

Face aux évolutions envisageables, quels axes de recherche promouvoir en appui au développement de la pisciculture dans cette sous-région - Fertilisation des étangs : quelles approches, quelles limites ?

Jérôme Lazard et Lionel Dabbadie, CIRAD-EMVT, Programme Productions animales

Dans de nombreux cas de pisciculture tropicale et notamment en Afrique, la production de poisson repose exclusivement sur la productivité naturelle et la fertilisation ; d'autres fois, les apports d'engrais viennent en complément de l'alimentation exogène et contribuent ainsi grandement à la rentabilité de l'opération piscicole. 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. Les contributions respectives de l'aliment granulé et des aliments naturels (plancton etc.) à la croissance de différentes espèces aquacoles ont été quantifiées par Schroeder (1983) en utilisant la teneur en isotope du carbone $^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$ dans la chair des différents poissons et dans leurs aliments potentiels, commercial et naturel. Les résultats obtenus montrent clairement que l'essentiel de cette croissance est issu de l'aliment naturel (> 50% pour les carpes et > 60% pour les tilapias). 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, et en particulier la fertilisation, visent à favoriser les chaînes alimentaires qui bénéficient aux poissons.

Pourquoi et comment fertiliser les étangs ?

La fertilisation des étangs est une pratique ancienne visant à stimuler la productivité naturelle des étangs par l'épandage d'engrais organiques ou minéraux. Les nutriments libérés par ces substances permettent la multiplication et la croissance des organismes aquatiques à la base des chaînes alimentaires autotrophes (basées sur des producteurs primaires comme par exemple la chaîne « sels minéraux => phytoplancton => zooplancton => poissons ») et hétérotrophes (par exemple « matière organique => bactéries => plancton => poisson »). Ce gain de biomasse est ainsi intégré au réseau trophique aquatique de telle sorte qu'il peut bénéficier de façon plus ou moins importante au rendement piscicole.

Les différents organismes d'un écosystème aquatique (bactéries, plancton animal et végétal, macro-invertébrés, poissons etc.) sont interdépendants, et des relations trophiques – ou non - existent entre eux. L'abondance de chaque population, et par conséquent, l'efficacité de la fertilisation, 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.). Il existe deux grands types de régulation des populations : les régulations intraspécifiques et les régulations interspécifiques. La régulation intraspécifique 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. Mais 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")¹.

¹ 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).

Afin de comprendre l’impact que pouvait avoir sur un écosystème aquatique l’apport d’éléments nutritifs à l’occasion d’un épandage fertilisant ou d’une pollution, différents modèles biologiques ont été élaborés. En 1985, Carpenter *et al.* ont proposé un modèle théorique de fonctionnement des écosystèmes aquatiques, nommé “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. 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. D’autres modèles basés sur les cascades trophiques (modèle « Bottom up-Top Down » etc.) ont ensuite été produits afin de les préciser (McQueen *et al.*, 1986 ; Persson *et al.*, 1988) et ils ont parfaitement démontré leurs qualités dans les lacs tempérés d’Europe et d’Amérique du Nord, avec des espèces aux régimes alimentaires bien définis. Par contre, les possibilités d’application de ces modèles sont controversées lorsque les populations piscicoles sont dominées par des espèces omnivores (Lazzaro et Lacroix, 1995), ce qui est le cas en étangs de pisciculture en particulier dans la zone tropicale (Bowen, 1988) où la structure linéaire des précédents modèles est remplacée par des réseaux complexes, encore indéterminés.

Face à ce manque de connaissance, la mise au point des techniques de fertilisation est largement basée sur l’empirisme. Sa pratique n’est pourtant pas sans risque puisque son emploi inapproprié peut conduire à des diminutions de la croissance des poissons, voire à des mortalités. Un des enjeux du développement de la pisciculture tropicale est donc de promouvoir les recherches sur ce domaine et pour cela, différentes approches existent.

Quelles approches et quelles limites ?

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 de pisciculture 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. Dans ces conditions, les principales approches sont les suivantes :

1. *L'expérimentation agronomique en étang*

La plus classique est l'expérimentation agronomique en étangs, qui consiste à tester un protocole de fertilisation dans différents étangs et analyser de façon statistique les rendements piscicoles obtenus. Cette approche, très largement employée dans le passé et aujourd'hui encore, a le mérite de mettre en relation les deux paramètres les plus pertinents pour le pisciculteur, à savoir, les doses de fertilisants d'un côté et le rendement piscicole de l'autre. Sa principale limite est liée au fait qu'elle ne considère absolument pas le mode d'action écologique des engrais et traite l'écosystème étang comme une boîte noire dont le fonctionnement importe peu.

2. *L'étude limnologique des étangs piscicoles*

Une autre approche aborde le problème de manière radicalement opposée puisqu'elle s'intéresse exclusivement aux paramètres limnologiques et essaie de mettre en relation les apports d'éléments fertilisants et les dynamiques induites des organismes aquatiques. 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 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.

La principale limite de cette approche est la complexité des réseaux trophiques piscicoles tropicaux dont le fonctionnement est beaucoup plus complexe que celui des lacs tempérés froids dans lesquels ces approches ont démontré leur grand intérêt. Ainsi, pour pouvoir les mettre en œuvre il est non seulement indispensable de mobiliser des moyens analytiques importants pour suivre en parallèle les dynamiques des différents organismes aquatiques mais en plus, il est bien souvent très difficile pour ne pas dire impossible de mettre en relation les résultats accumulés avec la production piscicole.

