of a copepod and three species of *Daphnia*. *Limnol. Oceanogr.* **36** (7): 1346-1357.

Dempster P., Baird D.J., Beveridge M.C.M., 1995. Can fish survive by filter-feeding on microparticles ? Energy balance in tilapia grazing on algal suspensions. *J. Fish. Biol.* **47** : 7-17.

Dempster P.W., Beveridge M.C.M., Baird D.J., 1993. Herbivory in the tilapia *Oreochromis niloticus* : a comparison of feeding rates on phytoplankton and periphyton. *J. Fish Biol.* **43** : 385-392.

De Ridder M., 1984. Taxonomical and geographical remarks on Rotifera from the Ivory Coast (W. Africa). *Rev. Hydrobiol. Trop.* **17** (4) : 295-299.

De Ridder M., Pourriot R., 1984. Peuplement en rotifères du bassin du Bandama (Côte d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. Trop.* **17** (4) : 287-294.

Desvillettes C., Bourdier G., Breton J.C., 1994. Formation et transfert des acides gras dans une chaîne trophique expérimentale. *Annls. sci. Univ. B. Pascal-Clermont-Ferrand II* **99**: 38.

Dhiver V., 1994. Dynamique du système agraire de la région de Gnatroa (Centre-Ouest ivoirien). IEDES, Paris, AFVP, Montlhery, France : 61 p.

Diana J., Ottey D., 1986. Biological principles of pond culture : Fish. *In*: Lannan J.E., Smitherman R.O., Tchobanoglous G., Principles and practices of pond aquaculture. Oregon State University, Corvallis, Oregon (252 p) : 39-52.

Diana J.S., Dettweiler D.J., Lin C.K., 1990. Effect of Nile Tilapia (*Oreochromis niloticus*) on the ecosystem of aquaculture ponds, and its significance to the trophic cascade hypothesis. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **48** : 183-190.

Dufour P., Slepoukha M., 1981. Etude de la fertilité d'une lagune tropicale de Côte d'Ivoire au moyen de tests biologiques sur populations phytoplanctoniques naturelles. *Rev. Hydrobiol. trop.* **14** : 103-114.

- Dufumier M., 1985. Systèmes de production et développement agricole dans le "Tiers-monde". *Les cahiers de la Recherche-Développement* 6 (repris par Travaux de Recherche-Développement, 1989) : 29-36.
- Dural D., 1993. Perspectives de développement piscicole dans les bas-fonds périurbains de la ville de Daloa (Centre-Ouest ivoirien). DAA ENSA-CNEARC, Montpellier, France : 70 p.
- Durand J.R., Lévêque C., 1980. Flore et faune aquatiques de l'Afrique sahélo-soudanienne (2 tomes). Coll. Initiations-Documents techniques 44 et 45, ORSTOM (Publ.), Paris, France : 873 p.
- Dussart B., 1966. Limnologie. L'étude des eaux continentales. Gauthier-Villars Collect. géobiol., écol., aménag., Paris, France : 677 p.
- Edwards P., Sinchumpasak O.A., Tabucanon M., 1981. The harvest of micro-algae from the effluent of a sewage fed high rate stabilization pond by *Tilapia nilotica*. Part 2 : Studies of the fish ponds. *Aquaculture* 23 : 107-147.
- Eldin, 1971. Le climat. In : Avenard J.M., Eldin M., Girard G., Sircoulon J., Touchebeuf P., Guillaumet J.L., Adjanohoun E., Perraud A., Le milieu naturel de la Côte d'Ivoire. ORSTOM (Publ.), Paris, France (391 p) : 77-108.
- Fast A.W., 1986. Pond production systems : water quality management practices. In : Principles and practices of pond aquaculture. Oregon State University (Publ.), Corvallis, Oregon, Etats Unis : 252 p.
- Feller R.J., 1984. Serological tracers of meiofaunal food webs. In : Heip C. (ed). Developments in hydrobiology, vol. 26. Biology of meiofauna. Actes coll., Ghent, Belgique, 16-20 août 1983. Dr W. Junk (Publ.), Dordrecht, Netherlands : 119-126.
- Feller R.J., 1992. Potential applications of immunoassays in studies of flatfish recruitment. *Netherlands J. sea res.* 29 (1/3) : 1-5.
- Feller R.J., Ferguson R.B., 1988. Quantifying stomach contents using immunoassays a critique. In : Yentsch, C.M., Mague F.C. et Horan P.K. (eds). Lecture notes on coastal and estuarine studies, 25. Immunochemical approaches to coastal, estuarine and oceanographic questions. Actes coll., Portland, USA, 5-7 octobre 1986. Springer-Verlag (Publ.), New York, Etats Unis (399 p) : 295-303.

- Fernandes M.N., Rantin F.T., Relationships between oxygen availability and metabolic cost of breathing in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) : aquacultural consequences. *Aquaculture* **127** : 339-346.
- Feuillade J., 1985. Caractérisation et essais de restauration d'un écosystème dégradé : le lac de Nantua. Incidences du détournement des eaux usées et d'une oxygénation hypolimnique, sur les eaux et la biocénose d'un lac à *Oscillatoria rubescens*. INRA (Publ.), Paris, France : 165 p.
- Fish G.R., 1955. The food of tilapia in East Africa. *Uganda J.* **19** : 85-89.
- Foltz J.W., Bowen S.H., 1978. Chromic acid in assimilation studies. *Trans. Am. Fish. Soc.* **108** : 650-652.
- Fong S.C., Ju H.P., 1987. Energy value of biomass within benthic algae of milkfish ponds. *Aquaculture* **64** : 31-38.
- Forsberg A., Claesson A., 1981. Algal assays with waste water to determine the availability of phosphorus for algal growth. *Verh. Intern. Verein. Limnol.* **21** : 763-769.
- Forsyth D.J., Haney J.F., James M.R., 1992. Direct observation of toxic effects of extracellular products on *Daphnia*. *Hydrobiologia* **228**: 151-155.
- Fryer G., Iles T.D., 1972. The cichlid fishes of the great lakes of Africa. Their biology and evolution. Oliver & Boyd (Publ.), Edinburgh, Royaume-Uni : 641 p.
- Ganf G.G., 1974. Diurnal mixing and the vertical distribution in a shallow equatorial lake (Lake George, Uganda). *J. Ecol.* **62** : 611-629.
- George T.T., 1982. The chinese grass carp, *Ctenopharyngodon idella*, its biology, introduction, control of aquatic macrophytes and breeding in the Sudan. *Aquaculture* **27** (3) : 317-327.
- Gerking S.D., 1994. Feeding ecology of fish. Academic Press (Publ.), San Diego, Etats Unis : 416 p.
- Getachew T., 1987. A study on an herbivorous fish, *Oreochromis niloticus* L., diet and its quality in two Ethiopian Rift Valley lakes, Awasa and Zwai. *J. Fish. Biol.* **30** : 439-449.