3. *Comportement trophique des espèces élevées*

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. Ainsi, à 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. Pour un travail de recherche à l'objectif finalisé, cette étape est incontournable et doit être prioritaire et c'est la raison pour laquelle le CIRAD travaille sur cette approche depuis quelques années (Dabbadie, 1996).

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. Cette proche vient en complément d'approches plus classiques, en l'occurrence ici, l'approche agronomique. 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.

4. Modélisation

La modélisation peut contribuer à la réflexion sur la fertilisation des étangs, que ce soit du point de vue du producteur en permettant d'estimer les rendements obtenus dans un environnement donné et pour un type de fertilisation donnée (modèles basés sur les résultats de l'approche agronomique précédemment évoquée) ou pour tester des hypothèses sur l'impact écologique de différents apports fertilisants (modèles supposant l'existence préalable d'un ensemble cognitif sur le fonctionnement du milieu étudié). 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. 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 : Production du groupe = Pertes du groupe + Exportations du groupe. 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 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. 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). 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.

Certains modèles combinent différentes approches. C'est le cas de PondClass, un modèle développé par le Pond Dynamics/Aquaculture CRSP (PD/A CRSP) et disponible sous forme d'un logiciel pour micro-ordinateurs. Ce modèle permet notamment de valoriser l'importante base de données acquise par ce projet du fait du grand nombre d'études agronomiques et limnologiques qu'il a permis de réaliser (Piedrahita *et al.*, 1997). En se basant sur l'analyse statistique de l'ensemble des résultats disponibles dans leur base de données, les auteurs ont pu développer des modèles empiriques pour notamment la croissance des poissons et de la productivité primaire. Ils ont également utilisé des modèles analytiques, construits sur la base d'un ensemble de paradigmes sur le fonctionnement d'un système ou d'un processus, pour prédire notamment la concentration en oxygène dissous et la température en étangs stratifiés ou non. Enfin, un système expert est inclus au logiciel afin de faciliter l'accès à la connaissance acquise, ainsi qu'une analyse économique de l'exploitation piscicole. Il s'agit donc d'un logiciel relativement complexe du fait de la combinaison des différentes approches. De façon prévisible, les résultats produits par le modèle diffèrent parfois un peu de la réalité sur certains sites, alors que sur d'autres, les résultats prédits sont parfaitement conformes à la réalité observée. En tout état de cause, ce logiciel constitue un outil très utile aussi bien pour le producteur que pour le chercheur.

5. Les marqueurs

Il existe enfin des approches bien plus transversales et particulièrement intéressantes qui permettent de quantifier les flux de matière en utilisant des marqueurs. Cette approche a tout d'abord été conçue et mise en application de façon exemplaire en utilisant les isotopes lourds du carbone, même si elle n'est pas toujours applicable dans tous les contextes. Le suivi des isotopes lourds du carbone peut effectivement 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. Le rapport entre les deux isotopes du carbone $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ 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. Son intérêt est parfois limité, lorsque les valeurs des sources nutritives potentielles sont peu différentes les unes des autres car il n'est pas possible de les interpréter de façon statistique. 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 ‰. En effet, en zone tropicale, le carbone dissous dans l'eau proviendrait essentiellement de la minéralisation de la matière organique. 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.

D'autres isotopes ou marqueurs sont susceptibles d'être utilisés. En particulier, le rapport $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ 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).

Références bibliographiques

- 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- Dabbadie L., 1996. Etude de la viabilité d'une pisciculture rurale à faible niveau d'intrant dans le Centre-Ouest de la Côte d'Ivoire : approche du réseau trophique. Thèse doctorat, Université Paris 6 : 207 p.
- Delincé G., 1992. The ecology of the fish pond ecosystem with special reference to Africa. Kluwer Academic (Publ.), Dordrecht, Netherlands : 230 p.
- Desvillettes C., Bourdier G., Breton J.C., 1994. Formation et transfert des acides gras dans une chaîne trophique expérimentale. *Annl. sci. Univ. B. Pascal-Clermont-Ferrand II* **99**: 38.
- 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.

- 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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
- 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.
- 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.
- 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.
- Palomares M.L., 1991. La consommation de nourriture chez les poissons : étude comparative, mise au point d'un modèle prédictif et application à l'étude des réseaux trophiques. Thèse doct., INP, Toulouse, France : 211 p.
- 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., Nath S. S., Bolte J., Culbertson S ; D., Giovannini, Ernst D. H., 1997. Computer applications in pond aquaculture – Modeling and decision support systems. In : Boyd et Egna
- Polovina J.J., 1984. An Overview of the ECOPATH model. *Fishbyte* 2 (2) : 5-7.
- 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. *Annl. sci. Univ. B. Pascal-Clermont-Ferrand II* **99**: 43.
- 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.
- 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.
- Scribe et bourdier 1995
- 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.
- Vanni M.J., Findlay D.L., 1990. Trophic cascade and phytoplankton community structure. *Ecology* **71** (3) : 921-937.
- 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.