- Getachew T., Bowen S.H., Abebe E., Tadesse Z., soumis pour publication. Seasonal effects on diet quality for phytoplanktivorous *Oreochromis niloticus* in Lake Tana, Ethiopia. *J. Environ. Fish. Biol.* : 18 p.
- Getachew T., Fernando C.H., 1989. The food habits of an herbivorous fish (*Oreochromis niloticus* L.) in lake Awasa, Ethiopia. *Hydrobiologia* **174** : 195-200.
- Giani N., Laville H., 1995. Réseau trophique benthique. *In* : Pourriot R. et Meybeck M., Limnologie générale. Coll. Ecol. 25, Masson (Publ.), Paris, France (956 p) : 565-587.
- Gilbert J.J., Jack J.D., 1993. Rotifers as predators on small ciliates. *Hydrobiologia* **255/256** : 247-253.
- Gras R., Saint-Jean L., 1981. Croissance en poids de quelques copépodes planctoniques du lac Tchad. *Rev. Hydrobiol. Trop.* **14** (2) : 135-147.
- Green W.B., Phelps R.P., Alvarenga H.R., 1989. The effect of manures and chemical fertilizers on the production of *Oreochromis niloticus* in earthen ponds. *Aquaculture* **76** : 37-42.
- Greenberg A.E., Clesceri L.S., Eaton A.D., 1992. Standard methods for the examination of water and wastewater. 18th edition. American Public Health Association, AWWA, WEF, Washington, Etats Unis : 1043 p
- Guerrin F., 1991. Qualitative reasoning about an ecological process : interpretation in hydroecology. *Ecol. Modelling* **59** : 165-201.
- Guerrin F., 1993. Qualitative reasoning methods for CELSS modeling. *In* : Advances in Space research, Pergamon Press : 6 p.
- Guerrin F., 1996. Modélisation qualitative de systèmes dynamiques complexes. Journées du Programme Environnement, Vie et Sociétés, 15-17 janvier 1996, CNRS Publ., Paris, France : 6 p.
- Guillaumet J.L., Adjanohoun E., 1971. La végétation de la Côte d'Ivoire. *In* : Avenard J.M., Eldin M., Girard G., Sircoulon J., Touchebeuf P., Guillaumet J.L., Adjanohoun E., Perraud A., Le milieu naturel de la Côte d'Ivoire. ORSTOM (Publ.), Paris, France (391 p) : 161-263.

- Guiral D., 1986. Modifications et transformations des écosystèmes sédimentaires par des élevages piscicoles en lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). *Aquaculture* **52** : 287-302.
- Guiral D., Arfi R., Bouvy M., Pagano M., Saint-Jean L., 1994. Ecological organization and succession during natural recolonization of a tropical pond. *Hydrobiologia* **294** : 229-242.
- Guiral D., Arfi R., Da K.P., Konan-Brou A.A., 1993. Communautés, biomasses et productions algales au sein d'un récif artificiel (*acadja*) en milieu lagunaire tropical. *Rev. Hydrobiol. trop.* **26** (3) : 219-228.
- Guttman H., 1991. Assessment of nutrient limitation in fertilized fish ponds by algal assay. Master of science, Asian Institute of technology, Bangkok, Thaïlande : 87 p.
- Hach, 1991. DR/2000 spectrophotometer handbook. Hach company, Loveland, Colorado : 559 p.
- Hannon E., 1994. Communautés périphtiques en milieu lagunaire tropical : recherche et quantification des facteurs nutritifs de contrôle. DEA Univ. Montpellier II, ENSA, Ecole pratique des hautes études, Montpellier, France : 1-27.
- Hansson L.H., 1988. Effects of competitive interactions on the biomass development of planktonic and periphyton algae in lakes. *Limnol. Oceanogr.* **33** : 121-128.
- Hart P.J.B., 1986. Foraging in teleost fishes. *In* : Pitcher T.J. (ed). The behaviour of teleost fishes. Croom Helm (Publ.), London & Sydney (553 p) : 211-235.
- Hem S., Avit J.L.B., 1994. First results on "acadjas-enclos" as an extensive aquaculture system (West Africa). *Bull. Mar. Sc.* **55** (2-3) : 1038-1049.
- Hem S., Avit J.B.L.F., Cissé A., 1995. L'acadja comme système d'amélioration de la productivité aquatique. *In* : Symoens J.J. et Micha J.C., L'aménagement des écosystèmes agro-piscicoles d'eau douce en milieu tropical. Bruxelles, 16-19 mai 1994, CTA-Académie royale des sciences d'Outre mer (Publ.), Bruxelles, Belgique (633 p) : 457-469.
- Hem S., Legendre M., Trébaol L., Cissé A., Otémé Z., Moreau Y., 1994. L'aquaculture lagunaire. *In* : Durand J.R., Dufour P., Guiral D., Zabi S.G.F., Environnement et ressources aquatiques de Côte d'Ivoire. ORSTOM (Publ.), Paris, France (546 p) : 455-505.

- Hepher B., 1988. Nutrition of pond fishes. Cambridge University Press (Publ.), Melbourne, Australie : 388 p.
- Hepher B., Chervinski J., 1965. Studies on carp nutrition. The influence of protein-rich diets on growth. *Bamidgeh* **17** (2) : 31-46.
- Hepher B., Liao I.C., Cheng S.H., Hsieh C.S., 1983. Food utilization by red tilapia. Effects of diet composition, feeding level and temperature on utilization efficiencies for maintenance and growth. *Aquaculture* **32** : 255-275.
- Hepher B., Pruginin Y., 1981. Fertilization and manuring. *In* : Hepher B. et Pruginin Y. (eds), Commercial fish farming, with special reference to fish culture in Israel. John Wiley & sons (Publ.), New York, Etats Unis (261 p) : 162-191.
- Hickley P., Bailey R.G., 1987. Food and feeding relationships of fish in the Sudd swamps (River Nile southern Sudan). *J. Fish. Biol.* **30** : 147-159.
- Hickling C.F., 1962. Fish culture. Faber and Faber (Publ.), Londres, Royaume-Uni : 295 p.
- Hoogenboezen W., Lammens E.H.R.R., van Vugt Y., Osse J.W.M., 1992. A model for switching between particulate-feeding and filter-feeding in the common bream, *Abramis brama*. *Environ. Biol. Fishes* **33** : 13-21.
- Hourdin S., 1994. Conditions de l'adaptabilité de la carpe Amour (*Ctenopharyngodon idella*) en polyculture dans le Centre-Ouest de la Côte d'Ivoire. Formation européenne de cadre en aquaculture, Mèze, France : 64 p.
- Huet M., 1970. Traité de pisciculture. Ed. C. de Wyngaert (Publ.), Bruxelles, Belgique.
- Iltis A., Lévêque C., 1982. Caractéristiques physico-chimiques des rivières de Côte d'Ivoire. *Rev. Hydrobiol. trop.* **15** : 115-130.
- Jana B.B., Das S.K., 1992. Bioturbation induced changes of fertilizer value of phosphate rock in relation to alkaline phosphatase activity. *Aquaculture* **103** : 321-330.
- Jobling M., 1995. Environmental biology of fishes. Chapman & Hall (Publ.), Londres, Royaume-Uni : 455 p.

- Jones A.K., 1982. The interaction of algae and bacteria. *In* : Bull A.T. et Slater J.H. (eds), Microbial interactions and communities. Academic Press., London : 189-247.
- Jorgensen E.G., 1962. Antibiotic substances from cells and cultures solutions of unicellular algae with special reference to some chlorophyll derivatives. *Physiol. Plant.* **15** : 530-545.
- Kalms J.M., Kesse A., 1977. Opération connaissance du climat. Rapport Analytique 1977. Ministère ivoirien de la recherche scientifique, Institut des Savanes, Bouaké, Côte d'Ivoire : 42 p.
- Kamil A.C., Krebs J.R., Pulliam H.R., 1987. Foraging behavior. Plenum Press (Publ.), New York, Etats Unis : 666 p.
- Kapetsky J.M., 1981. Some considerations for the management of coastal lagoon and estuarine fisheries. *FAO Fish. Techn. Pap.* **218** : 48 p.
- Kilian J., Teissier J., 1973. Méthode d'investigation pour l'analyse et la classification des bas-fonds dans quelques régions de l'Afrique de l'Ouest. Proposition de classification d'aptitude des terres à la riziculture. *Agron. Trop.* **40** (3) : 181-200.
- Knud-Hansen C.F., Batterson T.R., McNabb C.D., Jaiyen K., 1991 (a). Chicken manure as a source of carbon in the production of *Oreochromis niloticus*. Technical reports, Ninth annual administrative report, Pond dynamics/Aquaculture Collaborative Research Support Program, Oregon State University, Corvallis, Etats-Unis : 49-55.
- Knud-Hansen C.F., McNabb C.D., Batterson T.R., Harahat I.S., Sumatadinata K., Eidman H.M., 1991 (b). Nitrogen input, primary productivity and fish yield in fertilized freshwater ponds in Indonesia. *Aquaculture* **94** : 49-63.
- Koffi C., 1989. Aspects économiques de la pisciculture en étang : l'expérience de la pisciculture rurale au Centre et au Centre-Ouest de la Côte d'Ivoire. Thèse doct., Université nationale de Côte d'Ivoire, Abidjan, Côte d'Ivoire : 300 p.
- Konan A.A., Abe J., 1990. Endofaune et épibiontes des "acadjas-enclos" en lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). *Agron. Afr.* **2** (1) : 35-44

- Konan A.A., Guiral D., 1994. Available algal biomass in tropical brackish water artificial habitats. *Aquaculture* **119** : 175-190.
- Konan A.A., Soulemane B., Abe J., 1991. Sédiment d'habitats artificiels pour poissons (acadjas-enclos) dans une lagune tropicale. *Bull. Inst. Geol. Bassin d'Aquitaine Bordeaux* **50** : 79-91.
- Kraft C.E., 1992. Estimates of phosphorus cycling by fish using a bioenergetics approach. *Can. J. Fish. aquat. Sci.* **49**: 1-9.
- Krom M.D., Erez J., Porter C.B., Ellner S., 1989. Phytoplankton nutrient uptake dynamics in earthen marine fishponds under winter and summer conditions. *Aquaculture* **76** : 237-253.
- Kugler J., Moreau J., Orachunwong C., Pequignot J., Segura G., 1987. Etude préliminaire de divers aliments pour le jeune tilapia : *Oreochromis niloticus* (Pisces : Cichlidae). *Sciences de l'eau* **6** : 31-47.
- Labroue L., Capblancq J., Dauta A., 1995. Cycle des nutriments : l'azote et le phosphore. *In* : Pourriot R. et Meybeck M., Limnologie générale. Coll. Ecol. 25, Masson (Publ.), Paris (956 p) : 727-764.
- Lacroix G., 1994. Relations trophiques au sein des écosystèmes lacustres : apports des expériences en mésocosme. *Ann. sci. Univ. B. Pascal-Clermont-Ferrand II* **99** : 10-13.
- Lair N., 1995. Croissance et dynamique des populations d'invertébrés planctoniques. *In* : Pourriot R. et Meybeck M., Limnologie générale. Coll. Ecol. 25, Masson (Publ.), Paris (956 p) : 351-367.
- Lamott E.H., 1977. Données limnologiques sur quelques écosystèmes aquatiques de la région de Lamto (Côte d'Ivoire). I. - Le milieu et la faune héléoplanctonique. *Ann. Univ. Abidjan, sér. E (Ecologie)* **10**: 27-41.
- Lanoiselée B., 1984. Fertilisation organique en aquaculture. Utilisation de lisier de porc pour l'alevinage de poissons d'étang. Thèse doct., INA-PG, Paris, France : 252 p.

- Lauzanne L., 1988. Feeding habits of african freshwater fishes. *In* : C. Levêque, Brunon M.N. et Ssentongo G.W. (eds), *Biologie et écologie des poissons d'eau douce africains*. Coll. Travaux et documents n°216, ORSTOM (Publ.), Paris, France : 221-242.
- Lauzanne L., Iltis A., 1975. La sélection de la nourriture chez *Tilapia galilaea* (Pisces, Cichlidae) du lac Tchad. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.* **9** : 193-199.
- Lazard J., 1984. L'élevage du tilapia en Afrique. *Bois et Forêts des tropiques*. **206** (4) : 33-50
- Lazard J., en prép. *Traité de pisciculture tropicale*. CIRAD-EMVT, Montpellier, France
- Lazard J., Jalabert B., Doudet T., 1990. L'aquaculture des tilapias : Du développement à la recherche. *Cahiers scientifiques* **10**, CTFT-CIRAD : 116 p.
- Lazard J., Koffi C., 1996. Bilan diagnostic et perspectives de l'aquaculture et des pêches artisanales en Côte d'Ivoire (20 mai-7 juin 1996). Ministère de l'Agriculture et des ressources animales, Abidjan, Côte d'Ivoire, Banque Mondiale, CIRAD-EMVT, Montpellier, France : 41 p.
- Lazard J., Morissens P., Parrel P., 1988. Artisanal aquaculture of tilapia in West Africa : comparative analysis of different culture systems and their level of development. *In* : Pullin R.S.V., Bhukaswan T., Tonguthai K., Maclean J.L. (eds). *The second international symposium on tilapia in aquaculture*. ICLARM Conf. proc. 15, Manila, Philippines (623 p) : 41-52.
- Lazzaro X., 1987. A review of planktivorous fishes : their evolution, feeding behaviours, selectivities and impacts. *Hydrobiologia* **146** : 97-167.
- Lazzaro X., Drenner R.W., Stein R.A., Smith J.D., 1992. Planktivores and plankton dynamics : effects of fish biomass and planktivore type. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **49** : 1466-1473.
- Lazzaro X., Lacroix G., 1995. Impact des poissons sur les communautés aquatiques. *In* : Pourriot R. et Meybeck M., *Limnologie générale*. Coll. Ecol. 25, Masson (Publ.), Paris, France (956 p) : 648-686.
- Lecompt M., 1964. L'expérimentation et les engrais. Les bases de l'expérimentation, les modes de calcul scientifique (compilation d'articles). *Bulletin des engrais* (décembre 1963-mai 1964) : 91 p.

- Lefevre M., Jakob H., Nisbet M., 1952. Auto et hétéroantagonisme chez les algues d'eau douce *in vitro* et dans les collections d'eau naturelle. *Ann. Stat. Centr. Hydrobiol. appl.* **4** : 5-198.
- Legendre M., 1991. Potentialités aquacoles des cichlidae (*Sarotherodon melanotheron*, *Tilapia guineensis*) et claridae (*Heterobranchus longifilis*) autochtones des lagunes ivoiriennes. Thèse doct., Univ. Montpellier II, France : 392 p.
- Legendre M., Pagano M., Saint-Jean L., 1987. Peuplements et biomasse zooplanctonique dans des étangs de pisciculture lagunaire (Layo, Côte d'Ivoire). Etude de la recolonisation après la mise en eau. *Aquaculture* **67** : 321-341.
- Léonard E., Oswald M., sous presse. Cocoa smallholders facing a double structural adjustment in Côte d'Ivoire : social and technical answers to a predicted crisis. Proc. Conf. intern. écon. Cacao, Askindo-CIRAD (Publ.), Montpellier, France.
- Lévêque C., 1995. Role and consequences of fish diversity in the functioning of African freshwater ecosystems : a review. *Aquat. Living Resour.* **8**: 59-78.
- Leynaud G., Trocherie F., 1980. Effets toxiques des pollutions sur la faune piscicole. *In* : P. Pesson (ed), La pollution des eaux continentales : incidence sur les biocénoses aquatiques. Gauthier-Villars (Publ.), Paris, France (345 p) : 147-168.
- Leynaud G., Verrel J.L., 1980. Modifications du milieu aquatique sous l'influence des pollutions. *In* : P. Pesson (ed), La pollution des eaux continentales : incidence sur les biocénoses aquatiques. Gauthier-Villars (Publ.), Paris, France (345 p) : 1-28.
- Lindeman R.L., 1942. The trophic dynamic aspect of ecology. *Ecology* **23** (3) : 399-418.
- Lucas A., 1993. Bioénergétique des animaux aquatiques. Masson (Publ.), Paris, France : 179 p.
- Maestrini S.Y., Bonin D.J., 1981. Allelopathic relationship between phytoplankton species. *In* : Platt T. (ed), Physiological bases of phytoplankton ecology. Bull. 210, Dep. Fish. Oceans., Ottawa : 323-338.
- Maitipe P., de Silva S.S., 1985. Switches between zoophagy, phytophagy and detritivory of *Sarotherodon mossambicus* (Peters) populations in twelve man-made Sri Lankan lakes. *J. Fish Biol.* **26** : 49-61.

- Margalef R., 1958. Temporary succession and spatial heterogeneity in phytoplankton. *In* : Buzzati Traverso A.A. (ed), Perspectives in marine biology. Univ. California Press., Berkeley, Etats Unis : 323-347.
- Margalef R., 1961. Algunas aplicaciones de la teoria de la informacion en el campo de la biologia y concretamente a la ecologia y al estudio de la evolucion. *Scientia* **6** (55) : 574 p.
- Mazoyer M., 1986. Comité "Dynamique des systèmes agraires", rapport de synthèse préliminaire. Ministère français de la recherche, Ministère français de la coopération, Paris, France : 21 p.
- Mazumder A., McQueen D.J., Taylor W.D., Lean D.R.S., 1990. Pelagic food web interactions and hypolimnetic oxygen depletion : results from experimental enclosures and lakes. *Aquatic Sciences* **52** (2) : 144-155
- Mazumder A., McQueen D.J., Taylor W.D., Lean D.R.S., Dickman D.R.S., 1990 (b). Micro- and mesozooplankton grazing on natural pico- and nanoplankton in contrasting plankton communities produced by planktivore manipulation and fertilization. *Arch. Hydrobiol.* **118** (3) : 257-282.
- Mazumder A., Taylor W.D., McQueen D.J., 1989. Effects of nutrients and grazers on periphyton phosphorus in lake enclosures. *Freshwat. Biol.* **22** : 405-415.
- McClain W.R., Neill W.H., Gatlin III D.M., 1992. Partitioning the contributions of forage-based production system component to weight gain of juvenile crayfish (*Procambarus clarkii*). *Aquaculture* **101** : 267-281.
- MCD, 1991. Pisciculture en Afrique subsaharienne. Ministère de la Coopération et du développement, Paris, France : 155 p.
- McNabb C., Knud-Hansen C., Batterson T., Jaiyen K., 1991. A systematic approach to maximizing nutrient efficiency and growth of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) under semi-intensive pond culture. Technical reports, Ninth annual administrative report, Pond dynamics/Aquaculture Collaborative Research Support Program, Oregon State University, Corvallis, Etats-Unis : 49.

- McNair J.N., 1982. Optimal Giving-up Times and the marginal value theorem. *American naturalist* **119** : 511-529.
- McQueen D.J., Johannes M.R.S., Post J.R., Stewart T.J., Lean D.R.S., 1989. Bottom-up and top-down impacts on freshwater pelagic community structure. *Ecological Monographs* **59** : 289-309.
- McQueen D.J., Post J.R., Mills E.L., 1986. Trophic relationships in freshwater pelagic ecosystems. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **43** : 1571-1581.
- Melard C., Philippart J.C., 1981. La production de tilapia de consommation dans les rejets industriels d'eau chaude en Belgique. *Cah. ethol. app.* **1** (2) : 117 p.
- Melard C., 1986. Les bases biologiques de l'élevage intensif du tilapia du Nil. *Cahiers d'éthologie appliquée* **6** (3) : 224 p.
- Meyer-Burgdorff K.H., Osman M.F., Günther K.D., 1989. Energy metabolism in *Oreochromis niloticus*. *Aquaculture* **79** : 283-291.
- Meziane T., 1992. Modélisation de la relation production primaire-croissance de *Sarotherodon melanotheron* dans un acadja-enclos. DEA Océanologie biologique Univ. Paris 6 : 37 p
- Milstein A., Alkon A., Kochba M., Avnimelech Y., Karplus I., 1995. Combined effects of fertilization rate manuring and feed pellets application on fish performance and water quality in polyculture ponds. *Aquac. Research* **26** :55-65.
- Milstein A., Hopher B., Teltsch B., 1988. The effect of fish species combination in fish ponds on plankton composition. *Aquac. and Fish. Mngm.* **19** (2) : 127-137.
- Milstein A., Svirsky F., 1996. Effects of fish species combinations on water chemistry and plankton composition in earthen fish ponds. *Aquaculture research* **27** : 79-90.
- Moreau J., 1982. Exposé synoptique des données biologiques sur *Heterotis niloticus* (Cuvier, 1829). *FAO Syn. pêches* **131**: 42 p.
- Moreau Y., 1988. Physiologie de la nutrition. *In* : C. Lévêque, Brunon M.N., Ssentongo G.W., Biologie et écologie des poissons d'eau douce africains. Coll. Travaux et Doc. 216, ORSTOM (ed), Paris, France (508 p) : 137-152.

- Moriarty C.M., Moriarty D.J.W., 1973. Quantitative estimation of the daily ingestion of phytoplankton by *Tilapia nilotica* and *Haplochromis nigripinnis* in lake George, Uganda. *J. Zool., Lond.* **171** : 15-23.
- Moriarty D.J.W., Moriarty C.M., 1973. The assimilation of carbon from phytoplankton by two herbivorous cichlid fishes : *Tilapia nilotica* and *Haplochromis nigripinnis*. *J. Zool. (Lond.)* **171** : 41-45
- Moriarty D.J.W., 1973. The physiology of digestion of blue-green algae in the cichlid fish, *Tilapia nilotica*. *J. Zool, Lond.* **171** : 25-39.
- Morissens P., 1979. Un premier test d'élevage de porcs associé à la pisciculture de *Tilapia nilotica*, à la station de Bouaké (Rép. de Côte d'Ivoire). *Notes et doc. sur Pêch. et Piscic.* **12** : 21-29.
- Morissens P., Da Costa S.K., Dembele I., Koffi C., Petel C., Lazard J., 1991. Adaptabilité de différents aliments et fertilisants aux conditions particulières des élevages de *Oreochromis niloticus* en étang dans le milieu rural ivoirien. *In* : Kaushik S.J. et Luquet P. (eds), Fish nutrition in practice, Biarritz 24-27 juin 1991, INRA (Publ.), Paris, France (972 p) : 717-729.
- Morissens P., Oswald M., Sanchez F., Hem S., sous presse. Approche de nouveaux modèles d'exploitation piscicole adaptés au contexte rural ivoirien. *In* : Lazard J., Pullin R.S.V. et Amon Kothias J.B. (eds), The third international symposium on tilapia in aquaculture, Abidjan, Côte d'Ivoire. ICLARM Conference proceedings, Manilla, Philippines.
- Mukankomeje R., 1992. Production algale et consommation par le tilapia *Oreochromis niloticus* L., au lac Muhazi (Rwanda). Thèse doct., Fac. univ. ND de la Paix, Namur, Belgique : 254 p.
- Müller U., 1995. Vertical zonation and production rates of epiphytic algae on *Phragmites australis*. *Freshwater Biology* **34** : 69-80.
- Ndabalishye I., 1995. Agriculture vivrière ouest-africaine à travers le cas de la Côte d'Ivoire. Monographie. IDESSA (Publ.), Bouaké, Côte d'Ivoire : 383 p.

- Neveux J., 1983. Dosage de la chlorophylle *a* et des phéopigments par fluorimétrie. *In* : Aminot A. et Chaussepied M. (eds), Manuel des analyses chimiques en milieu marin. CNEXO (Publ.), Brest, France : 395 p.
- Noriega-Curtis P., 1979. Primary productivity and related fish yield in intensely manured fishponds. *Aquaculture* **17** : 335-344.
- Northcote T.G., 1988. Fish in the structure and function of freshwater ecosystems : a "Top-down" view. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **45** : 361-379.
- Northcott M.E., Beveridge M.C.M., Ross L.G., 1991. A laboratory investigation of the filtration and ingestion rates of the tilapia, *Oreochromis niloticus*, feeding on two species of blue-green algae. *Environ. Biol. Fishes* **31** : 75-85.
- Oswald M., Copin Y., 1992. Le volet piscicole du projet périurbain de la commune de Daloa. *In* : G.M. Bernacsek et H. Powles. Recherches sur les systèmes aquacoles en Afrique. Actes de colloque, Bouaké, Côte d'Ivoire, 14-17 nov. 1988. CRDI (Publ.), Ottawa, Canada : 382-397
- Oswald M., 1994. Economie agricole de la région de Daloa-Gagnoa (Côte d'Ivoire) ; Condition et possibilité du développement de la pisciculture comme alternative. Présoutenance de thèse, INA-PG, Paris, France : 28 p.
- Oswald M., 1996. Projet "Appui à la profession piscicole du Centre-Ouest", synthèse de la phase I (Novembre 1992-Novembre 1995). Min. Agric. et res. anim., AFVP, MCAC, CCFD, Abidjan, Côte d'Ivoire : 29.
- Oswald M., en prep. Economie agricole de la région de Daloa-Gagnoa (Côte d'Ivoire). Thèse doct., INA-PG, Paris, France.
- Palomares M.L., 1991. La consommation de nourriture chez les poissons : étude comparative, mise au point d'un modèle predictif et application à l'étude des réseaux trophiques. Thèse doct., INP, Toulouse, France : 211 p.
- Parrel P., Ali I., Lazard J., 1990. Le développement de l'aquaculture au Niger : un exemple d'élevage de Tilapia en zone sahélienne. *In* : Lazard J., Morissens P., Parrel P., Aglinglo C., Ali I., Roche P. (eds), Méthodes artisanales d'aquaculture du tilapia en Afrique. CTFT-CIRAD, Nogent-sur-Marne, France (82 p) : 23-46.

- Pauly D., Prein M., Hopkins K.D., 1993. Multiple regression analysis of aquaculture experiments based on the "extended Gulland-and-Holt plot" : model derivation, data requirements and recommended procedures. *In* : Prein M., Hulata G., Pauly D. (eds), *Multivariate methods in aquaculture research : case studies of tilapias in experimental and commercial systems*. ICLARM, Philippines, ARO, Israel, BMZ, Allemagne (221 p) : 13-23.
- Pautong A.K., 1991. Role of urea in fertilizing fish ponds. Technical reports, Ninth annual administrative report, Pond dynamics/Aquaculture Collaborative Research Support Program, Oregon State University, Corvallis, Etats-Unis : 92.
- Perraud A., 1971. Les sols. *In* : Avenard J.M., Eldin M., Girard G., Sircoulon J., Touchebeuf P., Guillaumet J.L., Adjanohoun E., Perraud A., *Le milieu naturel de la Côte d'Ivoire*. ORSTOM (Publ.), Paris, France (391 p) : 269-391.
- Persson L., Andersson G., Hamrin S.F., Johansson L., 1988. Predator regulation and primary production along the productivity gradient of temperate lake ecosystems. *In* : Carpenter S.R. (ed), *Complex interactions in lake communities*. Springer-Verlag (Publ.), New York, Etats Unis : 45-65.
- Piedrahita R.H., Brune D.E., Tchobanoglous G., Orlob G.T., 1984. A general model of the aquaculture pond ecosystem. *J. World Maric. Soc.* **15** : 355-366.
- Piedrahita R.H., Culbertson S., 1991. Modification of a temperature model for stratified ponds Technical reports, Ninth annual administrative report, Pond dynamics/Aquaculture Collaborative Research Support Program, Oregon State University, Corvallis, Etats-Unis : 67-73.
- Pinel-Alloul B., 1995. Les invertébrés prédateurs du zooplancton. *In* : Pourriot R. et Meybeck M., *Limnologie générale*. Coll. Ecol. 25, Masson (Publ.), Paris (956 p) : 541-564.
- Polis G.A., Holt R.D., 1992. Intraguild predation : the dynamics of complex trophic interactions. *TREE* **7** (5) : 151-154.
- Polovina J.J., 1984. An Overview of the ECOPATH model. *Fishbyte* **2** (2) : 5-7.
- Ponselle, 1994. La mesure de l'oxygène. *In* : *Catalogue technique Aquaculture, conchyliculture, pisciculture*. Aqualog (Publ.), La Seyne sur Mer, France (256 p) : 160.

- Pouomogne V., 1994. L'alimentation du tilapia *Oreochromis niloticus* en étang. Thèse doct., IRZV, Cameroun, ENSAR-INRA, Rennes, France, CIRAD-EMVT, Montpellier, France : 137 p.
- Pourriot R., Champ P., 1982. Consommateurs et production secondaire. *In* : Pourriot R., Capblancq J., Champ P., Meyer J.A., Ecologie du plancton des eaux continentales. Masson (Publ.), Paris, France (199 p) : 49-112.
- Pourriot R., Francez A.J., 1986. Introduction pratique à la systématique des organismes des eaux continentales françaises. Rotifères. *Bull. Soc. linn. Lyon* 8 : 1-37.
- Pourriot R., Meybeck M., 1995. Zonation physique, chimique et écologique dans les lacs. *In* : Pourriot R. et Meybeck M., Limnologie générale. Coll. Ecol. 25, Masson (Publ.), Paris (956 p) : 404- 410.
- Pratt R., Daniels T.C., Eiler J.J., Gunninson J.B., Kumler W.D., Oneto J.F., Strait L.A., Spoehr H.A., Hardin G.J., Milner H.W., Smith J.H.C., Strain H.H., 1944. Chlorellin, an antibacterial substance from *Chlorella*. *Science* 99 (2574) : 351-352.
- Qin J., Culver D.A., Yu N., 1995. Effects of organic fertilizer on heterotrophs and autotrophs : implications for water quality management. *Aquaculture Research* 26 : 911-920.
- Quiblier-Lloberas C., Bourdier G., Amblard C., Pepin D., 1994. Etude qualitative du broutage zooplanctonique en milieu lacustre : utilisation des xanthophylles phytoplanctoniques comme marqueurs organiques. *Annls. sci. Univ. B. Pascal-Clermont-Ferrand II* 99: 43.
- Ram N., Ulitzur S., Avnimelech Y., 1981. Microbial and chemical changes occurring at the mud-water interface in an experimental fish aquarium. *Bamidgeh* 33 : 71-86.
- Ram N.M., Zur O., Avnimelech Y., 1982. Microbial changes occurring at the sediment-water interface in an intensively stocked and fed fish pond. *Aquaculture* 27 : 63-72.
- Rice E.L., 1984. Allelopathy. Academic Press (Publ.), Orlando, Etats Unis : 422 p.
- Rieman B., 1985. Potential importance of fish predation and zooplankton grazing on natural populations of freshwater bacteria. *J. Appl. Envir. Microbiol.* 50 (2) : 187-193.
- Robinson R.L., Turner G.F., Grimm A.S., Pitcher T.J., 1995. An experimental study of phytoplankton feeding in three tilapiine cichlids. *J. Fish. Biol.* 46 : 449-456.

- Rongen F., 1984. La fertilisation organique des étangs de pisciculture. DAA, ENSAR, Rennes, France : 86 p.
- Salençon M.J., Thebault J.M., 1995. Modélisation de l'écosystème du lac de Pareloup (Aveyron). *In* : Pourriot R. et Meybeck M., Limnologie générale. Coll. Ecol. 25, Masson (Publ.), Paris (956 p) : 765-805.
- Scholz D.S., Matthews L.L., Feller R.J., 1991 Detecting selective digestion of meiobenthic prey by juvenile spot *Leiostomus xanthurus* (Pisces) using immunoassays. *Marine Ecology Progress Series* **72** (1-2) : 59-67.
- Schroeder G.L., 1978. Autotrophic and heterotrophic production of microorganisms in intensively manured fish ponds, and related fish yields. *Aquaculture* **14** : 303-325.
- Schroeder G.L., 1980. Fish farming in manure loaded ponds. *In* : Pullin R.S.V., Shehadeh Z.H. (eds), Integrated agriculture-aquaculture farming systems. ICLARM (Publ.), Manille, Philippines (258 p) : 73-86.
- Schroeder G.L., 1983 (a). Stable isotopes ratios as naturally occurring tracers in the aquaculture food web. *Aquaculture* **30** : 203-210.
- Schroeder G.L., 1983 (b). The stable isotopes of carbon : indigenous tracers in aquaculture food webs. *Bamidgeh* **35** (3) : 79-90.
- Schroeder G.L., 1983 (c). Sources of fish and prawn growth in polyculture ponds as indicated by δC analysis. *Aquaculture* **35** : 29-42.
- Schroeder G.L., Wohlfarth G., Alkon A., Halevy A., Krueger H., 1990. The dominance of algal-based food webs in fish ponds receiving chemical fertilizers plus organic manures. *Aquaculture* **86** : 219-229.
- Scutt J.E., 1964. Autoinhibitor production by *Chlorella vulgaris*. *Amer. Jour. Bot.* **51** (6) : 581-584.
- Sevrin-Reyssac J., Pletikosic M., 1990. Cyanobacteria in fish ponds. *Aquaculture* **88** : 1-20.
- Sevrin-Reyssac J., 1995 (a). Utilisation de la chaîne aquatique (algues, microcrustacés, poissons) pour le recyclage du lisier de porc. *Cahiers de l'Agriculture* **4** : 101-108.

- Sevrin-Reyssac J., 1995 (b). Le réseau alimentaire dans les étangs de cypriniculture. *In* : Billard R. (ed), Les carpes, biologie et élevage. INRA Publ., Paris, France (387 p) : 25-55.
- Sevrin-Reyssac, sous presse. Instabilité du phytoplancton dans les étangs de pisciculture : le phénomène des eaux claires. *Oecologica Acta*.
- Shrestha M.K., Knud-Hansen, C.F., 1994. Increasing attached microorganism biomass as a management strategy for Nile Tilapia (*Oreochromis niloticus*) production. *Aquacultural Engineering* **13** : 101-108.
- Sigg L., Stumm W, Behra P., 1994. Chimie des milieux aquatiques. Masson (Publ.), Paris, France : 391.
- Spencer C.N., King D.L., 1984. Role of fish in regulation of plant and animal communities in eutrophic ponds. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **41** : 1851-1855.
- Sprules W.G., Munawar M., 1986. Plankton size spectra in relation to ecosystem productivity, size, and perturbation. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **43** : 1789-1794.
- Steeman-Nielsen E., Jorgensen E.G., 1968. The adaptation of plankton algae. General part. *Physiol. Plant.* **21** : 401-413.
- Stein R.A., DeVries D.R., Dettmers J.M., 1995. Food-web regulation by a planktivore : exploring the generality of the trophic cascade hypothesis. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **52** : 2518-2526.
- Syrett P.J., 1981. Nitrogen metabolism of micro-algae. *In* : Platt T. (ed). Physiological bases of phytoplankton ecology. *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.* **210** (346 p) : 182-210.
- Teichert-Coddington D.R., Green B.W., Boyd C.E., Rodriguez M.I., 1991 (a). Supplemental nitrogen fertilization of organically fertilized ponds : variation of the C:N ratio. Technical reports, Ninth annual administrative report, Pond dynamics/Aquaculture Collaborative Research Support Program, Oregon State University, Corvallis, Etats-Unis : 21-27.
- Teichert-Coddington D.R., Green B.W., Rodriguez M.I., 1991 (b). Yield improvement by maintaining critical oxygen concentrations in tilapia ponds. Technical reports, Ninth annual administrative report, Pond dynamics/Aquaculture Collaborative Research Support Program, Oregon State University, Corvallis, Etats-Unis : 17-20.

- Temming A., 1994. Food conversion efficiency and the von Bertalanffy growth function : a modification of Pauly's Model. *NAGA, the ICLARM quarterly* **17** (1) : 38-39.
- Toguyeni A., 1996. La croissance différentielle liée au sexe chez le tilapia (Pisces: Cichlidae), *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758). Contribution des facteurs génétiques, nutritionnels, comportementaux et recherche d'un relais endocrinien. Thèse. doct., CIRAD-EMVT, INRA, ENSA, Rennes, France: 158 p.
- Townsend, 1989. The patch dynamic concept of stream community ecology. *J. N. Am. Benthol. Soc.* **8** (1) : 36-50
- Traoré K., 1990. Guide pratique de déterminations des poissons d'eau douce de Côte d'Ivoire. Institut d'écologie tropicale (Publ.), Abidjan, Côte d'Ivoire : 74 p.
- Trewavas E., 1982. Tilapias : taxonomy and speciation. *In* : Pullin R.S.V. et Lowe McConnell R.H. (eds). The biology and culture of tilapias. ICLARM Conf. Proc. 7, Manila, Philippines : 3-13.
- Trewavas E., 1983. Tilapiine fishes of the genera *Sarotherodon*, *Oreochromis* and *Danikilia*. *British museum nat. Hist.* : 583 p.
- Tudorancea C., Fernando C.H., Paggi J.C., 1988. Food and feeding ecology of *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758) juveniles in lake Awassa (Ethiopia). *Arch. Hydrobiol. Suppl.* **79** (2/3) : 267-289.
- Ulanowicz R.E., 1986. Growth and development : ecosystems phenomenology. Springer Verlag (Publ.), New York, Etats Unis : 203 p.
- Vadas R.L., 1990. The importance of omnivory and predator regulation of prey freshwater fish assemblages of North America. *Env. Biol. Fishes* **27** : 285-302.
- Van Dam A.A., Pauly D., 1995. Simulation of the effects of oxygen on food consumption and growth of Nile tilapia, *Oreochromis niloticus* (L.). *Aquaculture Research* **26** : 427-440.
- Vanni M.J., Findlay D.L., 1990. Trophic cascade and phytoplankton community structure. *Ecology* **71** (3) : 921-937.

- Vassal J.M., Hala N’Klo F., 1995. Recommandations de la recherche en matière d’utilisation des pesticides en culture cotonnière (Campagne 1995–1996). IDESSA, Filière Coton (Publ.), Bouaké, Côte d’Ivoire : 23 p.
- Verheust L., Rurangwa E., Veverica K.L., 1991. Production and growth of supplementally fed *Oreochromis niloticus* males stocked at three densities in fertilized ponds. Technical reports, Ninth annual administrative report, Pond dynamics/Aquaculture Collaborative Research Support Program, Oregon State University, Corvallis, Etats-Unis : 34–35.
- Verneaux J., 1980. Fondements biologiques et écologiques de l’étude de la qualité des eaux continentales. principales méthodes biologiques. *In* : Pesson P. (ed), La pollution des eaux continentales : incidence sur les biocénoses aquatiques. Gauthier-Villars (Publ.), Paris, France (345 p) : 289–345.
- Veverica K.L., Rurangwa E., Popma T., Seim W.K., Tubb R.E., 1991. Digestibility of food consumed by *Oreochromis niloticus* in fertilized ponds. Technical reports, Ninth annual administrative report, Pond dynamics/Aquaculture Collaborative Research Support Program, Oregon State University, Corvallis, Etats-Unis : 41–44.
- Vizier J.F., 1993. Etude de la dynamique du fer pour un diagnostic de l’état des milieux saturés d’eau en vue d’une meilleure gestion des terres de bas-fond. Proc. coll. “Bas-fonds et riziculture”, Antananarivo, 9–14 décembre 1991, CIRAD (Publ.), Montpellier, France : 243–250.
- Wangead C., Geater A., Tansakul R., 1988. Effects of acid water on survival and growth rate of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*). *In* : Pullin R.S.V., Bhukaswan T., Tonguthai K., Maclean J.L. (eds). The second international symposium on tilapia in aquaculture. ICLARM Conf. proc. 15, ICLARM, Manila, Philippines (623 p) : 433–437.
- Welcomme R.L., 1972. An evaluation of *acadja* method of fishing as practised in the coastal lagoons of Dahomey (West Africa). *J. Fish. Biol.* 4 : 39–55.
- Wetzel R.G., 1983. Limnology. Saunders College (Publ.), Fort Worth, Etats Unis : 859 p.
- White D., 1986. Biological principles of pond culture : sediment and benthos. *In* : Lannan J.E., Smitherman R.O., Tchobanoglous G., Principles and practices of pond aquaculture. Oregon State University, Corvallis, Oregon (252 p) : 15–20.

- Wohlfarth G.W., Schroeder G.L., 1991. Potential benefits of manure in aquaculture : a note qualifying the conclusions from our paper on the dominance of algal-based food webs in fish ponds. *Aquaculture* **94** : 307-308.
- Wurtz A., 1958. Peut-on concevoir la typification des étangs sur les mêmes bases que celles des lacs? *Verh. internat. Ver. Limnol.* **13** : 381-393.
- Wurtz-Arlet J., 1980. L'apport de phosphore et d'azote. *In*: Billard R., La pisciculture en étang. INRA (Publ.), Paris, France: 101-102.
- Yashouv A., Chervinski J., 1961. The food of *Tilapia nilotica* in ponds of the fish culture research station at Dor. *Bamidgeh* **13** (2) : 33-39.
- Yusoff F.M., McNabb C.D., 1989. Effects of nutrient availability on primary productivity and fish production in fertilized tropical ponds. *Aquaculture* **78** : 303-319.
- Zagursky G., Feller R.J., 1988. Application of immunoblotting for dietary analysis. *In* : Yentsch C. M., Mague F. C., Horan P. K. (eds). Lecture notes on coastal and estuarine studies, 25. Immunochemical approaches to coastal, estuarine and oceanographic questions. Actes coll., Portland, USA 5-7 octobre 1986, Springer-Verlag (Publ.), New York, Etats Unis (399 p) : 117-129
- Zonneveld N., Van Zon H., 1986. The biology and culture of grass carp (*Ctenopharyngodon idella*), with special reference to their utilisation for weed control. *In* : T.J. Pitcher (ed), The behaviour of teleost fishes. Croom Helm (Publ.), London & Sydney (553 p) : 119-189.
- Zur O., 1981. Primary production in intensive fish ponds and a complete organic carbon balance in the ponds. *Aquaculture* **23** : 197-210.

Annexes

A. Tests statistiques

1. Variabilité interétang : influence de la saison sur les caractéristiques présentées

Le test utilisé est le test non paramétrique du nombre des suites homogènes (Caraux, 1990) au seuil de signification 0,01. Les données comparées sont les résultats obtenus en saison des pluies et en saison sèche.

L'hypothèse H_0 du test est : "Les deux séries de valeurs sont identiques ; les données de saison sèche et de saison des pluies sont comparables". Les résultats des différents tests sont présentés dans le tableau 23.

Tableau 23 : Résultats, pour chaque paramètre, des tests de comparaison des caractéristiques d'étangs en saison sèche et en saison des pluies.

Paramètre	Tm	Ts	pHm	pHs	DOm	DOs	Cond	PO4	NH3	NO3	NO2	Fer	Fe ²⁺	Chl
n	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12
m	19	19	6	6	19	19	19	19	19	19	19	19	19	19
Rthéorique	9	9	4	4	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9
Robservé	4	2	6	4	17	12	12	13	15	5	4	16	4	10
Ho acceptée	non	non	oui	non	oui	oui	oui	oui	oui	non	non	oui	non	oui

2. Comparaison entre les données présentées dans le cadre des études de la variabilité saisonnière et celles utilisées dans la variabilité interétang

La comparaison entre les données obtenues à deux saisons différentes a été réalisée avec des données qui permettent également d'étudier la variabilité interétang. Afin de ne pas présenter deux fois les mêmes valeurs, une partie de ces données est présentée dans le chapitre sur la variabilité saisonnière et l'autre partie dans le chapitre sur la variabilité interétang. L'objectif de ce test est de vérifier que ces deux échantillons ont, pour chacun de leurs paramètres, des distributions similaires.

2.1. Données de saison des pluies

Le test utilisé est le test non paramétrique du nombre des suites homogènes (Caraux, 1990) au seuil de signification 0,01. L'hypothèse H_0 du test est : "Les deux séries de valeurs sont identiques, les données de saison des pluies présentées dans le paragraphe sur la variabilité saisonnière sont comparables à celles qui portent sur la variabilité interétang". Les résultats des différents tests sont présentés dans le tableau 24.

Tableau 24 : Résultats, pour chaque paramètre, des tests de comparaison des deux groupes de données obtenues en saison des pluies et scindées pour des raisons de présentation du travail.

Paramètre	Tm	Ts	pHm	pHs	DOm	DOs	Cond	PO4	NH3	NO3	NO2	Fer	Fe ²⁺	Chl
n	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10
m	19	19	6	6	19	19	19	19	19	19	19	19	19	19
Rthéorique	8	8	3	3	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8
Robservé	9	14	9	7	16	14	13	12	13	11	6	12	8	11
Ho acceptée	oui	oui	oui	oui	non	oui	non	oui						

2.2. Données de saison sèche

Le test utilisé est le test non paramétrique du nombre des suites homogènes au seuil de signification 0,01. L'hypothèse H_0 du test est : "Les deux séries de valeurs sont identiques, les données de saison sèche présentées dans le paragraphe sur la variabilité saisonnière sont comparables à celles qui portent sur la variabilité interétang". Les résultats des différents tests sont présentés dans le tableau 25.

Tableau 25 : Résultats, pour chaque paramètre, des tests de comparaison des deux groupes de données obtenues en saison sèche et scindées pour des raisons de présentation du travail.

Paramètre	Tm	Ts	pHm	pHs	DOm	DOs	Cond	PO4	NH3	NO3	NO2	Fer	Fe ²⁺	Chl
n	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10
m	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12
Rthéorique	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7
Robservé	9	12	8	12	14	16	8	11	14	6	10	11	12	13
Ho acceptée	oui	oui	oui	non	oui	oui	oui	oui						

3. Comparaison étangs ruraux/étangs périurbains

Le test utilisé est le test non paramétrique du nombre des suites homogènes au seuil de signification 0,01. Les données comparées sont (paramètre par paramètre) les résultats obtenus en saison sèche dans les étangs ruraux et ceux obtenus dans les étangs périurbains.

Les résultats obtenus en saison des pluies ne sont pas testés car le nombre d'étangs périurbains est insuffisant pour permettre un traitement statistique des données. L'hypothèse H_0 du test est : "Les deux séries de valeurs sont identiques, il n'y a pas de différence entre les caractéristiques des étangs ruraux et des étangs périurbains". Les résultats des différents tests sont présentés dans le tableau 26.

Tableau 26 : Résultats, paramètre par paramètre, des tests de comparaison des caractéristiques des étangs ruraux et périurbains.

Paramètre	Tm	Ts	pHm	pHs	DO m	DOs	Cond	PO4	NH3	NO3	NO2	Fer	Fe ²⁺	Chl
n	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8
m	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14
Rthéorique	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
Robservé	7	9	4	10	10	15	2	9	8	6	8	11	10	11
Ho acceptée	oui	oui	non	oui	oui	oui	non	oui	oui	oui	oui	oui	oui	oui

B. Analyse en composantes principales

